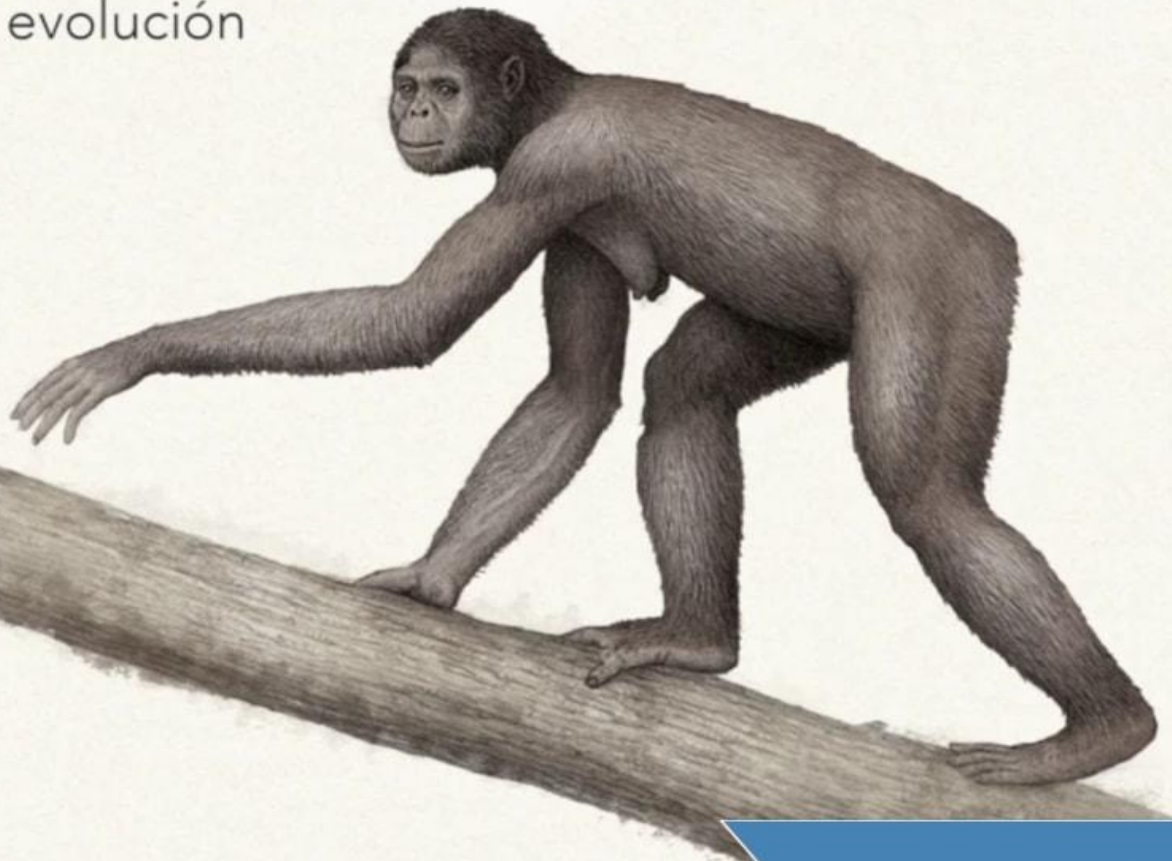




Juan Ignacio Pérez Iglesias

PRIMATES *al* ESTE *del* EDÉN

El organismo
humano a la luz
de su evolución



Lectulandia

Una nueva manera de conocer la evolución humana: cómo nuestro organismo se ha ido modificando para adaptarse y sobrevivir

Hace seis millones de años, el entorno en el que vivían nuestros antepasados empezó a cambiar. La selva dio paso al bosque abierto y este a las praderas. La ocupación de ese nuevo medio fue posible gracias a la capacidad de los primeros miembros de nuestro linaje para caminar erguidos. La necesidad de desplazarse por estos espacios abiertos supuso un cambio en su configuración corporal que les dotó de una gran resistencia: las piernas se alargaron, los músculos se hicieron resistentes a la fatiga, aumentó la capacidad para sudar y se produjo la pérdida del pelaje. Su dieta también se transformó; los que habían sido sus alimentos principales —frutas y hojas, principalmente— escasearon y, en su lugar, proliferaron semillas, rizomas y tubérculos que, junto con una mayor abundancia de carne, conllevó el paso gradual de una dieta mayoritariamente herbívora hacia otra más variada que, a su vez, permitió una aceleración metabólica que exigió un mayor aporte de alimento. Los círculos virtuosos que se desencadenaron llevaron a nuestros ancestros a adquirir sofisticadas capacidades cognitivas y a cooperar de forma intensa — en especial en la crianza de la prole— en el seno del grupo.

En «Primates al este del Edén», el biólogo Juan Ignacio Pérez nos desvela las claves del éxito biológico que permitió a nuestra especie expandirse hasta los últimos confines del planeta.

Juan Ignacio Perez Iglesias

Primates al este del Edén

ePub r1.0

Titivillus 09-12-2023

Juan Ignacio Perez Iglesias, 2023

Editor digital: Titivillus
ePub base r2.1

Índice de contenido

[Cubierta](#)

[Primates al este del Edén](#)

[Pre-texto](#)

[1 - El animal humano](#)

[Nuestra especie](#)

[El organismo humano](#)

[2 - Con los pies en el suelo](#)

[Razones para caminar erguidos](#)

[Dentro de un orden](#)

[Primeros pasos](#)

[A pleno sol](#)

[Caminantes económicos](#)

[Más de una ventaja](#)

[El menú del día de los homínidos](#)

[La dieta de los primeros homínidos](#)

[Coda: la «rete mirabile» y la persistencia en el error](#)

[3 - El primer desahucio](#)

[Los monos del sur](#)

[Un menú variado](#)

[Vegetales duros de roer](#)

[Algo de carne](#)

[Los vecinos de al lado](#)

[Primeros seres humanos](#)

[Omnívoros, a pesar de todo](#)

[Vegetales](#)

[Carne](#)

[Miel](#)

[4 - Genuinamente humanos](#)

[La comida de los cazadores-recolectores](#)

[Más grandes](#)

[Intestinos y encéfalos](#)

[Cazadores o carroñeros](#)

[Un nuevo menú en un ambiente diferente](#)

[La tecnología](#)

[Pescadores y marisqueros](#)

[Maquinaria digestiva](#)

[Tratamiento mecánico](#)

[Dimensiones del tubo](#)

- [Tratamiento químico](#)
 - [Necesidad y oportunidad](#)
 - [Coda: abstracción en una valva](#)
- [5 - Nacidos para correr](#)
 - [Corredores](#)
 - [La anatomía del corredor](#)
 - [La fisiología del corredor](#)
 - [Homininos corredores](#)
 - [Mayores flujos de energía](#)
 - [Coda: homínidos forzudos](#)
- [6 - El primate desnudo](#)
 - [Razones para estar desnudo](#)
 - [Formas de perder calor](#)
 - [Desnudos y sudorosos](#)
 - [Evolución del sudor](#)
 - [Razones de la piel oscura](#)
 - [Razones para sudar mucho](#)
 - [El agua](#)
 - [Una simulación](#)
 - [Coda: sudor en las trirremes](#)
- [7 - Criaturas de la llama](#)
 - [Somos cocineros](#)
 - [Si lo come crudo, adelgaza](#)
 - [Si lo cocina, le aprovecha más](#)
 - [¿Cocina en el Pleistoceno?](#)
 - [Sin pruebas materiales](#)
 - [¿Cómo se come?](#)
 - [En busca del fuego](#)
- [8 - El fuego interior](#)
 - [Metabolismo primate](#)
 - [Lo que cuesta estar vivos](#)
 - [Lo que cuesta digerir y absorber la comida](#)
 - [Lo que cuesta crecer y reproducirnos](#)
 - [Lo que cuesta combatir infecciones](#)
 - [Lo que cuesta mantenerse caliente](#)
 - [Lo que cuesta trabajar](#)
 - [Lo que cuesta aprender](#)
 - [Los depósitos de energía](#)
 - [Primates caros](#)
 - [La revolución metabólica](#)
 - [Coda: ¿homininos hibernantes?](#)
- [9 - Lejos del Paraíso](#)

[Homininos europeos](#)
[Superdepredadores](#)
[La conquista del frío](#)
[Los ciclos glaciares](#)
[El fuego](#)
[Adaptaciones al frío](#)
[La estufa metabólica](#)

[Un alto tren de vida](#)

[10 - Grandes cabezas](#)

[Encéfalos crecientes](#)
[Ochenta y seis mil millones](#)
[Metabolismo neuronal](#)
[Evolución metabólica](#)
[¿Para qué sirve un encéfalo tan grande y caro?](#)

[11 - Nociones de economía doméstica](#)

[Estrategias vitales](#)
[Riesgo o prudencia](#)
[Longevos](#)
[Los tejidos caros revisitados](#)
[Amortiguadores](#)
[Fines alternativos](#)
[Coda: ¿cada vez más grandes?](#)

[12 - Creced](#)

[Precoces](#)
[Precoces, pero no tanto](#)
[Grandes cabecitas](#)
[Bebés rollizos](#)
[¿Dilema obstétrico?](#)
[¿O dilema metabólico?](#)
[Mamíferos](#)
[Lo que cuesta un bebé](#)
[El dilema metabólico revisitado](#)
[De infantes a púberes](#)
[Adolescentes](#)

[13 - Multiplicaos](#)

[Los costes de la fecundidad humana](#)
[Monógamos, pero no tanto](#)
[Lo que dicen los genitales](#)
[Lo que dicen las hormonas](#)
[Lo que dice la proporción reproductiva de los sexos](#)
[El padre provisor](#)
[La abuela](#)

[La aldea](#)

[La cooperativa humana](#)

[Consecuencias expansivas](#)

[Coda: la hormona de la... paternidad](#)

[14 - Hitos en el tiempo](#)

[Grabado en los dientes](#)

[Antes de nacer](#)

[Encéfalos en construcción](#)

[Un desarrollo cada vez más lento](#)

[Cuerpos cada vez más grandes](#)

[Neandertales](#)

[Crianza compartida](#)

[Un mosaico cambiante](#)

[15 - Llenad la Tierra](#)

[Hasta los últimos confines](#)

[La evolución no se detiene](#)

[Predicciones difíciles](#)

[Transición demográfica](#)

[Tecnologías disruptivas](#)

[Riesgos existenciales](#)

[Finale](#)

[Coda](#)

[Anexo I - Nociones básicas sobre evolución](#)

[Anexo II - Clima y paisaje en el este de África](#)

[La geología y el clima](#)

[En el Mioceno y Plioceno](#)

[En el Pleistoceno](#)

[La sabana](#)

[Una mirada al pasado](#)

[La fauna](#)

[Anexo III - Breve historia de los homínidos](#)

[«Sahelanthropus» y «Orrorin»](#)

[«Ardipithecus»](#)

[«Australopithecus»](#)

[«Paranthropus»](#)

[Primeros representantes del género «Homo»](#)

[La humanidad moderna \(el embrollo en el medio\)](#)

[Pequeños seres humanos](#)

[«Homo sapiens»](#)

[Coda: las fronteras de especie](#)

[Anexo IV - Síntesis del metabolismo energético humano](#)

[Fuentes](#)

[Capítulo 1. El animal humano](#)
[Capítulo 2. Con los pies en el suelo](#)
[Capítulo 3. El primer desahucio](#)
[Capítulo 4. Genuinamente humanos](#)
[Capítulo 5. Nacidos para correr](#)
[Capítulo 6. El primate desnudo](#)
[Capítulo 7. Criaturas de la llama](#)
[Capítulo 8. El fuego interior](#)
[Capítulo 9. Lejos del Paraíso](#)
[Capítulo 10. Grandes cabezas](#)
[Capítulo 11. Nociones de economía doméstica](#)
[Capítulo 12. Creced](#)
[Capítulo 13. Multiplicaos](#)
[Capítulo 14. Hitos en el tiempo](#)
[Capítulo 15. Llenad la Tierra](#)
[Anexo II. Clima y paisaje en el este de África](#)
[Anexo III. Breve historia de los homínidos](#)
[Anexo IV. Síntesis del metabolismo energético humano](#)

[Sobre el autor](#)

[Notas](#)

El pasado nunca muere. Ni siquiera es pasado.

WILLIAM FAULKNER,
Réquiem por una monja

Conocer nuestro cuerpo es viajar a una
civilización antigua^[1].

RAMÓN ANDRÉS,
Caminos de intemperie

*A la memoria de mi madre, Carmen
fallecida cuando empecé a reunir
los materiales para este libro;
y a la de mi padre, Manuel, que murió
cuando completaba sus últimos capítulos.*

*Ellos han sido el antepenúltimo eslabón
de una cadena que se pierde en la noche de
los tiempos y epítome de esta historia.*

Pre-texto

Un pre-texto no es solo algo que antecede al texto, también es —más que un motivo— eso, un pretexto para haberlo escrito. Este es el mío.

Estudié Biología porque tuve una profesora excelente en el último curso de bachillerato superior (COU). En cuarto de bachillerato elemental, el equivalente a lo que es ahora la enseñanza secundaria obligatoria, dudé entre hacer el superior de ciencias o el de letras porque me gustaban, a partes iguales, la física y la historia. Opté por el de ciencias, pero no ha dejado de interesarme la historia. La combinación de biología e historia me ha fascinado siempre y en la evolución de nuestra especie confluyen ambas disciplinas. La evolución es un hecho histórico que se fundamenta en fenómenos biológicos principalmente. El constatar que lo que somos es el resultado de un proceso histórico contingente, pero en el que mucho de lo que ha ocurrido tiene causas materiales identificables, ha sido para mí una fuente inagotable de curiosidad. Por eso me ha interesado siempre la evolución humana.

También me ha interesado la razón de ser de nuestras características. De joven pensaba que las cosas —la mayor parte de las cosas importantes— no ocurren por casualidad. Esto no es cierto, por supuesto, porque el azar está ahí, presto a jugar sus bazas, pero esa idea básica que anidó en mi cerebro hace más de cuarenta años ahí sigue, ahora en su desván, y no deja de asomar en cuanto puede. Por eso me subyugó la lectura de *El mono desnudo*, publicado en 1967, en una edición de bolsillo de Plaza & Janés de 1976 (¡era la novena edición!) que todavía conservo. Cursaba por entonces el último o anteúltimo año de bachillerato y la lectura de aquel libro me abrió un mundo nuevo. Más adelante, *Nuestros orígenes. En busca de lo que nos hace humanos*, el libro de Richard Leakey y Roger Lewin (de 1992) que publicó Crítica en español en 1994, fue otro gran descubrimiento. Y poco después, en 1998, leí *La especie elegida. La larga marcha de la evolución humana*, de Juan Luis Arsuaga e Ignacio Martínez. Ya sabía de la existencia de los yacimientos de Atapuerca y de su importancia. Pero con ese libro, además de aprender mucho, descubrí que en España había grandes divulgadores sobre evolución humana. El tiempo no ha hecho sino confirmar aquel descubrimiento. Debo citar aquí *El mono obeso*, de José Enrique Campillo Álvarez, publicado en 2004 también por Crítica. Fue otro hallazgo, porque

descubrí a un fisiólogo español que, sin antecedentes de libros en inglés que yo conociera, se atrevió a vincular la fisiología y la enfermedad con nuestra historia evolutiva. En cierto modo, puede decirse que este libro que ahora tiene en sus manos, querido lector, querida lectora, tiene su origen en aquel otro del profesor Campillo Álvarez. Desde su lectura, hace casi dos décadas, la idea de escribir sobre estos temas ha rondado en mi cabeza. El propósito no hizo sino reforzarse con la publicación de *La historia del cuerpo humano: evolución, salud y enfermedad*, de Dan Lieberman (2013), en el que se abordaban una serie de temas, muy especialmente todo lo relativo a la caza de persistencia y la importancia de la sudoración, que me proporcionaron una visión más amplia de las relaciones entre la fisiología humana y la evolución. Mi anteúltima lectura en esta línea ha sido *Homo imperfectus* (2022), de María Martín-Torres, en el que la autora disecciona con una prosa elegante y precisa las sutiles relaciones que hay entre la evolución y la enfermedad. A pocos días ya de completar este texto, se acaba de publicar *Nuestro cuerpo* (2023), en el que su autor, Juan Luis Arsuaga, examina la anatomía humana y su razón de ser evolutiva, relacionándola también con sus representaciones artísticas.

Salvo algunas mentes privilegiadas, casi nadie crea una idea original. Digo esta obviedad porque he ido poniendo títulos a los capítulos y apartados conforme avanzaba en la redacción del libro, pero al ojear las lecturas que acabo de citar me he dado cuenta de que la metáfora del título ya la había utilizado en algún capítulo Campillo Álvarez. Es evidente también cuál es la procedencia de la expresión «El mono desnudo». Las ideas se difunden con sigilo y acaban penetrando hasta los últimos recovecos de la mente, aunque no seamos conscientes de su procedencia. Sirvan estas líneas como reconocimiento a sus autores, con quienes me siento en deuda.

Me gustaría que *Primates al este del Edén* pasase a formar parte de la tradición, antes descrita, de libros que, para mejor entender el presente, miran a nuestro pasado, a los factores que nos han moldeado y han configurado el funcionamiento de nuestro organismo. Atendiendo a ese propósito, en las páginas que siguen me propongo explicar los rasgos —adaptaciones algunos de ellos— que caracterizan el funcionamiento del organismo humano, poniendo especial énfasis en los aspectos en que nos diferenciamos de nuestros parientes más próximos, las otras especies de homínidos. Me interesa, en especial, poner esas características en su contexto evolutivo y explicarlas haciendo bueno el *dictum* del gran genetista del siglo xx

Theodosius Dobzhansky: «En biología nada tiene sentido si no es a la luz de la evolución».

No es mi propósito describir de forma pormenorizada la evolución de nuestro linaje. Hay abundante y excelente literatura científica sobre el tema y, además, mis conocimientos al respecto son escasos. Me he centrado en aquellas funciones de las que ha dependido la permanencia en el tiempo del linaje de los homínidos y la continuidad de nuestra especie. Aunque no resulte evidente en todo momento, el hilo conductor del texto es la adquisición, procesamiento, uso y destino de los recursos —energéticos, principalmente—, pues es la eficiencia con que se desempeñan esas tareas biológicas lo que, en última instancia, determina las posibilidades de los individuos y los grupos para dejar descendencia viable tras de sí.

Partiendo de esas ideas, tras este primer capítulo introductorio, el libro se abre con una indagación acerca de los orígenes de nuestra condición bípeda y la exposición de lo que sabemos sobre la alimentación de los primeros homínidos (capítulo 2). A continuación, examinaré cómo evolucionaron la locomoción y la alimentación de los australopitecos y los primeros representantes de nuestro género (capítulo 3). En el siguiente (capítulo 4) me ocuparé de la primera especie humana cuyas características físicas eran ya muy semejantes a las nuestras (*Homo ergaster*) y de la forma en que el cambio de las condiciones ambientales propició un modo de vida mucho más activo, orientado a la recolección, el carroñeo y la caza, así como de la manera en que se adaptaron los órganos dedicados a la alimentación y digestión de esas nuevas fuentes de alimento. Mostraré después (capítulo 5) las características anatómicas y fisiológicas que hacen de los seres humanos excelentes corredores de larga distancia, y especularé acerca del periodo en que se produjeron las correspondientes adaptaciones. El capítulo 6 se centra en un aspecto esencial de la capacidad para desempeñar niveles altos de actividad en un entorno cálido y seco: la regulación de la temperatura corporal, y sus íntimas compañeras, la sudoración y la ausencia de pelaje, con especial énfasis en dos aspectos: la economía del agua y el color de la piel. A continuación (capítulo 7) argumentaré acerca de la importancia de la cocción del alimento en nuestra fisiología alimentaria, y discutiré las razones a favor y en contra de un posible comienzo de la práctica de la cocina en el Pleistoceno Inferior, como han propuesto algunos autores. Pasaré después (capítulo 8) a exponer a qué dedica el organismo humano la energía metabólica, qué necesidades ha de satisfacer el metabolismo y los conflictos de intereses que pueden surgir entre destinos alternativos. En el capítulo 9 valoraré algunas

adaptaciones y otros rasgos que permitieron a los neandertales ocupar con éxito un entorno difícil. La evolución del encéfalo será el asunto del que me ocuparé a continuación (capítulo 10), sobre todo por las implicaciones que ha tenido el dedicar una gran cantidad de recursos a un órgano clave en nuestra evolución. Entre las implicaciones a que he hecho referencia está la opción por una estrategia vital que ha primado la prudencia y las inversiones a largo plazo, cuestión que abordaré en el capítulo 11. Los siguientes los he dedicado a examinar las características y requerimientos energéticos de dos procesos que compiten entre sí por los recursos, el crecimiento corporal (capítulo 12) y la reproducción (capítulo 13). Los diferentes rasgos de las estrategias vitales no se han adoptado de forma simultánea en la historia de nuestro linaje, sino que se han producido de forma separada, asunto del que me ocuparé en el capítulo 14. En el último capítulo, el 15, mostraré algunos ejemplos de adaptaciones especiales desarrolladas en medios muy diversos durante la expansión de nuestra especie por el planeta y discutiré también la noción de que la cultura y la tecnología impiden que siga evolucionando; finaliza este capítulo con una breve reflexión acerca de lo que el futuro pueda depararnos.

Al final del texto principal he incluido cuatro anexos. El primero presenta las nociones básicas de la evolución. El segundo describe con cierto detalle el origen geológico y los factores que han condicionado el clima y paisaje de las regiones de África en las que han evolucionado nuestros antepasados. En el tercero se resume la evolución de los homínidos. Y el cuarto sintetiza las rutas principales del metabolismo energético humano. He incluido estos contenidos en forma de anexos al final para aportar información de contexto a quienes no estén familiarizados con los asuntos tratados y tengan interés en ello, evitando recargar el curso principal del texto con líneas colaterales que podrían obstaculizar la lectura y que no son necesarias para seguir el hilo.

El objeto de los capítulos que siguen es presentar y valorar las adaptaciones que han permitido al género *Homo*, tras su aparición en África hace algo más de 2,5 millones de años (en adelante, Ma), expandirse por casi todo el planeta y colonizar todo tipo de ambientes sobre la Tierra. Me centraré en las adaptaciones relativas al funcionamiento del organismo humano, prestando menos atención a su anatomía, salvo que esos aspectos sean esenciales para entender el funcionamiento. En el análisis de esas adaptaciones se valorarán, ante todo, las ventajas que nos han proporcionado y nos proporcionan, pero procuraré no perder de vista que hay rasgos que son herencia de nuestra condición primate, mamífera y vertebrada, y que esos

rasgos son los que, de alguna manera, delimitan el ámbito en el que la caja de herramientas fisiológicas de que disponemos puede funcionar.

Este libro se ha beneficiado de la lectura crítica, muy generosa lectura crítica, de un grupo de amigos y amigas que han dedicado lo más valioso de que disponen, su tiempo, a tratar de enmendar la desorientación, los errores e imprecisiones que, necesariamente, fui cometiendo durante la escritura. Estas personas son el biólogo celular y divulgador Eduardo Angulo Pinedo, el paleontólogo Asier Gómez Olivenza, el fisiólogo (de seres humanos) Jon Irazusta Astiazaran, el neurofisiólogo y divulgador Xurxo Mariño Alfonso, el escritor y periodista científico Antonio Martínez Ron, la médica y paleoantropóloga María Martín-Torres, la fisióloga (de animales no humanos) Miren Bego Urrutia Barandika y la genetista Ana Zubiaga Elordieta. Sus lecturas, parciales o completas, del texto han contribuido a mejorarlo muy sustancialmente. Los errores que sin duda subsisten son de mi exclusiva responsabilidad. A los ocho les estoy infinitamente agradecido. Sé que la deuda no la podré saldar ni con una buena comida, pero quede constancia de que lo intentaré. Por último, este libro no habría llegado a sus manos si la editorial Crítica no hubiese tenido a bien publicarlo; le estoy muy agradecido a su responsable, por aceptar mi propuesta y por el excelente trato dispensado.

El animal humano

Hay ciento noventa y tres especies vivientes de simios y monos. Ciento noventa y dos de ellas están cubiertas de pelo. La excepción la constituye un mono desnudo que se ha puesto a sí mismo el nombre de *Homo sapiens*. Esta rara y floreciente especie se pasa una gran parte de su tiempo estudiando sus más altas motivaciones y una cantidad de tiempo igual ignorando concienzudamente las fundamentales^[2].

DESMOND MORRIS, *El mono desnudo*

NUESTRA ESPECIE

Homo sapiens es la única especie de su género que no se ha extinguido (aunque —todo hay que decirlo— últimamente no deje de intentarlo con ahínco). Desde que surgiera su linaje —el del género *Homo*—, se han ido sucediendo las especies, que en ocasiones han llegado incluso a coexistir, pero ninguna de ellas, salvo la nuestra, ha permanecido hasta el momento presente.

Pertenecemos al orden Primate, uno de los 29 que conforman la clase de los mamíferos, que, a su vez, forma parte del filo *Chordata*. Al contemplar en un mapa del mundo la distribución geográfica de los miembros de ese orden existentes en la actualidad o ya extinguidos, resulta llamativo que se distribuyan, no de forma exclusiva pero sí principalmente, por zonas cálidas. Con las salvedades de una estrecha franja en Asia, el extremo meridional de África, una zona al sur de Brasil y norte de Argentina, en Suramérica, y algunos enclaves en el norte de África, prácticamente todas las especies de primates existentes viven entre los trópicos de Cáncer y Capricornio, aunque se hallan ausentes en el Sahara y áreas colindantes. Y si nos atenemos al registro fósil, veremos también que su presencia corresponde, principalmente,

a zonas que eran cálidas o, al menos, templadas en la época en la que vivieron las correspondientes especies. Además, aunque algunas han colonizado zonas secas, semidesérticas incluso, los primeros representantes del orden Primate vivieron en las selvas, en zonas cálidas y húmedas. Ese es nuestro origen si nos remontamos en el tiempo más de 60 Ma. Y sin embargo, una especie, una única especie, rompe en la actualidad esa regla biogeográfica de la preferencia primate por zonas cálidas y, en la mayor parte de los casos, húmedas: *Homo sapiens*. Los seres humanos modernos nos hemos extendido por casi todo el planeta. El único continente en el que no podemos vivir sin apoyo y aportes frecuentes del exterior es la Antártida; el resto de los continentes o grandes islas han sido ocupados por seres humanos. Hemos llegado a los lugares más cálidos y, salvo la Antártida, también a los más fríos; hemos ascendido a los grandes altiplanos africanos, asiáticos y americanos; colonizamos prácticamente todas las costas; atravesamos todos los desiertos del interior de los continentes y hasta vivimos en algunos enclaves de esos lugares desolados.

Por otra parte, si nos acercamos en el tiempo al momento presente, comprobaremos que hace tan solo 5 o 6 Ma, nuestros antepasados todavía vivían en un entorno boscoso cálido y húmedo, parecido al que hoy ocupan nuestros parientes más cercanos, orangutanes, gorilas, chimpancés y bonobos. Ese es también el entorno del que procedemos, el ambiente en el que han permanecido los otros homínidos^[3] vivientes, un medio confortable y acogedor para ellos; un hogar al que, por supuesto metafóricamente, he querido denominar el Jardín del Edén.

El medio selvático resulta confortable para la mayoría de los primates porque, para empezar, es en el que surgieron. Quizá allí no abunde la comida, pero tampoco suele faltar; lo normal es que haya una cantidad suficiente si no se es demasiado exigente. También es un medio húmedo, que no plantea especiales dificultades para satisfacer las necesidades de agua. Los primates tienen depredadores, por supuesto, pero en el caso de los homínidos al menos, su tamaño corporal les protege en los bosques de muchos de ellos. Salvo para las crías y los individuos de más edad, los depredadores de la selva no suponen una amenaza grave. Frente a los depredadores habituales del suelo, siempre pueden encaramarse a los árboles, y el dosel arbóreo les proporciona una buena protección frente a los aéreos. Además, chimpancés y bonobos, nuestros primos hermanos, son sociales, muy sociales de hecho, como probablemente lo eran nuestros ancestros de hace 6 o 7 Ma, de manera que colaboran y se comunican a la hora de lidiar con potenciales depredadores.

Cabe preguntarse entonces por qué salieron nuestros antepasados de los bosques africanos donde vivían. Y la respuesta, siguiendo con la metáfora anterior, es que fueron desposeídos, desahuciados, aunque no de la manera que se infiere habitualmente. Nadie los expulsó —entiéndase bien—, pero en un tiempo relativamente breve, no más de dos o tres millones de años, el clima dejó a algunos de nuestros antepasados sin su Paraíso. Otros, los ancestros de los chimpancés y los bonobos, permanecieron en su interior y siguieron su propio itinerario evolutivo.

La razón del desahucio es que el planeta en su conjunto se enfrió y África, además de enfriarse, se hizo más seca, en especial la extensión geográfica en la que aparecieron los antecesores del linaje humano. También se produjeron movimientos tectónicos que ayudaron a configurar un entorno muy especial, el del Gran Valle del Rift. Y así, donde antes había selvas, bosques frondosos, húmedos y cálidos, surgió un paisaje en mosaico formado por boscajes, praderas semiáridas, formaciones de ribera, un paisaje que, en nomenclatura ecológica, denominamos bioma de sabana. No solo se hizo el paisaje más seco y diverso, también cambió con una frecuencia muy grande (véase anexo II para una explicación detallada de los factores geológicos y climáticos que dieron lugar a la transformación del paisaje en el este de África durante el Plioceno y Pleistoceno). Fueron seguramente esos cambios tan intensos, rápidos y azarosos los que propiciaron la aparición de nuestro género, en primer lugar, y los que más tarde impulsaron su transformación permanente y su diversificación durante el Pleistoceno^[4]. Se generaron así, además, las condiciones para la aparición de nuevas especies, al quedar aislados unos grupos de otros, y para que, una vez que volvieron a cambiar las condiciones, esos grupos se encontraran nuevamente y compitieran entre ellos.

Nuestros antepasados de hace 5, 4 y 3 Ma se adaptaron a esas nuevas condiciones, y los primeros representantes de nuestro mismo género, desde hace 2,8-2,5 Ma, a la variabilidad climática extrema, sobre todo. Al oeste quedaron las selvas cálidas y húmedas, iguales o muy parecidas a las que habían sido su hogar durante decenas de millones de años. Al este, los bosques se abrieron y, de forma gradual, fueron sustituidos por el paisaje de sabana, cambiante, con sus praderas, boscajes, ríos, lagos y zonas pantanosas. Nadie expulsó a nuestros antepasados de las selvas, fueron las selvas las que se desvanecieron, dando paso a un medio mucho más inestable. Nuestro linaje surgió en aquel entorno, al este del Edén.

EL ORGANISMO HUMANO

Los seres humanos modernos diferimos de los demás homínidos vivientes en un conjunto de rasgos fundamentales. El más importante es que somos bípedos, nos desplazamos sobre dos pies. Además, tenemos diferente dentición y musculatura mandibular, lo que habla de importantes diferencias en la forma de alimentarnos. Nuestro pelaje es muy reducido en comparación con el del resto de los primates porque está formado por un vello mucho más fino y corto; a efectos prácticos, estamos desnudos. Tenemos alrededor de dos millones de glándulas sudoríparas repartidas por toda la superficie corporal, muchas más que los chimpancés. Nuestro encéfalo es, definitivamente, enorme. Destacamos claramente en ese aspecto. Es mayor que el de los parientes antropomorfos más próximos, y eso que el de ellos tampoco es pequeño. El nuestro tiene un volumen aproximado de 1.350 cm^3 , mientras que los gorilas lo tienen de unos 470 cm^3 y los chimpancés y orangutanes, de unos 400 cm^3 . Es tan grande que, si no fuera el nuestro, pensaríamos que es monstruoso. Nos desarrollamos muy lentamente y disponemos de un periodo juvenil prolongado, lo que nos da mucho tiempo para aprender.

El organismo humano es una asombrosa máquina de precisión no exenta de imperfecciones, como recientemente ha mostrado la paleoantropóloga María Martín-Torres. Un cuerpo humano adulto está formado por treinta billones de células, aunque esta cifra puede ser engañosa, porque el 84 % son glóbulos rojos, y un 5 %, plaquetas. Ambos tipos celulares carecen de núcleo, por lo que el número de células nucleadas es del orden de 3,33 billones. Como en el resto de los animales, nuestras células se organizan en órganos y sistemas para cumplir las tareas que nos permiten funcionar correctamente.

Somos más pequeños que nuestros primos segundos, los gorilas, pero más grandes que la gran mayoría de los primates. Aunque existen variaciones geográficas e históricas, la talla masculina media del conjunto de la población adulta mundial actual es 171 cm, y la femenina 159 cm; y las correspondientes masas son 77 y 59 kg. La masa de un chimpancé macho adulto varía entre 40 y 70 kg, y la de la hembra, entre 27 y 50 kg. El rango de variación de la talla va de 120 a 150 cm. Andamos erguidos sobre los dos pies, mientras que los primos caminan a cuatro patas sobre el dorso de las falanges intermedias; eso sí, ellos tienen gran facilidad para el ascenso y descenso vertical, trepando por las ramas, y si lo necesitan también pueden recurrir a la braquiación.

Tenemos, como muchos otros primates, 32 piezas dentales con arreglo a la fórmula 2.1.2.3.; en otras palabras, tenemos, a cada lado, dos incisivos, un canino, dos premolares y tres molares. Nuestros dientes son de tamaño

bastante inferior a los de la mayoría de los primates. También tenemos un paladar más corto. Y los caninos son más pequeños, bastante alineados, además, con el resto de las piezas. Nuestro sistema digestivo es, en proporción al tamaño corporal, menor que el de las especies que nos son más próximas. Al igual que nuestros primos hermanos, los chimpancés, tenemos una cola vestigial —el cóccix— y un apéndice en el intestino. También compartimos con ellos las articulaciones flexibles en los hombros, dedos prensiles y pulgares oponibles en las manos.

Salvo que medie alguna intolerancia o limitación autoimpuesta, los seres humanos podemos digerir prácticamente cualquier material orgánico que no sea cera, madera o cosa similar. Somos omnívoros, en efecto. Y muy flexibles. Hay grupos humanos que se alimentan prácticamente solo de carne, como los ribereños del Ártico. Para otros, como algunos agricultores, la dieta se compone de vegetales de forma muy mayoritaria. Pero lo más frecuente es que se combinen diferentes fuentes de alimento, con predominio quizá de los vegetales. Hasta el advenimiento del Holoceno, los miembros de nuestro género vivían de la recolección y del carroñeo, primero, y de la recolección, el carroñeo y la caza después. Pero desde entonces empezaron a cultivar plantas, cereales y leguminosas, principalmente, y a criar animales en cautividad, unas innovaciones que tuvieron un efecto transformador radical en muchos aspectos de la vida de la gente, también a través de la biología.

Los seres humanos tenemos sexos separados y nos reproducimos mediante fecundación interna, como el resto de los mamíferos. Los embarazos normales vienen a durar alrededor de 38 semanas. El nacimiento de un bebé humano tiene sus complicaciones, tanto para la madre como para la criatura. El tamaño de la cabeza del bebé es muy grande en relación con el del canal del parto, sobre todo si lo comparamos con otros mamíferos y, más concretamente, con otras especies de primates. Lo cierto es que los partos son experiencias dolorosas que se pueden prolongar durante horas. Lógicamente, todo esto se ha aliviado mucho gracias a las técnicas obstétricas actuales, pero allí donde estas no llegan, las madres lo pueden pasar realmente mal, y el riesgo de muerte no es bajo, ni para la madre ni para la criatura a punto de nacer o recién nacida.

En nuestra especie la estructura familiar es diversa. La forma de relación más común es la monogamia social (no necesariamente biológica), aunque no son pocas las sociedades en que se practica la poligamia, principalmente en su modalidad poligínica (un hombre con varias parejas reproductoras estables). Lo normal es que ambos progenitores contribuyan a la crianza de la prole, si

bien la medida en que lo hace el padre depende mucho de factores culturales y de las particulares condiciones de vida (ambientales) en que se desenvuelven. Los recién nacidos son criaturas completamente indefensas y del todo incapaces de valerse por sí mismas. Aunque el periodo de lactancia materna es más corto que el de los chimpancés, el de crecimiento se prolonga durante varios lustros, hasta los 16 años, aproximadamente, cuando se alcanza la madurez sexual, aunque en los chicos puede alargarse algo más. La madurez intelectual tarda mucho más en alcanzarse, pues hasta entrados en la tercera década de vida no se acaba de completar la mielinización, proceso que consiste en la cobertura de los axones encefálicos con las vainas de mielina^[5]. Los varones retienen la capacidad reproductiva durante gran parte de su vida, pero en las mujeres se pierde bastante antes de llegar a la vejez, alrededor de los cincuenta años de edad, cuando sobreviene la menopausia.

La esperanza de vida de las mujeres al nacer (en la actualidad, alrededor de 75 años) es más prolongada que la de los hombres (unos 70 años). En ambos casos no ha dejado de crecer desde que se registran datos. En el pasado prehistórico la esperanza de vida era mucho más baja, debido a la alta mortalidad perinatal e infantil. Tras el advenimiento del Neolítico y la sedentarización, las enfermedades infecciosas y las carencias nutricionales limitaron mucho la longevidad hasta prácticamente el siglo XIX. El gran crecimiento en la esperanza de vida se ha producido en el siglo XX, debido a una alimentación cada vez mejor y a los efectos de la inmunización mediante vacunas, de los antibióticos y, sobre todo, de la mejora de las condiciones sanitarias de viviendas y poblaciones.

Me gustaría que quienes lean *Primates al este del Edén* interioricen la noción clave de que nuestro pasado biológico, como diría William Faulkner, ni siquiera es pasado. Que los rasgos que nos han permitido adaptarnos y medrar lejos de los bosques tropicales de los que somos originarios los primates son el resultado de la acción de presiones selectivas que han actuado durante millones de años, pero cuyas consecuencias seguimos experimentando hoy. Y que, en última instancia, fue el desarrollo de la capacidad para criar de forma cooperativa a nuestra progenie lo que permitió hacer el mejor uso posible de los recursos —ricos y abundantes, pero a la vez irregulares e inciertos— que quedaron a nuestra disposición tras ser expulsados del Paraíso.

Los seres humanos hemos producido una cultura material muy elaborada y diversa; también hemos desarrollado el pensamiento simbólico, merced al cual hemos adquirido el lenguaje que, a su vez, nos ha servido para transmitir

esa cultura material y la cultura simbólica, de las que dependemos absolutamente. Somos muy sociales; algunos autores nos califican incluso de «ultrasociales». Visto con los ojos del presente, parece incuestionable que es el gran desarrollo encefálico y lo que tal carácter ha propiciado —capacidades cognitivas, pensamiento simbólico y lenguaje, y transmisión cultural acumulativa— lo que le ha permitido a nuestra especie alcanzar tan alto grado de socialidad y, gracias en gran parte a ello, expandirse hasta los últimos confines del mundo. Pero ese desarrollo no ocurrió en un vacío biológico. Para que se produjese, nuestros ancestros hubieron de superar, mediante innovaciones anatómicas y fisiológicas, las dificultades que conllevaba la vida en los nuevos medios a los que se adaptaron. Y así, de la primacía de lo biológico transitaron a un entorno en el que los elementos culturales adquirirían una importancia creciente. *Primates al este del Edén* trata de las transformaciones biológicas; quizá sin ellas no habría surgido la oportunidad de transitar hacia la primacía de lo cultural. Muy probablemente, esas transformaciones han sido condición de posibilidad.

Con los pies en el suelo

Samuel le sonrió.

—Dicen que antaño el hombre vivía en los árboles. Alguien tenía que sentirse insatisfecho de andar por las ramas, o de lo contrario ahora no tendríamos los pies en el suelo —apuntó, y soltó una nueva carcajada—. Me veo a mí mismo sentado en mi rincón, creando un mundo en mi mente, del mismo modo que Dios creó el suyo. Pero Dios pudo ver su mundo. Yo nunca veré el mío, a no ser que lo haga con los ojos de la imaginación^[6].

JOHN STEINBECK, *Al este del Edén*

Quienes llevamos andando unas cuantas décadas ni siquiera pensamos en ello, pero fíjese en las criaturas que, con alrededor de un año de vida, empiezan a dar sus primeros pasos. Es asombroso que no caigan una y otra vez. El periodista Paul Salopek, cuando en diciembre de 2013 se disponía a iniciar un viaje de 32.000 km siguiendo los pasos de nuestros ancestros desde su origen en África hasta los últimos confines del planeta en Tierra del Fuego, dijo: «Caminar es caer hacia adelante. Cada paso que damos es una caída detenida, un colapso evitado, un desastre frenado. De esta forma, andar se convierte en un acto de fe».

Recuerde esto cada vez que vea a una de esas criaturas tratando de evitar con éxito la (en apariencia) inevitable caída.

El bipedismo es el rasgo humano más distintivo y uno de los más conspicuos. Como diría Sam Hamilton, el personaje de Steinbeck, tenemos los pies en el suelo. La condición bípeda es muy infrecuente entre los primates, y si a esa condición añadimos un tronco vertical, la configuración que resulta es muy rara entre los mamíferos. La mayor parte de los monos^[7] que habitan las selvas tropicales de África y Suramérica y, probablemente, nuestros antepasados anteriores a hace 10 o 15 Ma eran cuadrúpedos. Pero el

repertorio locomotor de los hominoideos es muy diverso. Los gorilas son cuadrúpedos; los chimpancés también lo son de forma preponderante, y además son capaces de desplazarse verticalmente por las ramas y de forma bípeda por el suelo. Los orangutanes combinan el desplazamiento vertical con la braquiación —esa modalidad de locomoción arbórea que consiste en avanzar de rama en rama, solamente usando sus brazos— y la locomoción cuadrúpeda. Y los gibones, que son muy buenos braquiadores, son también capaces de desplazarse verticalmente con facilidad y caminan de forma bípeda. Brazos largos y manos curvadas y fuertes son rasgos comunes a las especies que, como los gibones, orangutanes y chimpancés, se desplazan con facilidad de forma vertical y pueden recurrir a la braquiación. Un simple vistazo a un cuerpo humano es suficiente para darse cuenta de que lo nuestro no es, precisamente, trepar a los árboles, desplazarnos a cuatro patas o colgarnos de rama en rama. Andamos con las dos piernas sobre los dos pies, torpemente a veces, pero andamos: somos bípedos. Definitivamente, «alguien tenía que sentirse insatisfecho de andar por las ramas».

RAZONES PARA CAMINAR ERGUIDOS

En *El banquete*, de Platón, Aristófanes decía en tono jocoso que los seres humanos habían tenido cuatro piernas, cuatro brazos y dos caras. Eran, por ese motivo, más completos, rápidos y fuertes, hasta el punto de que representaban una amenaza para los dioses. Estos, para evitar males mayores, pensaron primero en acabar con ellos, pero al final se decidieron por una solución menos dramática. Entre otras cosas, porque de otra forma ni Platón ni Aristófanes habrían tenido nada que contar —directamente no habrían existido— ni, lo que es más grave, los dioses habrían tenido humanos con los que entretenerse, a los que complicar la vida o a quienes seducir. Así que finalmente dividieron a cada ser humano en dos, cada uno con dos brazos, dos piernas y una sola cara. Y nos convertimos en bípedos. No quedó ahí la cosa, porque al perder una mitad de nosotros mismos, la echamos en falta. Por eso, desde entonces nos dedicamos a buscar a nuestra otra mitad, desesperados, para sentirnos completos. Este sería, según el comediógrafo griego, el origen del *eros*, la búsqueda de la mitad que nos falta en otra persona, la persona amada. Eros y bipedismo en el mismo lote. Da que pensar.

La explicación del bipedismo atribuida a Aristófanes por Platón es quizá la primera de que tenemos noticia y, con toda seguridad, la más ajena a nuestra visión actual. Pero ha habido más. Y no es de extrañar porque, aunque

hay animales que se desplazan o pueden desplazarse caminando sobre dos extremidades, pocos son los mamíferos que lo hacen como forma de locomoción habitual, incluidos, como ya he apuntado, los primates. Por citar solo algunas de esas explicaciones, vean a continuación lo que han pensado tres eminentes naturalistas.

El francés Jean-Baptiste Lamarck, que propugnó un modelo de evolución de las especies basado en la transmisión en herencia de caracteres adquiridos, propuso en su *Filosofía zoológica*, de 1809, que «el bipedismo satisfacía el deseo de dominar una gran y extensa vista».

Charles Darwin, en *El origen del hombre*, de 1871, escribió:

Solo el ser humano se ha convertido en bípedo, y creo que podemos ver en parte cómo ha llegado a adoptar su actitud erecta, que constituye uno de sus caracteres más conspicuos. El hombre no podía haber alcanzado su actual posición dominante en el mundo sin el uso de sus manos, que están tan admirablemente adaptadas a actuar en obediencia a su voluntad... Pero difícilmente manos y brazos se hubieran hecho lo bastante perfectos para haber fabricado armas, o para haber lanzado con buena puntería piedras y azagayas, mientras se hubieran usado habitualmente para la locomoción y para sostener todo el peso del cuerpo, o, como antes se ha señalado, mientras hubieran estado especialmente adaptados para trepar a los árboles... Si supone una ventaja para el hombre sostenerse firmemente sobre sus pies y tener libres manos y brazos, de lo que, por su éxito preeminente en la batalla por la vida, no cabe duda alguna, entonces no veo yo razón por la que no hubiera sido ventajoso para los progenitores del hombre haberse hecho cada vez más erectos o bípedos. Así habrían sido más capaces de defenderse con piedras o palos, de atacar a su presa, o de obtener comida de otro modo. Los individuos mejor contruidos habrían tenido más éxito a la larga, y habrían sobrevivido a la larga^[8].

Y Richard Dawkins, archiconocido zoólogo, apóstol de la evolución y gran escritor científico, publicó en marzo de 2019 este tuit:

¿Por qué evolucionó el bipedismo? He aquí mi teoría memética. El bipedismo temporal es esporádico en primates: un truco eminentemente imitable, la demostración conspicua de una habilidad envidiable. Creo que el meme de la moda bípeda se expandió culturalmente, desencadenando una coevolución meme/gen (inc selección sexual).

El tuit resumía, de hecho, una idea que ya había desarrollado antes de forma más extensa en 2004, vinculando la adopción de la «moda» de la postura con la selección sexual (véase anexo I).

Las ventajas que invocaban Lamarck —capacidad para ver más lejos— y Darwin —la posibilidad de utilizar las manos con diferentes funciones, como la de acarrear objetos o fabricar herramientas—, en las citas incluidas en el texto, con ser seguramente reales, no explican por qué razón no actuaron como presiones selectivas en otros linajes de animales que compartieron entorno y condiciones con los primeros homínidos. Ninguna de estas hipótesis, ni, para el caso, el resto de las que se han propuesto, cuenta con

respaldo empírico suficiente. Volveremos sobre estas cuestiones más adelante, pero he querido empezar planteando la incógnita del bipedismo y su origen porque en lo que sigue no dejará de aparecer.

DENTRO DE UN ORDEN

La conozcamos o no, todos tenemos una familia. Todos pertenecemos a un linaje que se ha ramificado a lo largo de generaciones desde algún antepasado común. Los seres humanos, junto con varios centenares de especies más, pertenecemos al orden Primates. Hay una serie de rasgos que comparten la mayor parte de los miembros del grupo. Los pulgares de pies —salvo en la especie humana— y manos son oponibles, lo que permite ejercer una pinza de presión. En los seres humanos, dadas nuestras especializaciones musculoesqueléticas y nerviosas, esa pinza ha dado lugar a una de precisión. Más controvertida resulta la idea de la posible extensión a los primates antropomorfos de ese rasgo. Las manos y, en algunos casos, los pies son prensiles, de manera que pueden utilizarse para agarrar objetos o asirse. La mayor parte de las especies tienen, en vez de garras, uñas planas en la parte superior de los extremos de los dedos de manos y pies, y en la cara inferior almohadillas táctiles muy sensibles; todo ello les confiere una gran destreza. La locomoción se basa sobre todo en las extremidades traseras, lo que quiere decir que son esas extremidades las que hacen la mayor parte del trabajo y el centro de gravedad está más próximo a ellas que a las delanteras. El hombro tiene gran capacidad de giro gracias a la arquitectura de sus articulaciones, lo que facilita los movimientos en el entorno arbóreo. Hay una gran diversidad de tamaños en este grupo; varían desde el lémur ratón de Berthe, de 30 g, hasta el gorila oriental, de más de 200 kg. Las hembras tienen camadas pequeñas, y la gestación y los periodos juveniles son más largos que en otros mamíferos de tamaño similar.

En los primates de vida diurna el olfato no está muy desarrollado. En cambio, el sistema visual sí lo está. Sus ojos son grandes, las órbitas oculares se encuentran en posición frontal y proporcionan visión estereoscópica, tienen gran agudeza visual y, salvo los de vida nocturna, visión en color. El tamaño del encéfalo en relación con el del cuerpo es grande en comparación con el del resto de los mamíferos. Hay quien ha propuesto que ese tamaño es consecuencia, precisamente, de la importancia de la visión en nuestro grupo. Se requiere mucha precisión a la hora de localizar objetos si se vive en las ramas, en tres dimensiones. La capacidad para ver en color, propia de los

primates diurnos, parece relacionada con la necesidad de identificar correctamente los frutos y su estado de madurez, pues la fruta es uno de los alimentos más valiosos y habituales para gran parte de los miembros de nuestro orden. Dependemos, quizá por esa razón, del sentido de la vista más que el resto de los mamíferos, y bastante menos del sentido del olfato, que es el sistema sensorial más importante en la mayoría de los miembros de nuestra clase. Estas características, dentro de los primates, están más desarrolladas en los simios —infraorden *Simiiformes*—, incluidos los hominoideos —entre quienes nos encontramos nosotros—, y mucho menos en los loris y los lémures. Dado que una información visual tan completa —color y visión estereoscópica de precisión— requiere una capacidad de procesamiento muy alta, habría sido necesario un encéfalo de tamaño relativamente grande. El mayor coste energético de un encéfalo grande se habría visto satisfecho por una dieta basada principalmente en fruta madura, fácilmente digerible y con suficiente contenido energético. Resulta significativo a esos efectos que los encéfalos de los primates frugívoros sean de mayor tamaño que los de aquellos que se alimentan de hojas.

Gran parte de los primates somos omnívoros; consumimos una variedad notable de alimentos. Pero teniendo en cuenta cuál es nuestro origen, no debe extrañar que el principal sea el que ofrecen los bosques. Esa es, seguramente, la razón por la que la mayoría de los primates incorporamos en la dieta frutos que, como ya se ha dicho, se digieren con facilidad y tienen un contenido energético alto. Se da la circunstancia curiosa de que, salvo los lémures y los lorisoides, los primates, al contrario que la mayoría de los demás mamíferos y vertebrados, no somos capaces de sintetizar vitamina C: en algún momento de nuestro desarrollo evolutivo perdimos esa capacidad, lo que implica que debemos adquirir esa vitamina a través del alimento. De hecho, no es casual que los grupos animales incapaces de sintetizarla (peces teleósteos, algunas aves paseriformes, algunos murciélagos, conejillos de Indias y los primates citados) tengamos una dieta muy rica en vitamina C. De lo contrario, la selección natural no habría permitido que perdiésemos esa facultad. Las excepciones más notorias a la condición omnívora son los geladas, por un lado, que comen hierba casi de forma exclusiva, y los tarseros, por el otro, los únicos carnívoros estrictos. En el resto de las especies, lo normal es que haya más productos vegetales en la dieta, pero que esta también incluya pequeños animales, como insectos, otros invertebrados, huevos de pájaros y pequeños vertebrados, como pájaros, lagartijas, ardillas y murciélagos. En lo relativo a la dentición, los molares no son muy especializados, y hay un máximo de dos

incisivos, un canino, tres premolares y los molares en cada lado de las mandíbulas superior e inferior.

Como he apuntado antes, todos tenemos una familia. La nuestra es *Hominidae*, una familia de primates sin cola que incluye a nuestra especie y a nuestros parientes más próximos, orangutanes, gorilas, chimpancés y bonobos. En las líneas que siguen estarán muy presentes esos familiares y, en especial, los chimpancés y bonobos, porque hace tan solo unos 7 Ma, compartimos con ellos un ancestro antes de divergir, el último ancestro común (LCA)^[9].

PRIMEROS PASOS

Desconocemos la identidad del último antepasado común de chimpancés y seres humanos. La divergencia entre los dos linajes se produjo hace unos 7 Ma^[10], aunque es posible que esa escisión se prolongase durante varios millones de años y cursase con frecuentes hibridaciones entre ambos. En todo caso, lo que sí parece claro es que en la transición del antepasado común de los actuales géneros *Pan* (chimpancés y bonobos) y *Homo*, hasta la aparición de este último, ha habido varias especies, incluidas a su vez en más de un género (véase anexo III).

Los descubridores de *Sahelanthropus tchadensis* y *Orrorin tugenensis*, de 7 y 6 Ma de antigüedad, respectivamente, han defendido que esas especies eran capaces de desplazarse sobre las extremidades posteriores, al menos parcial u ocasionalmente. Pero esta es una noción muy controvertida; al respecto, no hay acuerdo entre los especialistas. Dice el paleoantropólogo estadounidense Jeremy DeSilva que «a comienzo del siglo XXI, la evidencia^[11] publicada de que estos simios antiguos eran bípedos consistía en un cráneo en pedazos del Chad (*S. tchadensis*), un fémur roto de Kenia (*O. tugenensis*), y un hueso diminuto de un dedo del pie de Etiopía (*Ardipithecus kadabba*); como había señalado un investigador, «podías poner toda esa evidencia de los orígenes del caminar erguido en la bolsa de la compra y todavía te quedaba mucho espacio para meter las compras»^[12]. En otras palabras, el problema radicaba (y, en cierto modo, radica) en la pobreza del registro fósil de esas especies. En tanto no se complete con nuevos y mejores especímenes, no será fácil atribuir con certeza la condición bípeda a ninguna de ellas.

Ardipithecus ramidus (de hace 4,4-4,1 Ma) es el primer homínido del que se dispone de un esqueleto fósil bastante completo. Habitaba bosques no tan

cerrados como las selvas ecuatoriales. El equipo que lo descubrió le atribuyó capacidad para caminar erguido, tanto por las ramas como por el suelo, aunque no estaba tan bien adaptado, como *Australopithecus*, a dar largas y extenuantes caminatas. Andaban de un modo diferente a como lo hacemos nosotros, más ineficiente, pero mejor que los actuales chimpancés y gorilas, con una mayor eficiencia y estabilidad. Lo interesante es que ese bipedismo incipiente no puede considerarse una adaptación a un entorno desprovisto de arbolado, como se ha creído durante mucho tiempo, sino que ya resultaba útil en el interior del bosque. Se trataría, por tanto, de una preadaptación que, más adelante, habría permitido explorar posibilidades de mucho más alcance.

Especialistas como Owen Lovejoy y Tim White, líder del equipo que descubrió su esqueleto y lo describió, sostienen que *Ardipithecus ramidus* es la prueba definitiva de que nuestros ancestros nunca se desplazaron sobre el dorso de las falanges intermedias de las manos, como hacen gorilas y chimpancés. En su opinión, hubiera resultado mucho más difícil construir un ser humano a partir de un chimpancé que el proceso inverso, ya que la anatomía del chimpancé es demasiado especializada como para constituir la materia prima sobre la que desarrollar un primate bípedo. Estos autores proponen que ambos linajes, el de los chimpancés y el de los seres humanos, se separaron de un homínido más generalista y cada uno de ellos habría seguido una trayectoria evolutiva diferente. También subrayan la importancia de considerar a los chimpancés como lo que son, homínidos muy especializados, y no reliquias de un tiempo pasado que han permanecido sin evolucionar desde los últimos 6 o 7 Ma.

El análisis de los restos óseos de *Ar. ramidus* y de la anatomía de los homínidos actuales ha suscitado diversas hipótesis con relación a las características del antepasado común de chimpancés y seres humanos. Hay quienes sostienen que sería un cuadrúpedo palmígrado —que coloca toda la palma de la mano o la planta del pie sobre el sustrato sobre el que se desplaza— con adaptaciones que le permitirían mantener el tronco erguido, y quienes, por su parte, creen que serían muy similares a los chimpancés actuales.

En lo que al bipedismo y sus orígenes se refiere, el paleoantropólogo Juan Luis Arsuaga afirma en su último libro que «Con toda seguridad el LCA no era bípedo, ni siquiera torpemente, así que ¿cuando el LCA bajaba al suelo se apoyaba sobre las palmas de las manos o se apoyaba sobre los nudillos?». Y se responde a sí mismo: «La anatomía comparada no da respuesta a nuestras preguntas, y los fósiles tampoco aportan una solución definitiva al problema, aunque esperemos que no por mucho tiempo. De momento, la opinión de los

expertos es que nuestro último antepasado común con los chimpancés no era como estos, sino un hominoideo menos especializado, con un repertorio mayor de movimientos». Si el LCA no era bípedo y si, como afirman los paleoantropólogos Tim White, Owen Lovejoy y colaboradores, *Ardipithecus* representa un puente evolutivo, adaptativo, ecológico y anatómico entre *Australopithecus* y el ancestro común de chimpancés y seres humanos, los inicios de la bipedestación habría que ubicarlos entre el último ancestro común de chimpancés y seres humanos y *Ardipithecus*.

A PLENO SOL

Una de las hipótesis que me resultan más atractivas para explicar el origen del bipedismo en nuestro linaje es la que desarrolló y propuso el antropólogo Peter Wheeler en las dos últimas décadas del siglo pasado. La postura erguida minimiza la incidencia solar sobre el organismo, porque expone menos superficie corporal durante las horas más cálidas del día (parte superior de la cabeza y hombros, principalmente). Además, facilita el intercambio de calor por convección, porque al elevarse a mayor altura del suelo, aumenta el recorrido de las corrientes convectivas de aire a lo largo de la superficie del cuerpo en posición vertical. Se reduce de ese modo la necesidad de refrigerarlo (menos carga de calor) mediante la evaporación que sigue a la transpiración y, por lo tanto, la necesidad de agua. En favor de esta hipótesis, Peter Wheeler esgrime el hecho de que los homínidos carecen de una *rete mirabile* carotídea como la que tienen otros mamíferos adaptados a climas cálidos (véase coda al final del capítulo sobre las *retia mirabilia*). Nuestros antepasados homínidos, al carecer de un dispositivo como ese, someterían a sus encéfalos a un alto riesgo de sobrecalentamiento en ambientes cálidos si no poseyesen alguna adaptación específica que evitase la sobrecarga de calor. La objeción que se ha opuesto a esa hipótesis es que si los primeros homínidos bípedos —como *Ardipithecus*— no eran seres de la sabana, como se ha indicado antes, sino que habitaban el interior de los bosques y zonas húmedas, ese factor no habría ejercido apenas efecto, ya que bajo la cubierta arbórea la postura erguida no protege del sobrecalentamiento.

Ahora bien, aunque el argumento de Wheeler no sirva para explicar por sí solo el origen del bipedismo en el interior de los bosques, sí es válido para lo que los antropólogos Tamás Dávid-Barrett y Robin Dunbar denominan «una locomoción bípeda eficiente». Tal y como apuntan estos investigadores, no habrían sido las ventajas derivadas de la regulación térmica las que

impulsaron la evolución inicial del bipedismo en el linaje de los homínidos, pero sí las que le habrían dado un impulso conforme el bosque fue dando paso a un entorno más abierto y los homínidos hubieron de desplazarse con frecuencia atravesando descampados sin cobertura arbórea. Habría que distinguir, según esta hipótesis, los factores que promovieron la adopción de la locomoción bípeda competente, aunque imperfecta, en los árboles — asociada quizá con pies y extremidades inferiores todavía capaces de un movimiento arbóreo eficiente, como en *Ardipithecus*— y los que facilitaron un posterior cambio radical en la estructura del pie que permitió un tipo de locomoción bípeda más eficiente —como en *Australopithecus* (del que me ocuparé en el capítulo 3)—. En un entorno de bosque abierto, en el que los homínidos se veían expuestos al sol durante periodos no demasiado largos, la ventaja, en términos de carga de calor, para individuos bípedos, podía ser del orden de un 10 %. Ese porcentaje parece pequeño, pero a la selección natural seguramente no se le parezca. Le sobra, incluso, para actuar a su modo. Dávid-Barrett y Dunbar sostienen que si el bipedismo parcial proporcionó a los australopitecos una ventana de oportunidad ecológica que les permitiera ocupar nuevos hábitats terrestres, es probable que la regulación térmica haya ejercido un efecto adicional importante para la locomoción bípeda eficiente, lo que habría provocado la transición final a adaptaciones esqueléticas propias del género *Homo*.

CAMINANTES ECONÓMICOS

Otra de las hipótesis que se ha manejado es que el bipedismo quizá sea energéticamente más eficiente que la locomoción sobre cuatro extremidades. Lo cierto es que, si se compara el desplazamiento sobre el suelo de chimpancés y gorilas con el humano, el nuestro es más económico. En estudios de laboratorio en los que se han colocado máscaras conectadas a analizadores de oxígeno a chimpancés mientras caminan en una cinta móvil (sobre dos o sobre cuatro extremidades) se ha estimado que para recorrer la misma distancia gastan entre dos y cuatro veces más energía que nosotros. Los chimpancés, de hecho, suelen andar poco: entre 2 y 4 km diarios, y por la misma cantidad de energía una persona puede caminar entre 4 y 12 km. Pero la hipótesis del ahorro energético tiene dos problemas.

Uno es que, aunque los chimpancés gastan bastante más energía que los humanos al desplazarse, gastan la misma sobre cuatro extremidades que sobre dos. El mayor gasto de los chimpancés no es debido a que lo hagan sobre

cuatro extremidades, sino a la forma de dar los pasos de unos y de otros, mucho más eficiente en los seres humanos por razones biomecánicas. Por otro lado, tan importante o más que el ahorro de energía que hubiera podido suponer a nuestros ancestros el caminar sobre dos pies fue el hecho de que en algún momento del pasado de nuestro linaje se produjo la sustitución de fibras musculares rápidas y fatigables por fibras lentas y resistentes (véase capítulo 5), lo que permitió alargar el tiempo hasta que sobreviene la fatiga. Ambos tipos de ventajas —biomecánicas y de resistencia— permitieron alargar las distancias recorridas por los primeros homínidos —*Australopithecus*, especialmente—, y ello a la vez que se mantuvieron las adaptaciones arborícolas en las extremidades superiores, para trepar a los árboles a conseguir alimento y dormir.

El otro problema es que, aunque nuestro caminar sea más económico que el de los chimpancés, la diferencia entre la eficiencia energética de los antecesores de estos y la de los nuestros habría sido, seguramente, muy inferior; por tanto, la ventaja habría sido marginal para los primeros homínidos. Ahora bien, si estos podían recorrer distancias más largas que sus antecesores utilizando la misma cantidad de energía, eso pudo haber supuesto una ventaja significativa una vez que las selvas empezaron a aclararse, fragmentarse y abrirse, y los alimentos preferidos se hicieron más escasos y dispersos. Para los homínidos que, como los australopitecos, se aventuraron por terrenos cada vez más despejados, esa ventaja pudo ser ya relevante.

Dicho esto, también conviene advertir de que resulta de utilidad dudosa comparar la eficiencia energética de los seres humanos, o la de nuestros ancestros, con la de los chimpancés actuales. Esta comparación implicaría asumir de partida que los chimpancés no han evolucionado desde la divergencia de los dos linajes —de chimpancés y de humanos—, algo que, como hemos visto antes, resulta muy improbable. Si, como proponen Lovejoy y White, el antepasado común había sido un homínido generalista y los chimpancés han visto modificada su anatomía y adquirido una mayor capacidad para ascender verticalmente, colgarse de las ramas y dar piruetas con facilidad, entonces carece de sentido contrastar las eficiencias energéticas de las formas de desplazamiento actuales de chimpancés y seres humanos a los efectos de dilucidar cuáles fueron las presiones selectivas que actuaron hace 7 Ma, porque ninguna de las dos formas existía mientras se producía la divergencia.

MÁS DE UNA VENTAJA

El paleontólogo Owen Lovejoy, quien ha llevado al extremo una hipótesis que incidía en la importancia de disponer de las extremidades superiores para acarrear comida, vinculó la capacidad para transportar alimentos con la formación de parejas reproductivas estables. Según su hipótesis, los machos habrían desarrollado esa capacidad, de manera que pudieron aprovisionar a las hembras de la especie; como consecuencia, esta nueva situación habría propiciado tanto la formación como el mantenimiento de un vínculo duradero entre ambos, al haber disminuido la necesidad de competición entre machos para el acceso a las hembras. Pero esta hipótesis tiene al menos dos problemas. Uno es que no explica por qué razón fue el nuestro el único linaje que desarrolló el bipedismo, porque igual que los homínidos, otros primates podrían haberse visto sometidos a esa misma presión selectiva con un resultado equivalente. Y el otro problema —más serio, en mi opinión— es que ignora el papel que juegan las hembras de los primates en la búsqueda y consecución de alimento, que es, en todos los casos que se han examinado, muy importante, más, incluso, que el que juegan los machos en la mayoría de las especies y bajo un gran número de circunstancias.

Seguramente las cosas no cursaron de forma tan enrevesada. Hacia el final del Mioceno, el espacio que ocupaban los árboles se redujo y el de la pradera se amplió debido al enfriamiento del planeta y a la cada vez mayor estacionalidad de las precipitaciones. Por ese motivo, los primeros homínidos hubieron de permanecer más tiempo moviéndose en el suelo que recogiendo frutas de los árboles. Una reducción de la cobertura arbórea del 90 al 30 %, por ejemplo, habría supuesto tener que triplicar la superficie de terreno en el que se alimentaban. Para un homínido de características similares a las de los chimpancés, esto habría implicado tener que cubrir unos 50 km² para llegar al número de árboles suficientes para proveerse de las frutas necesarias para subsistir, una limitación considerada muy importante hasta hace poco tiempo, dado su modo de locomoción. Hoy, sin embargo, sabemos de la existencia de grupos de chimpancés de sabana que tienen rangos de desplazamiento diarios superiores a 50 km²; haría falta saber, eso sí, si los antepasados de los chimpancés tenían esa misma capacidad cuando se empezó a aclarar y fragmentar la selva. Es posible que se trate de un hábito adquirido de manera reciente.

Lo más probable es que los antecesores de los chimpancés, al retroceder el bosque, quedasen confinados en zonas en las que la cobertura arbórea era, al menos, de un 50 % de la superficie del terreno. Los homínidos como *Ardipithecus*, sin embargo, que ya estaban capacitados para desplazarse

erguidos sobre las dos extremidades inferiores con cierta facilidad, pudieron ampliar su área de alimentación a espacios más abiertos. Sea como fuere, presiones selectivas de diversa índole favorecieron adaptaciones que facilitaron el caminar sobre dos piernas, a la vez que las extremidades superiores conservaban la capacidad para trepar a los árboles para conseguir fruta y evadir el acoso de posibles depredadores. El paleoantropólogo José María Bermúdez de Castro, en línea con lo anterior, destaca que los primeros homínidos pudieron hacer incursiones de duración limitada de vez en cuando en terreno abierto. De esa forma habrían frecuentado zonas cada vez más diáfanas, lo que habría impulsado un mayor desarrollo de la bipedestación. Solo entonces se habrían beneficiado de las ventajas adicionales que proporciona la posibilidad de permanecer y caminar de forma erguida. Así, al tener los pies en el suelo, como diría el personaje de Steinbeck, los homínidos también disponían de acceso más directo a los recursos del suelo —por ser más fácilmente visibles— así como a los de las ramas no demasiado altas, sin que eso impidiera que pudieran moverse con cierta soltura por espacios abiertos, tres posibilidades muy ventajosas en el entorno que se iba configurando en el este de África a lo largo del Plioceno. A las ventajas del bipedismo ya expuestas, podemos añadir que, al desplazarse erguidos, sus practicantes estarían capacitados para otear entre la vegetación de la sabana (el argumento de Lamarck), para vadear un río, un lago poco profundo o una zona pantanosa (sin tener que nadar), o para transportar, manipular y lanzar cosas (el argumento de Darwin).

La discusión anterior ilustra un fenómeno frecuente en biología evolutiva. En muchas ocasiones, una determinada presión selectiva propicia o facilita el desarrollo de un rasgo que, más adelante, acaba siendo ventajoso por razones distintas. La presión selectiva que permite su mantenimiento o promueve su mayor desarrollo posterior es, por tanto, otra. Esas adaptaciones cuya utilidad y función cambia con el paso del tiempo se denominan exaptaciones. También es relativamente común que haya rasgos ventajosos por diferentes motivos que actúan a la vez o con ligeros desajustes de tiempo. Los biólogos debatimos acerca de cuál es «la» presión selectiva, cuando, en realidad, en muchas ocasiones no cabe atribuir a un único factor esa condición.

EL MENÚ DEL DÍA DE LOS HOMÍNIDOS

Los primates obtienen la energía y los nutrientes esenciales que necesitan de fuentes de alimento muy variadas. La principal fuente de carbohidratos son

los azúcares simples de la fruta. Los insectos proporcionan una buena fuente de grasas. La goma o resina de los árboles —esa sustancia que producen en respuesta al daño en su superficie— también es una fuente importante de carbohidratos para algunos. La mayor parte de sus proteínas las consiguen atrapando y comiendo insectos o, también, de hojas jóvenes. De hecho, algunas especies tienen adaptaciones especiales que facilitan la fragmentación de la celulosa, lo que las capacita para digerir mejor las proteínas contenidas dentro de las células de las hojas maduras. Aunque las semillas proporcionan una buena fuente de vitaminas y grasas, muchas plantas las empaquetan dentro de cáscaras duras que resultan muy difíciles de utilizar por sus consumidores potenciales.

Para caracterizar el itinerario adaptativo que va desde los antepasados comunes a chimpancés y seres humanos hasta los albores del género *Homo*, nos interesa fijarnos en las características de los otros homínidos. Al fin y al cabo, son nuestros parientes vivos más cercanos, y lo más probable es que nuestro antepasado común tuviese un modo de vida más bien selvático, con recursos alimenticios propios de ese medio y similares, seguramente, a los que utilizan ellos. La dieta de los otros miembros de nuestra familia se basa sobre todo en plantas, con frutas y hojas que representan, aproximadamente, un 90 % de la energía que ingieren. Las hojas, los tallos y otras partes estructurales forman la mayor parte de la comida de los gorilas, que van desde un 50-60 % en las poblaciones de las zonas bajas occidentales hasta más del 80 % en los de montaña. Para chimpancés, bonobos y orangutanes, las frutas representan del 60 al 70 % de la dieta, pero las hojas siguen siendo una fuente importante de energía, ya que proporcionan alrededor del 20 % de lo que comen, en términos calóricos. A esto hay que añadir que, para todos estos primates antropomorfos, las dietas varían con la estación del año y entre diferentes zonas en respuesta a los cambios en la disponibilidad de alimentos, en especial de las frutas.

Los hominoideos compartimos una peculiaridad metabólica. Mientras la mayoría de los mamíferos tienen concentraciones sanguíneas de ácido úrico de entre 10 y 20 mg/l, los miembros de la superfamilia *Hominoidea* las tenemos entre 3 y 10 veces más altas. Si le han hecho análisis de sangre hace poco tiempo, quizá recuerde que no es aconsejable que tenga usted más de 70 mg/l, porque el ácido úrico es muy insoluble y tiene la mala costumbre de formar cristales y acumularse en lugares donde puede hacer mucho daño. Los valores considerados normales se encuentran entre 36 y 65 mg/l, en hombres, y entre 25 y 65 mg/l, en mujeres. La razón de esa coincidencia en los valores

de ácido úrico en la sangre de los hominoideos es que todos nosotros carecemos de uricasa, la enzima^[13] que permite que se degrade el ácido úrico a sustancias más solubles, que son después eliminadas en la orina. Ya hace unos 60 o 70 Ma, cuando los primates divergieron del resto de los mamíferos, se empezaron a producir cambios en la uricasa que provocaron una pérdida progresiva de su capacidad. Pero para los hominoideos, las cosas cambiaron de forma mucho más drástica hace cerca de 20 Ma. Desde entonces en los dos linajes —gibones, por un lado, y homínidos, por el otro— se ha producido de forma paralela lo que en jerga genética se denomina una pseudogenización. En otras palabras: el gen que codifica la uricasa ha mutado y está averiado, no produce la enzima y, como consecuencia de ello, nuestras concentraciones de ácido úrico son muy altas.

Lo sorprendente es que la avería del gen de la uricasa se extendiera y haya perdurado en el tiempo. Si sus efectos, por no limitar las posibilidades de dejar descendencia a los afectados, fuesen simplemente neutros, podría ocurrir que hubiese individuos con el gen averiado y otros con el gen funcional, trabajando con normalidad. Pero si todos los individuos de las especies afectadas carecen de la capacidad para degradar ácido úrico, es posible que de ello se derive alguna ventaja. Según una hipótesis ya antigua, el ácido úrico, al tener efectos antioxidantes, podría prevenir el desarrollo de tumores. El problema de las hipótesis que atribuyen efectos anticancerígenos a un determinado rasgo y basan en esos efectos el haber sido seleccionado es que el cáncer no incide en el potencial reproductor de forma significativa, pues es muy infrecuente en personas en edad de reproducirse.

Más verosímil resulta otra hipótesis que vincula la permanencia de la avería del gen de la uricasa a un fenómeno que sí pudo tener valor adaptativo. El ácido úrico facilita la conversión de la fructosa —el azúcar característico de la fruta— en grasas en las células hepáticas. Algunos especialistas sostienen que hace entre 15 y 20 Ma, al comienzo del Mioceno, el paulatino enfriamiento del planeta afectó a la dieta de los primeros hominoideos, especialmente a los que habían migrado al sur de Eurasia (véase anexo III), tal y como se infiere de las piezas dentales fosilizadas. El entorno en el que vivía el ancestro común de los homínidos y los gibones no solo se hizo más frío, sino que seguramente se hizo más estacional, con inviernos más severos. De ese modo, los frutos, uno de los principales sustentos de nuestros antepasados, pudieron desaparecer o escasear mucho durante el invierno. En esas circunstancias, habría sido especialmente valioso contar con un mecanismo a través del cual la fruta, disponible en periodos de abundancia,

podiese transformarse con facilidad en reservas de energía que ayudasen a superar el invierno hasta la llegada de la siguiente estación de bonanza. Hay que tener en cuenta que los azúcares de la fruta no se pueden almacenar, deben utilizarse en el momento. Y, sin embargo, su conversión en grasas permite que esa energía quede almacenada. Esa situación no se habría producido en un entorno con pocas fluctuaciones estacionales, pero sí en uno marcado por un fuerte contraste entre las diferentes épocas del año, como pudieron ser las regiones ribereñas del Mediterráneo. La pérdida de la uricasa pudo, de esa forma, haber proporcionado una ventaja para quienes la experimentaron, al amplificar los beneficios de la fructosa para la formación de reservas de grasa utilizables como fuente de energía en los periodos de escasez.

Otra peculiaridad, en este caso de los miembros africanos de la familia *Hominidae*, tiene que ver con el consumo de frutas fermentadas. Los gorilas, chimpancés, bonobos y la mayoría de los seres humanos podemos metabolizar el alcohol, pero los orangutanes no pueden. Por ello, dependiendo de las circunstancias, ha podido ser una fuente de energía importante, antes incluso de adquirir la tecnología necesaria para producirlo, guardarlo, distribuirlo de manera controlada y pagar no pocos impuestos por consumirlo. La enzima alcohol deshidrogenasa 4 de nuestros ancestros más antiguos no oxidaba el etanol de forma eficiente, pero una mutación hace unos 10 Ma permitió a los homínidos africanos hacerlo de forma que el alcohol pudiese aportar una fracción significativa de la energía en la dieta. Nuestros antepasados adquirieron la capacidad para aprovechar metabólicamente el alcohol de forma eficiente algo antes de que empezasen a hacer incursiones por espacios abiertos, por lo que ya desde el inicio de la transición al nuevo medio, contaron con ese elemento a su favor. Que la mutación haya quedado fijada en gorilas, chimpancés y bonobos indica que ha sido, y es, valiosa para ellos. Los orangutanes no se beneficiaron de la misma mutación porque su linaje ya se había separado del nuestro cuando se produjo. Y para los seres humanos, fue seguramente ventajosa durante el Pleistoceno y, más aún, en el Holoceno, cuando se empezaron a producir bebidas alcohólicas basadas en la fermentación controlada de la cebada, la uva o el arroz.

Quién nos iba a decir que dos de nuestras características metabólicas más singulares tuviesen unos antecedentes vinculados al aprovechamiento de la fruta fuera de la estación en que madura. De la fruta normal obtuvimos el beneficio de su almacenamiento en forma de grasa, y de la fermentada, el del aprovechamiento del alcohol como fuente de energía. Eso sí, en ambos casos

ha habido que pagar un precio. Por un lado, el ácido úrico y el etanol no son, precisamente, sustancias inocuas. Y por el otro, esas fuentes de energía contribuyen a la alta prevalencia de obesidad que sufren nuestras sociedades.

Todas las especies de homínidos consumen insectos en la naturaleza, pero solo los chimpancés y los bonobos cazan y consumen vertebrados con regularidad. En cualquier caso, no se trata de su fuente principal de alimento. No se conocen casos confirmados de caza por gorilas, y es muy rara en los orangutanes, aunque estos han sido fotografiados pescando peces con la ayuda de una vara de cierta longitud y punta afilada. Los chimpancés cazan regularmente, a menudo monos u otros primates. Los bonobos también cazan y con frecuencia se concentran más en pequeños ungulados. El consumo de carne en los chimpancés varía mucho entre comunidades y a lo largo del tiempo, desde menos de 0,01 hasta 0,19 kg por día, y los machos — particularmente los de mayor rango— generalmente obtienen más que las hembras.

La dieta de los homínidos no humanos, en general, es rica en fibra, pero no lo es tanto en contenido energético. Aunque podamos decir de los chimpancés que son omnívoros, tienen una marcada tendencia a comer materia vegetal. Las plantas, en general, no son fáciles de digerir, por lo que suelen ser necesarios dispositivos especiales en el sistema digestivo y el concurso de una microbiota simbiote que ayude en la tarea, máxime cuando se trata de procesar materiales celulósicos y ligninas^[14]. Su digestión suele requerir tiempos de tratamiento largos, así como la intervención secuencial de procesos diversos, cada uno de los cuales está especializado en una fase. Uno de los casos más extremos es el de los mamíferos rumiantes, con un sistema digestivo con varias cámaras y una diversidad impresionante de microorganismos en su interior. Los primates no llegan a esos extremos, pero basta contemplar el abdomen de un gorila para percatarse de que su sistema digestivo es muy grande, mientras que el de los chimpancés —aunque no sean, en proporción, de tamaño equivalente— tiene también unas dimensiones considerables. Dado que parte de los vegetales que comen tienen un contenido energético relativamente bajo, los chimpancés necesitan ingerir cantidades respetables de alimento. Por este motivo, han de dedicar muchas horas a adquirirlo y masticarlo. Y luego, lo retienen largo tiempo en el interior del sistema digestivo, para obtener así el máximo rendimiento posible. Por las razones antes dadas, es verosímil que nuestro antepasado común tuviese un comportamiento alimenticio y una fisiología digestiva similares a los descritos aquí para los chimpancés.

LA DIETA DE LOS PRIMEROS HOMININOS

La adaptación a la vida en el suelo y espacios más abiertos introdujo dos nuevos elementos respecto a la vida en la selva. Por un lado, el aumento de la aridez, que es el factor que había propiciado la apertura de los espacios de bosque y la extensión de la sabana, hizo que las frutas fueran cada vez más escasas y, a cambio, hubiese más hierba disponible. Las hojas de hierba pueden ser suficientemente alimenticias cuando están verdes incluso para primates con estómagos simples, pero en la estación seca se hacen más duras y fibrosas. Por otro lado, la vida en entornos más abiertos exigió, muy probablemente, la adopción de hábitos que evitasen a los depredadores, manteniéndose más activos en las horas centrales del día y menos en los amaneceres, atardeceres y la noche, que es cuando aquellos son más activos. Pero eso les habría obligado, con toda seguridad, a ser más flexibles y oportunistas con la comida y a aprovechar todo lo que fueran encontrando. Dado que la vida sobre el suelo los colocaba en una situación de más vulnerabilidad, no se podían permitir ser demasiado exquisitos con la comida.

A partir de las características conocidas de su dentición —los incisivos anchos como espátulas, por ejemplo— puede inferirse que los primeros homininos se alimentaban cuando podían de frutos maduros, como los primates antropomorfos. Las muelas con corona baja son idóneas para machacar la pulpa de frutas fibrosas. Pero el hecho de que tuviesen muelas algo mayores y más gruesas que los chimpancés sugiere que también consumían cantidades significativas de materiales vegetales más correosos, como tallos y hojas. La dieta de *Sahelanthropus*, por ejemplo, habría incluido fruta, hojas, nueces, semillas y raíces, y quizá también insectos y pequeños vertebrados. Se trataría de un primate omnívoro, aunque en su dieta predominase la fracción vegetal; en ese sentido, no habría diferido de los chimpancés actuales. *Ardipithecus ramidus* también habría sido omnívoro y quizá estuviera capacitado para utilizar plantas C4 —herbáceas de cierta dureza, principalmente— como alimento (véase anexo II). Dada su semejanza con los antecesores de los chimpancés y su cercano parentesco, es probable, además, que también comieran insectos y ocasionalmente cazaran pequeños vertebrados.

Esos elementos, junto con otros indicios, apuntan a que esos homininos comían toda la fruta que podían, pero también recurrían a materiales más pobres, fibrosos y difíciles de procesar. El consumo de esos recursos en mayor medida que los chimpancés pudo haber sido una consecuencia

inevitable del cambio en la vegetación, con la aparición de zonas cada vez más abiertas y la tendencia de esos primeros miembros de nuestro linaje a merodear en la frontera entre el bosque y la pradera.

CODA: LA «RETE MIRABILE» Y LA PERSISTENCIA EN EL ERROR

En general, se entiende por *rete mirabile* (red maravillosa; en plural, *retia mirabilia*) un complejo de arterias (rete arterial), venas (rete venosa) o ambos tipos de vasos, que se forma por la división de una o más arterias o una o más venas, dando lugar a muchos vasos de corta longitud que se conectan profusa y libremente entre sí y que después se reúnen para formar, a su salida, una o varias arterias o venas. Esta estructura vascular, que adopta la forma de red u ovillo, se encuentra localizada en sitios específicos del organismo de muchas especies de vertebrados. El nombre de cada *rete* viene dado por el principal vaso que la forma; aquí nos interesa la carotídea, esto es, la formada por la arteria carótida. La *rete mirabile* carotídea es un plexo arterial, intra o extracraneal, que está presente en una gran variedad de especies. En ellas, toda o gran parte de la sangre que llega al encéfalo pasa antes por la red, atravesando un seno venoso por el que circula en sentido contrario al de los vasos que conforman la red arterial, facilitando de esa forma la transferencia de calor de la sangre arterial a la venosa. Veamos, a modo de ejemplo, en qué consiste y cómo funciona la *rete mirabile* carotídea de un mamífero en concreto, la gacela de Thomson, cuando huye a gran velocidad de un guepardo, una situación en la que la gacela es susceptible de experimentar un golpe de calor.

El interior del cuerpo de la gacela puede encontrarse, por efecto del esfuerzo derivado de la carrera a gran velocidad, varios grados por encima de los 40 °C; a 44 °C, por ejemplo. La sangre que llega al encéfalo, sin embargo, lo hace a una temperatura que no supera los 41 °C, límite para que las neuronas no sufran daños irreversibles. En su camino hacia el encéfalo, la sangre que circula por la arteria carótida atraviesa la *rete mirabile* antes de llegar a su destino. La sangre, procedente del encéfalo, que circula por el seno venoso en cuyo interior se halla la red está a menor temperatura, porque la evaporación del líquido superficial de los orificios nasales la ha enfriado al pasar por allí; esto es, la evaporación de la humedad de los epitelios nasales ha extraído calor de la sangre venosa que pasaba al otro lado. De esa forma, la sangre de las arteriolas de la red maravillosa transfiere su calor a la venosa,

que viene refrigerada de la nariz. Al atravesar el seno, la sangre arterial reduce su temperatura en unos 3 °C. El calor se transfiere en contracorriente, puesto que las dos sangres, la arterial y la venosa, circulan en sentidos opuestos, lo que optimiza el intercambio. La gacela de Thomson no es el único animal que utiliza este mecanismo, pues bastantes ungulados domésticos también recurren a él cuando lo necesitan.

Las *retia mirabilia* tienen una bonita historia científica que no me resisto a contar. Su descripción y denominación corrió a cargo del médico y filósofo Galeno (Pérgamo, s. II), que estaba genuina y especialmente interesado por las estructuras a las que atribuía la condición de nexos entre el encéfalo y el sistema vascular. Galeno las consideraba esenciales para la conversión de los «espíritus vitales» en «espíritus animales», la esencia fluida a la que atribuía la consciencia y la actividad mental. Por este motivo, la red figura de forma destacada en sus escritos sobre el encéfalo humano: creía que era una de las sedes biológicas del alma, y su reverencia por esta estructura se transmitió como verdad revelada durante cientos de años.

Pero la *rete mirabile* resultó ser un espejismo, un verdadero fiasco. Los anatomistas renacentistas se percataron de que la formación en cuestión se encuentra en otros animales, pero no precisamente en humanos. En su *De Humani Corporis Fabrica*, de 1543, el anatomista Andreas Vesalio argumentó de manera persuasiva que los vasos sanguíneos en la base del encéfalo humano «no producen tal *plexo reticularis*» como el descrito por Galeno. Las extrapolaciones de las disecciones practicadas en otros animales habían resultado erróneas y sus conclusiones sesgadas por los tabúes culturales. Sin embargo, como símbolo de las misteriosas cualidades del encéfalo, la *rete mirabile* humana continuó siendo considerada una realidad mucho después de que se desacreditara científicamente. Cien años después de Vesalio, la obsesión de Galeno inspiró al poeta inglés John Dryden a escribir: «¿O es el trabajo de la fortuna, que en su cabeza / la curiosa red, que es para los fantasmas, se extiende / deja a través de sus mallas todo pensamiento menor / mientras que las ideas ricas solo se atrapan?».

El primer desahucio

Expulsó al hombre y puso delante del jardín de Edén un querubín, que blandía flameante espada para guardar el camino del árbol de la vida.

Génesis 3, 24

La expulsión del Paraíso, el primer desahucio^[15].

RAMÓN ANDRÉS, *Caminos de intemperie*

El 24 de noviembre de 1974 Donald Johanson, un joven antropólogo norteamericano que codirigía una excavación en el triángulo de Afar (Etiopía), descubrió unos restos fósiles. Consistían en un conjunto bastante completo de huesos del esqueleto de una hembra de australopiteco. Tenía alrededor de 3,2 Ma de antigüedad. Al fósil le dieron el nombre de Lucy, aunque su nombre científico es *Australopithecus afarensis*. La joven era de reducido tamaño: alrededor de un metro de altura y menos de 30 kg de peso. El cráneo era pequeño, aproximadamente del tamaño del de un chimpancé. Cuando murió, con unos diez u once años de edad, ya había dado a luz. Los restos de Lucy son muy importantes porque gracias a la morfología de su rodilla supimos que caminaba erguida. Hoy sabemos que los homínidos que la antecedieron ya eran capaces de desplazarse sobre las extremidades inferiores, pero Lucy lo hacía con más facilidad que ellos. Y aunque las características de su anatomía más notorias para el profano —la longitud de los brazos o el tamaño craneal, por ejemplo— nos recuerdan a los chimpancés, su facilidad para caminar erguida por el suelo colocaba a su especie en nuestro pasado evolutivo o muy próximo al mismo.

Pronto se cumplirán cincuenta años del descubrimiento de los restos de Lucy, quizá los más renombrados en la historia de la paleoantropología. Aquella joven nunca pudo imaginar que el suyo no sería un destino común. Sus restos no desaparecieron en la sabana, sino que fosilizaron, y tres

millones de años después, un descendiente de algunos de sus congéneres los encontró y gracias a ellos logró esclarecer una de las etapas más fascinantes de nuestro pasado.

LOS «MONOS DEL SUR»

El nombre *Australopithecus* surge de la combinación de la palabra latina *australis* (del sur) y de la griega *pithekos* (mono). Los australopitecos eran claramente bípedos, aunque algunos rasgos de su anatomía facilitaban que pudieran trepar a los árboles y colgarse o desplazarse por las ramas (véase anexo III). Parece lógico pensar que esa capacidad, más acusada cuanto más atrás nos remontemos, se habría ido perdiendo conforme la densidad arbórea se reducía durante el Plioceno y los bosques eran reemplazados por praderas con presencia variable de arbolado. Los australopitecos vivían en entornos más abiertos que *Ardipithecus* y lo más probable es que se moviesen de boscajes lacustres o de ribera a praderas arboladas, en paseos de ida y vuelta. Es probable, también, que hubieran de desplazarse cada día a lugares relativamente alejados en busca de comida. Atravesaban, seguramente, espacios peligrosos, expuestos a la amenaza de los depredadores. Y, cuando lo necesitaban y tenían la oportunidad, también trepaban a los árboles para conseguir alimentos, refugiarse de algún posible depredador o simplemente echarse a dormir. Al tener que desplazarse a distancias más largas que los anteriores homínidos, las ganancias en la eficiencia energética que proporcionaba su locomoción debieron de resultarles valiosas. Lo más probable es que no fuesen buenos corredores, pero eran caminantes eficientes. Aunque desde un punto de vista cinemático su caminar difiere del de los actuales seres humanos, desde un punto de vista funcional puede considerarse equivalente.

Al caminar erguidos, exponían una menor superficie corporal a la incidencia solar y se beneficiaban de la refrigeración gracias a corrientes convectivas de aire (capítulo 2), aunque, como veremos ahora, esa ventaja habría sido quizá de alcance limitado. Tamás Dávid-Barrett y Robin Dunbar, en un trabajo al que ya nos hemos referido antes, establecieron, mediante un modelo matemático cuyas primeras versiones se remontaban a los trabajos de Peter Wheeler, el balance térmico de un australopiteco a lo largo de un día típico. Aunque su objetivo era valorar la posible contribución del bipedismo a la regulación de la temperatura corporal, también sirvió para explicar la razón por la que los miembros de este género no podían vivir a nivel del mar ni, por

lo mismo, se han hallado restos de estas especies en lugares que, durante su existencia, se encontrasen por debajo de 1.000 m de altitud. A alturas sobre el nivel del mar inferiores, la temperatura habría sido demasiado elevada para el pelaje que presumiblemente cubría su cuerpo, y difícilmente hubieran podido tolerarla. Ese mismo hecho pudo haber impedido a los miembros de este género expandirse fuera del continente africano, algo que solo habría sido posible atravesando amplísimas zonas que se encuentran al nivel del mar y otras, más extensas incluso, que se encontraban por debajo de los 1.000 m de altitud. Por cierto, a los chimpancés les ocurre algo similar; viven en zonas cuya altitud media es de 500 m y ninguna de sus poblaciones se encuentra a nivel del mar. Los chimpancés desarrollan niveles muy moderados de actividad, tal vez porque su pelaje les impediría disipar el calor endógeno que inevitablemente provoca el despliegue de tareas más intensas.

UN MENÚ VARIADO

Durante el periodo en que vivieron los australopitecos —hace entre 4,2 y 1,9 Ma, en el Plioceno—, los árboles con frutos se hicieron cada vez más escasos. Muy probablemente ese cambio fue el que propició que a lo largo de la existencia del género *Australopithecus* se produjera una transición hacia una dentadura con molares más grandes y cubierta más gruesa de esmalte, adecuada para masticar de forma continua materiales correosos.

Vegetales duros de roer

Los restos de los primeros australopitecos —*Australopithecus anamensis*—, de hace entre 4,2 y 3,9 Ma, se han hallado desde el noreste de Etiopía hasta la región de Turkana, al norte de Kenia, en entornos ribereños o lacustres, en los que abundaban también restos de herbívoros ramoneadores. Su dieta consistía casi en exclusiva en plantas propias de zonas relativamente húmedas (C3). La composición isotópica del esmalte sufrió variaciones a lo largo del tiempo: aumentó la proporción de ^{13}C con relación a ^{12}C , lo que indicaría que las plantas de metabolismo C4 adquirieron cada vez mayor relevancia en su alimentación (véase anexo II). La proporción de ^{13}C en *Ardipithecus ramidus* y *Australopithecus anamensis* era similar a la de los chimpancés que viven hoy en ambientes de bosque abierto; sin embargo, hace 3,6 Ma fue aumentando progresivamente la presencia de ^{13}C en los restos de los australopitecos, por lo que cabe suponer que transitaron hacia una dieta más

basada en plantas duras, propias de zonas más secas (C4), difíciles de masticar. Fuera del jardín del Edén, hasta la comida era más correosa.

Quienes investigan la dieta de los animales del pasado, incluida la de nuestros ancestros, se valen del hecho de que la selección natural actúa de manera intensa sobre las piezas dentales, ya que tanto su forma como su estructura condicionan en gran medida la capacidad de un animal para trocear el alimento en pequeños fragmentos que puedan ser después digeridos y, por tanto, absorbidos con más facilidad. Cuanto más pequeño es un objeto, cualquier objeto, mayor es la superficie que expone al exterior por unidad de volumen o de masa. La digestión de pequeñas partículas rinde, en términos de aptitud —la moneda evolutiva universal—, beneficios muy sustanciosos para animales como los australopitecos, que, como los actuales primates antropomorfos, probablemente destinaban al menos la mitad de su tiempo diario a masticar e ingerir comida.

La dentición de *Australopithecus* comparte algunos rasgos con la de los antropoides principalmente frugívoros, como unos incisivos superiores anchos y ligeramente inclinados hacia fuera (útiles para pelar la fruta) y molares anchos con corona baja (útiles para triturar la pulpa). Por tanto, cabe suponer que cuando podían también comían frutos. No obstante, en los bosques con baja densidad de arbolado, los frutales no son solo bastante más escasos que en las selvas húmedas, sino que además ese medio suele ser más estacional. Por ello, durante largos periodos de tiempo y en comparación con homínidos anteriores, en la dieta de los australopitecos seguramente escasearon los frutos, especialmente en épocas de sequía. A cambio, seguramente comían también semillas, hojas, tallos y los órganos subterráneos de almacenamiento de las plantas, a los que me referiré en breve. En buena lógica, la pérdida relativa de la fruta tuvo que ejercer sobre ellos una presión selectiva intensa, en virtud de la cual se vieron favorecidos aquellos que tenían acceso y podían utilizar con eficiencia alimentos de menor calidad nutricional, más duros y correosos, pero más abundantes o disponibles con mayor frecuencia. Para procesarlos se precisan piezas dentales de gran tamaño, gruesas y de superficie bastante plana, que permiten dedicar una gran área superficial a la masticación para triturar los materiales duros y fibrosos. También se necesita una capa de esmalte grueso, que proteja de la acción de las partículas abrasivas que se introducen en la boca con la comida. Esos rasgos caracterizan, en grados diversos, la dentición de las especies de este grupo y pueden ser considerados adaptaciones al procesamiento de alimentos con las características citadas.

He hecho referencia de pasada a los órganos subterráneos de almacenamiento de las plantas como posible fuente de alimento para estos homínidos y vuelvo a ellos ahora porque la contribución a su dieta fue quizá relevante, aunque no todos los especialistas están de acuerdo en esto. Se incluyen en ese grupo bulbos, raíces, tubérculos y otras estructuras, que son, además, ricas en carbohidratos de reserva, en coherencia con lo apuntado antes en relación con la proporción de los isótopos estables de carbono en el esmalte. Esto quiere decir que algunos australopitecos hubieron de excavar para hacerse con una parte significativa de su comida. La tarea no es fácil porque requiere trabajo y habilidad, y a menudo los tubérculos se encuentran a profundidad considerable (este es el motivo por el que algunos autores dudan de que esta fuese una fuente significativa de alimento para estas especies). Pero no son pocas las plantas que disponen de buenas reservas de energía en esa forma y, por su elevado contenido en féculas, constituyen un alimento muy apetecible. Por otra parte, y dado que la extensión del área de recolección de estos homínidos era más amplia que la de los de la selva y los chimpancés, las plantas que requerían un procesamiento más laborioso o prolongado eran probablemente llevadas a sitios seguros. Los desplazamientos para ponerlas a buen recaudo no habrían sido posibles si los australopitecos no fuesen caminantes eficientes. El bipedismo, además, habría ayudado en esos afanes, gracias a haber liberado las manos.

Y ya que hablamos de las manos, Juan Luis Arsuaga destaca en su último libro la denominada «hipótesis granívora», del ecólogo José Antonio Valverde, según la cual en la evolución humana la mano asumió un rol equivalente al del pico de las aves granívoras y los incisivos de los roedores como herramienta para manipular semillas, a la vez que la boca se especializaba en la trituración. Esto habría ocurrido en *Australopithecus*, cuya mano se parece a la nuestra y cuyos molares y premolares se habían agrandado de forma considerable y se habían recubierto de una capa gruesa de esmalte.

La anatomía ósea del cráneo y, especialmente, de las mandíbulas sugiere, por otro lado, que los australopitecos, además de tiempo, también dedicaban mucho esfuerzo a comer. Masticar tubérculos y raíces no es fácil; son alimentos correosos, con mucha fibra, muchos componentes estructurales. Además de una dentición robusta, las necesidades de masticación también imponen el concurso de una musculatura acorde a esa dentición y unas crestas óseas craneales pronunciadas para aumentar la superficie de inserción de los músculos temporales. Los músculos maseteros, que van desde el pómulos

hasta la base de la mandíbula, también eran, por la misma razón, de gran tamaño. En consonancia con esa musculatura potente y gruesa, tenían los huesos faciales muy reforzados y sus mandíbulas eran gruesas y de gran tamaño. Estos homínidos eran capaces de generar grandes fuerzas de manera muy eficiente.

Las plantas con órganos subterráneos de almacenamiento eran especialmente abundantes en regiones de sabanas arenosas y menos comunes en suelos volcánicos. También eran más abundantes en llanuras de aluvión, relativamente desprovistas de arbolado, y en los márgenes de ríos y lagos. Aunque conseguir y procesar estos alimentos —llamados «de respaldo» (*fallback foods*)— exigía esfuerzo, contribuían al balance energético de estos homínidos. En periodos de escasez, la frontera entre la vida y la muerte, o entre la posibilidad de llevar a término un embarazo y sacar adelante una cría y no ser capaz de lograrlo, marca una línea muy fina, pero una línea que los alimentos de respaldo pueden ayudar a superar.

En definitiva, a los australopitecos, como a los chimpancés, probablemente les encantaba la fruta, pero en muchas ocasiones habrían de conformarse con lo que hubiese o pudieran encontrar. Por otro lado, seguramente no se puede hablar de una dieta específica de estos homínidos, ya que, aparte de que cada una de las especies del género tendría sus propias preferencias, las características del entorno para cada una de ellas también condicionarían en gran medida lo que estaba a su alcance. Lo que sí parece claro es que la fruta se fue haciendo cada vez más escasa y otras fuentes de alimento, especialmente tubérculos, bulbos y raíces, de alto valor nutricional, adquirieron una importancia mayor. Nuestro gusto por patatas, cebollas, nabos y productos similares es quizá un rasgo heredado de nuestros ancestros de hace 5, 4 o 3 Ma, una herencia que, sin duda, ha perdurado en el tiempo.

Algo de carne

Es probable que los australopitecos que cavaban para extraer bulbos se encontrasen a menudo con topos, ratas topo, ratones u otros roedores en sus huras a los que pudiesen dar caza. También se encontrarían con tortugas, lagartos y otros reptiles de pequeño tamaño, o invertebrados, como insectos o moluscos terrestres, que no se suelen considerar parte del menú. Todas estas pequeñas piezas tuvieron, probablemente, una contribución menor a la dieta, aunque no despreciable. Y tampoco cabe descartar, a semejanza de los chimpancés, el consumo ocasional de pequeños ungulados y primates. Al respecto, merece la pena comentar que el análisis de un esqueleto parcial de

Australopithecus africanus, de entre 2,8 y 2,4 Ma de antigüedad, plantea la posibilidad de que el individuo al que pertenecieron los restos examinados hubiese enfermado de brucelosis, pues las lesiones halladas en sus vértebras lumbares son compatibles con esa enfermedad en sus fases iniciales. De ser así, el individuo en cuestión se habría contagiado por haber consumido carne u otros restos animales (placentas u otros tejidos provenientes de hembras parturientas, membranas fetales o carne de antílopes u otros ungulados jóvenes), lo que sería muestra de un posible consumo ocasional de carne de esa procedencia por miembros de este género.

De lo anterior no cabe concluir que los australopitecos obtuviesen una cantidad importante de alimento de la caza, porque su anatomía no los facultaba, precisamente, para correr tras las posibles presas. Es difícil imaginar a esos seres de tamaño tan pequeño abatiendo presas de talla similar a la suya, pero mucho más ágiles y veloces sobre el terreno. Sin embargo, el antropólogo Ian Tattersall sostiene que no es probable que el aumento de la proporción de ^{13}C en los restos de numerosos australopitecos que se produjo hace alrededor de 3,6 Ma obedezca a la cada vez mayor ingestión de hierbas y otras plantas C4. Cree, más bien, que pudo tener su origen en el consumo de otros animales que, a su vez, habían pastado en praderas ricas en ese material; serían, según él, restos de animales muertos. Por su parte, la antropóloga Briana Pobiner, en una revisión relativamente reciente, hace un análisis extenso de la información disponible y defiende la idea de que los primeros homínidos (anteriores a 2 Ma atrás) eran carroñeros facultativos, que aprovechaban las carcasas de los animales cazados por otros cuando tenían ocasión.

El paleoecólogo Norman Owen-Smith ha propuesto un modelo de transición desde el consumo de alimentos vegetales propio de los primeros australopitecos a una forma de alimentación en la que el carroñeo facultativo va adquiriendo cada vez más importancia. Esa forma de carroñeo es la que practican especies cuya fuente de alimento principal no es la carroña, pero que aprovechan los restos de carcasas cuando las encuentran, en ocasiones por haber sido abandonados por los depredadores. Se diferencia del carroñeo obligado porque este es el que practican las especies cuyo recurso alimenticio mayoritario o único es la carroña, y del carroñeo de enfrentamiento, que es el que practican especies que, aunque utilicen otras fuentes de alimento, disputan las carcasas a los depredadores que han abatido las piezas o a otros carroñeros. Según Owen-Smith, conforme transcurría el Plioceno y las plantas más nutritivas se volvían cada vez más escasas y difíciles de procesar, los

rumiantes que pastaban en las praderas de la sabana se fueron haciendo cada vez más abundantes y diversos. No eran presas fáciles, por supuesto, pero antes o después acababan muriendo, bien por debilidad o tras caer bajo las fauces de algún depredador. Los australopitecos que merodeaban en la sabana en busca de frutos, bulbos o pequeños animales también podían, en ocasiones, encontrarse con las carcasas de los herbívoros abandonados por sus depredadores o muertos de hambre hacía poco tiempo. Dependiendo de la hora del día —preferiblemente al mediodía— y de las características del lugar —las zonas con algo de arbolado ofrecen mayor protección y son menos accesibles a otros carroñeros—, un grupo de australopitecos podía dar buena cuenta de los restos de esos animales. Además de la (escasa) carne que pudiera quedar en los restos, en muchos casos también conservaban, seguramente, la médula de los huesos y el tejido encefálico, un material especialmente atractivo por su contenido energético y en ácidos grasos esenciales. Esta fuente de alimento, además, habría sido más abundante durante las épocas de sequía, hacia el final de la estación seca, cuando más necesidad tenían los homínidos de encontrar comida y mayor es la mortalidad de los grandes herbívoros. Basándose en sus propias estimaciones, Owen-Smith ha calculado que la producción de carcasas de grandes herbívoros efectivamente podría constituir un recurso explotable durante los meses críticos del ecosistema del Serengeti actual. Las cosas pudieron ser algo diferentes en el pasado y en otras zonas, pero lo importante es que, según esas estimaciones, la carroña pudo ser una fuente valiosa de alimento bajo circunstancias de especial necesidad.

En este contexto adquirirían pleno sentido los hallazgos que, de confirmarse, indicarían que los australopitecos fabricaron y utilizaron herramientas de piedra. Se han encontrado en Dikika (región de Afar, Etiopía) huesos de mamíferos de hace 3,4 Ma con marcas que podrían corresponder a cortes hechos por homínidos; de ser así, serían indicio de un posible procesamiento de carcasas por aquellos seres, aunque hay dudas con relación a su verdadero origen. También se han hallado en el yacimiento de Lomekwi 3 (Turkana Occidental, Kenia) alrededor de veinte artefactos líticos bien conservados, incluidos yunques, núcleos y lascas, que han sido datados en 3,3 Ma. La fabricación y uso de herramientas líticas sería, para empezar, una consecuencia de haber liberado las manos de las servidumbres a las que las sometía la locomoción cuadrúpeda, pero también de unas capacidades cognitivas más sofisticadas de lo que se pensaba hasta hace pocos años.

Esos hallazgos colocarían a los australopitecos en el grupo de carroñeros ocasionales, con acceso esporádico a un alimento, como es la carne, de alta densidad energética y rico en proteínas. Ahora bien, conviene valorar en sus justos términos la importancia de ese carroñeo ocasional. Una cosa es que, de manera esporádica y como hacen los chimpancés, la carne fuese un componente ocasional de la dieta de estos homínidos y otra, muy diferente, que formase parte de su menú habitual. La fabricación y uso de herramientas de piedra como las citadas del yacimiento de Lomekwi 3 no implica que su modo de vida dependiese del consumo de carne ni del uso de las herramientas como, de hecho, ocurriría más adelante con los primeros representantes del género *Homo*. Por eso resulta muy dudosa la propuesta de Ian Tattersall, según la cual la señal de las plantas C4 detectada en los fósiles procede de animales muertos, porque de ser correcta, los tejidos animales deberían haber sido una parte muy sustancial de la dieta de los australopitecos y no meros consumos ocasionales.

En resumen, una dieta tan variada como la que parece que utilizaron los australopitecos y, seguramente, también otros homínidos, da cuenta de una adaptación generalista a un hábitat que fue sustituyendo la selva cerrada por los bosques abiertos y sabanas. Su modo de alimentación era oportunista; comían prácticamente todo lo que estaba a su alcance, sin limitarse a unos pocos recursos. Esta gran diversificación de las fuentes de alimento diferencia claramente a los australopitecos de los chimpancés y, probablemente, de sus antepasados, mucho más especialistas y adeptos a la dieta que les proporciona la selva.

LOS VECINOS DE AL LADO

Australopithecus afarensis —la especie a la que pertenecía la pequeña Lucy— desapareció del registro fósil hace alrededor de 2,9 Ma y trescientos mil años después apareció una nueva forma a la que se otorgó rango de género y se denominó *Paranthropus* (véase anexo III). El nombre del género significa «junto al humano», y se le puso ese nombre porque convivió con las primeras especies del género *Homo* durante centenares de miles de años. Fueron, en ese sentido, nuestros vecinos. Sus restos fósiles presentaban mandíbulas poderosas e inserciones craneales de los músculos maseteros y temporales —los que se usan durante la masticación— mayores incluso que las de los australopitecos. Y, sobre todo, un grado extremo de agrandamiento dental,

con una capa de esmalte muy gruesa y molares cuatro veces mayores que los de los seres humanos actuales.

Dadas las características del cráneo, las mandíbulas y los molares, a los *Paranthropus* se les ha atribuido tradicionalmente una dieta en la que abundaban materiales vegetales de consistencia dura y abrasiva. La cresta sagital, similar a la de los gorilas, indica que tenían una musculatura masticatoria muy fuerte, lo que se ha asociado normalmente con un modo de alimentación especializado en alimentos correosos, difíciles de masticar. La misma razón de ser se atribuía a la robustez de la mandíbula, el tamaño de los molares (mayores que los de cualquier otro homínido) y la gruesa capa de esmalte. Sin embargo, el estudio de las marcas de microdesgaste de las muelas indica, al menos en el caso de *Paranthropus boisei*, que raramente comía alimentos duros. Por otro lado, el análisis de los isótopos de carbono sugiere una dieta rica en plantas C4, en la que abundaban las hierbas y los juncos, propios de zonas húmedas —encharcadas, quizá, al menos estacionalmente—, aunque también se les ha atribuido el consumo de bulbos y otros órganos de almacenamiento subterráneo de plantas. La contradicción entre lo que sugieren los datos de la anatomía craneal (cresta, robustez, tamaño de molares y capa de esmalte) con lo que indican las marcas de microdesgaste dental y los datos isotópicos se ha interpretado como la consecuencia de un cierto desajuste entre las adaptaciones al consumo de determinados alimentos y lo que realmente comían. Las adaptaciones permitirían aprovechar al máximo recursos considerados de respaldo, poco apetecibles, mientras que el consumo real, siempre que fuese posible, lo habría sido de los alimentos más deseables, ya fuera por palatabilidad, facilidad de procesamiento o riqueza nutricional. Su entorno parece haber estado limitado a zonas arbóreas, quizá en la proximidad de ríos o masas de agua, o zonas inundables.

PRIMEROS SERES HUMANOS

Muy probablemente, los primeros seres humanos evolucionaron a partir de alguna especie del género *Australopithecus*, aunque no está claro el periodo en que eso ocurrió. La mitad de una mandíbula hallada en Ledi-Geraru (Afar, Etiopía) y datada en 2,8 Ma ha sido atribuida a *Homo*, pero es más segura la atribución de especímenes posteriores —datados en 2,4 Ma— a este género (véase anexo III). La primera especie incluida (no sin discrepancias) en el género *Homo* de la que se dispone de restos fósiles más completos es *Homo*

habilis (1,9-1,7 Ma). Se le dio ese nombre precisamente porque sus restos, que incluían un cráneo completo, aparecieron asociados a herramientas de piedra, las que sirvieron para definir la cultura olduvayense, para ser precisos.

Algunos rasgos de *H. habilis*, como las dimensiones de los huesos del antebrazo o unas primeras falanges robustas y curvadas, son propios de homínidos que, aun siendo verdaderamente bípedos y viviendo sobre el suelo, retienen la capacidad para trepar y encaramarse a los árboles con cierta facilidad. Si pensamos que los homínidos de nuestro linaje transitaron desde la vida en selvas y bosques densos hasta las sabanas abiertas semidesérticas, *H. habilis* no sería la quintaesencia de la adaptación a la vida en la sabana. Lo que no puede obviarse, en todo caso, es que el encéfalo de esta especie, con sus 600 g de masa en promedio, había experimentado un crecimiento de cerca del 60 % con relación al de sus antepasados del Plioceno. Ese crecimiento encefálico es especialmente reseñable si se tiene en cuenta que el tamaño corporal de *H. habilis* no era mucho mayor que el de los diferentes representantes del género *Australopithecus*.

Hasta la redacción de estas líneas las herramientas más antiguas de la industria olduvayense (o Modo 1)^[16] que se conocían eran de hace 2,6 Ma, mucho más antiguas que los primeros restos conocidos de *H. habilis*. Cuando doy los últimos retoques a este capítulo se ha dado a conocer el hallazgo en un yacimiento de entre 3 y 2,6 Ma de antigüedad en Kenia, de herramientas olduvayenses que, además, se usaban para procesar una gran variedad de alimentos vegetales y animales, incluidos hipopótamos. Es posible, por tanto, que estas herramientas se generalizaran antes de lo que se suponía hasta ahora, aunque en este caso no está clara la identidad de los homínidos que las utilizaban, ya que, para hacer la atribución más complicada de lo que ya suelen ser estas tareas, en ese yacimiento han aparecido dos piezas dentales que han sido atribuidas al género *Paranthropus*.

Sea como fuere, lo relevante de los hallazgos anteriores es que los primeros representantes del género *Homo* y, quizá, los de algún otro homínido ya habían empezado a utilizar herramientas de piedra. Quienes hicieron esas piezas ya tenían la destreza manual necesaria para fabricarlas y usarlas, y también la capacidad cognitiva para diseñar la secuencia de acciones conducentes a su factura. Viene al caso señalar que los primeros representantes del género *Homo* desarrollaron la pinza de precisión, basada en un pulgar más largo, potente y preciso que el de los anteriores. Se pasó, de esa forma, de la pinza de presión, idónea para asirse con fuerza a las ramas como

corresponde a seres con capacidad para trepar a los árboles, a la de precisión, lo que permitió utilizar la mano para realizar actividades para las que se requiere habilidad manual, como las anteriormente citadas.

Los restos más antiguos de seres humanos hallados fuera de África corresponden a los homínidos de Dmanisi, Georgia, a los que se les ha atribuido una antigüedad de 1,8 o 1,7 Ma (véase anexo III). Que la primera salida de África de representantes de nuestro género se produjese hace unos 1,8 Ma, cuando otras especies de *Homo* ya llevaban centenares de miles de años merodeando por el este del continente, pudo ser consecuencia de la intensificación de las variaciones climáticas derivadas de la secuencia y alternancia de periodos glaciares e interglaciares que se produjo precisamente a partir de entonces. No obstante, quizá no haya motivo fundado para hacer demasiadas cálculas acerca de las razones de esa expansión. Al respecto, el paleoantropólogo José María Bermúdez de Castro señala que «unos homínidos próximos tanto a *Homo habilis* como a *Homo ergaster* habrían cruzado las fronteras de África hace unos dos millones de años...» y que «las regiones situadas al sur del Cáucaso pudieron tener un clima privilegiado, muy similar al de las regiones subtropicales de África». Y añade, con tino, que «la fractura del Gran Valle del Rift africano termina en el Corredor Levantino, por lo que no puede extrañar una conexión muy favorable entre el este de África y el sur del Cáucaso cuando las condiciones climáticas lo permitían».

Cierro este apartado recuperando la idea de Dávid-Barrett y Dunbar de que *Australopithecus* no estaba facultado para salir de África porque las limitaciones a su capacidad para disipar calor impuestas por su pelaje le habrían impedido vivir a altitudes inferiores a 1.000 m sobre el nivel del mar. Me interesa destacar que si aquellas limitaciones fueron reales, los homínidos de Dmanisi y sus antecesores que llegaron hasta aquellos parajes no las debieron de sufrir: o ya contaban con un pelaje más parecido al nuestro, o la temperatura había descendido lo suficiente como para permitirselo.

OMNÍVOROS, A PESAR DE TODO

No es fácil inferir la composición de la dieta de los primeros representantes del género *Homo* a partir de las características de su dentición. Para empezar, se han hallado muy pocas piezas dentales, y muchas son aisladas. Por otro lado, no debe olvidarse que los dientes informan de lo que su poseedor puede comer, de las posibilidades que tiene, no necesariamente de lo que

efectivamente come. Además, el uso de herramientas dificulta aún más el poder adscribir a una morfología determinada una u otra dieta, porque puede modificar sus propiedades.

Pese a esas cautelas, el especialista en dentición Peter Ungar constata que los molares de *Homo habilis* son de menor tamaño que los de *Paranthropus*, pero no que los de *Australopithecus*. De hecho, las muelas no llegaron a ser menores que las de los anteriores hasta la aparición de *Homo ergaster* (u *Homo erectus*) —a los que me referiré en el próximo capítulo—, mucho tiempo después de que se hubiesen utilizado herramientas de piedra. En lo que a la forma de las piezas se refiere, los terceros molares de *H. habilis* tienen cúspides más marcadas que las de los australopitecos, que tienen superficies mucho más planas. Esa diferencia podría indicar que las piezas dentales de *Homo* serían más adecuadas para cortar alimentos. En cambio, las de los australopitecos parecen más adecuadas para romper piezas duras, como semillas, huesos o cáscaras duras de frutos, por ejemplo. Por otro lado, las marcas de microdesgaste de las piezas dentales sugieren que la dieta de *H. habilis* era más variada que la de los australopitecos, y la de *H. erectus*, por su parte, más que la de *H. habilis*.

La conclusión que extrae Ungar de este conjunto de observaciones es que los mayores incisivos de *H. habilis* podían servir para separar ciertas partes de los alimentos, como cáscaras blandas, pieles de frutas, o tendones adheridos a hueso, por ejemplo. Los molares más afilados y con más relieve en las crestas indican una mayor capacidad para cortar alimentos más duros, y las marcas de desgaste, que *H. habilis* era, seguramente, menos selectivo que *Australopithecus* a la hora de llevarse algo a la boca. Esta diversidad de fuentes de alimento de los primeros representantes de *Homo* da cuenta de una flexibilidad ecológica considerable, lo que sin duda representó una ventaja comparativa con relación a otros homínidos de hábitos más rígidos.

Vegetales

La recolección de frutos, tubérculos, raíces y otros productos vegetales ya formaba parte del repertorio nutricional de los homínidos anteriores al género *Homo*. Estos materiales formaban el grueso de la dieta de los australopitecos y, quizá, de algunos homínidos de medios más boscosos, si bien en esos casos los frutos eran, probablemente, más abundantes. Y hay constancia del aprovechamiento de un gran número de especies vegetales por representantes del género *Homo*, incluyendo tubérculos y similares, frutas, verduras y frutos secos.

Frutos y tubérculos son materiales de alto valor alimenticio; aportan una buena cantidad de energía. Son relativamente abundantes y su presencia en el medio es bastante predecible. Sin embargo, por valiosos que sean, no tienen la riqueza nutricional de la carne. Son un buen alimento de respaldo, muy conveniente sobre todo si las otras fuentes fallan, ya que su disponibilidad es mucho más regular; sin embargo, suelen tener un alto contenido en fibra —lo que puede hacer difícil su digestión—, aportan menor diversidad y cantidad de nutrientes por unidad de masa, muy pocas grasas (salvo los frutos secos) y pocas proteínas. Además, para obtenerlos hay que hacer un esfuerzo nada desdeñable. Los frutos secos suelen tener cáscaras duras que hay que romper. Y los tubérculos pueden exigir mucho tiempo para su extracción. No es raro, por otra parte, que otros productos, como raíces o bayas, tengan altas concentraciones de toxinas. En general, cada una de esas variedades tiene una o varias contrapartidas y, además, suelen ser estacionales, por lo que no abundan durante todo el año. Resulta imprescindible tener un buen conocimiento del terreno y de sus ciclos vitales para poder explotar esos recursos con ciertas garantías. Por último, en muchas ocasiones seguramente era necesario hacer largos recorridos para acceder a ellos.

Carne

Los primeros representantes del género *Homo* introdujeron una modificación sustancial en la dieta de los homínidos al incorporar la carne como componente habitual. La transformación del paisaje y la aparición de grandes herbívoros facilitaron, seguramente, el acceso a ese recurso. Con esto no pretendo enmendar lo dicho antes con relación al consumo ocasional de carne por los australopitecos, sino solo destacar que, en el caso de *Homo*, este componente pasó de ser ocasional a estar presente en el alimento habitual en una proporción superior a la que era propia de sus antecesores, o de los homínidos que habitaban las selvas y bosques más densos.

La composición de la dieta de *Homo habilis* en el este africano, estimada a partir de la proporción de los isótopos estables de carbono en el esmalte de las piezas dentales, indica que entre un 25 y un 50 % tenía su origen en plantas C4. Ahora bien, no parece verosímil que las semillas y hojas de esas hierbas fueran suficientes para alimentar a omnívoros de tamaño relativamente grande. Por ello, lo más probable es que la mayor parte de esa señal isotópica —en este caso, sí— provenga de los herbívoros cuyos cadáveres habían sido objeto de carroñeo o habían sido cazados. A juicio de algunos especialistas, no solo los australopitecos sino también los primeros

representantes de nuestro género, aunque comían carne, lo hacían en forma de carroña o también del modo en que lo hacen los chimpancés, cazando pequeñas presas. Esgrimen su tamaño pequeño, su escaso desarrollo cognitivo y su limitada capacidad de comunicación y coordinación como factores que, supuestamente, los incapacitaban para dar caza a animales de gran tamaño. Según el paleontólogo Jordi Agustí, la coincidencia de rasgos anatómicos modernos y antiguos en las primeras especies del género *Homo* —*H. habilis*, *H. rudolfensis* y *H. georgicus*—^[17] delata una querencia por hábitats mixtos en los que el bosque sigue teniendo cierta importancia. Esa querencia podría indicar que esas especies quizá disponían de una fuente de alimento importante en las carcasas de animales muertos en el interior del bosque, dado que en ese entorno los cadáveres pueden permanecer mucho tiempo sin ser descubiertos. En otras palabras, según esa interpretación, el carroñeo habría tenido mayor importancia en las especies que todavía hacían uso de los recursos del bosque, mientras que el desempeño exitoso fuera de ese entorno, ya fuese para aprovechar carroña o para cazar, habría exigido un mayor tamaño corporal y otras dotes anatómicas y fisiológicas.

Tampoco faltan quienes cuestionan el mismo hecho de que la aparición de los primeros representantes de nuestro género conllevase un cambio en los hábitos alimenticios de los miembros del linaje humano. Sostienen que las evidencias disponibles hasta la fecha no permiten concluir que se produjera esa transición al consumo de carne. En sentido contrario, también se han aportado argumentos, basados en datos empíricos y en las especificidades fisiológicas, ecológicas y comportamentales de los seres humanos, así como en la gran capacidad para ocupar todo tipo de hábitats, en favor de la caza como modo principal de adquirir carne ya desde la aparición del género *Homo* y, más concretamente, desde la emergencia de *Homo ergaster*. El consumo de carne habría sido el elemento que dio lugar a los cambios anatómicos y fisiológicos que alumbraron un diseño corporal muy semejante al actual. La carne —conviene recordarlo— aporta nutrientes importantes, algunos esenciales. Es fuente de numerosos minerales —hierro, principalmente—, el aminoácido triptófano —precursor del neurotransmisor serotonina y la hormona melatonina— y varias vitaminas, en especial la B12 o cobalamina, la única para cuya adquisición debemos consumir productos animales (o suplementos, claro).

Para concluir este apartado hemos de retroceder hasta los homínidos de Dmanisi, porque sus restos han aparecido asociados a herramientas de piedra de la cultura olduvayense y a marcas de cortes sobre huesos largos de

herbívoros. Esas asociaciones sugieren que estos homínidos quizá recurrían al carroñeo o a la caza. La textura de sus marcas de microdesgaste dental sugiere que los homínidos hallados en Georgia se encuentran dentro del abanico de las que se han observado en *Homo ergaster* y que difieren de las de los australopitecos. También son señal de que se valían de una dieta más variable y versátil que la de aquellos, un rasgo que confería ventajas adaptativas en los entornos de características variables propios del Pleistoceno Inferior.

Miel

Los homínidos omnívoros (chimpancés, bonobos y orangutanes) consumen miel de forma regular y los grupos humanos de cazadores recolectores que perduran en África también lo hacen. Cabe suponer, por tanto, que nuestros antepasados también lo hiciesen. Es más, así se explica que haya dos especies de ave, *Indicator indicator* e *Indicator minor*, que se han especializado en ingerir cera, miel y larvas de abejas, gracias a la relación simbiótica que mantienen con los recolectores humanos de miel^[18]. Se ha estimado que *Indicator indicator* se diferenció hace 3 Ma aproximadamente, a finales del Plioceno, justo antes de la aparición del género *Homo*.

Genuinamente humanos

¡Un ciervo herido — salta más alto —
oí decir a un cazador —
pero es sólo por éxtasis de la muerte —
y la tensión luego se aquieta!^[19]

EMILY DICKINSON, *Poemas*

Alrededor de un 60 o 70 % de las calorías que ingieren los chimpancés y los bonobos procede de la fruta. Las hojas también son importantes, contribuyen con otro 20 %. La carne representa, por tanto, un componente menor. Dado que compartimos con ellos un antepasado común y que ese antepasado, según todos los indicios, vivía en bosques y selvas tropicales, lo más probable es que su dieta no difiriese en exceso de la de nuestros parientes. Esa era, seguramente, la comida de nuestros antepasados hace unos 7 u 8 Ma. No debemos perder de vista esa referencia para valorar el curso que ha seguido la evolución de nuestra alimentación y de los sistemas alimentarios y digestivos que se ocupan de procesarla.

LA COMIDA DE LOS CAZADORES-RECOLECTORES

Quienes vivimos en sociedades industriales o posindustriales consumimos alimentos que, en muchos casos, han sido transformados desde el momento en que fueron producidos. Incluso en las sociedades agrícolas y ganaderas se comen productos que, en algunas características importantes, se alejan de lo que comían los primeros representantes de nuestra especie. Si queremos disponer de una referencia más o menos fiable de lo que comían nuestros antepasados del final del Pleistoceno, cuando ya había aparecido nuestra especie y se había extendido por casi todo el planeta, lo más razonable es examinar lo que comen los cazadores-recolectores del presente, los pueblos que no han atravesado la frontera de la agricultura y la ganadería y, menos

aún, la industrial. No obstante, no hay que perder de vista que los grupos actuales que subsisten gracias a la caza y la recolección lo hacen en condiciones que quizá no reflejen las del pasado. Por un lado, han ido quedando reclusos en las zonas más inhóspitas y, en muchos casos, poco productivas; por el otro, incluso esas mismas zonas han cambiado mucho, sobre todo por la desaparición de parte de las presas que cazaban; además, las condiciones bajo las que viven hoy son muy variadas. No obstante, aunque hay escasa información y muy fragmentaria, sí se pueden extraer algunos elementos comunes de validez bastante general.

En las zonas tropicales y en latitudes templadas, la biomasa vegetal es mucho más abundante que la animal, la diferencia es de un orden de magnitud. Por esa razón, lo normal es que sea mucho más fácil conseguir plantas que animales para comer. Las plantas son más pobres, pero también más seguras. La carne es más rica. Contiene, en promedio, cinco veces más energía que los tubérculos. Y aporta nutrientes valiosos que no se encuentran en las plantas o lo están en una concentración muy baja, en especial ciertos aminoácidos y ácidos grasos. Órganos como el hígado, la médula y el encéfalo de los animales aportan grasas, sales, zinc, hierro y otros, todos ellos nutrientes muy valiosos, y el corazón es rico en proteínas. El problema es que conseguir carne es más arriesgado; a veces no es posible.

A la hora de valorar la importancia y contribución relativa de la caza a la provisión de alimento en estos pueblos, conviene no perder de vista que, aparte de proporcionar proteínas y ser un alimento rico en energía, la caza de grandes presas se practica por otras razones. Una presa de 500 kg resulta muy apetecible, pero hay pocas de ese porte y resultan difíciles de cazar. Por eso mismo, el éxito en la caza de un gran antílope confiere en primer lugar reputación. Así pues, sin despreciar su contribución a la alimentación, tampoco debe exagerarse su importancia en este sentido. De hecho, aunque desprovista de la épica que envuelve a la caza de grandes presas, una porción importante de la carne que consumen la obtienen de presas de menor tamaño, como pueden ser liebres o tortugas, por ejemplo. Y, por supuesto, también de invertebrados, como insectos y, dependiendo del entorno, especies acuáticas, como peces o moluscos, sobre todo quienes viven cerca de márgenes fluviales y lacustres.

Por otro lado, dentro de los grupos, tanto en la familia propia como con otras familias, se comparte comida. Y de ese comportamiento se derivan beneficios para toda la comunidad, sobre todo en lo relativo al consumo de carne. La antropóloga Sarah Blaffer Hrdy señala que, como los cazadores de

grandes presas solo tienen éxito de forma esporádica, conseguir carne para alimentarse constituye un desafío permanente para las familias. Por esa razón, es muy importante que la comida se reparta entre los miembros del grupo. De hecho, la probabilidad de que una familia se vea privada del sustento básico durante buena parte del tiempo sería muy alta en caso de que no fuera compartida. Todos se benefician del consumo de carne cuando se comparte, mientras que la recolección de productos vegetales o miel constituye un seguro de vida cuando la caza escasea o en la familia no ha habido suerte. Esa estrategia alimenticia, que es común en los cazadores-recolectores actuales, seguramente también lo fue durante los milenios anteriores.

El gran desequilibrio que hay entre la proporción de productos vegetales aptos para el consumo humano y la de los que efectivamente se consumen revela una clara preferencia por la carne. Por ejemplo, en el hábitat de los hadza —un grupo humano del este africano—, los tubérculos son al menos mil veces más abundantes en kg por hectárea que las presas potenciales de mamíferos ungulados. Y, en general, aunque haya mucho más alimento de origen vegetal, este representa del orden de un 55 % de la comida de los cazadores-recolectores en las zonas en que más abunda. En general, la contribución de los productos vegetales a la alimentación es máxima en los trópicos, y desciende en latitudes más altas, tanto hacia el norte como hacia el sur. En los pueblos ribereños del Ártico las plantas no forman parte de la dieta, salvo excepcionalmente.

Que la carne sea más valorada que los vegetales, no implica que no se consuman productos de origen vegetal. Por supuesto que se consumen. Eso sí, hay una gran variación entre unos pueblos y otros (tanto como de un 10 a un 90 %), y también a lo largo del curso estacional para una misma comunidad. Además, hay que tener en cuenta que los seres humanos no podemos obtener más de un 50 % de la energía de las proteínas; como veremos (capítulo 9), los efectos de una dieta con una contribución proteica superior son tóxicos. También consumen muchos alimentos procesados, como nueces y semillas, que son una fuente importante de grasas y proteínas. Las poblaciones aborígenes australianas consumen una variedad muy amplia de semillas que muelen para hacer harina para hornear. En el este y sur de África, tres especies de árboles importantes, el baobab (*Adonsonia digitata*), la marula (*Sclerocarya birrea*) y el mongongo (*Schinziophyton rautanenii*), producen una fruta comestible rica en carbohidratos que también contiene una nuez interior o semillas ricas en grasas y proteínas.

Los órganos subterráneos de almacenamiento de las plantas (raíces, bulbos y tubérculos) son una parte clave de la dieta de los grupos que viven en climas tropicales y templados, y son fundamentales para sobrevivir durante tiempos difíciles, ya que proporcionan un recurso de respaldo crítico cuando los alimentos preferidos fallan. Además, los tubérculos son una fuente valiosa de agua en las sabanas más áridas, dado que su contenido hídrico oscila entre el 70 y el 90 %. Estos productos probablemente entraron en la dieta de los homínidos hace unos 3 o 4 Ma de forma significativa. Por último, los antropólogos Herman Pontzer y Brian Wood, en una revisión reciente, han hecho notar que la mayor parte de las reconstrucciones que se han publicado de dietas del Paleolítico omiten la miel. Y, sin embargo, es un recurso frecuente en las poblaciones de cazadores-recolectores de la zona tropical y de clima templado. En algunas de estas comunidades, contribuye en un 10-20 % a las calorías totales que se ingieren, un porcentaje verdaderamente significativo.

Para concluir esta sección me interesa dar cuenta de unos hallazgos que pueden cambiar de forma sustancial la visión que tenemos de los pueblos de cazadores-recolectores y de su modo de vida. Existe la creencia generalizada de que en esas sociedades la caza es una actividad muy mayoritariamente masculina y que la recolección lo es femenina, con la posible contribución a esta segunda de niños y mayores. Sin embargo, el descubrimiento reciente de un enterramiento humano en Wilamaya Ptjxa —altiplano andino (3.925 m de altitud), Perú meridional— de 9 ka de antigüedad, junto con un juego de herramientas de caza que incluía puntas de proyectiles de piedra y herramientas para procesar animales, ha abierto una brecha en ese paradigma, porque los restos encontrados eran los de una mujer. Los autores del hallazgo han examinado los enterramientos conocidos en el continente americano desde el Pleistoceno Superior hasta el Holoceno Inferior, y en diez localidades han identificado los restos de once mujeres junto con herramientas de caza mayor. Su análisis sugiere que las mujeres representaban hasta el 50 % de los practicantes de caza mayor en la prehistoria americana. La brecha en el modelo basado en la división del trabajo se ha abierto aún más en 2023. Un equipo diferente del anterior ha estudiado los 63 grupos contemporáneos de cazadores-recolectores para los que se dispone de información explícita sobre práctica cinegética (de un total de 391 sociedades examinadas) y ha hallado que en 50 de esos grupos se ha documentado la caza a cargo de mujeres. Es probable que estos hallazgos, que impugnan la noción universalmente aceptada de que los hombres en esas

sociedades se dedican a cazar y las mujeres a recolectar alimentos, conduzcan a una revisión o reevaluación del registro arqueológico y paleontológico en los próximos años.

MÁS GRANDES

Hace cerca de 2 Ma surgió un homínido que ya tenía una apariencia netamente humana. El territorio se seguía estructurando en mosaico, pero la sabana se expandió aún más, lo que dejaba escasas opciones de vida para formas que necesitaban refugiarse en los árboles con frecuencia. *Australopithecus*, incluso si ocasionalmente capturaba pequeños animales, como hacen los chimpancés, era más una posible presa que un depredador. Y a *Homo habilis* probablemente le ocurría algo similar, aunque en menor medida. Lo más probable es que esos nuevos homínidos que surgieron hace 2 Ma ya no fueran tan vulnerables a la depredación y, por el contrario, fuesen depredadores activos. La especie en cuestión es *Homo ergaster* (u *Homo erectus*; véase anexo III).

Su apariencia general era más grácil que la de los homínidos anteriores. El tamaño y estructura corporal cualifica a *H. ergaster* como un homínido adaptado a la vida en la sabana, a recorrer largas distancias y a hacerlo a buen paso. Aunque la diferencia de tamaño entre ambas especies no fuese tanta como se le solía atribuir, lo cierto es que *H. ergaster* era más alto y de más envergadura que *H. habilis*, una diferencia que se produjo en un tiempo relativamente corto. Los antropólogos Matt Cartmill y Fred Smith, en su tratado sobre evolución del linaje humano, conjeturan que hay tres factores que pudieron haber impulsado ese aumento de tamaño. Por un lado, si, como sugiere el registro arqueológico y otros indicadores, *H. ergaster* consumía más carne que sus antecesores, el tamaño habría sido un factor importante, no porque sea necesario ser grande para ser carnívoro, sino porque el tamaño grande confiere ventajas tanto para cazar como para practicar el carroñeo. En general, existe una cierta relación entre el tamaño de un depredador y el de las piezas que puede obtener, también cuando esas piezas no son animales vivos, sino carcasas. Si, además, utilizaba herramientas, el mayor tamaño proporciona más fuerza y, por ende, más potencia a la hora de usarlas.

En las ciencias naturales está bastante aceptada la idea de que en los ambientes cálidos, propios de zonas tropicales, tienden a encontrarse las especies animales de menor tamaño, de entre las que pertenecen al mismo género. Es la conocida como regla de Bergmann, por el biólogo alemán que la

formuló a mediados del siglo XIX. Los animales pequeños, al ofrecer una mayor superficie relativa al exterior, favorecen la regulación de la temperatura al disponer de más superficie corporal por unidad de masa para disipar calor. Por consiguiente, no parece lógico que se seleccionasen cuerpos grandes en el caso de los homínidos. Sin embargo, esa lógica no es aplicable si el tronco no es demasiado ancho y se puede asimilar a un cilindro de diámetro reducido. En ese caso, la superficie corporal por unidad de masa puede ser grande, de manera que podría disipar mucho calor. A lo anterior cabe añadir una consideración adicional, invocando otra norma relacionada con la de Bergmann, la regla de Allen. En virtud de esta segunda norma, en ambientes fríos se tienden a seleccionar organismos con extremidades y otras prolongaciones de pequeño tamaño y gruesas, mientras que en ambientes cálidos ocurre justamente al revés. Por tanto, los individuos altos, delgados y con largas extremidades cumplen las condiciones ideales para facilitar la disipación de calor por radiación o convección. Si a esto añadimos que los organismos de mayor masa suelen perder menos agua a través de la superficie corporal, la ventaja en términos de termorregulación y economía hídrica es patente. Se ha estimado que un individuo de 70 kg y una forma corporal como la que pudieron tener los primeros representantes de la especie *H. ergaster* habría perdido en forma de sudor solo un 82-85 % del agua corporal que perdería un ejemplar de *H. habilis* de tamaño y estructura general similares a las de un australopiteco. Como consecuencia, para un determinado volumen de agua con el que hidratarse durante esos desplazamientos, los *H. ergaster* habrían podido desplazarse durante más tiempo y a lo largo de distancias más largas. Y, en tercer lugar, los individuos de mayor altura lo eran porque tenían las piernas más largas, lo que les permitiría dar zancadas mayores también y, por tanto, cubrir un territorio más extenso con el propósito que fuere.

El primer (las ventajas para practicar la caza o el carroñeo) y tercer factor (la mayor longitud de la zancada) de los invocados por Cartmill y Smith, así como el relativo al ahorro de agua, parecen bien fundamentados. Pero la aplicación de las reglas de Bergmann y de Allen suscita dudas. Por un lado, no todos los especialistas aceptan que los primeros *H. ergaster* tuviesen un cuerpo esbelto, con mucha superficie corporal por unidad de masa en la zona del tronco, por lo que no se cumpliría la regla de Bergmann en esta especie. La reconstrucción virtual en 3D del esqueleto del conocido como chico de Nariokotome (*H. ergaster*) ha permitido concluir que su tronco era más ancho y corto de lo que se había estimado previamente. El grupo de investigación de la Sima de los Huesos liderado por Juan Luis Arsuaga ha desarrollado la

teoría de que los homínidos anteriores a los humanos modernos eran de pelvis y cilindro corporal anchos, y que solo se estrecharon con *Homo sapiens*. Por otro lado, y en mi opinión, es muy aventurado atribuir a la regla de Bergmann la razón de ser de las diferencias de tamaño de los animales, dada la dependencia que tiene ese rasgo de las estrategias de vida de las especies (capítulos 11 y 12).

INTESTINOS Y ENCÉFALOS

En 1994, el fisiólogo William Leonard y la antropóloga Marcia Robertson dieron cuenta de lo que consideraban ciertas anomalías en nuestra especie que, de una forma inesperada, estaban vinculadas entre sí. Tenemos, por un lado, una dieta de mucha mayor calidad que la que cabría esperar de nuestro tamaño y de nuestra tasa metabólica en reposo. Aunque no somos verdaderos carnívoros, consumimos mucha más carne que otros primates de tamaño similar. Al menos una tercera parte de las calorías que ingieren los cazadores-recolectores actuales las consumen en forma de carne, más del triple que los chimpancés. Las adaptaciones a esta dieta calóricamente densa, fácil de digerir, son claramente apreciables en nuestro sistema digestivo, de menores dimensiones que los de los demás primates. Por otro lado, esta dieta de más calidad parece estar relacionada con el alto coste del encéfalo humano. Si tomamos el conjunto de los primates, cuanto mayor es el encéfalo de las especies, más alto es su metabolismo corporal. Esto quiere decir que la fracción de la energía metabólica gastada por el encéfalo es relativamente constante en este grupo, alrededor del 8-9 % de la tasa metabólica en reposo, salvo en humanos. Las especies cuyo encéfalo gasta una proporción mayor de su metabolismo en reposo tienen una dieta de mayor calidad de lo que cabría esperarse dado su tamaño corporal. Y, al contrario, cuando un primate tiene un encéfalo de menor tamaño que el que podría suponerse dado su nivel metabólico, suele tratarse de una especie cuya dieta es de baja calidad. Los seres humanos ocupamos el extremo más alto en esas tendencias, porque tenemos una dieta de muy alta calidad y nuestro encéfalo da cuenta de un 20 % del gasto metabólico en reposo.

El tamaño corporal tiene efectos diversos, a veces inesperados, en diferentes funciones animales. El crecimiento que se produjo en la transición de *Homo habilis* a *Homo ergaster* seguramente conllevó un aumento importante del metabolismo. Dado el aumento del tamaño corporal, la actividad metabólica total pudo elevarse entre un 40 y un 45 %, un aumento

nada desdeñable debido a las necesidades energéticas que comporta. Por otro lado, los seres humanos gastamos entre dos y tres veces más energía en metabolismo encefálico que lo que cabría esperar en un primate y cinco veces más que lo que gasta un mamífero, ambos del mismo tamaño que el nuestro. Nuestros encéfalos salen muy caros.

A tenor de esos datos, la lógica parece dictar que para mantener el alto gasto metabólico del encéfalo sin que el total alcance magnitudes insostenibles, otros capítulos tuvieron que experimentar reducciones significativas, y parece que el principal de esos capítulos fue el digestivo. Solo un sistema digestivo de menor tamaño y menor actividad pudo permitir compensar la elevación del metabolismo provocada por el aumento del tamaño corporal y, especialmente, del correspondiente al encéfalo. En esto consiste, en lo sustancial, la conocida como «hipótesis de los tejidos caros» que propusieron la antropóloga Leslie Aiello y su colega Peter Wheeler en 1995. El argumento puede también expresarse dándole la vuelta. Gracias a la reducción que experimentó el tamaño del sistema digestivo de nuestros antecesores, pudieron dedicar parte de la energía metabólica a sostener el funcionamiento de un encéfalo de mayor tamaño. Aunque en realidad, este es uno de esos fenómenos en los que no tiene demasiado sentido atribuir a uno de los elementos el carácter de causa y de efecto al otro. Seguramente ambos fenómenos cursaron de forma paralela.

El caso es que la reducción del tamaño del sistema digestivo fue posible en la medida en que los representantes del género *Homo* que la experimentaron pudieron alimentarse de productos de más fácil digestión y de mayor valor energético y nutricional. Este es, de hecho, uno de los argumentos que suele ofrecerse para explicar la transición a un modo de vida en el que la caza o el carroñeo adquirió más importancia, y a una dieta en la que la carne tuvo una presencia creciente. Pero también cabe argumentar en el otro sentido: al verse obligados a vivir en un medio más abierto, con menor riqueza en frutas y otros alimentos vegetales, pero mayor abundancia de herbívoros y, en particular, de ungulados, el aprovechamiento de esos nuevos recursos que ofrecía la sabana permitió reducir el tamaño del intestino, porque la carne se digiere con más facilidad y tiene un contenido energético mayor. Por otra parte, la caza y el carroñeo requieren también mayores habilidades cognitivas y organizativas, habilidades que se vieron favorecidas por el aumento del tamaño encefálico sostenido precisamente por los productos de esas actividades. Un círculo virtuoso en toda regla.

A las razones ya dadas para explicar el vínculo entre el consumo de carne y el desarrollo encefálico, en la última década se ha propuesto una adicional. La falta de carne en la dieta de los omnívoros, como los seres humanos, provoca deficiencia de nicotinamida (vitamina B3) y triptófano, dos sustancias esenciales —especialmente la primera— para el desarrollo y normal funcionamiento del tejido nervioso. Por esa razón se ha sugerido que la carne ha podido ser un factor limitante para el crecimiento del encéfalo en el pasado de nuestro linaje. La vitamina B3 es necesaria para formar el dinucleótido de nicotinamida y adenina (NAD) y este, a su vez, lo es para sintetizar trifosfato de adenosina (ATP) a través de la glucólisis o, principalmente, de la fosforilación oxidativa en la llamada cadena respiratoria mitocondrial (véase anexo IV). El NAD y el triptófano afectan a la supervivencia y programación de las células troncales^[20], razón por la cual un suministro adecuado de esas sustancias es esencial para el desarrollo encefálico. De hecho, a ese efecto parecen obedecer las alteraciones del sistema nervioso de los pacientes de pelagra, una enfermedad de consecuencias negativas múltiples que tiene su origen en el déficit de nicotinamida. Se ha llamado a ese efecto una atrofia cerebral «desevolutiva».

La vitamina B3 también es esencial para un buen funcionamiento del sistema inmunitario. Los proponentes de esta hipótesis sostienen, además, que en el curso de la evolución del linaje humano y también de la historia de nuestra especie, la mayor o menor abundancia de carne en la dieta ha sido la causa última de fenómenos demográficos a gran escala. La escasez de carne y abundancia de carbohidratos en la dieta habría propiciado altas tasas de natalidad, alta incidencia de enfermedades infecciosas y longevidad disminuida, mientras que una presencia muy importante de carne en el alimento habría propiciado una incidencia de enfermedades infecciosas baja, vidas prolongadas y fecundidad muy reducida. No es esta la ocasión para discutir los méritos o deméritos de estas relaciones —solo he querido dejar aquí constancia de ellas—, pero no me parece en absoluto descartable que, efectivamente, el déficit dietético de vitamina B3 y triptófano haya sido un factor limitante del desarrollo encefálico en el pasado de nuestro linaje. Y, por otra parte, esta propuesta en absoluto contradice la hipótesis de los tejidos caros; ambas son perfectamente compatibles.

Cierto tipo de marcas, de corte y de percusión, en los huesos de los animales —ungulados, principalmente— cuyos restos han sido hallados en yacimientos arqueológicos sugiere que estos homínidos utilizaron herramientas líticas para extraer la carne adherida al exterior o la médula del

interior. Este es uno de los indicios más sólidos de la incorporación de la carne a la dieta. Pero hay otros de carácter más indirecto, como es la aparición en los huesos largos de una mujer muerta hace 1,6 Ma de una gruesa capa de tejido óseo anormal, que es característica de quienes sufren envenenamiento por exceso de vitamina A. En este caso, lo más probable es que ese envenenamiento se produjese por ingerir demasiada cantidad del hígado de algún gran depredador, un fenómeno descrito en los exploradores del Ártico que habían consumido hígado de oso polar o de focas. La capacidad de *Homo ergaster* —o de su congénere asiático, *Homo erectus*— para sobrevivir en latitudes templadas también apoya el consumo de carne, pues prácticamente todos los primates viven en zonas relativamente cálidas y la mayoría son frugívoros o herbívoros (capítulo 1).

Finalmente, al igual que los carnívoros africanos, somos el huésped terminal de tres especies de tenias intestinales que están emparentadas con las de aquellos. Se había atribuido al ganado —a raíz de su domesticación en el Neolítico— la transferencia de esos parásitos a nuestra especie, pero ahora sabemos, gracias a análisis de filogenia molecular, que dos de esas especies divergieron de un antepasado común en un periodo comprendido entre 1,7 y 0,8 Ma atrás, de donde se deduce que los seres humanos habían sido huéspedes de ese antepasado común y, por lo tanto, mucho antes de la domesticación neolítica.

CAZADORES O CARROÑEROS

Un debate recurrente —y seguramente estéril— cuando se trata la cuestión de la alimentación de los primeros representantes del género *Homo* y, más en concreto, del aprovechamiento de recursos cárnicos es el del momento a partir del cual la caza sustituyó al carroñeo como principal fuente de carne. Hay especialistas que sostienen que *Homo ergaster* no acreditaba las dotes de fuerza y velocidad necesarias para cazar grandes presas, por lo que, si la carne constituía una parte sustancial de la dieta, debía ser obtenida a partir de carcasas de animales abatidos por otros depredadores o muertos por otras causas. Por otro lado, también se cuestiona que el registro arqueológico y paleontológico avale la hipótesis de que *Homo ergaster* cazase y que los productos de la caza constituyesen una fuente significativa de recursos. Es más, hay quienes afirman que no es fácil distinguir cuándo proceden unos restos óseos que aparecen con incisiones de un evento de caza o de uno de carroñeo.

Norman Owen-Smith afirma que la clave para diferenciar la procedencia se encuentra en la secuencia de las incisiones: cuando las marcas de las herramientas de piedra se superponen a las de los dientes, se trataría de un caso de carroñeo; también resulta indicativa la composición de los restos en lo relativo al tipo de huesos que aparecen en el conjunto, y los perfiles de edad de los ungulados representados. En un mismo yacimiento se han hallado huesos de pequeños ungulados que parecían haber sido cazados por los homínidos, junto con otros de especies de mayor tamaño que habrían sido cazadas por otros depredadores y sus restos, después, aprovechados por aquellos. Cuando aparecen huesos a los que se les ha extraído la médula, lo más probable, sobre todo si se trata de miembros tempranos del género *Homo*, es que los huesos hubiesen sido aprovechados después de que sus poseedores hubiesen muerto o hubiesen sido cazados por otros depredadores. Si se toma en consideración el modo en que subsisten en la actualidad los grandes carnívoros y carroñeros africanos, se comprueba que el carroñeo es casi tan difícil y peligroso como la caza, porque hay que competir con otros depredadores o carroñeros para obtener los restos de las carcasas, salvo que la parte de la carcasa codiciada fuese la médula del hueso. En ese caso, bastaría con esperar. Por otro lado, la mayor parte de esos carnívoros son a la vez carroñeros y cazadores.

En una revisión reciente, la paleoecóloga Jessica Thompson y colaboradores señalan que se ha dado mucha importancia al posible uso de herramientas de piedra para acceder a recursos cárnicos en carcasas y que se ha minusvalorado la posible utilización de sistemas de percusión para acceder a la médula de los huesos y el encéfalo de animales muertos^[21]. Creen que esa deficiencia afecta, sobre todo, al periodo anterior a 2 Ma para el que apenas hay restos que permitan caracterizar la transición de un modo de alimentación omnívoro —pero basado, sobre todo, en materia vegetal— a otro en el que los animales pasaron a ser un componente más importante de la dieta. En su opinión, los conceptos de consumo de carne y uso de herramientas están definidos de forma muy vaga: los nutrientes que se encuentran fuera del hueso (p. ej., carne) y los del interior del hueso (p. ej., médula y encéfalo) tienen diferente composición de macronutrientes (más proteínas fuera y más grasas dentro del hueso); también son distintos los requisitos mecánicos que se necesitan para acceder a ellos (corte para la carne y percusión para el hueso), costes de búsqueda y manejo diferentes, probabilidad de hallarlos también distintas y, por supuesto, diferentes retornos netos. Por lo tanto, el recurrir a unos o a otros habría exigido distintas

soluciones tecnológicas y de comportamiento. Proponen, por ello, que la explotación regular de los animales grandes como recurso alimenticio —que denominan «patrón depredador humano»— comenzó con una dedicación mayor a obtener nutrientes del interior de los huesos haciendo uso de la percusión, independientemente de que también utilizarasen ocasionalmente herramientas de piedra para cortar.

El paleoantropólogo José María Bermúdez de Castro, por su parte, contrapone argumentos en las dos direcciones. Considera, por un lado, que los primeros representantes del género *Homo* eran demasiado pequeños como para poder dar caza a animales de cierta envergadura o, también, de disputárselos a unos buitres o unas hienas. Para poder afrontar esas tareas con mayores posibilidades de éxito necesitarían ser de mayor tamaño (quizá del de *Homo ergaster*)^[22]. Por otro lado, también recuerda que el consumo de carroña exige adaptaciones específicas para neutralizar el efecto de microorganismos patógenos que, como *Bacillus anthracis* o miembros de los géneros *Fusobacterium* o *Clostridium*, proliferan en los restos de animales muertos y que, por su toxicidad, pueden causar con facilidad la muerte de los animales que los ingieren^[23]. Y si nuestros antepasados llegaron a poseer esas adaptaciones, surge la cuestión de cómo se perdieron después. La respuesta a esa pregunta es que, sin descartar que en ciertas ocasiones nuestros ancestros tuviesen acceso a presas muertas o restos de animales cazados por otros depredadores, lo más probable es que también fuesen capaces de acceder a recursos cárnicos vivos en forma de presas de, al menos, pequeño tamaño, tanto de animales vertebrados como, sobre todo en los márgenes de ríos, lagos y mares, de invertebrados. Tanto unos como otros son presas de relativamente poco peligro y de alto valor nutritivo. La navaja de Ockham, en este caso, favorecería la hipótesis del homínido cazador-recolector, porque la alternativa del carroñero-recolector requiere de más elementos, alguno de los cuales no es en absoluto sencillo. Lo que señala Bermúdez de Castro es compatible con la opinión de Thompson y colaboradores, dado que la médula de los huesos y el tejido encefálico, al encontrarse en el interior de receptáculos óseos que los protegen, son menos susceptibles de contaminarse con patógenos.

Por último, para Peter Ungar lo importante no es si aquellos homínidos cazaban o se limitaban a consumir la carroña que las especies de carnívoros abandonaban, sino que sus dietas experimentaron un cambio fundamental. No es fácil, según él, discernir si la carne y la médula ósea eran una fuente ocasional o regular de alimento, sobre todo al comienzo de la transición hacia *Homo*. Se han encontrado restos fósiles de huesos con marcas de cortes en

lugares datados con una antigüedad de alrededor de 2,6 o 2,5 Ma. Pero cuando realmente se aprecia un cambio a gran escala fue hace alrededor de 2 Ma, periodo en el que aparecen grandes concentraciones de artefactos y de restos animales. Esos hallazgos indican que durante ese periodo se produjo un cambio importante en el papel que los homínidos jugaban en aquellos hábitats en los que iban introduciéndose. Nuestros ancestros se habían ganado un lugar en la mesa de los grandes carnívoros y la carne y la médula formaban parte importante de su menú, con independencia de la frecuencia con la que llenaban sus platos con esos productos.

UN NUEVO MENÚ EN UN AMBIENTE DIFERENTE

Lo que indican los datos y los argumentos que se esgrimen en una y otra dirección es que la transición ecológica del bosque abierto en el que presumiblemente se desenvolvían los australopitecos a la sabana en mosaico por la que deambulaban los primeros seres humanos vino acompañada por una transición alimenticia. Las cosas, no obstante, no cambiaron de un día para otro. No hubo unos seres humanos que, de pronto, empezaron a cazar. Todo indica que se dio una transición gradual en la que la carne fue adquiriendo una importancia creciente, al principio aprovechando de forma oportunista las carcasas a que podían tener acceso los primeros *Homo* y, más adelante, practicando la caza de forma más intensiva. Por otro lado, lo más probable es que distintos grupos humanos tuviesen en ese periodo comportamientos diferentes y que hubiese cierta variabilidad a la que no tenemos acceso por lo escueto y disperso —geográfica y temporalmente— del registro fósil. Esa transición quizá se iniciara en el Plioceno Superior, probablemente mediante la aplicación de técnicas de percusión para extraer nutrientes del interior de los huesos. Es posible, además, que en este proceso de transición las hembras tuvieran un papel más relevante, sobre todo cuando las piezas consistían en carcasas de las que se extraían los restos que no habían consumido otros animales. Esta apreciación es, lógicamente, muy especulativa, pero tiene cierto soporte empírico en el comportamiento de las bandas de chimpancés. En ellas, las hembras y juveniles utilizan herramientas en mayor medida que los machos, y la transmisión social de las habilidades de uso de herramientas se produce sobre todo entre las madres y sus crías. De haber ocurrido así, la percusión, especialmente en grandes grupos sociales, habría abierto oportunidades similares a las hembras y a los juveniles que ya practicaban la recolección y extracción con la ayuda de herramientas.

La inclusión de la carne en la dieta de forma significativa empezó a producirse, seguramente, durante el final de las estaciones secas, cuando las partes de las plantas que solían aprovechar escaseaban y las que quedaban exigían demasiado trabajo para ser extraídas. Además, en esos periodos del año abundarían los restos de carcasas de animales debilitados por la falta de hierba o muertos por depredación de los grandes carnívoros y hienas. Para acceder a este recurso, los carroñeros humanos habían de estar activos al mediodía cuando hacía calor y los carnívoros de la sabana dormitaban, si practicaban un carroñeo pasivo. Ahora bien, si el carroñeo era activo o de enfrentamiento, podían haberlo hecho a cualquier hora del día. Esa forma de vida debió de permanecer prácticamente sin cambios hasta la elaboración de los artefactos líticos achelenses, mejor perfilados que los anteriores, de la cultura olduvayense. Fue por entonces cuando quedó configurado *Homo ergaster*, durante una de las transiciones climáticas que tuvieron lugar en los dos últimos millones de años. También por esas fechas el carroñeo pasivo habría dado lugar a un carroñeo de enfrentamiento y, más adelante, a la caza, aumentando así de forma progresiva la aportación de la carne a la dieta.

En definitiva, en algún momento, los beneficios derivados de cazar presas mayores que el propio cazador comenzaron a superar los costes. El resultado fue que *Homo ergaster* buscaba y conseguía carne desplazándose por la sabana y, como consecuencia de todo ello, no solo pudo satisfacer las necesidades de ese cuerpo de mayor tamaño que el de sus antecesores, sino que se pudo permitir un encéfalo también cada vez mayor. De lo anterior no debe inferirse que la carne fuese su único o principal alimento; de hecho, semillas, frutos secos, tubérculos y otras estructuras vegetales semejantes pueden ser tan nutritivos como la carne y, sin lugar a dudas formaron parte de su dieta.

LA TECNOLOGÍA

Dado que *Homo habilis* ya los fabricaba, no debe sorprender que *Homo ergaster* también fuese capaz de hacer y usar instrumentos de piedra. Los primeros hipotéticos *H. ergaster* han sido datados en unos 1,95 Ma, tan antiguos como las herramientas del Modo I más antiguas de Olduvai y Koobi Fora. Y herramientas olduvayenses más elaboradas, también halladas en esas localidades, tienen 1,7 Ma de antigüedad, una época de la que ya se conocen *H. ergaster* seguros (no hipotéticos).

Muy poco después, hace unos 1,7 Ma, esta misma especie generó una cultura nueva —el Modo 2 o industria achelense— caracterizada por la producción de hachas de mano mucho más elaboradas que los núcleos propios del Modo 1. Las hachas de mano achelenses son objetos afilados de formas regulares (de pera u ovaladas) y con simetría bilateral. Tenían bordes bien afilados, no solo para procesar carcasas, sino para trabajar otros materiales, tanto tejidos vegetales como animales; lo que, por su parte, apoya la idea de que estos homínidos explotaron un espectro de recursos alimenticios más amplio que sus antecesores. Tanto si los seres humanos eran los depredadores primarios como si fueron carroñeros oportunistas, parece claro que, equipados con herramientas líticas de las culturas citadas, tuvieron acceso a más recursos animales —como carne, tuétano, encéfalos y otros restos— que quienes les precedieron. En la transición del Modo 1 al 2 las herramientas fueron haciéndose cada vez más diversas, mejores y, seguramente, de más fácil manejo. En paralelo, también se encuentran cada vez más huesos de otras especies animales. Una advertencia antes de seguir adelante: aunque hablo de transición de una a otra cultura, no debe entenderse que se produjo una sustitución sistemática de una por la otra; la industria olduvayense perduró en unas zonas, mientras en otras la transición a la achelense ya hacía centenares de miles de años que se había consumado.

No he hecho referencia a otras posibles herramientas (de hueso, madera u otro material) porque, lógicamente, son las de piedra las que mejor resisten el paso del tiempo y es de las que hay constancia fehaciente, abundante y mayor conocimiento. No obstante, objetos hechos de madera o hueso que han sido recuperados de unos pocos yacimientos arqueológicos revelan que los homínidos de hace entre 1 y 2 Ma desarrollaron una estrategia de subsistencia en la que, haciendo uso de las herramientas de las que pudieron dotarse, tuvieron acceso a una variedad muy superior de recursos que sus predecesores, y que para obtenerlos recurrieron también a una gran variedad de procedimientos: caza, carroñeo, excavación y recolección.

En palabras del paleoantropólogo Peter Ungar, las herramientas de piedra dieron a los seres humanos una versatilidad muy valiosa en un mundo cada vez más cambiante e impredecible y, andando el tiempo, habrían sido una de las claves de la capacidad del linaje humano para expandirse por todo el planeta. Ya fuera a través de la caza o apropiándose de carcasas abatidas por otros animales, sin las herramientas líticas con las que despedazarlas y procesarlas los homínidos habrían tenido que limitarse, seguramente, a las pequeñas presas como las que atrapan los chimpancés. Es muy posible

también que el desarrollo de lanzas y otras herramientas con las que lanzar proyectiles a distancia resultara clave a la hora de conseguir que esa actividad rindiese el beneficio que podía justificar su desempeño. En ese sentido, la estructura de sus hombros, muy probablemente, les permitía lanzar objetos a distancia y con bastante precisión.

No debemos dejar a un lado el posible uso del fuego a la hora de tratar de las innovaciones tecnológicas propias de este periodo. El uso del fuego para cocinar habría supuesto una innovación radical, ya que habría dado a los alimentos una mayor digestibilidad y palatabilidad y, por lo tanto, proporcionado una cantidad de recursos muy superior. Esta es la tesis del antropólogo Richard Wrangham, quien ha propuesto que la utilización del fuego de forma controlada fue un invento de *Homo ergaster* y que se convirtió en parte sustancial de la estrategia alimenticia de los homínidos en el Pleistoceno Inferior y Medio^[24]. Pero no adelantemos acontecimientos: en el capítulo 7 me ocuparé específicamente de esta cuestión.

PESCADORES Y MARISQUEROS

No toda la carne que consumían nuestros antepasados tenía por qué ser de mamífero o de ave. Los animales acuáticos también aportan nutrientes valiosos. Y sin embargo, es escasísima la información relativa a ese tipo de fuentes de alimento. Durante mucho tiempo se ha ignorado la posible contribución de moluscos, crustáceos, peces y otros animales acuáticos a la dieta de los homínidos. Sin embargo, hay razones para tener en cuenta esa posible aportación, muy especialmente las relativas al valor nutricional de esos productos y a su papel como nutrientes específicos de un encéfalo en construcción. El tejido nervioso, para su formación y crecimiento, necesita ácidos grasos esenciales omega-3 y omega-6. Los llamamos esenciales precisamente porque no los podemos producir a partir de otros ácidos grasos y, aun así, son imprescindibles para un correcto funcionamiento del sistema nervioso. Quizá el más importante sea el docosahexaenoico (DHA), un ácido omega-3 poliinsaturado de cadena larga^[25]. Es un componente esencial de los fosfolípidos que forman las membranas celulares del sistema nervioso y de la vaina mielínica que aísla los axones neuronales y permite una transmisión rápida y eficaz de los impulsos nerviosos. Otros son el linoleico (LA), omega-6; el -linolénico (ALA), omega-3; o el araquidónico (ARA), omega-6. Aunque las fuentes de estos ácidos grasos pueden ser muy variadas (huevos,

semillas o carne de mamífero), son los productos acuáticos, marinos o fluviales, animales o vegetales, los que contienen mayores cantidades.

Hay restos abundantes de explotación de moluscos y crustáceos por parte de *Homo neanderthalensis* (en Europa) y de *Homo sapiens* (en África) en enclaves costeros, tanto en la cuenca mediterránea como en la costa surafricana y del mar Rojo. Pero dado que los compases iniciales del género *Homo* se caracterizaron por un aumento importante del tamaño encefálico, es lógico pensar que, de alguna forma, hubieron de tener acceso a recursos acuáticos. De hecho, una gran parte de los restos fósiles de los primeros representantes del género se han encontrado en antiguas cuencas lacustres y fluviales, por lo que, aunque tengamos escasas pruebas de su consumo, lo más probable es que el pescado y los invertebrados de agua dulce de esas zonas hubiesen entrado en su dieta. Ha habido opiniones contrarias a esta posibilidad, por parte de quienes no consideran a *Homo habilis* u *Homo ergaster* capacitados desde el punto de vista cognitivo para atrapar ese tipo de animales, pero hay datos que desmienten esas opiniones. Por un lado, sabemos de primates de diferentes taxones que consumen productos acuáticos e, incluso, se han obtenido fotografías de orangutanes pescando en un río valiéndose de una rama; sospecho que los homínidos del Pleistoceno no tenían por qué ser menos que esos otros primates. Y, por otro lado, hay pruebas de consumo de bivalvos de río por parte de *Homo erectus* hace 0,5 Ma, aproximadamente. En 2015 se publicó un estudio sobre unas conchas de almejas de río que habían sido halladas en 1891 por Eugène Dubois en Trinil, el lugar en que había encontrado los restos del llamado «hombre de Java», es decir, los primeros restos fósiles de la especie *Homo erectus*. Estas conchas —los tejidos blandos de esos especímenes, por supuesto— habían sido consumidas por miembros de nuestro género, por lo que constituyen la primera indicación de su utilización como fuente de alimento por miembros del linaje humano. Cabe destacar que una de las conchas se había utilizado también como herramienta. Y, por último, en otra concha aparecieron marcas geométricas cuya factura muestra bien a las claras que las líneas se dibujaron de forma deliberada. Sobre este aspecto, remito al lector o lectora a la coda con que se cierra este capítulo.

En lo relativo a recursos marinos hay una dificultad importante para comprobar su posible consumo en el pasado. El nivel del mar actual es muy alto, puesto que nos encontramos en un periodo interglaciar y en una época especialmente cálida. Eso implica que gran parte de los restos que quedaron del consumo de peces y marisco marino se encuentra bajo las aguas, porque

seguramente fueron consumidos en la misma línea de la costa o en sus proximidades.

En relación con este asunto, no obstante, hay dos ideas que se han alojado en el desván de mi cerebro y que se resisten a abandonarlo. Una es que hay millones de personas en el mundo que apenas tienen acceso a recursos acuáticos en sus dietas y que, a pesar de todo, se desarrollan con aparente normalidad. Y la otra puede formularse en forma de pregunta: ¿de dónde podrían obtenerse más ácidos grasos esenciales que del mismo órgano, aunque fuese de otro mamífero? No olvidemos que uno de los órganos más apreciado por los homínidos del Pleistoceno era el encéfalo y que, como veremos en el capítulo 9, los neandertales, en ocasiones, se limitaban a utilizar la piel, el tuétano y el encéfalo de las presas que cazaban.

MAQUINARIA DIGESTIVA

Los seres humanos somos omnívoros. Esto es algo que, desde un punto de vista fisiológico, nadie debería poner en duda. Que haya quienes, con toda legitimidad, renuncien a consumir productos animales por motivos éticos o medioambientales o por razones dietéticas del tipo que sea, no debería ocultar ese hecho fundamental. Como hemos visto, la carne es un componente importante de la dieta de nuestros antepasados. Nuestro carácter omnívoro se aprecia si, por ejemplo, comparamos las cantidades totales de alimento que ingerimos cada día con animales que tienen diferentes modos de alimentación. Los ungulados consumen entre 75 y 150 kcal^[26] por kg de masa corporal y día; los babuinos, entre 55 y 72; los chimpancés, entre 50 y 60; los seres humanos, entre 30 y 45; y los leones y leopardos, entre 12 y 20. De entre los que figuran en esa breve lista, somos los primates que menos cantidad de comida ingerimos. Y estamos relativamente cerca de los leopardos. Las cantidades que comemos están a medio camino entre las de un omnívoro oportunista, pero con una muy superior proporción de fruta y otros vegetales en la dieta, y las de un carnívoro estricto. La escala que muestran los animales que aparecen en esa relación refleja el grado de aprovechamiento del alimento. Cuanto mayor es la importancia de la materia vegetal en la dieta, sobre todo si es herbácea (ungulados), mayor ha de ser la cantidad que han de comer, puesto que su aprovechamiento es muy inferior al de otros productos, como la fruta (chimpancés) o la carne (leones). El valor correspondiente a los seres humanos, entre chimpancés y leopardos, da cuenta de un modo de alimentación omnívoro con una presencia importante de

recursos cárnicos, aunque no debe olvidarse que parte del buen aprovechamiento de la comida se debe también, en nuestro caso, al efecto de la cocción de la mayoría de los alimentos.

Somos omnívoros, sin matices. Comemos casi de todo. Desde el punto de vista dietético somos muy flexibles; comemos lo que hay. Y esa condición tiene su reflejo en la anatomía y fisiología de nuestro sistema digestivo.

Tratamiento mecánico

Las diferencias entre la dentición de *Homo ergaster* y *Australopithecus* son claras. *H. ergaster* tenía molares de menor tamaño que *Australopithecus*, sus incisivos también eran menores que los de *H. habilis* y los caninos, algo mayores. Peter Ungar especula con la posibilidad de que fuese con *H. ergaster* cuando el uso de herramientas empezara a aliviar las presiones selectivas que habían actuado antes sobre los dientes, que hasta entonces habían tenido que mantenerse de mayor tamaño. De hecho, como hemos visto antes, a partir de 2 Ma atrás se empiezan a encontrar grandes concentraciones de artefactos de piedra y huesos con marcas de cortes, justo antes de la aparición en escena de *H. ergaster*, la especie a la que, precisamente, se atribuye la posterior creación de la industria lítica achelense (Modo 2).

El cráneo de *H. ergaster* también sugiere un cambio en la dieta. La reducción de los músculos maseteros (músculos para masticar) en comparación con los de *Australopithecus* es muy clara y fue consecuencia, seguramente, de la relajación de las presiones selectivas que propició el cambio de dieta y de las mejoras tecnológicas aplicadas a la preparación del alimento. Según el paleoantropólogo Miki Ben-Dor y colaboradores, una de las principales características derivadas de *Homo* es el pequeño tamaño relativo de los componentes del aparato masticador en su conjunto. Esta reducción estaría asociada con un tiempo de masticación muy breve (aproximadamente el 5 % de la actividad humana diaria en la actualidad, en comparación con el 48 % en los chimpancés), que habría comenzado con *H. ergaster* hace 1,9 Ma. Tanto el menor tamaño del aparato masticador como el acortamiento del tiempo de alimentación se habrían producido como consecuencia de la mayor proporción de carne en la dieta, el uso de herramientas de piedra, la alta porción de grasa en el alimento y, quizá, la introducción de los procesos de cocción a la hora de elaborar la comida.

Dimensiones del tubo

El cambio en la dieta exigió un cambio en la fisiología digestiva, aunque seguramente no es fácil establecer una secuencia precisa de hitos en ese proceso. Un indicador muy sintético de la facilidad para digerir el alimento habitual es la longitud relativa del sistema digestivo, o la superficie relativa del epitelio que da a la luz de los órganos de digestión. Veamos la siguiente secuencia de longitudes relativas (longitud del tracto gastrointestinal con respecto a la del animal) para una pequeña muestra de animales bien conocidos. Ganado vacuno: 20 (es decir, el tubo digestivo es veinte veces más largo que el propio animal); ganado caballar: 12; babuino: 8; perro: 6; ser humano: 5; gato: 4. Respecto a las superficies (superficie interna del epitelio digestivo con respecto a la superficie corporal), la secuencia es la que sigue. Ganado vacuno: 3; caballar: 2,2; babuino: 1,1; ser humano: 0,8; perro: 0,6; gato: 0,6. Como puede verse, y a salvo de considerar el posible efecto de la cocción del alimento, los datos correspondientes a los seres humanos se encuentran entre los valores propios de los herbívoros y los de los carnívoros; si acaso, se aproximan más a los carnívoros que a los herbívoros.

Una comparación entre los sistemas digestivos de los primates revela las diferencias que hay entre ellos y su relación con la dieta. Los gorilas son folívoros, comen sobre todo hojas; los orangutanes, frugívoros con aportes significativos de hojas y, excepcionalmente, de pequeños animales; y los chimpancés, mayoritariamente frugívoros, aunque incorporan pequeños animales en su dieta y, si la necesidad aprieta, también hojas. Si nos fijamos en los sistemas digestivos de los homínidos citados, se aprecia que los más dependientes de material vegetal, como los gorilas u orangutanes, tienen grandes cavidades abdominales, como corresponde a animales que necesitan albergar sistemas digestivos de gran tamaño. El abdomen de menor tamaño, tanto en términos absolutos como en comparación con el tamaño corporal, es el de nuestra especie. Pero las diferencias no se limitan al tamaño.

El llamado «cociente de diferenciación intestinal» expresa la relación aritmética que hay entre el total de las superficies internas de los órganos más propiamente digestivos con respecto a la del órgano especializado en la absorción del alimento ya digerido. Los órganos cuya principal función es la digestión son el estómago, los ciegos intestinales y el intestino grueso o el colon, y el especializado en la absorción, el intestino delgado. Esto no quiere decir que en el estómago no se absorba alimento o que en el intestino delgado no se produzca digestión, pero cada uno de los órganos cumple una función principal y las actividades referidas dependen sobre todo de sus superficies internas. En los mamíferos predominantemente carnívoros el cociente varía

entre 0,1 y 0,6, aproximadamente. Esto quiere decir que la superficie destinada a la absorción del alimento es más o mucho más extensa que la de digestión, una consecuencia directa de la mayor facilidad con que digieren los tejidos animales. En el otro extremo se encuentran los folívoros, los comedores de hojas; en estos el cociente va de 1,2 a 6; las superficies de las estructuras más propiamente digestivas son muy superiores a la del intestino delgado, el órgano cuya función principal es la de absorber.

No es fácil digerir la materia vegetal en general y las hojas de las plantas en especial, debido a la presencia de carbohidratos complejos, muy difíciles de hidrolizar^[27] y a menudo totalmente refractarios a la digestión, porque los animales no solemos tener las enzimas adecuadas para ello. Pensemos en la celulosa o lignocelulosa, polímeros estructurales de muchas plantas, para cuya digestión se requiere el concurso de microorganismos simbiotes que suelen encontrar acomodo en los ciegos intestinales antes citados. Los comedores de frutas presentan valores intermedios, entre 0,3 y 2, de manera que las superficies de absorción y de digestión son de similares dimensiones. Como puede verse, dentro de cada categoría hay un amplio margen de variación en el cociente entre superficies y se da, además, un solapamiento entre carnívoros y frugívoros, por un lado, y frugívoros y folívoros, por el otro; en cualquier caso, las tendencias generales son manifiestas. En una secuencia de valores del cociente de diferenciación digestiva, tenemos a la especie humana, con 0,9; a los chimpancés, con 1,1, y a los gorilas, con 1,7. La de los seres humanos es característica de un animal frugívoro, aunque en la zona baja de valores, próxima a la de los carnívoros; la de los chimpancés se encuentra también en ese intervalo, aunque más centrada. Y la de los gorilas es característicamente propia de comedores de hojas. Estos valores no descubren nada que no sepamos acerca de la dieta de estos primates; el interés de la comparación radica, sin embargo, en la constatación de que tres especies muy próximamente emparentadas han diferenciado su fisiología digestiva en consonancia con las necesidades que impone la digestión de la dieta más habitual de cada una de ellas.

No tenemos acceso a ejemplares vivos de las especies de homínidos que nos antecederon, de manera que no podemos valorar cómo han cambiado las características de sus sistemas digestivos. Hasta fechas recientes, se pensaba —a partir del examen de los escasos restos fósiles que han llegado hasta nosotros— que *Homo ergaster* tenía un abdomen menos prominente que *Australopithecus* y que ese rasgo era propio de un organismo con un sistema digestivo de tamaño reducido, consecuencia de una dieta más rica y digerible.

Es lógico, por otra parte, que en la comparación con sus antecesores australopitecinos exista esa diferencia. Ahora bien, el análisis reciente —ya citado en este mismo capítulo— de la estructura del esqueleto del tronco del «chico de Nariokotome» sugiere que ese cambio en la anatomía humana es más reciente. De verificarse esa conclusión, no obstante, ello no invalidaría lo señalado hasta ahora, aunque pondría un cierto límite a su alcance temporal.

Tratamiento químico

Las pepsinas son las enzimas que inician la digestión de las proteínas en el estómago. Para evitar la digestión del tejido del propio animal, todas las enzimas digestivas proteolíticas^[28] se secretan como precursores inactivos conocidos como zimógenos. Los pepsinógenos (zimógenos de la pepsina) se convierten en su forma activa en la luz del estómago, que es donde actúan. Aquí hablaré de pepsinógenos y no de pepsinas, porque son los pepsinógenos los que están codificados en el genoma, pero debe entenderse que, a los efectos, me refiero a las enzimas.

Como la de cualquier otra proteína (las enzimas lo son), la secuencia de aminoácidos de un pepsinógeno está codificada por su gen correspondiente. Hay enzimas cuyos genes han experimentado multiplicaciones en la historia evolutiva de las especies. Merced a esas multiplicaciones pueden acabar teniendo un número variable de copias. Lo normal es que cuantas más copias haya de un gen, mayor sea la correspondiente actividad enzimática total. La multiplicación de copias es un mecanismo adaptativo más, pues permite modular una actividad en función de las necesidades. Si bien podría parecer ventajoso tener siempre muchas copias de un gen, lo cierto es que no es así, porque hay un gasto de energía asociado a la producción de esas enzimas. Por otra parte, las copias del gen en cuestión no tienen por qué permanecer inmutables generación tras generación. De hecho, a veces mutan, por lo que puede haber en el genoma una batería de formas de un gen que codifican las correspondientes variantes de una enzima —a las que llamamos isozimas— y que tienen especificidades catalíticas diferentes.

En los mamíferos se conocen cinco tipos principales de pepsinógenos, aunque uno de ellos, el pepsinógeno A, es el más importante y universal. También encontramos muchas formas o variantes, especialmente de este último. La diversidad de formas es especialmente alta en los primates, porque los genes que lo codifican se han duplicado en varias ocasiones tras la separación de los platirrinos (monos del Nuevo Mundo) y los catarrinos (monos del Viejo Mundo). La duplicación repetida del gen —especialmente

frecuente en los hominoideos—, junto con pequeñas modificaciones en la cadena de nucleótidos en algunas de sus copias, es lo que ha dado lugar a esa gran variedad de formas del pepsinógeno A. Los seres humanos tenemos tres genes que codifican sendas variantes y podemos tener, además, varias copias de cada uno de ellos. En los otros hominoideos, la diversidad de variedades de este pepsinógeno es aún mayor que en los seres humanos. Y cada uno de ellos está codificado por varias copias del mismo gen, producto de duplicaciones sucesivas a lo largo de la evolución reciente.

Que haya tantas variedades de pepsinógeno A en los primates antropomorfos tiene que ver con una dieta en la que abundan las hojas y con la gran heterogeneidad química de estas. Es significativo que en los últimos millones de años en el linaje humano se hayan perdido variantes de pepsinógeno A que, sin embargo, conservan los demás hominoideos. Dado que las diferentes formas de las pepsinas tienen especificidades diferentes en función de la diversidad de proteínas que han de digerir, cuanto mayor es esa diversidad, mayor tiende a ser también el número de variantes enzimáticas. En otras palabras, si en el linaje humano han desaparecido variantes que sigue habiendo en los demás hominoideos, es porque en nuestra dieta ha habido cada vez menos variedad de plantas. Lo más probable es que los herbívoros—incluidos los hominoideos— dispongan de un menú mucho más variado que los carnívoros o los omnívoros, al menos en lo que se refiere a su composición proteica, por lo que una amplia batería de formas enzimáticas digestivas adquiere pleno significado.

Otro elemento que hay que tener en cuenta es que las plantas contienen sustancias que inhiben la actividad de las pepsinas. Los taninos que contienen muchas hojas se combinan con proteínas (tanto las de la misma planta como la pepsina del estómago de su consumidor) e impiden o dificultan su digestión enzimática. De hecho, hay ramoneadores que cuentan con glándulas salivares relativamente grandes que secretan proteínas con el fin específico de unirse a los taninos y limitar así sus posibles efectos. Pues bien, en casos como ese u otros similares puede ser muy conveniente contar con diversas variedades de pepsina, ya que de esa forma es más probable que alguna de ellas no se vea afectada por la acción de los taninos.

No todo lo que se ingiere son proteínas. En la dieta de los homínidos del final del Plioceno y del Pleistoceno los órganos subterráneos de almacenamiento de las plantas también fueron una fuente importante de alimento. Un recurso quizá escaso en los bosques y selvas se hizo mucho más abundante en determinadas zonas de la sabana, sobre todo en las llanuras de

inundación y lugares expuestos a fluctuaciones intensas en la presencia de agua. La principal molécula de almacenamiento de tubérculos, bulbos, rizomas y similares es el almidón, por lo que la enzima adecuada para promover su digestión es la amilasa. La -amilasa es la enzima digestiva que cataliza la hidrólisis del almidón en el disacárido maltosa, que luego puede hidrolizarse en dos glucosas, absorberse y pasar a la sangre. En el páncreas de todos los vertebrados actúa esa enzima, pero solo en algunos mamíferos lo hace también en la cavidad bucal. En esos mamíferos la -amilasa es secretada por las glándulas parótidas o las submaxilares. Entre las especies cuya saliva contiene -amilasa se encuentran algunos primates, roedores, lagomorfos y murciélagos. Dentro de los primates, solo los catarrinos, incluidos los hominoideos, por lo que los seres humanos tenemos -amilasa en la saliva.

La comparación de los niveles de actividad de esta enzima en nuestra especie con los de los demás primates revela que ha sido sometida a una selección muy fuerte en el linaje humano. La -amilasa salivar (*AMY1*) ha surgido de forma independiente en varias ocasiones en la historia de los animales, lo que sugiere que este rasgo proporciona una clara ventaja selectiva para ciertas especies. Además, existe una variación considerable en la cantidad de enzima que se produce, tanto entre unas especies y otras como dentro de una misma especie. Aunque no hay constancia fehaciente en la humana, lo más probable es que ocurra algo similar con la amilasa pancreática (*AMY2*). Eso es lo que sugiere, al menos, un estudio en el que se ha comparado la variación del número de copias de los genes de amilasa pancreática en lobos y perros domésticos. Una comparación de las estructuras del gen de la amilasa en los monos del Nuevo y Viejo Mundo, entre los que también se estudiaron los hominoideos —humanos incluidos—, muestra que la capacidad de expresar -amilasa en la saliva evolucionó después de varias duplicaciones y posteriores mutaciones que afectaron a su patrón de expresión (de páncreas a glándulas salivares) del gen de amilasa pancreática dentro del linaje de los primates.

Una dieta rica en almidón actúa como una presión selectiva sobre la evolución de los genes de amilasa. El número de copias varía mucho para el gen *AMY1* en los seres humanos y esta variación está relacionada con el nivel de actividad de la amilasa salival. Los individuos de poblaciones cuyas dietas han incluido tradicionalmente grandes cantidades de almidón, como los europeos, los japoneses y los hadza, por ejemplo, tienden a tener más copias del gen de la amilasa salival que los miembros de poblaciones que consumen poco almidón, como los mbuti, datoga, yakutos o biaka. Dada la historia de

esta enzima en sus dos ubicaciones, cavidad bucal y páncreas, debemos pensar que tanto los primeros representantes de nuestro género como sus antecesores australopitecos dispusieron de adecuadas dotaciones de ambas formas, AMY1 y AMY2, aunque no estamos en condiciones de conocer el número de copias con que pudo contar cada uno de los genes implicados en su producción. Más adelante (capítulo 7) volveré sobre este asunto al analizar el posible papel de la cocción de los alimentos en su digestión por *Homo ergaster* o representantes posteriores del género *Homo*.

NECESIDAD Y OPORTUNIDAD

Las adaptaciones de orden anatómico y fisiológico que facilitaron el aprovechamiento de las carcasas de animales abatidos por otros depredadores fueron seguramente las mismas que permitieron hacer de la caza un modo de vida en determinados periodos y lugares. Esas adaptaciones condujeron a la configuración de *Homo ergaster* hace unos 1,9 Ma y fueron acompañadas — impulsadas, incluso— por innovaciones culturales que consolidaron su papel como carroñero facultativo y más adelante como cazador activo. Los homínidos que lo precedieron habían empezado a utilizar instrumentos de piedra y de madera para percutir en los huesos, reproduciendo un método que seguramente ya usaban para cascar nueces. No obstante, esto no los convirtió en carnívoros obligados; dependían demasiado de los alimentos vegetales de respaldo como para poder alimentarse solo de carne y médula, por nutritivas que estas fuesen. Hay que tener en cuenta que las potenciales presas ofrecerían en ciertas ocasiones más resistencia de la habitual o, incluso, que no siempre habría presas que pudieran ser cazadas. En definitiva, la disponibilidad de la carne era impredecible. En ese contexto, otros alimentos (de respaldo) eran fundamentales para garantizar la supervivencia. En las épocas en que no había caza, quizá sí se encontrasen frutos secos y, en última instancia, todavía quedaban los tubérculos, raíces y bulbos, muchísimo más abundantes que la carne y especialmente ricos en carbohidratos, aunque su extracción exigiese un trabajo muy arduo. Es ahí donde entra la recolección en la ecuación, una actividad que ya practicaban los australopitecos. No obstante, la importancia de los tubérculos como fuente de alimento en este periodo debe relativizarse, ya que la capacidad de los homínidos para digerir almidón, sobre todo si no eran cocinados de alguna forma, era limitada.

Con todo, conviene tener en cuenta que a la hora de valorar la conveniencia de una forma u otra de alimentación, no solamente deben

tenerse en cuenta los rendimientos que produce, sino también los costes, la variabilidad en el espacio y el tiempo de los recursos y otros elementos adicionales. En consecuencia, la composición real de la dieta de los homínidos habría dependido de la accesibilidad en cada momento y espacio de los diferentes tipos de alimento potencial, considerando tanto el tiempo de búsqueda como su procesamiento y su coste.

En definitiva, esta transición de un herbívoro casi obligado a carnívoro facultativo habría sido, por un lado, necesaria, y por el otro, oportunista. Fue necesaria para la supervivencia durante las estaciones secas, sin adaptaciones digestivas y de masticación especializadas; y oportunista al explotar la concentración de grandes ungulados de pasto que se formaban en torno a las aguas superficiales hacia el final de la estación seca. Ese estilo de vida permitió a *Homo ergaster* persistir con cambios mínimos en su morfología durante un millón de años, de 1,9 Ma a 0,9 Ma, aproximadamente, antes del gran aumento de la capacidad encefálica que llegó más adelante con las especies de *Homo* del millón de años más reciente.

CODA: ABSTRACCIÓN EN UNA VALVA

Que Eugène Dubois encontrase en la localidad de Trinil, Isla de Java, fósiles de valvas de almejas de agua dulce es algo que, en principio, no debería causar ninguna sorpresa, dado que el yacimiento se ubica en la ribera de un río, el Solo. Lo que ya no es tan normal es que en esos restos, que han permanecido durante un siglo en el museo Naturalis (Leiden, Países Bajos), se hayan encontrado las primeras marcas geométricas supuestamente hechas por un homínido. Un estudiante de doctorado australiano, Stephen Munro, de visita en Leiden hace unos quince años, descubrió una extraña marca en zigzag en una valva de almeja de la colección Dubois que, a la sazón, estaba siendo reexaminada por Josephine Joordens, de la Universidad de Leiden. La valva tiene una antigüedad aproximada de medio millón de años y la marca había sido realizada con un diente de tiburón; es profunda y fue trazada con destreza. Sin lugar a dudas y con gran diferencia, es el grabado realizado por un homínido más antiguo del que se tiene constancia. El más antiguo conocido anteriormente databa de hace 75.000 años y había sido hallado en Biombos, Suráfrica; su autor era ya un ser humano anatómicamente moderno, un *Homo sapiens*. Y otras posibles creaciones abstractas —como la piedra de Axlor, quizá tallada por neandertales de hace menos de 50.000 años— han sido muy discutidas por los especialistas. El dibujo en la valva carece de una

función instrumental. Su autor tal vez pretendiera decorarla o ensayar el trazo para aplicarlo en otra superficie, o puede que este fuera una forma de indicar a quién pertenecía. La línea en zigzag fue grabada unos 200.000 o 250.000 años antes de la aparición de los primeros *Homo sapiens*. La marca indica, de hecho, que la capacidad para grabar formas abstractas se encontraba al alcance del sistema cognitivo y el dispositivo de control neuromotor de *Homo erectus*. Hasta su hallazgo se había pensado que *H. sapiens* era la primera especie capaz de producir diseños abstractos sin una función concreta, pero dado que *H. erectus* es una especie anterior, el mérito no nos corresponde a nosotros.

No sabemos a qué obedeció el acto de grabar la concha, ignoramos qué tenía en mente el sujeto que lo hizo, pero sí podemos afirmar que no fue fruto de movimientos casuales de una mano, sino que el trazado obedeció a un propósito. Fue un acto deliberado. Una única marca es, a todas luces, insuficiente para extraer conclusiones de gran alcance y para especular acerca de un posible sentido estético de nuestros ancestros. Pero si tenemos en cuenta que la capacidad para realizar grabados geométricos se considera propia del comportamiento y capacidad cognitiva modernas, el hallazgo de una línea en zigzag grabada en una concha de almeja sugiere que quizá nos encontremos mentalmente más cerca de los anteriores representantes del género *Homo* de lo que pensábamos, mucho más cerca.

Nacidos para correr

Tan ligero el corzo es,
que no da menos enojos
el seguirlo con los ojos
que alcanzarlo con los pies.

LUIS DE GÓNGORA Y ARGOTE,
Comedia venatoria

Aunque habían desarrollado una industria lítica útil para descuartizar carcasas y acceder, incluso, al interior de los huesos más duros en busca de tuétano, lo más probable es que los homínidos del Pleistoceno careciesen de armas similares a las lanzas que proliferarían muchos miles de años después y, más aún, de arcos y flechas. La carencia de armas podía ser un problema para sobrevivir, ya que la amenaza de depredadores seguramente era permanente, pero al menos no eran esenciales para explotar la carroña a que pudieran tener acceso. Ahora bien, si de lo que se trataba era de cazar presas de un cierto porte, sin armas las cosas se ponían bastante más difíciles. Esta lógica ha llevado a algunos especialistas a proponer que los miembros de nuestro género que empezaron a cazar —*Homo ergaster*, seguramente, hace quizá más de 1,5 Ma— recurrieron a una técnica de caza de cuya práctica en el siglo xx hay constancia por diferentes grupos de cazadores-recolectores: la caza por persistencia. Esta forma de caza exige de quienes la practican tres cualidades. Necesitan ser buenos corredores de fondo, con una buena resistencia física. También han de poder soportar los rigores del calor sin sufrir un choque térmico con facilidad. Y han de ser buenos rastreadores, porque esa práctica no permite mantener a la vista a las presas en todo momento. Las dos primeras son cualidades de base estricta y casi exclusivamente fisiológica. La tercera es de otra naturaleza, aunque de importancia e implicaciones cruciales. Ser rastreador implica algo que pudo ser de vital importancia para el despegue de la capacidad simbólica: la

habilidad para relacionar huellas —que son un signo de naturaleza entre icónica y simbólica— con el animal completo. Aquí se ponen en marcha distintas áreas de asociación del cerebro, y entre ellas la corteza prefrontal. Relacionar la huella de un elefante con un elefante real que se encuentra presente es un salto cognitivo que pudo funcionar como semilla para el simbolismo.

CORREDORES

Si lo pensamos un poco, es normal que nos asalte la duda. Los seres humanos no somos especialmente buenos esprintando. Los mejores corredores de distancias cortas (100 m, por ejemplo) pueden alcanzar velocidades algo superiores a 10 m por segundo, pero no pueden sostener esa velocidad durante más de 15 s. Si nos comparamos con otros mamíferos, los más rápidos —caballos, galgos y algunos antílopes, entre otros— pueden correr a velocidades de entre 15 y 20 m por segundo durante varios minutos. Además de ser velocistas mediocres, somos poco eficientes corriendo. Gastamos, por unidad de distancia recorrida, un 50 % más de energía que la mayoría de los mamíferos. Ante ese panorama, resulta comprensible que enarquemos la ceja si leemos que para tener éxito nuestros antepasados debían ser capaces de correr en condiciones ventajosas. La clave es que, a pesar de no ser especialmente rápidos y tampoco especialmente eficientes, somos muy buenos corriendo largas distancias, sobre todo cuando hace calor^[29]. Somos los mejores de entre los primates, y de un nivel similar al de ciertos carnívoros sociales —como lobos y hienas— y ungulados migradores —como caballos y ñus—. Los perros de caza corren un promedio de 10 km diarios; lobos y hienas corren, en promedio, 14 y 19 km por día, respectivamente. Esas distancias están al alcance de casi cualquier persona sana y en buena forma física. A modo de referencia, las partidas de caza de los pueblos que todavía realizan esa práctica en el mundo superan con holgura los 20 km diarios.

En las líneas que siguen me ocuparé de los rasgos anatómicos y fisiológicos que cualifican a quienes pueden correr durante horas sin desfallecer. Y en el siguiente capítulo abordaré un aspecto esencial, pero de otro orden, de la capacidad para correr largas distancias: la refrigeración del organismo para mantener la temperatura corporal constante bajo las condiciones en que se practica o practicaba la caza en el continente africano.

LA ANATOMÍA DEL CORREDOR

Un corredor de fondo ha de ser lo más eficiente posible desde el punto de vista energético para desempeñarse con éxito en un entorno como la sabana. Y para ello, ha de poseer una anatomía idónea. A ese respecto, el rasgo más notable y evidente de la anatomía humana es la longitud de las extremidades inferiores. Cuanto más largas son las piernas, más distancia se recorre por zancada. El coste del transporte (energía —cal— necesaria para desplazar una determinada masa —kg— a lo largo de una cierta distancia —m—, cal/kg/m) alcanza un mínimo —en torno a 0,5 cal/kg/m— a una velocidad alrededor de 1,3 m/s (4,7 km/h) en seres humanos caminando. Por encima de 2 m/s (7,2 km/h) el coste al caminar supera el coste al correr, que permanece aproximadamente constante en torno a 0,9 cal/kg/m. Los chimpancés vienen a gastar entre 1 y 1,1 cal/kg/m, y tanto da si andan como si corren. También es verdad que el desplazamiento cuadrúpedo de estos, apoyándose sobre el dorso de las falanges intermedias, es una forma realmente extravagante de caminar, como consecuencia, seguramente, de haber desarrollado una gran capacidad —una hiperespecialización, de hecho— para asirse a las ramas con firmeza. Por lo tanto, si nos fijamos en el coste de transportar el propio cuerpo, ya sea andando o corriendo, los seres humanos salimos más económicos que los chimpancés, sobre todo al caminar. A nadie sorprenderá, por tanto, que los chimpancés prefieran no desplazarse más de lo estrictamente necesario, máxime si, como seguramente es el caso, no lo necesitan. De hecho, rara vez andan más de 2 o 3 km diarios^[30], distancias que consideramos más bien propias de gentes muy poco activas, casi sedentarias.

Ciertos elementos específicos de la anatomía humana resultan especialmente idóneos para correr con eficacia. Unos son los que se requieren para caminar. Entre estos, el acortamiento del antebrazo, que empezó en el Plioceno —en *Australopithecus* mejoró la eficiencia de la marcha— y prosiguió en el Pleistoceno Inferior —en *Homo* ayudó a economizar el esfuerzo al correr—. Pero hay otros que no se justifican por la locomoción bípeda. Uno de ellos es la gran importancia relativa que tienen los tendones (por comparación con los chimpancés, por ejemplo) en las extremidades inferiores humanas. Los tendones, junto con otros elementos elásticos de los músculos, permiten ahorrar una buena cantidad de energía. Actúan como muelles que almacenan energía en la fase de apoyo (caída) y la liberan en la fase de vuelo (o de impulso). La configuración en arco de la planta del pie —que además tiene elementos elásticos— permite recuperar hasta un 17 % de la

energía generada en cada fase de apoyo en la carrera. Por otro lado, la configuración y contracción de ciertos músculos están específicamente orientadas a estabilizar el tronco al correr. Es el caso, por ejemplo, del glúteo mayor y de los músculos extensores espinales, que se contraen mucho al correr, pero no al andar. Otro rasgo ligado, muy probablemente, a necesidades derivadas de la carrera es la gran superficie articular en relación con la masa corporal en la mayor parte de las articulaciones de la anatomía inferior. No ocurre lo mismo en los brazos, ni tampoco en la anatomía inferior de los chimpancés. Esa mayor superficie articular relativa atenúa la presión del impacto que genera la zancada al correr.

Las fosas nasales cumplen también una función importante, sobre todo cuando el aire que se respira es cálido y seco. La configuración nasal es tal que al inhalar ese aire se genera un flujo turbulento que facilita su humidificación en el interior de las fosas. Es importante humedecer el aire, porque de esa forma se evita que se sequen los epitelios pulmonares. Además, al espirar, ese mismo flujo turbulento ayuda a recuperar parte de la humedad cedida al aire.

LA FISIOLOGÍA DEL CORREDOR

Los rasgos que hemos visto en los párrafos anteriores están al servicio de la economía de la carrera, de su eficiencia energética, pero la resistencia física también importa, y mucho. Podemos definir resistencia como el tiempo máximo durante el que podemos mantener una velocidad determinada. Por tanto, una primera consideración que debe hacerse es que la eficiencia energética influye en la resistencia, ya que, lógicamente, a mayor eficiencia, menor será el gasto de energía necesario para correr una distancia dada, y cuanto menor sea el gasto, durante más tiempo podrá prolongarse la carrera. Y por último está la fatiga, la condición que puede conducir al cese de la contracción muscular.

La capacidad para mantener la contracción muscular en el tiempo se encuentra sometida al arbitrio de sistemas encefálicos que integran varios índices de fatiga periférica —como son el grado de oxigenación muscular, la disponibilidad de sustratos energéticos o la acidificación (a la que llamamos acidosis) que resulta de la conversión del piruvato en ácido láctico— que limitan el desempeño físico, de manera que pueden llegar a detener al organismo antes de que se produzca un daño. La oxigenación es clave porque las vías metabólicas que se utilizan en las carreras de fondo son

fundamentalmente aerobias, utilizan oxígeno; son vías que proporcionan mucha más energía por unidad de glucosa utilizada que las vías anaerobias. La cantidad de sustratos energéticos ha de ser suficiente para proporcionar durante horas, sin agotarse, la energía química necesaria para contraer los músculos. Y el ácido láctico debe mantenerse en concentraciones mínimas en la sangre (y en los músculos), porque de lo contrario la glucólisis con fermentación láctica estaría superando la capacidad del organismo para metabolizar o eliminar el ácido láctico producido (véase anexo IV).

La glucólisis con fermentación láctica puede aportar a las fibras musculares mucha energía (mucho ATP) por unidad de tiempo, pero es muy ineficiente desde el punto de vista energético, por lo que gasta muchísimo combustible —en forma de glucógeno, normalmente— y conduce, por ello, a su agotamiento y a la acidosis en poco tiempo. Esta es una vía anaerobia (no utiliza oxígeno) y suele activarse en mayor medida precisamente cuando la exigencia física —dada la capacidad del individuo que corre— es demasiado alta. En ese caso, la necesidad de energía metabólica (en forma de ATP) es tal que la producción de piruvato supera la capacidad de ser metabolizado en las mitocondrias (véase anexo IV).

En este panorama del metabolismo ligado a la actividad física hay una variable clave a la que de forma indirecta me he referido antes; es el consumo de oxígeno máximo (VO_2 máx: ml O_2 /min), que representa la velocidad máxima de gasto energético que puede alcanzarse mediante metabolismo aerobio. En los mamíferos, el consumo de oxígeno máximo está directamente relacionado con el volumen de mitocondrias en los músculos. Hay que tener en cuenta que las mitocondrias son los orgánulos celulares en los que se produce la oxidación completa de los sustratos energéticos; por esa razón, cuanto mayor sea el volumen mitocondrial, mayor es la cantidad de energía que puede ponerse al servicio de la contracción muscular, pues esas mitocondrias proporcionan el ATP necesario para ello. Por otro lado, para una masa corporal determinada, la velocidad que puede mantenerse de manera sostenida depende del consumo de oxígeno máximo y de lo eficiente que resulte el uso de energía al correr o, lo que es lo mismo, de la energía que se necesite para recorrer una distancia determinada (economía de carrera). En resumen, la velocidad a la que se puede correr depende de la eficiencia (economía de la carrera) y del consumo máximo de oxígeno.

En la práctica y en la comparación entre especies de primates, aunque hay diferencias en la eficiencia, la variable más importante es la segunda. Los seres humanos podemos mantener velocidades más altas gracias a que

tenemos un consumo de oxígeno máximo más alto y, por lo tanto, podemos disponer de más energía metabólica de origen aeróbico por unidad de tiempo que los chimpancés. Es la masa muscular en las piernas y el tipo de musculatura lo que marca la diferencia. Los seres humanos tenemos más musculatura que los chimpancés en las extremidades inferiores (250 frente a 170 g de músculo por kg de masa corporal). Aunque en chimpancés habría que añadir la masa muscular de los brazos, que también contribuye a la locomoción, la suma de ambas da 240 g por kg, lo que no se traduce en un consumo máximo de oxígeno en la misma proporción.

En la capacidad para correr no solo influye la eficiencia energética, que depende de condicionantes biomecánicos; la musculatura que interviene en la carrera debe ser también adecuada al trabajo que hay que desarrollar. Los vertebrados, en general y simplificando mucho, tienen dos tipos de musculatura esquelética, la fatigable y la no fatigable. Los animales que desarrollan actividad de manera prolongada tienen en sus músculos abundantes fibras no fatigables, llamadas fibras de tipo I. Se contraen lentamente y son, como indica su nombre, muy resistentes a la fatiga; son alargadas, de poco grosor, y tienen una densidad alta de mitocondrias y capilares sanguíneos. Requieren un aporte continuo de oxígeno y de sustratos energéticos, y desarrollan metabolismo aerobio. Utilizan rutas que rinden menos energía por unidad de tiempo pero de eficiencia energética máxima. Los seres humanos tenemos, en promedio, del orden de un 50 % de fibras de este tipo, pero en corredores de fondo pueden llegar a representar hasta un 70 % o más. Los principales músculos de los gemelos (sóleo y gastrocnemio) humanos tienen del orden del doble o triple proporción que los chimpancés de ese tipo de fibras. Los músculos del muslo también tienen características metabólicas diferenciadas de las de los demás primates.

Además de contar con una buena proporción de fibras no fatigables, los corredores de largas distancias no deben agotar las reservas de energía, y para ello han de desplegar una velocidad tal que la actividad metabólica quede lejos de alcanzar el 100 % de la actividad aerobia máxima. Si se mantiene por debajo del 70 o el 80 % de ese metabolismo aerobio máximo, una parte significativa del combustible necesario para proporcionar la energía provendrá de los triglicéridos^[31] almacenados en las células del propio músculo, de manera que podrá mantenerse un gasto moderado de glucógeno y evitar así su agotamiento. Las personas habituadas a correr largas distancias están especialmente bien dotadas desde el punto de vista estructural y enzimático para oxidar ácidos grasos. Es una fuente de alto contenido

energético y, aunque su movilización no es rápida, resulta ideal para sostener una actividad moderada y prolongada en el tiempo.

El hematocrito —el volumen de sangre ocupado por glóbulos rojos— se ha elevado durante los últimos millones de años en el linaje humano después de la divergencia de los demás homínidos. Ese aumento es coherente con la capacidad humana para oxidar ácidos grasos y mantener niveles adecuados de metabolismo aerobio en los músculos. Un mayor volumen de glóbulos rojos posibilita un transporte de oxígeno a los tejidos más eficiente, un rasgo esencial para mantener activas las vías del metabolismo aerobio que utilizan los músculos de las piernas en la carrera de larga distancia.

Uno de los rasgos que caracterizan nuestra forma de correr es que, a diferencia de otros mamíferos que también son buenos corredores, estamos facultados para controlar el ritmo respiratorio de forma voluntaria, al menos hasta cierto grado. En los cuadrúpedos, como los caballos, por ejemplo, hay un acoplamiento entre la locomoción y la respiración. Un caballo galopando aprovecha el impacto de las patas delanteras al caer para expulsar el aire, ya que en esa fase de la carrera el tórax se constriñe. Lo contrario ocurre en la fase de impulso, momento en el que se produce la inspiración al descomprimirse el tórax. Cada zancada va acompañada por un ciclo respiratorio 1:1, y no es modificable a voluntad del caballo. Que, en última instancia, los movimientos respiratorios no pueden estar sujetos a la voluntad del individuo es algo que ya aprendimos en *Asterix en Hispania*: la respiración no se puede suprimir a voluntad. Pero en el caso del caballo y otros muchos cuadrúpedos operan, además, las constricciones mecánicas que impone la arquitectura corporal sobre la ventilación, que fuerzan al animal a mantener un ritmo respiratorio predeterminado. En nuestra especie hemos desarrollado un control muy flexible de la respiración; sincronizamos la frecuencia respiratoria con la locomoción y damos dos pasos por cada inspiración y otros dos por cada espiración. El ritmo es de dos zancadas por cada respiración (2:1), aunque es modificable. Hay corredores que se ajustan a un ritmo 4:1 y otros a ritmos diferentes. Existe acoplamiento entre la frecuencia respiratoria y el ritmo de zancadas, pero el ritmo en concreto puede modificarse, y los dos movimientos sincronizarse de múltiples formas. Esta es una de las consecuencias de la bipedestación, pues la respiración no está constreñida por los movimientos del tren delantero, dado que este no tiene un papel protagonista.

HOMININOS CORREDORES

Los chimpancés no están capacitados para correr largas distancias. Los seres humanos actuales, sí lo están. Según el antropólogo Herman Pontzer, hay dos tipos de evidencias que sirven como indicadores de la capacidad para caminar y correr largas distancias. Por un lado, al caminar y sobre todo al correr, el esqueleto de las extremidades inferiores sufre estrés mecánico. Ese estrés debería traducirse en una mayor robustez de los huesos y en unas articulaciones de mayor tamaño y, por lo tanto, con mayor superficie de contacto que permitieran reducir la presión. El segundo tipo de evidencias es de orden autoecológico^[32]. Con carácter general, los animales carnívoros se desplazan distancias cuatro veces más largas, en promedio, que los herbívoros; por lo tanto, si a partir de otros elementos puede inferirse que una especie determinada es carnívora u omnívora con una fracción significativa de carne en su dieta, cabe suponer que recorrerá largas distancias para adquirir esa carne, para lo que necesitará correr con cierta solvencia.

Recordemos lo dicho en el capítulo 2 sobre los primeros homínidos: ni siquiera sabemos si *Sahelanthropus tchadensis* y *Orrorin tugenensis* podían andar con alguna soltura sobre las extremidades inferiores. La ecología alimenticia de estas especies, en virtud de lo que indica su dentición, era muy probablemente similar a la de los homínidos no humanos actuales. De la especie *Ardipithecus ramidus* (de hace unos 4,1-4,4 Ma) sabemos algo más. Su pelvis y pies indican que, aunque estaba capacitada para andar erguida, también estaba dotada para la vida arbórea. Sus extremidades inferiores eran, en relación con su masa corporal, de tamaño pequeño, similares a las de gorilas y chimpancés. Y no hay certeza acerca de su postura corporal: ignoramos si caminaba con las piernas extendidas o flexionadas. La transición evolutiva del caminar cuadrúpedo al bípedo seguramente apenas tuvo efecto sobre el coste de la locomoción, pues ambas formas de andar vienen a consumir la misma cantidad de energía. La longitud de las extremidades traseras de *Ar. ramidus*, similar a las de los homínidos actuales no humanos, sugiere que el coste de la locomoción era similar al de estos, y sus pies flexibles, aptos para agarrarse a las ramas, sugieren una transferencia de fuerza menos eficiente cada vez que el pie se levanta con cada paso. Sin embargo, la economía de la locomoción habría sido algo mejor en los ardipitecos que en los chimpancés (o que en los ancestros de los chimpancés) si aquellos adoptaban una postura algo más erguida y daban una zancada algo más larga.

De entrada, las modestas dimensiones de las piernas de los australopitecos —más cortas que las de los seres humanos—, sobre todo si se comparan con

las de los brazos, son un indicio de que estos homínidos no eran grandes corredores. Pero tampoco se les daba tan mal desplazarse sobre las dos extremidades inferiores (véase anexo III). El modelado por ordenador de la zancada de *Australopithecus afarensis* y el análisis de las huellas de Laetoli —atribuidas a ejemplares de esta especie— indican que daban los pasos como lo hacemos los seres humanos, con las piernas extendidas. El análisis anatómico de la articulación de la rodilla y del talón sugiere que la pierna estaba extendida cuando se asentaba el talón. En conjunto, el análisis de los fósiles y huellas indica que el caminar de *Australopithecus* era diferente desde el punto de vista cinemático, pero funcionalmente semejante al de los seres humanos modernos. Una pierna larga y extendida, a la vez que un pie firme y una pelvis más parecida a la humana son rasgos coherentes con una locomoción similar a la humana en economía, aunque algo más costosa, puesto que la longitud de las piernas también era en proporción un 20 % menor.

Desconocemos cuál podía ser la capacidad de resistencia de las especies de este género, pero seguramente era muy limitada en comparación con la humana. Las articulaciones de las piernas de *Australopithecus* eran relativamente pequeñas; además, carecía de otros rasgos propios de la carrera de larga distancia. La zona central de su pie era rígida y seguramente carecía de (o tenía poco desarrollado) el arco plantar que permite almacenar, primero, y liberar, después, la energía de forma elástica al abatir el pie en la zancada. Por otro lado, las inserciones de los tendones en los huesos de las piernas de los australopitecos se asemejaban más a las de los homínidos modernos que a las de los seres humanos, y el tendón de Aquiles —el más importante a esos efectos— no alcanzó un desarrollo equivalente al actual hasta hace unos 3 Ma. Por todo ello, a pesar de la mejora en las características que facultan para correr largas distancias, lo más probable es que los miembros del género *Australopithecus* no hubiesen alcanzado aún características biomecánicas similares a las de los miembros de *Homo*. Por último, si nos atenemos al criterio autoecológico antes citado, y aunque *Australopithecus* tenía una cierta flexibilidad dietética, sus molares grandes, dotados de una gruesa capa de esmalte, y su robusta anatomía de masticación indican que su dieta era sobre todo vegetal (capítulo 3), por lo que lo más probable es que las distancias a través de las que se desplazaban fuesen relativamente modestas.

La visión que tenemos acerca de la evolución de la locomoción en el linaje humano ha estado muy condicionada por dos especímenes. Por un lado, por el esqueleto de Lucy. Por el hecho de ser hembra y por pertenecer a una

especie —*Australopithecus afarensis*— de la que se cree que presentaba un marcado dimorfismo sexual (machos de mayor tamaño que las hembras), su esqueleto quizá no sea la mejor referencia posible para comparar las características de los australopitecos, en su conjunto, con las de los primeros representantes del género *Homo*. El otro espécimen es el esqueleto del chico de Nariokotome. Desde su descubrimiento se ha pensado que las capacidades y anatomía motora humana actuales tienen su origen en *Homo ergaster*, especie a la que se asignó el referido esqueleto.

Esa visión no se ha desvanecido, pero lo cierto es que en la actualidad esas capacidades no se ven tan distantes de las de los australopitecos como se veían antes. Hoy se piensa que la economía de la locomoción se ha modificado poco desde *Australopithecus*, aunque la capacidad de resistencia seguramente mejoró sensiblemente con la aparición de *Homo ergaster* hace casi 2 Ma. Al principio, esta especie no disponía de todo el lote de adaptaciones adecuadas a la resistencia, sobre todo debido a ciertos rasgos primitivos del pie y el tronco. Sin embargo, las grandes superficies articulares y la robustez del fémur y la tibia indican que el esqueleto de las piernas se encontraba sometido a un mayor estrés mecánico que sus antecesores, un estrés que cabe atribuir a las prácticas de caminar y correr distancias largas. Sin pretender desmentir tal noción, también conviene recordar que *Homo ergaster* era un homínido mayor que los anteriores *Homo habilis* y los australopitecos, por lo que el grosor de los huesos —tal y como queda reflejado en su área seccional—, así como la superficie articular, ya debían ser necesariamente mayores. También el criterio autoecológico basado en pruebas arqueológicas apoya la idea de que *Homo ergaster* era un homínido bien adaptado a caminar y correr largas distancias. Las marcas de corte en huesos de ungulados indican que hace 2 Ma se produjo una transición a una dieta con mayor presencia de carne (capítulo 4) y, por lo tanto, que las distancias que habrían de recorrer estos seres humanos eran más largas también.

Por último, el análisis basado en la primera reconstrucción cuantitativa en 3D del tórax del chico de Nariokotome (presentado en el capítulo 4), sugiere que la caja torácica de *H. ergaster* era más ancha, más corta y más profunda que la de los seres humanos modernos. Los autores del estudio creen que esa morfología del tórax y posiblemente una pelvis y un torso en general más anchos representaron la condición primitiva de los homínidos. Por ello, deducen que la forma del cuerpo humano completamente moderno habría tenido un origen más reciente, y que se habría desarrollado en fases sucesivas,

primero con el alargamiento de las piernas y el cuerpo más alto de los primeros *Homo*, y más tarde con la evolución del torso estrecho y caja torácica relativamente plana de *H. sapiens*. ¿Y qué implica esto en lo relativo a la capacidad de correr y en la práctica de la caza por persistencia? No es fácil responder a esa pregunta. Pero si, efectivamente, la adquisición de los rasgos que facultan para la carrera de largas distancias fue más lenta de lo que se ha pensado hasta ahora, no cabe descartar que *Homo ergaster* recurriese al principio a otras formas de caza, y que la modalidad de persistencia se desarrollase de forma gradual y no alcanzase su pleno desarrollo hasta la aparición de un cuerpo esbelto, más delgado que el de los primeros *Homo*, y más parecido al de los corredores de pruebas de resistencia tal y como los conocemos hoy.

MAYORES FLUJOS DE ENERGÍA

Considerados en conjunto los rasgos descritos, tanto el registro fósil como los otros indicadores dan cuenta de una transición hacia una mayor utilización de energía en el género *Homo*, con una demanda más elevada y un rendimiento energético más alto y creciente. En otras palabras, una transición en la que se gastaba más para adquirir alimento y, a cambio, ese alimento también proporcionaba más energía. Aunque la capacidad para recorrer largas distancias andando o corriendo en cualquier momento del día se desarrollase de forma gradual, ya desde el inicio de ese desarrollo jugó seguramente un rol clave a la hora de satisfacer las demandas energéticas diarias y el trabajo que hubiera que realizar. Esa capacidad surgió en el contexto de la transformación ecológica de gran alcance que se dio en África oriental y meridional a lo largo del Plio-Pleistoceno. Y estuvo acompañada por el aumento del tamaño encefálico que tuvo lugar, primero, en la transición de las primeras formas de *Homo* a *H. ergaster* y, a partir de un millón de años más tarde, aproximadamente, a las formas que evolucionaron durante el Pleistoceno Medio.

Hay diferentes opiniones entre los especialistas con relación al periodo en que se desarrollaron los rasgos que facultan para correr largas distancias sin desfallecer y, por ello, con relación también a las especies que los protagonizaron. Pero no conviene poner demasiado el foco en los periodos concretos o especies concretas en que esos cambios se produjeron sino, más bien, en el hecho de que se produjeron y en las presiones selectivas que los impulsaron.

CODA: HOMÍNIDOS FORZUDOS

Los chimpancés tienen fama de forzudos y, dependiendo de cómo se mire, es una fama bien merecida. Un kilogramo de músculos de chimpancé desarrolla más fuerza que la misma masa muscular de un ser humano. Ahora bien, nosotros somos más grandes que ellos, y eso compensa en parte la diferencia. En otras palabras, aunque siempre se ha pensado que un chimpancé puede destrozar a un ser humano en una pelea, la realidad quizá no sea tan melodramática.

Es cierto, no obstante, que los músculos de nuestros primos son más fuertes que los nuestros, un 50 % más por unidad de masa. Una pequeña parte de esa diferencia —la correspondiente a un 15 %— parece obedecer a factores de carácter anatómico, pero la mayor parte —el 35 %— se debe al tipo de fibras musculares de una y otra especie. Resulta que dos terceras partes de las fibras de los chimpancés son de contracción rápida y, por consiguiente, desarrollan más fuerza. Pero en humanos, en general, las proporciones no son tan diferentes; por esa razón, al tener más fibras lentas, nuestros músculos desarrollan menos fuerza. La mayor fuerza de los chimpancés tiene una clara contrapartida: sus fibras musculares se fatigan antes. Como suele ocurrir en estos casos, esas diferencias tienen relación con el modo de vida o con la práctica de alguna actividad física: como se ha visto antes, los corredores de largas distancias suelen tener mayor proporción de fibras de contracción lenta y resistentes. Los velocistas, por el contrario, tienen más fibras rápidas y fatigables. Por otra parte, si tenemos en cuenta el modo de vida de los chimpancés, entenderemos fácilmente que sus músculos son muy adecuados para trepar a los árboles, balancearse, saltar de rama en rama y participar, de vez en cuando, en alguna que otra pelea. Que esos músculos se fatiguen con facilidad no constituye una limitación de importancia, ya que sus saltos, balanceos y movimientos, en general, no suelen prolongarse durante demasiado tiempo.

El primate desnudo

Los cuadrúpedos vivíparos están todos, por así decir, cubiertos de pelos, a diferencia de lo que ocurre con el hombre, que tiene solamente unos pocos pelos cortos, excepto en su cabeza, que es de todos los animales la parte más peluda^[33].

ARISTÓTELES,

Investigación sobre los animales II 16, 498b

Casi tan genuina como la condición bípeda de la especie humana, pero más conspicua, si cabe, es su desnudez. Quizá no resulte tan llamativo ese rasgo en las sociedades actuales, dado que la vestimenta suele ocultar una parte muy importante de nuestra anatomía externa. Pero si nos encontrásemos en una playa con una banda de chimpancés, la diferencia más visible entre una y otra especie sería, seguramente, la ausencia de un grueso pelaje en la nuestra.

RAZONES PARA ESTAR DESNUDO

Los seres humanos constituyen una excepción en el orden Primates. Todos los demás están bien abrigados. Y lógicamente, esta singularidad demanda una explicación. Algo tan manifiesto como la desnudez en exclusiva no puede ser fruto de la casualidad. Sin embargo, se trata de un rasgo cuyo origen y valor adaptativo se siguen debatiendo actualmente. Charles Darwin (cómo no) ya se interesó por esta cuestión en *El origen del hombre* (1871) y apuntó, al respecto, lo siguiente:

La pérdida del pelo es una inconveniencia y probablemente un perjuicio para el hombre, incluso en un clima cálido, porque de este modo se ve expuesto a quemarse al sol y a enfriamientos repentinos, especialmente durante el tiempo húmedo ... Nadie supone que la desnudez de la piel sea ninguna ventaja directa para el hombre: por lo tanto, su cuerpo no puede haberse desprovisto de pelo mediante selección natural ... La ausencia de pelo en el cuerpo es, en cierta medida, un

carácter sexual secundario, porque en todas partes del mundo las mujeres son menos velludas que los hombres^[34].

Darwin no era muy partidario de la desnudez. O te quemas o te hielas. No alcanzaba a atribuirle valor adaptativo alguno. Si acaso, sería un producto de la selección sexual. La desnudez habría servido a las hembras de la especie para resultar más atractivas a los machos. Que, además de las hembras, los machos también fuesen más bien desnudos lo atribuyó a que las hembras transmiten ese rasgo en herencia a sus descendientes, aunque en menor medida a aquellos que a estas. En la actualidad, la conjetura de Darwin —ni siquiera me atrevo a llamarla hipótesis— no cuenta con respaldo alguno, ya que nadie ha podido explicar con ese argumento cómo es posible que la nuestra sea la única especie, entre centenares de primates terrestres, que se ha desnudado en el curso de su evolución. Darwin no debió de pensar que las hembras de otras especies también podían estar interesadas en resultar atractivas a los machos de esa manera.

Desmond Morris defiende la idea de que la desnudez humana, junto con otros rasgos, ayudó a intensificar los vínculos de pareja al facilitar el contacto directo con la piel entre los dos miembros y experimentar así mayor placer táctil. El ilustre paleontólogo Stephen J. Gould propuso en 1977 que la desnudez podría ser un carácter neoténico, que acompañaba a otros, como la cara aplanada, los ojos grandes y la cabeza grande, rasgos propiamente infantiles que no desaparecen con el desarrollo, por lo que se retienen en la edad adulta. Se trataría de una parte de la estrategia adaptativa que nos permitió adquirir un gran encéfalo. La debilidad de esa hipótesis es, sin embargo, que es justo antes de nacer cuando más cubiertos de pelo estamos y que los caracteres neoténicos que no nos son útiles los acabamos perdiendo a lo largo del desarrollo. También se ha propuesto que la ausencia de pelo les pone las cosas más difíciles a los ectoparásitos. Pero de nuevo surge la cuestión de por qué entre miles de mamíferos somos una de las muy pocas especies que han recurrido a esa estratagema para luchar contra los parásitos.

En 1960, el biólogo marino Alister Hardy se preguntó si los seres humanos no habríamos sido acaso más acuáticos en el pasado. Hardy había basado su pregunta en la desnudez de la piel humana y en la presencia de grasa subcutánea, incluso en grado superlativo, en algunos individuos. Compartimos ambos caracteres con los mamíferos marinos, razón por la que Hardy pensó que quizá en nuestro pasado tuvimos una fase semiacuática o muy ligada a medios acuáticos. La conocida como «hipótesis del mono acuático» ha sido enérgicamente defendida por la guionista de documentales

de televisión Elaine Morgan, pero cuenta con numerosas pruebas en contra y ha sido desacreditada por la comunidad científica. En la época en que Alister Hardy propuso su hipótesis estaba en boga una propuesta del antropólogo Raymond Dart, quien había vinculado la desnudez con la evolución de *Homo sapiens* en la sabana, medio en el que, según él, la falta de pelo sirvió para evitar el sobrecalentamiento en que podían incurrir los humanos en ese nuevo medio en el que no contaban con protección frente al calor del sol.

Peter Wheeler, con quien ya nos hemos encontrado en los capítulos anteriores, aventuró una sugerente hipótesis para explicar nuestra desnudez y, de paso, también nuestra condición bípeda. Atribuyó el origen de ambos rasgos a la necesidad de regular la temperatura corporal mediante un sistema que involucrase a todo el organismo: la piel. Las circunstancias que rodearon la génesis y desarrollo del bipedismo han sido discutidas *in extenso* en el capítulo 2, por lo que no volveremos a ellas aquí, aunque recordaré que no debe descartarse que las necesidades de termorregulación en un entorno progresivamente más abierto diesen un importante impulso al desarrollo de un bipedismo eficiente. La desecación que sufrieron el este y sureste de África durante los últimos millones de años, al reducir la cobertura arbórea, provocó que, a pesar del enfriamiento general, en amplios espacios de la sabana pudiesen alcanzarse temperaturas muy altas, sobre todo en las horas centrales del día. Lo cierto es que, bajo esas circunstancias, la gruesa cubierta de pelaje que abriga a los homínidos y que protegía a los primeros homínidos resultaría un impedimento para desempeñarse con normalidad. El pelaje es muy eficaz cumpliendo su función aislante; de hecho, bajo condiciones de intenso calor, permite que los animales no se calienten en exceso. Un homínido con un grueso pelaje no habría tenido especiales problemas para regular su temperatura corporal si su modo de vida hubiese sido poco activo y si se hubiese movido por zonas umbrías sin hacer grandes esfuerzos. Los papiones —primates de sabana también, como los seres humanos— han mantenido el pelaje, pero de ellos nadie diría que son los campeones del trabajo; la actividad que desarrollan se reduce mucho en las horas más cálidas del día, y si no tienen acceso al agua, sufren hipertermia con facilidad. Pero el modo de vida humano no era, precisamente, pausado; por esa razón, cuando tuviesen que desplazarse, el pelaje habría evitado la disipación del calor producido por el metabolismo. En ese caso, la carga de calor habría tenido, sobre todo, origen interno, ya que no habría podido disiparse. Asumiendo que los primeros homínidos presentaban la misma tolerancia térmica que los seres humanos actuales, cubiertos con el pelaje de un chimpancé solo habrían

aguantado entre diez y veinte minutos andando rápidamente antes de sufrir un golpe de calor y desvanecerse^[35]. Wheeler propuso que, junto con el impulso al bipedismo, la necesidad de regular la temperatura corporal en esas zonas de arbolado escaso o ausente y, por tanto, susceptibles de alcanzar altas temperaturas, pudo facilitar la pérdida de pelaje ya en los australopitecos.

Conviene precisar que la ausencia en los seres humanos de la cubierta de vello característica de todos los demás primates no es el resultado de una pérdida de folículos pilosos *per se*, sino consecuencia de cambios en su morfogénesis. Lo que ocurrió cuando se produjo esa pérdida es que el pelo grueso, oscuro y terminal característico del pelaje de los homínidos no humanos se transformó en un vello microscópico, no pigmentado, muy fino que se encuentra en la mayor parte de la superficie corporal humana.

FORMAS DE PERDER CALOR

Para poder mantener constante la temperatura, aves y mamíferos necesitamos una fuente interna de calor. Esa fuente que, además, ha de ser regulable, es el propio metabolismo (al que me referiré con mayor detalle y extensión en el capítulo 9). Por esa razón, al ser el metabolismo de carácter endógeno, decimos que somos una especie endotérmica. A los efectos, es como si llevásemos una estufita en nuestro interior encendida todo el rato; en reposo esa estufa funciona a una potencia de 100 W (mujeres) o 120 W (hombres), aproximadamente, o menos incluso. La temperatura se mantiene constante porque el calor que produce la «estufita metabólica» se pierde hacia el exterior. Cuando la temperatura ambiental es baja, se disipa principalmente de dos formas. Una es transfiriéndolo de forma directa, mediante contacto, a otra masa; el calor, por decirlo así, se conduce de un cuerpo a otro; por eso llamamos conducción a esa forma de perderlo. Si usted pone la mano en una masa de hielo, el calor que pasará de su mano al hielo habrá pasado por conducción. En circunstancias normales esta es una forma de perder calor poco importante, ya que no es muy habitual andar cogiendo trozos de hielo con las manos, como tampoco lo es, por ejemplo, tumbarse a echar la siesta en un suelo frío.

Si el calor, en vez de transferirlo a otro cuerpo, se lo pasamos a un fluido, como cuando nos bañamos o nos exponemos a una corriente de aire, llamamos convección a esa transferencia. La pérdida por convección es una de las dos formas de transferencia de calor en las que pensaba Peter Wheeler cuando proponía que la posición erguida facilita la termorregulación, puesto

que en esa posición el aire que está a la altura de los pies tiende a elevarse, refrescando gran parte de la superficie corporal^[36]. Estas formas de perder calor, no obstante, son muy limitadas en nuestro caso, salvo circunstancias especiales o salvo que el aire esté bastante más frío que el cuerpo.

Otra forma de transferir calor es la radiación, que consiste en la emisión de energía en forma de ondas electromagnéticas en el intervalo de frecuencias del infrarrojo. Esta forma suele ser más importante que la conducción y la convección, y se produce entre dos cuerpos que tienen diferente temperatura. La intensidad de la radiación es, de hecho, directamente proporcional a la diferencia de temperatura entre ellos, e inversamente proporcional al cuadrado de la distancia que los separa. Si usted coloca una mano a 20 cm de una ventana fría, notará que el lado de la mano que más se enfría es el que mira a la ventana; el aire en torno a la mano tiene la misma temperatura a ambos lados, palma y dorso, por lo que el aire no es el responsable de que note un lado de la mano más frío que el otro. De hecho, la pérdida de calor por convección es en esa situación prácticamente la misma. Es la radiación de energía, desde el lado de la mano que mira a la ventana hacia esta, lo que hace que se enfríe, porque al irradiar energía pierde calor.

En un intervalo de temperaturas ambientales no demasiado bajas —entre 20 y 30 °C, aproximadamente, para un sujeto desnudo o semidesnudo—, la temperatura corporal se ajusta variando el grado de aislamiento; por ejemplo, regulando el flujo de sangre que recorre los capilares de la piel. A ese intervalo de temperaturas se le denomina «zona termoneutra», porque no hay que gastar energía para mantener constante la temperatura corporal. Pero cuando la ambiental baja más y la pérdida de energía por conducción o radiación amenaza con provocar una reducción de la temperatura del cuerpo, el organismo responde elevando la actividad metabólica. De ese modo, compensa la pérdida con una mayor producción de calor.

El problema es más difícil de resolver cuando la temperatura ambiental se eleva por encima de 30 °C o, incluso, a temperaturas inferiores a 30 °C si el individuo desarrolla alguna actividad física, por el calor endógeno que se genera. De hecho, si esa actividad es muy intensa, la producción metabólica de calor puede llegar a ser tan alta que su pérdida mediante los mecanismos de radiación y conducción puede resultar insuficiente para mantener constante la temperatura del cuerpo, incluso aunque la del ambiente no sea muy alta. Y es ahí donde entra en juego la evaporación. Las aves y los mamíferos se refrigeran cuando lo necesitan haciendo que se evapore agua sobre alguna superficie corporal. Las aves jadean, generan un movimiento de aire sobre las

superficies respiratorias que facilita la renovación del que está en contacto con la película superficial de humedad; y así se favorece la evaporación. Lo normal es que eleven la frecuencia de jadeo cuando necesitan refrigerarse. Pueden, además, recurrir a movimientos guturales, que consisten en la vibración rápida de la base de la cavidad bucal y que promueve también el intercambio rápido del aire en contacto con las superficies respiratorias. La mayor parte de los mamíferos también hacen uso del jadeo para facilitar la evaporación de agua en las superficies respiratorias. Se valen de las superficies de sus cornetes nasales para ello, pero los seres humanos, como los demás antropoides, tenemos estos cornetes muy poco desarrollados. Algunos mamíferos disponen, además, de estructuras específicas, como la red carótida de la gacela de Thomson (coda del capítulo 2), pero tampoco es el caso de los seres humanos.

DESNUDOS Y SUDOROSOS

Nosotros no jadeamos para refrigerarnos; cuando lo hacemos es porque necesitamos ventilar los pulmones para tomar más oxígeno y expulsar más CO₂. Para refrigerarnos hacemos uso de gran parte de la superficie corporal, permitiendo que sobre ella se evapore el volumen suficiente de agua para que el calor necesario para esa evaporación, que se transfiere desde el organismo, alivie la carga térmica y se mantenga el cuerpo a la temperatura deseada. El agua que se evapora proviene del sudor, la secreción de glándulas ecrinas que producen una solución acuosa muy diluida. Lo más notable de este mecanismo es que, sin ser un rasgo exclusivamente humano, en nuestra especie ha alcanzado un desarrollo extremo; ningún otro mamífero puede sudar de forma tan copiosa.

La mayoría de los mamíferos tienen dos tipos de glándulas sudoríparas: apocrinas y ecrinas. Las primeras están asociadas con un folículo piloso y una glándula sebácea, y no suelen tener un papel importante en la regulación de la temperatura. En los mamíferos no primates y en los primates estrepsirinos (lorises, lémures y gálagos), las glándulas ecrinas están confinadas a las almohadillas de fricción de las manos y los pies, donde pueden encontrarse en altas densidades, puesto que facilitan el agarre friccional; los monos del Nuevo Mundo han extendido esta capacidad a la cola prensil, una extremidad que cumple una función similar a la de manos y pies para desplazarse por las ramas.

En los primates catarrinos (monos del Viejo Mundo y homínidos, incluidos usted y un servidor), sin embargo, las glándulas ecrinas se encuentran en casi toda la superficie del cuerpo y su función consiste en refrigerar el organismo cuando se precisa. Chimpancés, babuinos, macacos y monos patas sudan, producen sudor ecrino, pero la importancia relativa de esta forma de sudoración difiere mucho entre especies. En los macacos, babuinos y gibones hay aproximadamente el mismo número de glándulas ecrinas y apocrinas; en los chimpancés y los gorilas hay el doble de glándulas ecrinas. En los seres humanos, casi todas las glándulas cutáneas en la superficie del cuerpo son ecrinas. Tenemos entre 50 y 300 de esas glándulas por cm^2 , o lo que es lo mismo, un individuo puede tener entre 2 y 5 millones. Como consecuencia, y gracias a su actividad, ningún otro mamífero es capaz de producir tanto sudor como nuestra especie. En reposo, a la sombra a 25°C , producimos el equivalente a entre 0,3 y 0,5 litros diarios; si hacemos un trabajo intenso a temperaturas moderadas, podemos producir hasta 1 litro por hora. Y en una carrera de fondo llegamos a producir entre 1,5 y 2 litros por hora. Además, la producción de sudor aumenta con la temperatura ambiental. No obstante, la sudoración diaria máxima varía entre 6 y 15 litros, porque el organismo no puede producir sudor a tasas máximas de forma indefinida.

Una limitación importante es que las posibilidades de refrigerar el organismo recurriendo a la evaporación se reducen conforme aumenta la humedad relativa^[37], hasta el punto de que puede llegar a anularse por completo. Por esa razón, la producción de sudor aumenta con la humedad relativa. Este es un fenómeno paradójico; aumenta la sudoración aunque el sudor se evapore cada vez en menor medida. Al evaporarse menos sudor, no se disipa tanto calor y la temperatura corporal no se controla con la misma eficacia, motivo por el cual el hipotálamo^[38], la zona del encéfalo que gobierna este proceso, responde elevando más la producción de sudor y, como su efecto refrigerante es cada vez menor, la respuesta hipotalámica consiste, precisamente, en seguir aumentándola. De ahí que en zonas húmedas sudemos más y en una sauna lo hagamos de forma tan copiosa.

Aunque hasta el momento no haya vinculado la desnudez y la capacidad para producir sudor y refrigerarnos de ese modo, esas dos características están estrechamente unidas en nuestra especie. La enorme capacidad humana para sudar adquiere pleno sentido porque la piel carece del grueso pelaje propio de los demás homínidos. Si, en algún momento, la piel de nuestros antepasados no se hubiese despojado de pelaje, el sudor no habría surtido los efectos que justifican su producción. La razón es que, con un vello del grosor del que

tienen chimpancés y bonobos, la mayor parte del sudor se habría evaporado en el mismo vello y no sobre la piel, de manera que el calor necesario para evaporarlo no procedería de la piel, sino del aire, con lo que, aunque sí se habría producido una cierta refrigeración, esta habría sido muy limitada.

EVOLUCIÓN DEL SUDOR

Como hemos visto, la función original de las glándulas sudoríparas ecrinas era la de mejorar la tracción de las plantas de las extremidades aumentando la fricción. Sin embargo, estas glándulas se expandieron en la piel velluda del ancestro común de los primates catarrinos. Todos estos primates sudan y sabemos que de esa forma refrigeran la superficie corporal en cierta medida, pero, como he apuntado en la sección anterior, apenas hay estudios que hayan establecido si ese sudor es de origen ecrino o apocrino. De hecho, en chimpancés y macacos las glándulas apocrinas se activan en respuesta a una elevación de la temperatura y contribuyen a la pérdida de calor.

Las glándulas ecrinas de los primates que viven en climas más cálidos y secos tienden a tener mayores reservas de glucógeno y son irrigadas por más capilares sanguíneos que las de los que viven en climas más fríos y húmedos. Esas dos características, el volumen de las reservas de glucógeno y el grado de irrigación sanguínea, tienen un profundo efecto sobre la capacidad de estas glándulas de producir sudor. Para llevar a cabo este proceso, las células de la glándula han de transportar sal (NaCl) hacia el exterior de la célula o, lo que es lo mismo, a la luz de la glándula. Ese transporte de cloruro sódico provoca que fluya el agua en la misma dirección, pues el agua se mueve a través de barreras semipermeables (dejan pasar el agua libremente, pero no los solutos) merced a un principio físico que se denomina ósmosis. Esa es la razón por la que el sudor ecrino tiene sabor salado: se trata de una solución salina. Pues bien, el transporte de sales requiere que se aporte energía porque se hace en contra de un gradiente de concentración, ya que el sudor tiene una concentración algo más alta de sales que la que hay en el interior de la célula. La energía la proporciona el ATP celular, y ese ATP se produce gracias al catabolismo del glucógeno (véase anexo IV). En ausencia de glucógeno, las células habrían de recurrir a la glucosa sanguínea, pero en ese caso el aporte estaría mucho más limitado. Por este motivo es tan importante que haya buenos depósitos de glucógeno en las células de las glándulas sudoríparas. Por último, tenemos los capilares sanguíneos, que son los que aportan las sales y el agua —procedente del plasma— que fluyen a través de las células

epiteliales para fabricar el sudor y, por supuesto, el oxígeno para metabolizar el glucógeno.

En definitiva, para producir sudor se necesitan las sustancias que lo forman —agua y sales— y una fuente de energía —el glucógeno— que alimente la bomba que impulsa el trasiego de sales hacia el exterior. El hecho de que el esfuerzo —en términos de aporte de agua, sales y energía— en producir sudor sea mayor en las especies de primates que habitan zonas secas y cálidas sugiere que la presión selectiva que impulsó su extensión en los primates catarrinos más allá de las zonas de fricción de pies y manos fue la conveniencia de refrigerar con la evaporación de ese sudor la superficie corporal. De lo anterior se sigue que la capacidad de producir sudor probablemente aumentó en *Australopithecus* con relación a los anteriores homínidos, como parte de su adaptación a un entorno más seco que el de aquellos. Ahora bien, la capacidad para producir grandes volúmenes de sudor solo se desarrolló bastante más tarde, seguramente en el género *Homo*, también en respuesta a una mayor sequedad ambiental y probablemente también a un modo más activo de vida y, por tanto, mayores exigencias de regulación térmica. Resulta revelador el hecho de que un conjunto de mutaciones específicamente humanas en un amplificador (*enhancer*)^[39] del gen *EN1* haya promovido la producción de glándulas ecrinas activando la expresión del factor de transcripción Engrailed 1 (o EN1) en la piel.

Puede parecer contradictorio lo señalado en el párrafo anterior —que la capacidad para producir grandes volúmenes de sudor se desarrollase en respuesta a una mayor sequedad ambiental— con lo dicho en la sección previa —que la producción de sudor aumenta conforme se eleva la humedad relativa—, pero no hay contradicción alguna. Es más, ambas afirmaciones obedecen a una misma lógica. Debemos diferenciar la respuesta fisiológica de un organismo a la variación de las condiciones de su entorno de la respuesta de una especie o un linaje, en clave adaptativa, al cambio ambiental en escala geológica. Es lógico que la capacidad para producir grandes volúmenes de sudor aumente en respuesta a una mayor sequedad ambiental, precisamente porque bajo condiciones de alta humedad ese mecanismo es mucho menos eficiente.

No hay forma de saber con seguridad (con pruebas sólidas) el momento exacto en el que se dieron estos hitos, pero sí hay indicios indirectos que nos pueden ayudar a situarlos. Uno de esos indicios tiene que ver con los ectoparásitos hematófagos (que se alimentan de sangre) de nuestra especie y su origen. De entre los ectoparásitos que nos pueden amargar la vida, los dos

más insidiosos son, seguramente, los piojos (*Pediculus humanus*), que todavía hoy pueblan las cabezas de miles de criaturas en edad escolar en el mundo, también entre nosotros, y las ladillas (*Pthirus pubis*), que se instalan con facilidad en el vello púbico si se les da la ocasión. *Pediculus humanus* lo heredamos del antepasado común con los chimpancés (ambos son del género *Pediculus*). Las dos especies de *Pediculus* divergieron hace unos 6 Ma, cuando se estima que se produjo la divergencia de seres humanos y chimpancés. *Pthirus pubis*, sin embargo, es pariente próximo de las ladillas de los gorilas. Su colonización de los pubis humanos se produjo, quizá, mediante una transferencia desde los gorilas, que habría ocurrido hace unos 3 o 4 Ma por haber manejado carcasas de individuos de esta especie —para su consumo— y haber entrado en contacto directo con su pelaje, o por haber utilizado nidos ocupados previamente por gorilas. Pero también lo hemos podido heredar del antepasado común con los gorilas por especiación (hace unos 13 Ma); en ese caso, los chimpancés deberían haberlo heredado también, aunque posteriormente el de estos se habría extinguido en algún momento. De acuerdo con el principio de parsimonia (navaja de Ockham) la primera posibilidad es la más probable, porque es la hipótesis que menos elementos requiere (aunque no siempre la más parsimoniosa sea la explicación correcta). De acuerdo con el criterio de algunos especialistas, en el supuesto de que los seres humanos hubiesen adquirido las ladillas por transferencia desde los gorilas, lo más probable es que en aquel momento ya no existiese en el cuerpo de nuestros antepasados el pelaje característico de los homínidos no humanos, y que esa piel, a efectos prácticos desnuda, hubiese hecho de barrera entre las «áreas de distribución pilosa» —valga la expresión para referirme a dos zonas de nuestro cuerpo, cabeza y pubis— de cada uno de los ectoparásitos hematófagos. Esa barrera habría impedido que las dos especies ocupasen las mismas zonas y se viesen obligadas a competir —porque ambas hacen uso del vello para acampar—, de manera que una de ellas habría podido extinguirse. Llegados a este punto, conviene recordar que los homínidos de entre 3 y 4 Ma atrás pertenecían al género *Australopithecus*. De ser válido el argumento basado en los ectoparásitos humanos, la estimación coincidiría con la hipótesis de Peter Wheeler relativa al periodo en que se habría producido la pérdida de pelaje en los homínidos. Sin embargo, conviene tener presente que los australopitecos, al vivir por encima de mil metros sobre el nivel del mar, seguramente necesitaban esa cubierta, pues la desnudez habría resultado energéticamente muy costosa. A la altura a la que vivían, la temperatura podía

bajar de noche hasta valores que habrían requerido elevar demasiado el metabolismo para contrarrestar la pérdida de calor.

Los argumentos aquí expuestos se refieren al periodo en que los homínidos se desnudaron, por supuesto, no a cuando se produjo el espectacular aumento de la capacidad de sudar; aun así, teniendo en cuenta que una producción muy abundante de sudor en una piel cubierta de vello grueso resultaría ineficiente desde el punto de vista de las necesidades de termorregulación, lo lógico es pensar que ambos procesos, pérdida del pelaje y aumento de la densidad de glándulas ecrinas, ocurrieron de forma prácticamente simultánea.

La hipótesis basada en la historia de los ectoparásitos humanos arroja una fecha para la desnudez de 3 o 4 Ma. Pero hay otra estimación que ofrece una mucho más reciente, basada en la historia de la pigmentación de la piel. La reducción del grueso pelaje corporal conllevó, cuando se produjo, una serie de desventajas; en particular, la pérdida de cierta protección contra la abrasión y la radiación ultravioleta (RUV). Las comparaciones genómicas entre humanos y chimpancés han revelado que el linaje humano se caracteriza por una evolución acelerada de genes implicados en la queratinización y en otras características de la epidermis que mejoran sus funciones de barrera. También se produjeron cambios en la pigmentación. Un estudio comparativo del gen del receptor de melanocortina 1 (*MC1R*) mostró que la última mutación que contribuyó a oscurecer la piel —por efecto de la eumelanina— coincidía con la pérdida de pelo funcional y el aumento de la densidad de las glándulas sudoríparas ecrinas hace aproximadamente 1,2 Ma, o quizá antes. El oscurecimiento de la piel fue seguramente progresivo, habría comenzado bastante antes de esa fecha —tal vez hace 3,2 Ma— y culminado hace 1,2 Ma.

RAZONES DE LA PIEL OSCURA

Al estudiar la distribución en el planeta del color oscuro de la piel se observa que la reflectancia (indicador del color) está muy correlacionada con la incidencia de la radiación ultravioleta (RUV) propia de la zona en la que vive la gente. A lo largo de todo el último siglo se han propuesto muchas explicaciones acerca del posible valor adaptativo de la variación del color de la piel humana; pero la mayoría han adolecido de falta de pruebas sobre las posibles diferencias en la supervivencia y la reproducción de individuos con diferente color de piel bajo las mismas condiciones de RUV. De entre esas

hipótesis, la más popular fue la del cáncer de piel, que atribuía a la pigmentación oscura carácter protector frente a quemaduras solares, daños en el ADN y cáncer. El problema de esta hipótesis es que los cánceres de piel raramente provocan la muerte antes de o durante el periodo reproductor, por lo que difícilmente afectarán negativamente al éxito reproductivo y, en consecuencia, difícilmente tendrán efectos evolutivos.

La hipótesis más sólida para explicar la evolución del color oscuro de la piel humana es la que atribuye a esa condición carácter protector frente a la degradación, por efecto de la luz, del ácido fólico de la misma piel (cutáneo) y el del conjunto del organismo (sistémico) bajo condiciones de alta intensidad de radiación ultravioleta. Los efectos de la fotodegradación del folato se exploraron mucho antes de que se apreciara el alcance real de las funciones de esa sustancia en la biosíntesis, reparación y metilación del ADN, el metabolismo de aminoácidos y la producción de melanina. Como el ácido fólico (en su forma principal de 5-metiltetrahidrofolato o 5-MTHF) se degrada por efecto de la luz, la pigmentación protectora rica en eumelanina evolucionó en los primeros representantes de *Homo* principalmente porque prevenía la reducción de la fertilidad y males peores. Las deficiencias de folatos se asocian con defectos de nacimiento potencialmente fatales, como defectos del tubo neural, y también con infertilidad masculina. El metabolismo del folato está regulado por genes y factores epigenómicos — sustancias que interactúan con el genoma de forma que le «indican» qué hacer y dónde y cuándo hacerlo— que favorecen su conservación en condiciones de mayor incidencia de radiación ultravioleta. El folato también afecta a la capacidad para regular la temperatura, a través de su efecto sobre el control de la vasodilatación cutánea mediada por el óxido nítrico.

Como se puede apreciar, el metabolismo del folato tiene importancia desde el punto de vista evolutivo, ya que afecta directamente al éxito reproductor y a la supervivencia en los primeros años de vida. A ello cabe atribuir que la selección natural, a través de diversos mecanismos genéticos y fisiológicos, haya protegido el folato frente a la RUV elevada.

RAZONES PARA SUDAR MUCHO

Hagamos unas cuentas. Por definición, una caloría es el calor necesario para elevar 1 g de agua 1 °C; por tanto, para calentar 1 ml de agua de 0 a 100 °C es necesario aportar 100 cal. A la vista de ese dato, quizás sorprenda saber que, a una temperatura de 37 °C, la evaporación de ese mismo volumen de agua

necesita el aporte de 576 cal.^[40] En otras palabras, la evaporación de 1 ml de agua detrae casi seis veces más calor que el necesario para calentar ese mismo volumen desde el punto de fusión al de ebullición. Así pues, 1 l de sudor evaporado en la piel retira 576 kcal del organismo (o algo menos, porque quizá una pequeña parte del calor provenga del ambiente). Y eso significa que se puede llegar a disipar una cantidad de calor equivalente a 10 veces el consumo energético diario de una persona. Se dice pronto. La sudoración resulta especialmente eficaz si el individuo que suda corre. Cuando lo hace a una velocidad de 3 m/s (10,8 km/h) gasta energía a razón de 140 cal/s (unas 500 kcal/h). Si ese individuo no fuese capaz de superar el 80 % de su capacidad máxima de sudoración, no podría mantener constante su temperatura corporal si debe correr durante un tiempo prolongado. Esto es muy importante, porque no hay ningún otro mamífero que sea capaz de refrigerarse de forma tan eficaz. Si lo que hemos visto en los capítulos 4 y 5 es, en lo esencial, correcto, correr en condiciones ventajosas era un requisito ineludible para tener éxito en el empeño de conseguir, cazando o llegando a tiempo a las carcasas que hubiesen abatido otros depredadores, la carne que formaba parte de la dieta de los seres humanos del Pleistoceno.

Somos, como apunté al comienzo del capítulo anterior, muy buenos corredores de larga distancia; tenemos rasgos anatómicos y fisiológicos específicos para ello. Pero conviene no olvidar que hemos llegado hasta aquí haciendo referencia al sudor. Es el poder de refrigeración que proporciona la secreción ecrina lo que otorgaba y otorga una ventaja decisiva a los cazadores que corrían tras una presa. La clave no es tanto que esos seres humanos fuesen incansables, aunque, efectivamente, tenían una gran resistencia física, sino que ningún otro mamífero era capaz —entonces, pero tampoco ahora— de disipar el calor corporal como nosotros, y de hacerlo, además, bajo las condiciones de insolación propias de un entorno como los espacios abiertos de las sabanas del este y sur de África. A primera hora de la mañana, última de la tarde y durante la noche, los cazadores no tenían una especial ventaja, salvo su resistencia física. Era en las horas centrales del día, cuando el resto de los mamíferos reposa a la sombra o se dirige a abrevar, cuando los seres humanos podían perseguir a sus presas hasta que estas, incapaces de mantener su temperatura corporal bajo el límite letal superior, sufrían un colapso térmico y eran atrapadas. La clave estaba y ha estado en la protección frente al riesgo de colapso térmico.

EL AGUA

El basar la refrigeración en la evaporación de un líquido de procedencia interna conlleva una dificultad no menor: ese líquido hay que reponerlo, sobre todo a la velocidad con la que se puede llegar a perder. Los homínidos del Pleistoceno también necesitaban reponer el agua perdida y eso, a juicio de los críticos de la hipótesis de la caza por persistencia, era una limitación insalvable para aquellos incipientes seres humanos. No se les supone capacidad para fabricar contenedores o recipientes que pudieran ser transportados, por lo que el tiempo durante el que podían mantenerse corriendo estaba tasado. O eso se supone.

En su medio natural, los homínidos no humanos actuales apenas necesitan beber agua. Por un lado, su alimento tiene un contenido hídrico alto. Por el otro, dada la escasa actividad que desarrollan, no tienen excesiva necesidad de refrigerarse ni tampoco de producir grandes volúmenes de orina. Los seres humanos, sin embargo, sí necesitamos reponer la que perdemos. Necesitamos beber. El volumen de agua que bebemos está condicionado por factores varios. Por un lado, por el metabolismo; cuanto más alto es el gasto energético, más agua necesitamos. Las características ambientales, como la temperatura, el movimiento del aire y la humedad relativa, son importantísimas. Y el tamaño corporal, por supuesto: cuanto mayor es un animal, más agua renueva. En estudios en los que se neutraliza el efecto de esos factores se ha observado que los seres humanos renovamos entre un 30 y un 50 % menos de agua que los demás homínidos, incluso aunque estos apenas pierdan agua en forma de sudor. Bebemos alrededor de 1,5 ml por kcal de alimento consumido, mientras que los demás homínidos beben 2,8 ml/kcal. Lo que sugiere esa diferencia tan importante es que los seres humanos hemos adquirido mecanismos que nos permiten desempeñarnos con mucha menos agua que nuestros primos, seguramente por haber tenido que hacer frente a condiciones mucho más restrictivas de disponibilidad y necesidades de agua. Para poder mantener el balance hídrico neutro en condiciones normales, bebemos voluntariamente un mínimo de 2 l diarios de agua, si el alimento es el característico de las sociedades contemporáneas.

No está claro cuáles son los mecanismos que nos permiten beber menos que los otros homínidos. Cabe suponer, por un lado, que dispongamos de riñones con una mayor capacidad de concentrar la orina. En una orina más concentrada las sustancias que han de ser expulsadas se encuentran disueltas en un volumen menor de agua, por lo que al expulsar la orina se pierde menos agua. Los animales con limitaciones hídricas producen una orina muy concentrada; es un mecanismo que minimiza la pérdida de agua. Por ese

motivo es típico de animales del desierto. Pero en nuestra especie los datos no avalan esa posibilidad. El riñón humano es un órgano metabólicamente muy activo y, por lo tanto, muy caro. Tal vez por esa razón haya límites al nivel de desempeño que razonablemente puede alcanzar. De hecho, el tamaño del riñón humano es solo ligeramente mayor que el que cabría esperar de la comparación con otros primates. Además, la capacidad de concentrar orina es también la que corresponde a las expectativas teóricas en virtud de nuestro tamaño corporal. En otras palabras, no parece que los seres humanos ahorremos agua en los riñones eliminando los restos nitrogenados y otras sustancias de deshecho en volúmenes de orina inferiores a los de, por ejemplo, los chimpancés.

Se ha postulado un papel especial para la nariz proyectada hacia el exterior de la cara, atribuyéndole un posible mecanismo de conservación de agua. Se atribuye a la configuración interna de las fosas nasales unas propiedades tales que, de la misma forma que facilitan la humectación del aire inspirado, también promueven la recuperación de una fracción importante de la humedad en el aire espirado. El mecanismo se basaría en las características higroscópicas de los epitelios internos, que actuarían de una forma similar a como lo hace la nariz del dromedario. Esto, no obstante, no deja de ser pura especulación, pues hasta donde me es dado saber no hay pruebas empíricas de este mecanismo en nuestra especie (no así en el camello, aunque se trate de una prueba indirecta). Si la forma de la nariz y las fosas nasales, así como su configuración interna, son los elementos que ayudan a recuperar parte de lo que, de otra forma, sería una pérdida insensible de agua, ese mecanismo podría haber empezado a operar hace unos 2 Ma, con *Homo habilis*, pues esta es la primera especie cuyos restos fósiles muestran una proyección incipiente de la nariz hacia el exterior. El pasado no es nada fácil de explorar, de manera que va a ser difícil, si es que llega a ser posible, determinar el curso temporal que ha seguido la economía del agua de nuestros antepasados. Una cosa está clara: en tanto no fuesen capaces de economizar agua en su deambular o correr por los paisajes abiertos del Pleistoceno, se habrían visto obligados a mantenerse en las riberas de ríos o lagos, con la limitación que ello habría supuesto y el riesgo a que los exponía frente a la depredación.

UNA SIMULACIÓN

Hemos visto que nuestra especie es particularmente ahorrativa con el agua. ¿Es suficiente ese talante fisiológico como para haber permitido a nuestros

antepasados de hace 1,5 Ma cazar persiguiendo a las presas hasta provocar su colapso? Antes de responder a esta cuestión, pongamos algunos datos encima de la mesa. En ambientes cálidos, los seres humanos sudamos a tasas de entre 1 y 1,7 l/h al andar y hasta 3,2 l/h al correr. Sin embargo, basta con 1 l de agua para llenar el estómago, de manera que debemos esperar a absorber esa agua antes de poder beber más. De ese litro, 0,85 l se perderán en forma de sudor y el resto se eliminará en forma de orina. El litro de agua bebida para llenar el estómago proporciona, en el mejor de los casos, hasta 50 min más de margen antes de alcanzar el límite de deshidratación, pero ese tiempo extra puede reducirse a 15 min dependiendo de la velocidad de la marcha. En un desierto, entre dos comidas, se puede perder el agua equivalente a entre el 3 y el 5 % de la masa corporal, dependiendo del intervalo entre los dos avituallamientos, del esfuerzo que se realiza y de las condiciones ambientales. En carreras de larga distancia y maratones la pérdida de agua puede representar, bajo condiciones extremas, el 10 % de la masa corporal durante dos horas de competición, muy próximo al 12 % que marca el límite en el que la persona deshidratada no es capaz de tragar y necesita asistencia para rehidratarse.

Aunque el pasado no sea fácil de explorar, se puede echar mano de modelos teóricos y simular condiciones realistas, tanto del ambiente como de la fisiología de los corredores. Los resultados de esas simulaciones indican que la deshidratación no habría limitado la capacidad de *Homo ergaster* para practicar la caza por persistencia. Podría haber cazado durante unas cinco horas y media sin beber antes de alcanzar el límite de deshidratación. La caza de persistencia más prolongada de la que se tiene constancia duró cinco horas y en ella un cazador atrapó un kudú. En esas cinco horas, *Homo ergaster* habría llegado a perder el equivalente al 9 % de su masa corporal. Tras cinco horas y media de caza se habría producido una pérdida del 10 % y tampoco habría colapsado, aunque se habría acercado demasiado al golpe de calor. Si damos crédito a este tipo de modelos, la conclusión a la que se llega es que los homínidos del Pleistoceno pudieron practicar la caza por persistencia incluso sin disponer de recipientes para llevar agua. Dicho lo cual, no acabo de asimilar la idea de que nuestros ancestros fueran incapaces de usar vejigas o estómagos de grandes ungulados, o algún tipo de odre rudimentario, para transportar 3 o 4 l de agua. Tenemos un concepto tan elevado de nosotros mismos como especie que quizá estemos minusvalorando injustificadamente las capacidades de nuestros antepasados y de otros animales. Pero esta, seguramente, es otra historia.

CODA: SUDOR EN LAS TRIRREMES

El historiador británico sir Robin Lane Fox, en su magnífico *El mundo clásico*, escribió:

Para el «imperio insular»^[41] lo importante era la trirreme. Así pues, durante muchos años sería habitual la presencia en el mar de flotas de cien navíos o más. Aunque parte de sus remeros eran extranjeros asalariados, el grueso estaba compuesto por atenienses de clase humilde que habían acumulado más años de experiencia que cualquier posible enemigo. En las expediciones que se emprendían en pleno verano, esos remeros mostraban una resistencia muy superior a cualquier individuo de nuestros tiempos. En una recreación de este tipo de naves realizada recientemente, los remeros tenían que ingerir un litro de agua por cada hora de trabajo al remo (los remeros actuales de una trirreme habrían necesitado por tanto casi dos mil litros de agua para una jornada de trabajo de diez horas, mientras que una trirreme antigua no podía transportar grandes provisiones de agua). «Casi toda el agua consumida», cuentan los modernos recreadores de la trirreme, «era eliminada a través del sudor, y los remeros apenas sentían la necesidad de orinar. Buena parte de ese sudor caía goteando sobre los hombres que ocupaban la hilera inferior, lo que resultaba verdaderamente desagradable para ellos. El mal olor de la bodega era tan penetrante, que debía fregarse con agua salada al menos una vez cada cuatro días (aunque los antiguos atenienses probablemente fueran más tolerantes)». Para mantenerse fresco el cuerpo debe evaporar fluidos, de modo que «la ventilación se hace absolutamente necesaria, pero rara vez resulta suficiente para la inferior de las tres hileras»^[42].

El texto incide en un rasgo humano en el que el nivel de desempeño es extremo. No se trata, simplemente, de que los seres humanos tengamos una gran capacidad para sudar, sino que esa capacidad es enorme. Tal y como he apuntado antes, trabajando de forma intensa a temperaturas moderadas se puede llegar a producir 1 l h^{-1} . Y en una carrera de fondo se puede sudar entre $1'5$ y 2 l h^{-1} . El potencial refrigerador de ese sudor es impresionante. Si miramos hacia atrás, a nuestro pasado, pero no a la época de las trirremes sino al Pleistoceno, dar largas caminatas y correr habrían justificado con creces esa capacidad para sudar de forma tan exuberante. Esa es la conclusión a la que llegaron quienes propusieron la caza de persistencia como vía más probable para la adquisición de carne por parte de los homínidos de hace 2 Ma. Otras tareas, como la búsqueda y extracción de tubérculos o el procesamiento de la carcasa de un animal, también harían necesario un mecanismo como la sudoración, máxime si eran realizadas en las horas centrales del día, que es cuando menos problemas causarían posibles depredadores.

Criaturas de la llama

Hemos alcanzado la región extrema de la tierra, el rincón escítico, en un desierto nunca hollado. Hefesto, a ti te concierne cumplir las órdenes que te dio tu padre, en estas abruptas rocas sujetar a este malhechor con grilletes irrompibles y vínculos de acero. Porque robando tu flor, el resplandor del fuego, origen de todas las artes, se la entregó a los hombres. Ha de pagar la pena a los dioses por una falta como esta, para que aprenda a soportar la tiranía de Zeus y renunciar a sus sentimientos humanitarios.

ESQUILO (atribución cuestionada),
Prometeo encadenado

En los dos capítulos anteriores hemos dejado a *Homo ergaster* corriendo en la sabana detrás de unas presas de mayor tamaño que él o deambulando en busca de una carcasa abatida por otros animales. Toda una nueva anatomía y fisiología había surgido en respuesta a las presiones selectivas que actuaron en un entorno con menos arbolado y abundancia de presas, pero también con depredadores peligrosos en cuyas fauces había que evitar caer. El sistema alimentario y digestivo y el aparato locomotor, junto con la portentosa capacidad refrigeradora de la superficie corporal, en su configuración actual, dan testimonio de esas adaptaciones. Sin embargo, es posible que en este panorama falte un elemento. Tras las herramientas líticas utilizadas desde hace más de 3 Ma, el uso del fuego fue la segunda gran innovación tecnológica del linaje humano, si bien ha recibido una atención comparativamente menor en los estudios de nuestra evolución. Eso es, al menos, lo que piensa el antropólogo Richard Wrangham.

SOMOS COCINEROS

Los seres humanos somos verdaderamente únicos en la capacidad y hábito de cocinar los alimentos. La nuestra es la única especie que cocina. Cuando nos preguntamos acerca de la singularidad humana, no deberíamos perder esto de vista. Cocinamos la mayor parte de lo que comemos. Al cocinar los carbohidratos, se hidratan —como cuando cocemos arroz, pasta o legumbres— y también se hidrolizan ligeramente. Conforme se calientan los gránulos de almidón de trigo en presencia de agua, empiezan a hincharse a unos 58 °C, ya que los puentes de hidrógeno en los polímeros de glucosa, y con ello la rígida estructura cristalina, se debilitan con la temperatura. A 90 °C los gránulos se fragmentan. En este punto, las cadenas de glucosa están desprotegidas y se gelatinizan. Cuanto más se cocina el almidón más se gelatiniza, y cuanto más se gelatiniza, más accesible resulta para las amilasas y más completamente se digiere. La cocción también desnaturaliza las proteínas y de esa forma son más fácilmente atacables por las proteasas, las enzimas digestivas que se ocupan de hidrolizarlas. Se podría decir que, en cierto modo, adelantan parte del trabajo que tendrá lugar en el estómago a cargo del ácido clorhídrico que secretan las células parietales, porque también el ácido desnaturaliza las proteínas. En el caso de los lípidos de origen vegetal, el principal mecanismo que mejora la digestibilidad tiene que ver con el modo en que se almacenan en las semillas oleaginosas. Los lípidos de esas semillas se encuentran en forma de cuerpos de aceite rodeados por proteínas llamadas oleosinas, que tienen un interior hidrofóbico y un exterior hidrofílico. Al cocinar las semillas, el calor desnaturaliza las oleosinas, lo que permite que los lípidos salgan y se encuentren disponibles para su inmediata digestión. No se dispone de información equivalente relativa a la digestión de las grasas de origen animal, que normalmente se encuentran en el interior de gotas lipídicas en adipocitos u otras células. Las gotas lipídicas de vertebrados e insectos están recubiertas por perilipinas, unas fosfoproteínas que las protegen de la acción de las lipasas cuando estas no son necesarias. No se sabe cuál puede ser el efecto del calor sobre esas fosfoproteínas. Sin embargo, el efecto físico de calentar grasas sólidas y convertirlas en líquidos o láminas finas puede tener su relevancia a la hora de promover la liberación de los lípidos de los adipocitos. Además, la conversión de grasas sólidas en aceites puede facilitar la digestión, dado que las lipasas digestivas actúan sobre micelas esféricas en las que es importante que los lípidos presenten una gran área superficial.

Más concretamente, cuando cocinamos carnes o pescados se activan las hidrolasas lisosómicas de los propios tejidos cocinados antes de que la

temperatura suba tanto que las inactive. De esa forma se produce una primera hidrólisis parcial de glúcidos, lípidos y proteínas. Por lo tanto, al cocinar hacemos una digestión parcial de la comida, la predigerimos antes de ingerirla. Los beneficios que esa predigestión nos reporta se pueden resumir en que, de esa forma, le sacamos más partido a los alimentos, ya que aumenta su digestibilidad: como nos cuesta menos digerirlos lo hacemos en menos tiempo y le dedicamos menos esfuerzo, de manera que si conseguimos nuevas vituallas podemos comer más. En conjunto y aunque no se ha llegado a estimar con precisión, se puede valorar en un 30 % la ganancia mínima de energía que puede atribuirse al aumento en la digestibilidad de la comida tras su cocción. Un elemento adicional, relativo al aprovechamiento de tubérculos, es que al cocinarlos se pelan con mayor facilidad, lo que permite un procesamiento posterior más rápido y sencillo. Cualquiera que haya pelado patatas de las dos formas, crudas y cocidas, puede dar fe de la diferencia. Por último, el coste metabólico de la digestión de comida cocinada es inferior al de comida cruda, por lo que comerla de esta forma conlleva un sobrecoste. En conjunto, el beneficio energético es una magnitud extraordinaria si se evalúa en términos de aptitud (*fitness*); téngase en cuenta que, en muchas ocasiones, incrementos de tan solo un 5 % en la adquisición de energía resultan determinantes a los efectos de perdurar o desaparecer.

SI LO COME CRUDO, ADELGAZA

Los beneficios de la cocina quedaron de manifiesto en una investigación cuyos resultados se publicaron en 1999 y que tuvo mucho eco: el Giessen Raw Food Study, realizado en Alemania y dirigido por la nutricionista Corinna Koebnick. En el estudio, se controló el peso y una serie de variables fisiológicas durante tres años y medio a 513 personas en cuyas dietas el alimento crudo representaba al menos un 70 %. Los participantes en este estudio consumían principalmente frutas y verduras, aunque el 45 % consumían también algunos alimentos de origen animal. Algunos participantes consumían carne y pescado ahumados en frío, así como verduras en escabeche o fermentadas. Del total de participantes, 253 consumieron algo de carne, 184 eran vegetarianos y 135, veganos. Los vegetarianos no comieron carne ni pescado, y los veganos tampoco consumieron productos lácteos ni huevos. Su dieta contenía altas cantidades de fibra dietética y carbohidratos.

Según las conclusiones de ese estudio, cuanto mayor era la proporción de alimento crudo en la dieta, menor era el índice de masa corporal^[43] de las personas. Además, cuando alguno de los participantes cambió su dieta y pasó de una normal a otra basada en alimento crudo, perdió, al cabo de los tres años y medio, 12 kg si era mujer y 9,9 kg si era hombre. En el caso de las mujeres, cuanto mayor era la proporción de comida cruda en su dieta, mayor era la probabilidad de sufrir amenorrea total o parcial. La mitad de las mujeres que se alimentaban de alimentos crudos dejaron de menstruar y un 10 % adicional tenían reglas muy irregulares, lo que hacía muy improbable que pudieran concebir. Esta observación es particularmente interesante porque una tasa de infertilidad superior al 50 % —como la que se observó en el estudio Giessen— habría sido catastrófica en una población de cazadores-recolectores. Hay que tener en cuenta, además, que la comida cruda actual es de una calidad muy superior a la que pudiera haber en el Pleistoceno y que los supermercados y tiendas de barrio ofrecen alimentos de manera ininterrumpida, cosa que no ocurría en el pasado, cuando la abundancia de alimento y su misma disponibilidad variaban mucho a lo largo del año. A la vista de esos datos, no debe sorprender que el control del fuego y la práctica de la cocina sean universales en nuestra especie. Solo los seres humanos lo hacemos. Y únicamente bajo situaciones anómalas se consume la mayor parte de los alimentos sin cocinar. E incluso cuando no se recurre al fuego para ello, por el motivo que sea, puede hacerse uso de otras técnicas, como la maceración o tratamiento ácido, por ejemplo.

Nuestro sistema digestivo no es apto para sacar partido del alimento crudo, aunque esa falta de aptitud afecta, sobre todo, al de origen vegetal; la digestibilidad de la carne depende del tipo de tejido de que se trate, y la de los huevos también es inferior si no se cocinan (94 % cocinados vs. 65 % crudos). El sistema digestivo humano sí es apto, sin embargo, para obtener un rendimiento excelente del alimento cocinado. Como hemos visto, tenemos un sistema digestivo pequeño comparado con el de los primates antropomorfos (capítulo 4). Un pequeño tamaño implica una menor capacidad para producir enzimas digestivas, una superficie para absorber alimento digerido muy inferior y, dependiendo de los casos, un menor volumen para albergar la microbiota simbiote que contribuye a digerir parte de lo que nuestra dotación enzimática no nos permite. Sin embargo, ese mismo sistema sí nos permite digerir de manera eficaz el alimento cocinado, un alimento que aprovechamos en mayor medida que el crudo. Además, como veremos, la digestión y, en general, el procesamiento de comida cruda exigen un mayor esfuerzo

metabólico en comparación con el que supone la comida cocinada. El esfuerzo puede ser equivalente al que exige el ejercicio físico, por lo que prescindir de ese elemento de gasto conlleva un ahorro de energía metabólica importante. Los beneficios que se derivan de la suma de esos dos componentes —un mayor aprovechamiento digestivo y el ahorro de energía metabólica— se traducen en una mayor producción de biomasa propia y de ahí, un mayor crecimiento somático y un potencial reproductor más alto, con los consiguientes beneficios para la población a la que pertenecen los individuos. En definitiva, se puede afirmar que para los seres humanos actuales el consumo de alimento se halla restringido a una dieta que contiene una alta proporción de comida cocinada.

SI LO COCINA, LE APROVECHA MÁS

Que la nuestra sea la única especie que cocina y que los efectos sean tan determinantes sobre el procesamiento de los alimentos llevó al antropólogo Richard Wrangham a preguntarse por el origen evolutivo de esta práctica. Su tesis es que la configuración del organismo humano en sus rasgos fisiológicos y anatómicos fundamentales se produjo cuando nuestros antepasados aprendieron a controlar el fuego y lo utilizaron para cocinar. De esa forma obtuvieron un rendimiento de la comida superior al que obtenían sin cocinarlo, y de ese mayor rendimiento se derivaron ventajas clave, muy especialmente la posibilidad de disponer de más recursos al servicio del crecimiento del encéfalo.

Cuando se comparan los sistemas digestivos humanos y los de los primates antropomorfos, los beneficios del consumo de comida cocinada resultan palmarios en términos energéticos. Todo es menor en el sistema digestivo humano: la boca es más pequeña; las mandíbulas también lo son, y más débiles; las piezas dentales son menores, el estómago también; tanto el ciego como el colon son de pequeñas dimensiones y, en general, aunque el intestino delgado tiene el tamaño que correspondería a un homínido de masa equivalente, el tubo digestivo en su conjunto es menor. Esta reducción en el tamaño, y, por consiguiente, en la capacidad funcional de estos órganos, es indicativa de una menor ingestión de alimento —en volumen— por unidad de tiempo, pues se trata de alimento de mayor densidad energética y nutricional, y más fácilmente masticable y digerible.

El tamaño de la boca resulta particularmente significativo. El volumen de la cavidad bucal de un chimpancé es similar al de una persona, aunque

nuestra masa es un 50 % mayor; y lo que es más llamativo, los chimpancés pueden abrirla el doble que nosotros; de hecho, para encontrar una boca con una apertura tan pequeña como la nuestra hay que acudir al mono ardilla, que pesa 1,4 kg. Pero tanto como las diferencias en el conjunto de la boca, las que hay entre los labios de las dos especies son especialmente llamativas. Los chimpancés tienen unos labios grandes, gruesos y muy fuertes. Cuando comen frutas o alimentos jugosos, los utilizan para exprimir esos alimentos contra los dientes. Los murciélagos frugívoros tienen también labios grandes y musculosos, por lo que probablemente se trate de una adaptación a comer fruta. Pero nuestras mandíbulas son más débiles que las de los demás homínidos. En nuestra especie, la inserción de los músculos encargados de la masticación —el temporal y masetero, citados anteriormente— está un poco por encima de la mitad del cráneo, mientras que en los demás homínidos llega hasta arriba; tanto que, en los gorilas por ejemplo, la inserción se produce en una estructura ósea especializada llamada cresta sagital.

El área superficial de la pared del estómago, en nuestra especie, ocupa menos de la tercera parte de la que cabría esperar de un mamífero de nuestro tamaño y es menor que la del 97 % del resto de los primates. Los antropomorfos ingieren tal vez el doble de comida diaria que nosotros porque sus alimentos tienen un alto contenido en fibra indigerible (alrededor del 30 % en peso, en comparación con el 5-10 % o menos en las dietas humanas). Nosotros, gracias al alto contenido calórico de los alimentos cocinados, tenemos necesidades modestas que son atendidas de forma adecuada por nuestros pequeños estómagos. El intestino delgado humano es solo un poco más pequeño de lo esperado del tamaño de nuestros cuerpos, pero el intestino grueso, o colon, tiene menos del 60 % de la masa que sería de esperar en un primate de nuestro peso corporal.

Además del tamaño de las estructuras del sistema digestivo y de las consecuencias de ese menor tamaño, hay que tener en cuenta también el coste metabólico del mantenimiento y funcionamiento de esos órganos. A modo de ejemplo, al masticar un chicle (sin olor y sin sabor) se eleva la tasa metabólica entre un 10 y un 15 % por encima de los niveles basales. El gasto aumenta con la consistencia del chicle, puesto que cuanto mayor es esa consistencia, más son las fibras musculares de los maseteros y temporales que se reclutan (o utilizan) para masticarlo. En los seres humanos actuales la masticación representa una fracción mínima del gasto energético total; sin embargo, antes de la cocción y otros métodos sofisticados de procesamiento de los alimentos,

los costes de la masticación para nuestros antepasados hubieron de ser relativamente altos.

Leslie Aiello y Peter Wheeler, quienes formularon la hipótesis de los tejidos caros (capítulo 4), estimaron que, en comparación con la de los otros homínidos, la reducción del tamaño del intestino humano ahorra al menos un 10 % del gasto energético diario, porque cuanto más tejido intestinal tiene un organismo, más energía debe gastarse en su metabolismo. No es fácil medir experimentalmente el coste de la digestión de diferentes alimentos, y menos aún si ha de hacerse en animales con una alta actividad metabólica, como nosotros. Pero es mucho más fácil si esa determinación se hace con poiquilotermos de bajo metabolismo, como las serpientes, por ejemplo, porque en ellas la diferencia entre el nivel metabólico basal (en ayunas y en ausencia de actividad) y el nivel metabólico que alcanzan tras una ingestión de comida es muy notoria y fácil de medir. Cuando se han alimentado serpientes con presas enteras, presas trituradas, presas cocinadas, y presas trituradas y cocinadas, se han registrado diferencias muy claras. El coste de la digestión es máximo cuando el alimento consiste en presas enteras. Si se tritura y cocina, los costes de la digestión disminuyen. Al picar la carne se rompen tanto las fibras musculares como el tejido conjuntivo, de manera que aumenta el área superficial de sus fragmentos digeribles. La comida triturada, al estar formada por trozos muy pequeños, expone mucha superficie a la acción del ácido estomacal y de las proteasas digestivas. Al desmenuzar la carne, se reduce el coste de la digestión en un 12 %, y al cocinarla, en un 13 %. El efecto combinado de ambos tratamientos, térmico y mecánico, reduce los costes en un 23 %. Estos resultados son extrapolables a casi cualquier otro animal que se alimente de carne, ya que los procesos digestivos son muy similares en las diferentes especies.

No es solo energía lo que ahorra la cocina. También ahorra tiempo. En general, considerado el conjunto de primates, cuanto mayor es el tamaño corporal, más tiempo destina un primate a alimentarse. Según algunos autores, ese efecto estaría relacionado con una pérdida de la eficacia al masticar conforme aumenta el tamaño de la cavidad bucal. En mi opinión, sin embargo, y sin descartar esa explicación de plano, puede haber otros factores implicados, como el tipo de alimento que consumen las especies de primates en función de su tamaño. Con la excepción humana, parece que las dietas basadas en carne son características de primates de pequeño tamaño y estrategias vitales arriesgadas (véase capítulo 11), mientras que los grandes — otros homínidos, por ejemplo— son mayoritariamente herbívoros y de

estrategias vitales prudentes. Un chimpancé, que se encuentra entre los primates de mayor tamaño, viene a dedicar la mitad del tiempo diurno a alimentarse y se encuentra dentro de la tendencia general para el conjunto de especies. Los seres humanos, en cambio, dedicamos el 5 % de nuestro tiempo diurno a esa tarea. La diferencia es abismal, y nos encontramos claramente alejados de la tendencia de los primates. Lo anterior implica que una madre chimpancé que mastica su comida durante seis horas diarias y consume 1.800 kcal en un día ingiere alimento a una tasa de alrededor de 300 kcal por hora de masticación; los seres humanos, sin embargo, que consumimos de 2.000 a 2.500 kcal diarias, solo necesitamos masticar la comida durante una hora en total. La diferencia en la eficiencia es impresionante. Normalmente se ha atribuido esa diferencia al consumo de carne, ya que esta proporciona mucha más energía y nutrientes por unidad de masa y, en consecuencia, aquellos animales que la incluyen en su menú habitual necesitan ingerir una cantidad menor de comida y la procesan también en menos tiempo. El problema con esa lógica es que ignora el hecho de que el tiempo que nuestra especie dedica a comer se establece comiendo comida variada —no solo carne— y cocinada. ¿Cuánto habríamos de destinar a la tarea si gran parte de lo que comiéramos estuviese crudo?

¿COCINA EN EL PLEISTOCENO?

Pese a lo visto en el apartado anterior, la cuestión no es si los seres humanos nos hemos adaptado o no a comer alimentos cocinados. Es evidente que sí; llevamos milenios haciéndolo. La cuestión relevante es cuál fue el momento en que se produjo esa transición y, por lo tanto, desde cuándo controlamos los seres humanos el fuego como para que fuésemos capaces de utilizarlo para cocinar. Richard Wrangham sostiene que fue un hallazgo de *Homo erectus* (a los efectos, *Homo ergaster*). Aiello y Wheeler habían atribuido la diferencia entre los sistemas digestivos de los homínidos y el de los seres humanos al consumo de carne por nuestra especie, un consumo que fue en aumento a la par que se reducía la contribución de tubérculos, bulbos y frutos a la dieta. Sin embargo, según Wrangham, el elemento determinante de los cambios anatómicos que propiciaron una mayor inversión en el encéfalo a costa de reducir lo que se destina al sistema digestivo no ha sido lo que se come, sino cómo se come. No la carne, sino que los alimentos se cocinen o se coman crudos.

La razón por la que los seres humanos tenemos mandíbulas débiles es una mutación específicamente humana que afecta a un gen —*MYH16*— implicado en la producción de miosina, una proteína muscular, en los músculos masetero y temporal. La pérdida de función de ese gen en los músculos de masticación humanos es el motivo por la que las fibras musculares de tipo II del músculo temporal son claramente más pequeñas que las de otros primates, y la pérdida de la función de ese gen puede, al menos de forma parcial, explicar la gran reducción del aparato masticador humano en comparación con el de los demás primates catarrinos. Los investigadores que han identificado el alelo mutado proponen que la disminución en el tamaño de los músculos masticatorios habría eliminado una restricción evolutiva sobre el crecimiento de tamaño del encéfalo; al debilitarse esa musculatura, según esta hipótesis, el cráneo pudo aumentar de tamaño con más facilidad y de esa manera albergar encéfalos mayores. El proceso, en consecuencia, habría contribuido a una mayor encefalización en los homínidos. Sin descartar en absoluto esa interpretación, creo que tampoco pueden obviarse las ventajas de contar con una musculatura que incurre en un gasto energético muy inferior.

Según la estimación inicial a cargo de los investigadores que descubrieron el alelo mutado, este se expandió por las poblaciones humanas hace unos 2,4 Ma, dejando mandíbulas débiles en herencia. Son mandíbulas a las que no se les da bien masticar alimento crudo, pero se las arreglan de maravilla con el cocinado. Según una estimación más actual y más rigurosa, la mutación que debilitó la musculatura de masticación se produjo antes de 550-600 ka atrás, pero no sabemos en qué momento ocurrió; no hay seguridad con relación a la fecha. La razón por la que se propone ese límite es porque el mismo alelo se ha observado en los genomas de neandertales y denisovanos, por lo que se cree que hubo de producirse antes de la separación de los tres linajes. La fecha propuesta no es concluyente, puesto que antes de 600 ka puede ser tanto 700 ka como 2 Ma; pero en todo caso es una fecha muy remota, si tenemos en cuenta que hasta hace bien poco no se han solido considerar fechas posibles de inicio de la pirotecnología anteriores a 300 o 400 ka.

Si las características de los dientes reflejan las características del alimento, la secuencia de cambios en la dentición de *Australopithecus* a *H. habilis* y a *H. ergaster* podría reflejar el consumo de comida más blanda a partir de una de esas transiciones. Los incisivos y los molares de *H. ergaster* eran más pequeños que los de *H. habilis*, especialmente el tercer molar. Su mandíbula, sin embargo, era de tamaño similar, por lo que, en relación con el tamaño de las dos especies, la mandíbula de *H. ergaster* era relativamente más pequeña.

Hay que tener en cuenta que *H. habilis* era de tamaño similar o algo menor que los australopitecos y que *H. ergaster* era algo más grande. Por tanto, una reducción en términos relativos de la mandíbula y en términos absolutos de incisivos y molares en la transición de los primeros *Homo* a *H. ergaster* podría ser consecuencia de un alimento más fácil de masticar y, según Wrangham, cocinado.

Los seres humanos nos diferenciamos de los carnívoros por tener bocas pequeñas, mandíbulas débiles y dientes pequeños. Este aparato masticador difícilmente puede trocear la carne con eficacia sin la ayuda de técnicas de preparación *ad hoc*. Por otro lado, dado que carecemos de la capacidad de los carnívoros para retener el alimento durante horas en nuestros estómagos, tampoco somos muy eficientes a la hora de procesar pedazos de carne cruda. Estos elementos no nos colocan en buena situación como comedores de carne cruda, salvo la de piezas y órganos muy concretos. Pero incluso si la hipótesis del consumo de carne ha podido servir para explicar por qué *Homo ergaster* tenía dientes e intestinos más pequeños que los de los australopitecos, subsiste una dificultad especial con las plantas de la dieta. En efecto, si los primeros seres humanos tenían los pequeños intestinos que tenemos nosotros, habrían obtenido una cantidad menor de carbohidratos de las plantas si no las hubieran cocinado previamente. En definitiva, según Wrangham, homínidos con una anatomía similar a la que tenemos nosotros hoy en día no podrían haber florecido alimentándose de comida cruda en el Pleistoceno.

Además de los anatómicos, otros indicios también apoyarían la hipótesis de la cocción del alimento por algunos de los primeros representantes del género *Homo*. Nuestra especie tiene una tolerancia muy baja a los alimentos con alto contenido en toxinas, y dado que al cocinar la comida se destruyen muchas sustancias tóxicas, es posible que hayamos desarrollado un paladar especialmente sensible para con esas sustancias. Además, el hecho de que los seres humanos hayamos permanecido vulnerables a la acción tóxica de las bacterias que crecen sobre la carne cruda puede interpretarse como una consecuencia de la capacidad de nuestros ancestros para cocinar la carne. Por otro lado, si dirigimos la mirada a los actuales cazadores-recolectores, vemos que los de latitudes tropicales y subtropicales, como los nativos de las islas Andamán, los siriono, mbuti y san del Kalahari comen la carne cocinada. Solo la comen cruda algunos grupos humanos de climas fríos. Y en estos casos tan excepcionales, los productos crudos a los que se recurre suelen ser blandos, como los hígados de los mamíferos y el pescado podrido que comen los inuit. También la someten a tratamiento microbiano, propiciando así

fermentaciones que enriquecen la comida en su contenido en vitaminas, y en cierto modo efectuando una predigestión parcial a cargo de los microorganismos implicados.

A partir de estas consideraciones y de modelos teóricos, Wrangham concluye que la transición a una comida blanda de procesamiento fácil tuvo que producirse antes incluso de la aparición de *Homo ergaster*. El ahorro de tiempo es un factor especialmente importante, porque permite dedicar ese tiempo de más a otros fines, tanto productivos como de interacción social. En las culturas de subsistencia, las madres mejor alimentadas alumbran más criaturas y estas están más sanas. Además de más prole, tienen mejor supervivencia, vidas más largas y mayor capacidad para competir. Cuando nuestros ancestros obtenían calorías extra por cocinar su alimento, ellos y su descendencia transmitían sus genes en mayor medida que los miembros de su especie que comían la comida cruda. El resultado, según el antropólogo de Harvard, fue una oportunidad evolutiva nueva.

SIN PRUEBAS MATERIALES

Como han señalado numerosos especialistas, el problema de la hipótesis de la cocina a comienzo del Pleistoceno es que no hay pruebas del uso controlado del fuego por parte de los primeros representantes del género *Homo*. Lo más de que disponemos es de algunos restos indiciarios que podrían ser evidencia indirecta de los hogares en que se pudo haber hecho fuego. En respuesta a esa crítica, Richard Wrangham, partiendo de la gran variedad de puntos de vista que hay con relación al momento en que se empezó a cocinar el alimento, reconoce que la evidencia arqueológica al respecto no es concluyente, pero cree que ese hecho no refuta sus argumentos. Sostiene, siguiendo un principio epistémico de carácter general, que no debe considerarse que la ausencia de pruebas del control del fuego sea prueba de su ausencia. Y que, aunque no nos digan cuándo empezó, los datos arqueológicos evidencian sin lugar a dudas que el control del fuego e, incluso, la práctica de la cocina son muy antiguos, tanto por parte de nuestros ancestros como de los neandertales. Wrangham también afirma que la visibilidad arqueológica del fuego puede variar demasiado como para permitir la reconstrucción fiable de su historia. En conjunto, las pistas del Paleolítico Inferior indican solamente que en cada caso el control del fuego fue una posibilidad, no una certeza. Según él, la arqueología solo nos ofrece una conclusión segura: no nos dice lo que queremos saber. Por esa razón, entiende que, aunque no podamos responder a

la pregunta de cuándo empezó la cocina atendiendo a los restos borrosos de fuegos antiguos, debemos enfocar el problema recurriendo a la biología. En su opinión, las diferencias anatómicas entre un ancestro cocinero y otro precocinero deberían ser al menos tan grandes como las que hay entre un gorila y un chimpancé. Ese es el motivo por el que se basa en las características de los dientes y los huesos de nuestros antepasados como indicadores indirectos de cambios en la dieta y la forma en que esta se procesaba, como hemos visto en la sección anterior.

Con relación a los argumentos biológicos de Wrangham, no obstante, hay objeciones que merecen ser tenidas en consideración. Uno de esos argumentos es que la disminución del tamaño de las piezas dentales de los primeros representantes de nuestro género con respecto a los australopitecos solo pudo haberse producido por efecto de la cocción del alimento. Con dientes tan pequeños como los que tenemos no podríamos comer alimentos crudos. Bermúdez de Castro, sin embargo, contrapone a ese argumento sus observaciones en la sierra de Atapuerca. Afirma que el promedio del tamaño de las coronas de las piezas premolares y molares de los homínidos de la Sima de los Huesos de la Cueva Mayor es parecido al de la mayoría de las poblaciones modernas, por lo que no le parece verosímil que la cocción del alimento haya tenido efecto alguno en ese rasgo. En Atapuerca nunca se han encontrado restos de uso de fuego, de manera que la hipótesis que relaciona el cocinado de alimentos con la reducción del tamaño de los dientes quedaría, a su juicio, invalidada.

Otro de los argumentos de Wrangham se refiere a la forma del tronco de *Homo ergaster*. Leslie Aiello y Peter Wheeler, basándose en una reconstrucción anterior de su caja torácica, habían propuesto que los primeros representantes del género *Homo* tal vez experimentaron una reducción importante del tamaño del intestino. En apoyo de esta idea, los fósiles muestran que los australopitecos, como los antropoides actuales, tienen una caja torácica en forma de campana que se expande hacia la cintura. Ese rasgo indica la presencia de intestinos grandes, característicos de primates que comen alimento vegetal y que han de procesar grandes cantidades de comida. Los seres humanos actuales, por el contrario, tenemos cajas torácicas en forma de barril, que no se abren hacia la cintura, porque nuestro abdomen es bastante más reducido y no requiere un albergue excesivamente grande. Richard Wrangham, en su alegato a favor de un origen remoto de la cocción de los alimentos, afirma que *Homo ergaster* tenía una caja torácica como la de los actuales *Homo sapiens*. Además, la reducción del tamaño intestinal que

postula se habría producido al mismo tiempo que la disminución del tamaño de las piezas dentales, por lo que cree que se trata de un buen indicio en apoyo a su tesis. Es, en efecto, un buen argumento. Sin embargo, el análisis de la caja torácica del chico de Nariokotome comentado antes (capítulo 5) determina que esta no es tan parecida a las actuales, por lo que el tronco de *Homo ergaster* no habría adquirido la configuración actual de los seres humanos; nuestra configuración habría sido una adquisición bastante más reciente y, en todo caso, no anterior al último millón de años.

Una tercera objeción es de índole más fisiológica. En el capítulo 4 he hecho alusión a la importancia del material vegetal en la dieta de los homínidos durante el Pleistoceno Inferior, un material vegetal cuyos componentes más importantes pudieron ser los tubérculos y, en general, los órganos de almacenamiento subterráneos de las plantas. En relación con estos órganos, la antropóloga Karen Hardy y colaboradores han atribuido a los carbohidratos complejos del tipo del almidón una importancia capital como fuente de la glucosa para proveer al encéfalo de la energía necesaria para su desarrollo y funcionamiento. Y han propuesto que esos carbohidratos, para que pudieran ser aprovechados de forma eficiente, habían de ser cocinados. Hasta aquí, el argumento de Hardy es compatible con el de Wrangham, puesto que, si no se cocinan, los alimentos se digieren peor. De hecho, una dificultad de la hipótesis que atribuye al consumo de carne la transición dietética en los primeros representantes del género *Homo* es que hay épocas del año en que la caza o las carcasas escasean o, incluso, deja de haberlas, por lo que se necesitan alimentos de respaldo para solventar situaciones difíciles. Los alimentos de respaldo más probables, por abundancia y contenido energético, son precisamente los órganos subterráneos de almacenamiento de las plantas, y el aprovechamiento de estos se ve muy reducido en caso de tener que comerlos crudos.

Los seres humanos actuales tenemos una dotación en general alta y muy variable de la enzima -amilasa salivar (AMY1) —de la que hay tres variedades, AMY1A, AMY1B y AMY1C—, y quizá también de la -amilasa del páncreas (AMY2) —de la que hay dos variedades, AMY2A y AMY2B— (capítulo 4). La dotación de -amilasa de la saliva depende de la presencia relativa de carbohidratos en la dieta. En aquellos grupos humanos cuya dieta está basada principalmente en carne —algunos africanos, siberianos o árticos—, la actividad -amilasa es muy baja, pero es muy alta en sociedades agrícolas en las que la carne es un componente menor de la dieta, y media en las sociedades occidentales, en las que comemos de todo. A una alta dotación

de -amilasa corresponde una actividad enzimática alta, de manera que quienes tienen una mayor concentración de la enzima en su saliva también digieren el almidón más rápidamente. Y lo más interesante de este asunto es que la mayor actividad amilásica tiene su origen en el hecho de que hay un mayor número de copias de los genes *AMY1* que codifican la enzima en las células de las glándulas salivares. Este es un rasgo que poseemos los seres humanos en exclusiva; somos el único primate del que se sabe que tiene varias copias de este gen.

Basándose en la similitud entre las secuencias de los tres genes humanos de *AMY1*, se ha estimado que hasta hace 1 Ma solo había un gen *AMY1* ancestral y que, posteriormente, el gen original se triplicó y ha experimentado un aumento variable en el número de copias. Por otro lado, el número de copias de *AMY1* en muestras de seres humanos anteriores a la agricultura es similar al de las poblaciones modernas. Según esas observaciones, la multiplicación de los genes que codifican la -amilasa en la saliva humana no se produjo hasta hace al menos 1 Ma. De ser válida esa fecha, sería muy improbable que la cocción de los alimentos se empezase a practicar antes, pues con una actividad enzimática baja para digerir el almidón, nuestros ancestros no le habrían sacado suficiente partido a los tubérculos que lo proporcionaban. Por esa razón, Karen Hardy vincula la multiplicación de los genes de la -amilasa con la cocina, y sugiere que esta no se habría producido hasta bien entrado el Pleistoceno Medio, que comienza hace unos 780 ka. A las buenas razones de Richard Wrangham, Karen Hardy opone igualmente buenas razones. En cualquier caso, los argumentos de Hardy y colaboradores, aunque son buenos, no demuestran que el gen de la -amilasa de la saliva solo se empezase a multiplicar hace 1 Ma. Si ese gen sufrió una intensa presión selectiva, la fecha bien puede ser una subestimación; en otras palabras, los genes que codifican la -amilasa pudieron haberse multiplicado antes.

En este asunto hay una complicación adicional, porque se ha demostrado que las personas con niveles más altos de amilasa en la saliva perciben el almidón como menos viscoso en comparación con individuos con niveles bajos de esta enzima. Además, la viscosidad del almidón disminuye más rápidamente durante la masticación en los individuos que tienen mayor actividad amilásica. La disminución de la viscosidad se considera deseable y es un factor importante para determinar el gusto por los alimentos. Por ello, estas diferencias pueden, de hecho, conducir a que los individuos con alta concentración de amilasa en su saliva tengan una mayor preferencia por los alimentos ricos en almidón, de manera que las poblaciones con una frecuencia

alta de ese rasgo adopten una dieta rica en ese carbohidrato. En consecuencia, es posible que la multiplicación de los genes *AMY1* sea anterior a la ecología dietética basada en el almidón y, a su vez, impulsase la elección dietética de estas poblaciones en lugar de lo contrario. En otras palabras, la dieta habría actuado como una presión selectiva sobre las enzimas digestivas, por lo que no cabe descartar que los genes que codifican la -amilasa se hubiesen multiplicado en una fecha anterior a 1 Ma.

En última instancia, este debate nos vuelve a remitir al origen del control del fuego por los homínidos, y lo cierto es que a día de hoy y hasta donde he podido atisbar, no se dispone de pruebas arqueológicas concluyentes del uso del fuego controlado por los primeros representantes del género. La información que más se aproxima, quizá, a ese requerimiento procede del hallazgo de una serie de pruebas indirectas en la formación de Koobi Fora, Kenia, donde ha podido documentarse la vinculación de la combustión y actividades humanas en, al menos, un lugar datado en 1,5 Ma de antigüedad, sin descartar una vinculación similar en dos o más sitios en la misma formación y datados en aproximadamente las mismas fechas. Pero el propio equipo de investigación que ha publicado el hallazgo reconoce que, aunque sus datos avalan la hipótesis de la cocina temprana, no llegan a la categoría de prueba concluyente —la prueba circunstancial más sólida o «*smoking gun*» (pistola humeante)— que se precisa para verificarla. Lo que se dirime en el debate es el periodo concreto en que empezó a utilizarse el fuego de forma controlada y si las características de la anatomía y fisiología humanas actuales requieren un origen antiguo de tal uso o basta con un origen algo más reciente para explicarlas.

¿CÓMO SE COME?

Hemos visto que una serie de rasgos anatómicos y fisiológicos podrían ser atribuidos a la cocción de los alimentos, pero también hemos visto que hay buenos argumentos en contra de esa vinculación. Por este motivo, es pertinente preguntarse cómo se las arreglaron los miembros de *Homo* hasta que se generalizó la cocina en nuestro linaje. También es pertinente preguntarse por la lógica de ciertos rasgos que tienen una explicación sencilla en el supuesto de que se cocinasen los alimentos, pero no tanto en caso de que no fuese así. La posible ausencia de la cocción plantea escenarios que también tienen problemas. Uno es la seguridad de los alimentos. Si se excluye el tuétano y el encéfalo de los animales, que no se ven afectados en la misma

medida, la carne cruda, sobre todo, es un sustrato muy apetecido por microorganismos patógenos. Al cocinar los alimentos eliminamos esos microorganismos, de manera que reducimos mucho el riesgo de intoxicación. Es cierto que los seres humanos tenemos un pH estomacal muy bajo, propio de carnívoros y, sin embargo esa acidez tan alta en el estómago no nos protege del todo: lo hace en mucha mayor medida la cocción. Sin fuego para cocinar los alimentos, solo serían seguros el encéfalo y el tuétano de los huesos, dos componentes muy valiosos, por razones energéticas y nutricionales, de la dieta. Por otro lado, sin comida cocinada, no parece fácil que *Homo ergaster* pudiese suministrar a su organismo una cantidad de energía suficiente como para mantener un cuerpo de mayor tamaño que el de *Homo habilis* y, a la vez, también pudiese sostener un encéfalo de mayores dimensiones que el de este. Para poder suministrar esa cantidad de energía debería haber masticado la comida durante el mismo tiempo que los gorilas, 8 horas diarias como mínimo. Mucho tiempo, demasiado quizá para un homínido que dedicaba una parte importante de su vida a desplazarse.

Estos últimos también son buenos argumentos a favor de la hipótesis de la cocina, si bien más indirectos que los anteriores. Dicho lo cual, creo que no debe dejarse de lado una posible alternativa crudívora a la cocina que podría anular o, al menos, atenuar el valor de esos argumentos. El calor no es la única forma de ablandar los alimentos; hay otros procedimientos posibles. Dejemos a un lado el uso de salazones, o el secado de la carne, procedimientos que sirven para ablandar los tejidos animales pero que tal vez no estuviesen al alcance de los homínidos de hace casi 2 Ma. Quizá tampoco es realista pensar en la acidificación masiva de grandes piezas de caza o de grandes carcasas. Pero lo que sí es una posibilidad realista es el recurso a procesar de manera mecánica los alimentos, vegetales y animales, para ablandarlos y hacerlos más accesibles a la acción de las enzimas digestivas. Hoy día se utilizan martillos de madera con relieve para golpear piezas de carne, romper las fibras musculares y, de esa forma, ablandarlas. Aprendí de mi madre —y así lo hago cuando corresponde— a utilizar con ese propósito el mango o, incluso, la base del cuenco del almirez, sin necesidad de recurrir a instrumentos fabricados *ad hoc*. Por tanto, objetos de madera de ciertas dimensiones pudieron haberse utilizado con la suficiente eficacia. La práctica de golpear el pulpo (en este caso, antes de cocerlo) persigue el mismo efecto, o la congelación previa a su cocción. Y de la misma forma se puede proceder con vegetales; los tubérculos pierden casi la mitad de su dureza si son tratados mecánicamente. Estos métodos sirven, al menos, para ablandar y,

seguramente, aumentan la digestibilidad de la comida, aunque desconozco si el efecto final es lo suficientemente intenso como para aproximarse en una medida significativa a lo que consigue el fuego.

EN BUSCA DEL FUEGO

No tenemos certeza acerca del momento o periodo en que se empezó a utilizar fuego de forma controlada. Hay especialistas que sostienen que la capacidad para su uso intencional fue una adquisición de los seres humanos anatómica y cognitivamente modernos, y que los neandertales, por ejemplo, a lo más que llegaron fue a hacer uso controlado de los incendios forestales o sus rescoldos. Como veremos, parece que este escepticismo no se puede sostener en la actualidad.

El geólogo Andrew Scott propone que el fuego empezó a utilizarse de forma oportunista, haciendo uso de restos de incendios naturales, aunque sin llegar a ejercer sobre él un auténtico control. La transición desde el aprovechamiento de los incendios hasta un cierto uso por parte de los homínidos se habría producido de forma gradual hace un millón y medio de años, y en adelante, su utilización habría crecido de forma lenta y progresiva. Los primeros restos de lo que pudo haber sido un uso oportunista del fuego por parte de *Homo ergaster* son quizá los citados antes de tres posibles lugares de Koobi Fora, de hace 1,5 Ma, donde se han hallado restos de tierra que había sido expuesta a la acción del fuego en asociación con herramientas olduvayenses. Pero no es posible determinar si se trata de los restos de un fuego de campamento o un fuego natural de combustión lenta. En la cueva surafricana de Swartkrans han sido hallados numerosos fragmentos de huesos quemados de antílopes, cebras, facóqueros, babuinos y *Paranthropus robustus*, que han sido datados con una antigüedad de 1 Ma aproximadamente. Hallazgos de huesos quemados con la misma antigüedad también se han hecho en otros dos lugares de Suráfrica. Uno de esos otros dos yacimientos es el de Wonderwerk, en el que hay evidencias de control de fuego en sedimentos datados hace 1 Ma. En yacimientos más antiguos hay restos de fuego, pero no se sabe si controlado o no. Los cambios en la microestructura de los huesos de Swartkrans producidos por efecto del fuego sugieren que fueron quemados a temperaturas muy altas, características de los fuegos prolongados creados y mantenidos por seres humanos. Pero como no se han hallado otros restos similares con esa misma antigüedad, no parece que el uso del fuego fuese una práctica habitual, sino que probablemente se trató

de un uso esporádico, vinculado, seguramente, a un incendio producido en la zona y su aprovechamiento por los homínidos que se encontraban allí. Quienes usaron ese fuego quizá no fueran capaces de crearlo y mantenerlo por su cuenta. Un estudio reciente ha revelado la existencia de pruebas de fuego con una antigüedad de entre 800 ka y 1 Ma en la cantera de Evron, Israel, muy lejos de allí, en un yacimiento en el que no se habían observado antes signos de pirotecnología, pero en el que hay evidencias que vinculan el fuego con artefactos producidos por homínidos. Aparte de los datos adicionales que este estudio pueda aportar al debate, es importante porque pone de relieve la existencia de fuego en el pasado que no había sido detectado a simple vista.

Lo cierto es que es muy difícil obtener pruebas definitivas del uso del fuego en el pasado. La evidencia más clara sería la existencia de restos de fuego que no hubiera podido ser producido por causas naturales y en un lugar en el que se hubiesen hallado pruebas de la existencia de seres humanos. Las cuevas habitadas por nuestros ancestros son los enclaves ideales. Y en ese contexto, es importante hallar huesos quemados o herramientas que no hubiesen podido ser arrastradas por el agua hasta allí. También, que puedan identificarse hogares bien demarcados, con pruebas de haber sido sometidos a temperaturas altas. En cualquier caso, resulta problemático atribuir intencionalidad a un fuego, y diferenciar entre su uso, control y producción.

En el yacimiento de Gesher Benot Ya'aqov, Israel, datado en 790 ka, se encuentran las pruebas sólidas más antiguas de uso continuado y controlado del fuego; la distribución de pequeños fragmentos de sílex sugiere que fueron quemados en puntos específicos, lo que podría reflejar la existencia de hogares. En ese mismo yacimiento se han hallado abundantes restos de peces de agua dulce (Pleistoceno Medio, 780 ka). El análisis de los restos óseos de los peces sugiere que estos fueron cocinados antes de ser consumidos por los homínidos. También se ha propuesto su uso en Zhoukoudian, China, por parte de *Homo erectus* hace unos 400 o 500 ka. A partir de esas fechas Scott propone que se habría desarrollado la capacidad para conservar el fuego y un uso limitado del mismo. En Europa, las evidencias de uso son de hace 400 ka. Y en la península ibérica, no antes de 250 ka, en la cueva de Bolomor, Valencia; no obstante, en Cueva Negra del Estrecho (Murcia) se han hallado restos de fuego de hace 800 ka. En Suráfrica también se han hallado restos de rizomas cocinados de 170 ka de antigüedad, y hogares, supuestamente domésticos, de hasta 120 ka de antigüedad, con restos de almidón cocinado

procedente de órganos subterráneos de almacenamiento de plantas, junto con conchas de moluscos y huesos.

No obstante todos estos indicios y pruebas circunstanciales, hay quien sostiene que la producción de fuego quizá no llegase hasta el final del Pleistoceno, hace unos 40 ka. Podría ser, ¿por qué no? Pero esa pretensión se me antoja inverosímil, y la considero muestra, una vez más, de la dificultad para aceptar que seres humanos muy alejados en el tiempo del presente fuesen capaces de hacer cosas para las que pensamos que se requieren destrezas y una capacidad cognitiva que solo estarían a nuestro alcance.

El fuego interior

Un hombre del pueblo de Neguá, en la costa de Colombia, pudo subir al alto cielo.

A la vuelta, contó. Dijo que había contemplado, desde allá arriba, la vida humana. Y dijo que somos un mar de fueguitos.

—El mundo es eso —reveló—. Un montón de gente, un mar de fueguitos^[44].

EDUARDO GALEANO,
El libro de los abrazos

Me he interesado hasta aquí por el modo de subsistencia de los seres humanos y la trayectoria seguida desde la separación de nuestro linaje del de los otros homínidos; chimpancés y bonobos, principalmente. De una u otra forma, la comida —su naturaleza, la forma de conseguirla, de procesarla y de digerirla— ha sido el aspecto de nuestra biología al que más atención he dedicado. La comida, obviamente, es muy importante. El alimento que asimila el organismo aporta los materiales biológicos con los que construir nuevos materiales, nuevas células y nuevos tejidos, de manera que sin él no sería posible crecer, ni tampoco reproducirse. No podrían repararse las averías, ni renovarse las estructuras corporales, ni defenderse de los parásitos; tampoco podrían almacenarse reservas de energía. Además, la comida asimilada aporta la energía necesaria para hacer el trabajo que debe hacerse en cada momento. En todo ello participa el metabolismo, que es el conjunto de reacciones químicas que sustentan la vida.

El metabolismo es como Jano, el dios de las dos caras. Una es la que nos muestra las actividades a las que contribuye, los procesos que sostiene, las funciones que le son propias, actividades, procesos y funciones que detallaré más adelante. La otra cara es la que da cuenta del gasto de energía que conlleva todo ello. En los seres humanos, como en la gran mayoría de los

animales, la energía que se utiliza para sostener las actividades proviene de la oxidación de moléculas orgánicas —su estructura se basa en cadenas de carbono— que reaccionan con O₂. Los sustratos oxidados son, principalmente, lípidos, carbohidratos y, ocasionalmente, proteínas. Y los productos de esa oxidación son CO₂ y H₂O. Cuando los sustratos catabolizados son aminoácidos, se produce, además de los anteriores, el ion amonio —NH₄⁺—, que es la forma soluble del amoníaco (NH₃). La oxidación de los sustratos es una especie de combustión que se realiza en condiciones controladas y se regula para que curse a la velocidad adecuada para satisfacer las necesidades del organismo. Además, no toda la energía contenida en las moléculas orgánicas oxidadas se convierte en calor de forma inmediata, como ocurre cuando se quema combustible fósil, por ejemplo. Una parte importante se transfiere al trifosfato de adenosina (ATP), una molécula con un contenido energético muy alto y que sirve de moneda energética universal dentro del organismo.

Para simplificar, podemos asignar el gasto energético a uno de los siguientes tres capítulos o grandes categorías de tareas. Están, por un lado, los costes de mantenimiento del organismo, que son los derivados de las actividades de renovación y reparación de estructuras, las de defensa frente a parásitos patógenos, las de regulación de las variables físico-químicas críticas para la vida, las del funcionamiento básico del sistema nervioso y los movimientos internos. Por otro lado, están los costes del crecimiento y la reproducción, que son los asociados a la producción de nuevas células y tejidos con esos fines específicos. Y, por último, están los costes de la actividad, que son los ligados al desarrollo de actividades hacia el exterior. Al gasto de energía correspondiente a la primera de esas tres categorías lo denominamos gasto metabólico basal o, dependiendo de las circunstancias precisas en que se mida experimentalmente, gasto metabólico en reposo. La suma de esos tres capítulos es el gasto metabólico total.

Un aspecto importante es que, si bien una parte de la energía utilizada en las actividades metabólicas se convierte en trabajo útil, otra se pierde inexorablemente en forma de calor. Eso es debido a que los procesos a que he hecho referencia no cursan con una eficiencia del 100 %. En los mamíferos, la pérdida representa del orden de un 75 %, y es energía que se acaba disipando^[45].

METABOLISMO PRIMATE

El metabolismo de los primates es, comparado con el resto de los mamíferos (placentarios), muy bajo, del orden de la mitad para un mismo tamaño corporal. Hay una única excepción, en la que el gasto de un primate es algo superior al de otros mamíferos de similar tamaño: se trata del lémur ratón, *Microcebus murinus*, pero se da la circunstancia de que este es el único que entra en letargo metabólico de forma regular; y si se computase el metabolismo durante el letargo, el valor promedio para la tasa metabólica sería también inferior a la de los placentarios de similar masa. Dentro de los primates, los orangutanes son particularmente ahorradores; gastan la tercera parte de la energía de un mamífero placentario de tamaño equivalente. El 99 % de las especies de mamíferos placentarios tienen un gasto energético mayor. Solo los osos panda y los perezosos —los dos placentarios con mínimo gasto metabólico, aunque casualmente no sean primates— gastan menos energía que ellos para vivir. En el universo primate, son los campeones de la medida. Ese rasgo se atribuye a que la vida de los orangutanes se encuentra sometida a condiciones muy impredecibles, en las que la escasez severa de alimento es un riesgo permanente; aunque limite el nivel de actividad que pueden desarrollar, un gasto tan bajo supone un seguro de vida para cuando las cosas se ponen difíciles de verdad.

Si los seres humanos venimos a gastar alrededor de 2.500 kcal^[46] diarias, un mamífero típico quema más de 5.000 kcal en un día, lo que equivale a la energía que gastan los atletas olímpicos cuando se encuentran en su máximo nivel de entrenamiento. Curiosamente, esos otros mamíferos no son extraordinariamente activos; no suelen desplazarse más de 3 km diarios y dedican gran parte de su tiempo a comer y descansar. Es simplemente que sus organismos gastan energía más rápidamente. Si los primates tuviésemos un gasto total equivalente al de cualquier otro mamífero placentario, tendría que elevarse nuestra actividad hasta niveles difíciles de imaginar. No, no se trata de que los demás mamíferos sean animales muy activos y los primates seamos perezosos por naturaleza (aunque, para qué negarlo, un servidor y algunos otros primates de su misma especie, efectivamente, podamos serlo).

Más que una diferencia en el nivel de actividad, lo que hay es una diferencia metabólica esencial, una reducción en el metabolismo celular global de los primates por comparación con el resto de los mamíferos placentarios. La diferencia metabólica es, seguramente, general, y parece afectar a todos los tejidos. Esto puede resultar chocante, ya que, como he dicho antes, el metabolismo basal es muy similar en unos y en otros, pero eso tal vez obedezca al elevado coste de mantenimiento de los encéfalos en los

miembros del orden Primate: como vimos en el capítulo 1, nuestros encéfalos son de mayor tamaño, y eso hace que tengamos que gastar más en su mantenimiento. En definitiva, resulta que los primates tenemos un gasto menor que el resto de los placentarios, aunque el metabolismo basal sea muy similar. Por lo tanto, dado que ni el metabolismo basal ni la actividad física están en la base de las diferencias en el gasto total, dichas diferencias han de deberse a una menor actividad metabólica relacionada con los procesos de biosíntesis, de producción de nuevas estructuras.

LO QUE CUESTA ESTAR VIVOS

En promedio, un ser humano en reposo gasta del orden de 870 cal por kg y hora (lo que equivale a $1 \text{ J kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$ o, lo que es lo mismo, 1 W kg^{-1}). Pero no todos los kilogramos de tejido gastan lo mismo. El corazón y los riñones, por ejemplo, tienen un metabolismo veinte veces más intenso que el general. Aunque la masa de cada uno representa el 0,4% de la del organismo, dan cuenta del 8% (corazón) y 8,5% (riñones), del gasto total. Del corazón sabemos que, en reposo, late entre 60 y 80 veces por minuto sin parar, noche y día, un día tras otro, y en cada latido se vienen a gastar 2 cal; parece poco, pero es muchísimo. No imaginábamos, sin embargo, que los riñones se esforzasen tanto, pero lo hacen. Filtran (limpian) 2 ml de sangre por segundo; también parece poco, pero son 180 litros diarios. No tenemos tanta sangre, por supuesto. Tenemos del orden de 5 l, por lo que esa cifra nos indica que los riñones filtran treinta y seis veces toda la sangre cada día. Trásiegan sin descanso agua y otras sustancias llevándolas de aquí para allá, y gracias a toda esa labor fabrican una orina llena de productos de deshecho a la que le han quitado las sustancias que necesita el organismo, para que no se pierdan.

Sin llegar al nivel de los anteriores, el hígado y el encéfalo son también verdaderos campeones metabólicos. La masa de cada uno de ellos no supera el 2% de la de todo el organismo, pero la actividad metabólica del hígado y del encéfalo es responsable de una producción de calor que representa, respectivamente, el 17 y el 20% de la producción total del organismo. Tampoco está mal. El tubo digestivo es un órgano muy activo; solo por existir, gasta una cantidad de energía equivalente a la del hígado, pero en digerir y absorber el alimento puede utilizar una cantidad semejante a la que le cuesta existir; un dineral. Mucho menos activa es la musculatura (recordemos que el organismo del que hablamos está en reposo), que representa el 36% de la masa total pero solo gasta el 21% de la energía. Y

muy parecido es el nivel metabólico del resto de los órganos (excluido el tejido graso), que suponen el 19 % de la masa y el 34 % del gasto energético. Finalmente nos queda el tejido graso; aunque representa una cuarta parte de la masa corporal, solo gasta el 5,5 %. Eso quiere decir que, cuando el organismo acumula grasa, no solo engorda, sino que, además, produce un tejido que prácticamente no gasta energía, una verdadera rémora para quienes tenemos a nuestra disposición abundantes alimentos y disfrutamos de lo lindo dando buena cuenta de ellos. Una fracción significativa del gasto metabólico basal corresponde a la renovación permanente de los tejidos y, más en concreto, de las proteínas, enzimas y fibras musculares, pero también de los componentes del sistema inmunitario. La renovación o reciclaje de las proteínas representa en torno al 20 % del metabolismo basal.

Aunque lo hacen en diferente grado, todos los órganos contribuyen al gasto energético total del organismo en reposo, que ronda las 60 kcal por hora (70 W), promediado para hombres (77 kg) y mujeres (59 kg). Esa cifra representa aproximadamente el 70 % del gasto diario total de individuos poco activos o el 50 % de individuos con un nivel alto de actividad física. Aunque a veces percibimos el latido del corazón, por regla general no somos conscientes de lo que ocurre en nuestro interior. No percibimos, por ejemplo, el trajín de las neuronas, ni el trasiego de sales y agua en los riñones, o las idas y venidas de las grasas y el glucógeno en el hígado. La física y química subyacentes a esos procesos son las que conforman el metabolismo basal, las que nos mantienen con vida. La energía que gastamos en ellas es el precio que, en todo momento, pagamos por estar vivos.

LO QUE CUESTA DIGERIR Y ABSORBER LA COMIDA

El primer concepto por el que hay que pagar es el mismísimo hecho de digerir y absorber el alimento; es condición, incluso, para la supervivencia, aunque no lo solemos considerar desde ese punto de vista. A este componente del gasto se le han dado diferentes nombres, como «acción dinámica específica» o «efecto térmico» del alimento, porque se manifiesta en una mayor disipación de calor un rato después de haber comido. De ese efecto «termogénico» deriva una expresión a medio camino entre lo científico y lo castizo, «calor posprandial». Lo cierto es que ese calor no es una minucia: quienes se acuestan después de una cena opípara pueden acabar sudando entre las sábanas. En promedio, viene a representar alrededor de un 10 % del metabolismo en reposo, aunque depende, lógicamente, de la magnitud de la

tarea. De hecho, esos costes se estiman típicamente en el 10 % o, según la fuente, algo menos (7-9 %) del valor calórico de la comida consumida. La mayoría de ese efecto térmico refleja el trabajo realizado en la digestión y transporte de nutrientes, y aproximadamente el 20 % deriva de la activación de la división parasimpática del sistema nervioso autónomo, que es el encargado de regular esas actividades.

LO QUE CUESTA CRECER Y REPRODUCIRNOS

Tras la digestión y absorción de lo que se ha ingerido, viene la asimilación y deposición en forma de biomasa. Producir biomasa cuesta energía. Cada gramo de tejido sintetizado cuesta, en promedio, 1,35 kcal^[47]. Cuando hablamos de costes de biosíntesis o de producción de biomasa nos referimos a procesos que pueden ser muy diferentes. Lo primero que nos viene a la cabeza, lógicamente, es el crecimiento en órganos y estructuras, el crecimiento somático. Este es especialmente intenso en la niñez. Se ha estimado que, durante los tres primeros meses de vida, entre el 30 y el 40 % de los requerimientos diarios de energía del bebé corresponden al crecimiento somático. Con un año de edad, ese porcentaje se reduce al 4-5 % y al 2 %, o menos, con dos años de edad. Estoy consignando costes estrictamente metabólicos que no incluyen la energía invertida en el tejido nuevo que se produce, aunque esta sería una fracción pequeña.

Parte de la biomasa que producen los adultos tiene como objeto la generación de estructuras reproductivas. El primer concepto de gasto en nuestra especie sería la energía que destinamos a producir óvulos y espermatozoides. No obstante, la energía destinada a esas células empalidece al lado de la que dedica una madre, primero gestante y luego lactante, a criar a sus retoños. Aunque me ocuparé de este asunto con más detalle en los capítulos 12 y 13, no está de más adelantar aquí algunos datos. La reproducción es increíblemente costosa para las mujeres, con un gasto de energía total estimada del embarazo de unas 77.000 kcal. De ese gasto, 6.600 kcal es la energía que contiene un bebé y 4.400 kcal es el coste metabólico de sintetizar sus tejidos, de manera que producir el bebé cuesta 11.000 kcal en total. Pero a esa cantidad hay que añadir el metabolismo del bebé —su propio gasto metabólico— y los costes añadidos en que incurre la mujer gestante —de absorción y asimilación adicional del alimento, de trabajo renal añadido, de transporte de una masa creciente, y otras—. Sumándolo todo, un embarazo

sale por 77.000 kcal, de las que 66.000 kcal son costes metabólicos, aparte de las 4.400 kcal metabólicas que cuesta la síntesis de los tejidos del bebé.

Tras el nacimiento, los costes máximos de lactancia pueden llegar a 626 kcal por día, aunque esos costes están «subsidiados» por reservas de grasa almacenadas previamente que son movilizadas para producir la leche, de modo que los requerimientos diarios de energía durante la lactancia alcanzan un máximo de aproximadamente 400 kcal diarias; un coste energético similar al del embarazo durante el tercer trimestre. Este gasto tan alto lleva a las madres humanas al límite de un metabolismo total insostenible. El gasto metabólico durante los últimos meses del embarazo más que duplica el gasto en reposo de una mujer en condiciones fisiológicas normales —lo multiplica por 2,1—, un nivel de gasto que a duras penas puede mantenerse de manera prolongada. Hay autores que sostienen que la duración de la gestación en mujeres está limitada por la capacidad de producción de energía de la madre, y que el nacimiento ocurre justo cuando el feto amenaza el techo metabólico de la madre. De este tema también me ocuparé con más detalle en el capítulo 12.

LO QUE CUESTA COMBATIR INFECCIONES

La temperatura corporal de los norteamericanos se ha reducido de forma sensible en el último siglo y medio: hoy es 0,59 °C más baja, porque ha descendido a razón de 0,03 °C por década. Este sorprendente resultado se ha obtenido tras analizar casi setecientas mil medidas efectuadas durante 157 años. Aunque siempre se ha tomado 37 °C como la temperatura corporal normal, en la actualidad la población norteamericana tiene una temperatura algo inferior a 36 °C. Los autores de la investigación atribuyen ese descenso a la cada vez menor incidencia de enfermedades infecciosas, como consecuencia de la mejora de las condiciones sanitarias. El desarrollo económico, las mejores condiciones de vida y saneamiento, menos infecciones crónicas por heridas de guerra, una mejor higiene dental, la práctica desaparición de la tuberculosis y la malaria, y el efecto de los antibióticos sobre la incidencia de enfermedades bacterianas han mejorado la salud de la población y propiciado un descenso en la temperatura corporal media de la gente. Un organismo más caliente es un organismo que gasta más energía, porque el calor corporal tiene origen endógeno, proviene de nuestro propio metabolismo.

La idea de que el descenso de la temperatura corporal de los norteamericanos podía ser consecuencia de la mejora de las condiciones de vida y de salud de la población tuvo un cierto respaldo cuando se estudió la relación entre metabolismo y grado de afectación por enfermedades infecciosas en los tsimane, un grupo humano de la Amazonía boliviana. Los tsimane son horticultores y también, aunque en menor medida, practican la recolección y la caza. La suya es una economía de subsistencia. Están expuestos de forma permanente al contagio por múltiples patógenos y, de hecho, la incidencia de enfermedades respiratorias, gastrointestinales y de la piel es muy elevada entre su población. Los indicadores de la actividad del sistema inmunitario también arrojan valores altos. Casi la mitad de los fallecimientos en las comunidades tsimane se producen a causa de infecciones respiratorias. Cuando se midió el metabolismo en reposo de los tsimane los investigadores observaron que era en torno a un 35 % —en mujeres— y un 31 % —en hombres— más intenso que el de las personas de los países industrializados. El metabolismo total también era superior. Encontraron, además, que el metabolismo en reposo era más alto en los individuos con mayor concentración de leucocitos y mayor contagio por parásitos intestinales.

Hay poca información sobre el coste energético del funcionamiento del sistema inmunitario, pero se puede estimar que las infecciones elevan en un mínimo de un 9 % el gasto metabólico en reposo en personas sin fiebre, pero pueden conllevar subidas de hasta un 50 % dependiendo de las condiciones. Un gasto metabólico basal un 50 % más alto, más que un hándicap, supone un serio obstáculo al crecimiento, por lo que los niños y niñas que se encuentran expuestos a malas condiciones de salud de forma crónica crecen menos que quienes gozan de buena salud. Este factor, de hecho, se ha considerado responsable de la baja estatura de los miembros de grupos de cazadores-recolectores tropicales que practican economías de subsistencia y que se ven expuestos a fuertes cargas parasitarias.

LO QUE CUESTA MANTENERSE CALIENTE

Como acabamos de ver, tenemos una temperatura corporal relativamente alta —de ahí lo de considerarnos animales de «sangre caliente»— y bastante constante. No es absolutamente constante porque varía a lo largo del día. Ni tampoco se encuentra todo el cuerpo a la misma temperatura en cada momento. Cuando se nos quedan frías las manos, los pies o las orejas, no es

una ilusión térmica, están más frías. Pero si nos comparamos con los vertebrados de otros grupos —reptiles, anfibios o peces—, podemos considerarnos legítimamente homeotermos y de sangre caliente.

Tenemos la sangre caliente gracias al metabolismo. Lo que marca la diferencia con esos otros vertebrados y todos los invertebrados en lo relativo a la temperatura corporal es algo tan sencillo como que los mamíferos —y también las aves— tenemos un metabolismo muy alto. Solo así se puede mantener constante la temperatura del cuerpo. Dado que el entorno se encuentra prácticamente en todos los casos a una temperatura más baja que la corporal y, por lo tanto, casi siempre se va a producir una pérdida de calor al ambiente, la manera de mantenerla constante es que sea el propio organismo, su metabolismo, la fuente principal de calor. De eso se trata con carácter casi general. Digo «casi general» porque los seres humanos tenemos un estatus térmico un tanto especial, sobre todo si nos fijamos en los que viven en las zonas más cálidas del planeta. Como vimos en el capítulo 6, nuestra condición desnuda tiene su explicación más plausible en las necesidades de refrigeración bajo condiciones en las que no podemos disipar todo el calor que produce nuestro organismo mediante transferencia directa a objetos o fluidos más fríos o por radiación infrarroja, también a objetos más fríos.

Los seres humanos mantenemos constante la temperatura corporal entre 24 y 34 °C de temperatura ambiental sin necesidad de ajustar la actividad metabólica. Dentro de ese intervalo, al que llamamos zona termoneutra, nos valemos de cambios en el grado de aislamiento y de la tasa de sudoración para elevar la pérdida de calor cuando sube la temperatura y reducirla cuando baja. Cuando vestimos la ropa habitual que nos proporciona un cierto abrigo, esa zona puede estar desplazada hacia temperaturas más bajas. Y también en las personas con sobrepeso, que pueden tener una zona termoneutra dos grados Celsius inferior.

Las cosas se ponen más interesantes cuando la temperatura baja de 22 o 24 °C, porque cuando los mecanismos de aislamiento orgánicos no permiten guardar el calor necesario para mantener la temperatura constante, quedan dos soluciones. Una es aumentar el aislamiento con la vestimenta, y la otra consiste en elevar el metabolismo. Una forma de conseguir esto último es tiritando: el mecanismo consiste en contracciones musculares intensas e involuntarias cuyo único fin es precisamente producir calor. Lo más probable es que haya experimentado usted esta condición en más de una ocasión, por lo que supongo que sabe perfectamente a qué me refiero. Es desagradable, pero muy efectivo: puede llegar a multiplicar por tres el metabolismo basal. Pero

uno no puede estar tiritando todo el rato cuando hace frío. Ese es un recurso de emergencia que entra en juego cuando, transitoriamente, nos vemos expuestos a condiciones de frío intenso. Si la necesidad de contrarrestar el frío con una mayor producción de calor se prolonga en el tiempo, lo que se eleva es el metabolismo basal. Un buen ejemplo de esto lo encontramos en los ribereños del Ártico o habitantes de la estepa siberiana, que tienen un metabolismo basal más alto que el de los habitantes de latitudes más bajas o zonas templadas. En concreto, los nativos de zonas circumpolares tienen un metabolismo basal un 17 % (mujeres) y un 19 % (hombres) más elevado. Es una diferencia muy notable. Curiosamente, quienes viven en esas zonas pero proceden de latitudes (térmicamente) más amables también tienen un metabolismo basal elevado, pero no tanto: un 5 % (mujeres) y un 14 % (hombres), lo que sugiere la existencia de un componente genético en la adaptación al frío en las poblaciones nativas. En consonancia con los datos anteriores, sabemos desde hace décadas que soldados acantonados en diferentes latitudes ingieren, de manera voluntaria, cantidades diferentes de comida. Los acantonados en los trópicos ingieren cada día 3.400 kcal; los de climas templados, alrededor de 3.800 kcal; y los que se encuentran en destacamentos árticos o subárticos, 4.500 kcal. El metabolismo basal se puede elevar en respuesta a un descenso prolongado de la temperatura ambiental mediante la acción de las hormonas tiroideas. La producción, liberación y concentración en la sangre de estas hormonas está sometida al control nervioso a cargo del hipotálamo, dado que es esta estructura encefálica la que recibe la información relevante directamente de los termorreceptores.

Uno de los recursos más efectivos de los animales para elevar el gasto metabólico en respuesta al frío consiste en metabolizar los lípidos contenidos en un tejido especial conocido como «grasa parda». Mientras que la grasa blanca, la más abundante, es un almacén de energía, la parda es una especie de estufita. Su función se limita a producir calor; cuando se activa su metabolismo, los lípidos de sus células se metabolizan y de esa actividad lo único que resulta es calor, agua y CO₂. No hacen ningún trabajo, solo producen calor. Durante mucho tiempo se pensó que en nuestra especie esta grasa únicamente se encontraba en los bebés de muy corta edad. A ellos les viene muy bien, porque al ser pequeños pierden calor con facilidad a través de la piel y les resulta muy difícil mantener estable su temperatura. Al crecer, ese tejido va desapareciendo, aunque no en todos los adultos humanos desaparece. Algunos la conservan o, al menos, conservan una parte, y también se puede inducir la conversión de grasa blanca en grasa parda mediante la

exposición prolongada a condiciones de frío. Suelen ser personas adultas delgadas las que tienen mayor proporción de este tejido. En efecto, resulta que quienes tienen esa «estufita» interna pasan menos frío en invierno y, por si eso fuese poco, no suelen tener problemas de sobrepeso. Dadas sus características, es muy probable que los homínidos que se vieran expuestos a condiciones muy frías dispusiesen de este mecanismo para compensar la pérdida de calor en esas condiciones. Y, en todo caso, también existen otros mecanismos, regulados mediante hormonas tiroideas, que permiten elevar el metabolismo y producir calor.

LO QUE CUESTA TRABAJAR

Desarrollar alguna actividad, cualquier actividad, cuesta energía metabólica. Para cuantificar la magnitud de ese gasto se suele recurrir al uso de indicadores relativos. Uno de ellos es el llamado «equivalente metabólico de la tarea», MET por sus siglas en inglés (*metabolic equivalent of task*). Es la relación que hay entre la tasa a la que una persona gasta energía mientras desarrolla alguna actividad y la que gasta en condiciones de reposo (mientras se encuentra tranquilamente tumbada en el sofá, por ejemplo). Por definición, 1 MET es la tasa metabólica en reposo, 1 kcal por kg y hora (70 W) y si el metabolismo se mide a partir del consumo de oxígeno, 219 ml O₂ por kg y hora, aunque estas cifras dependen de la masa de los sujetos, del sexo y de varias circunstancias. Para hacernos una idea de lo que estamos diciendo: si hacemos algo ligero, como andar lentamente, utilizamos 2 MET; esto es, gastamos el doble que si estamos tumbados. Si caminamos a 5 km/h utilizamos 3; la actividad sexual consume entre 5 y 6, dependiendo quizá del entusiasmo que ponen los contendientes; y correr a 10 km/h, 9 MET. Estas cifras pueden generar la impresión de que si salimos a pasear durante un buen rato —pongamos que un par de horas— gastaremos una fracción significativa de nuestro presupuesto energético diario. Su salud se lo agradecerá, sin duda, pero no olvide que dos horas son solo algo más del 8% del tiempo del día. Este hecho puede resultar descorazonador para quien deposita en la actividad física sus esperanzas de bajar de peso, pero de nada sirve engañarse.

El otro indicador relativo del metabolismo es el nivel de actividad física, o PAL, por sus siglas en inglés (*physical activity level*), que se define como el gasto energético total de una persona en 24 h, dividido por su tasa metabólica basal. Hay dos diferencias principales entre estos dos índices. Una es que las referencias son distintas; la del primero es el metabolismo en reposo, mientras

que la del segundo es el basal (algo inferior al de reposo). La otra diferencia es que el primero es un índice instantáneo, refleja lo que ocurre en un momento determinado, mientras que el segundo se refiere a un día completo. Aunque los dos índices se utilizan en contextos experimentales diferentes, ambos expresan una medida relativa de la actividad metabólica que se deriva del desempeño de alguna tarea física. De esa forma, se pueden comparar situaciones diferentes con facilidad.

Tradicionalmente se ha considerado que el gasto energético total de un individuo es la suma de todos sus componentes. Esto quiere decir que si, por ejemplo, una persona pasa de una vida sedentaria a otra activa, para conocer su nuevo nivel metabólico bastaría con sumar al gasto de energía en reposo el correspondiente a la actividad física que ha empezado a hacer. Esa lógica seguramente es válida cuando se producen cambios del nivel de actividad en plazos de tiempo relativamente cortos. Sin embargo, diversos estudios, y, en especial, los de Herman Pontzer y colaboradores, de la última década, sugieren que el organismo tiene una capacidad muy grande para ajustar sus niveles de gasto sin que quede reflejado, necesariamente o en su totalidad, el imputable a la actividad. Es lo que Pontzer denomina modelo de gasto energético restringido o constreñido, frente al modelo aditivo, el tradicional. El ajuste del metabolismo no se produce de manera inmediata tras el cambio de actividad para todos sus componentes, han de pasar días o semanas para que se vaya ajustando.

Al comparar individuos con diferentes niveles de actividad física en su vida cotidiana se ha observado que quienes desarrollan una actividad moderada gastan cada día del orden de 240 kcal más que quienes llevan una vida sedentaria, pero —siempre según el investigador antes citado— apenas hay diferencia entre los moderadamente activos y aquellos con los niveles más altos de actividad. No se sabe con certeza cómo se producen estos ajustes, pero se barajan varias hipótesis. Una es que se supriman actividades musculares no medibles con procedimientos habituales (acelerómetros), como son algunos esfuerzos posturales, movimientos motivados por estados de inquietud y otros similares, pero lo cierto es que la supresión de esas actividades musculares contribuiría en una medida insuficiente para explicar la compensación que se observa. Es más probable que sean actividades no musculares las responsables principales del ajuste, incluidas la reproductiva, el mantenimiento somático o ciertas actividades del sistema inmunitario.

No obstante lo anterior, este es un asunto controvertido y creo que exige una definición precisa de las categorías «moderadamente activos» y «muy

activos», ya que los datos relativos al gasto energético de deportistas de resistencia o de personas que hacen un trabajo de gran esfuerzo físico no avalan la conclusión de que apenas haya diferencia entre esas categorías. Quienes pertenecen a esos grupos habitualmente gastan y comen más que cualesquiera otros. Cada vez que un ciclista profesional, por ejemplo, cuenta lo que debe desayunar cuando se halla compitiendo en una gran vuelta resulta patente la elevación del gasto metabólico que experimenta en esas condiciones.

Lo que en definitiva nos indica todo esto es que el metabolismo humano —quizá también el de otros animales— es seguramente muy flexible, lo que le permite mantener bajo cierto control el gasto de energía y, de esa forma, evitar incurrir en unas pérdidas que, a la larga, podrían revelarse innecesarias o incluso fatales. Dentro de los mecanismos adaptativos que permiten a los individuos de nuestra especie mantener un balance energético positivo o evitar balances negativos durante tiempo prolongado, este sería uno de los más eficaces. De hecho, resulta muy significativo que los mecanismos de compensación operen de forma más laxa cuando los individuos tienen altos niveles de reservas de grasa y de forma más estricta en caso contrario. El nivel de reservas informa de las condiciones nutricionales crónicas de las personas y, también, de su capacidad para hacer frente a sus requerimientos metabólicos en caso de necesidad. Esto, que es una bendición para quienes sufren condiciones de vida muy exigentes, es una maldición para quienes, como un servidor, viven en una sociedad opulenta, tienen una tendencia marcada al sobrepeso y una gran afición por las artes culinarias y sus productos. En otras palabras, querido lector, querida lectora, si se propone adelgazar, hágase a la idea de comer menos. No le bastará con correr por las calles o pedalear desafortunadamente encima de una bicicleta, móvil o estática; deberá, ante todo, limitar su consumo de alimento. Correr o cualquier otra actividad física que desarrolle con cierta intensidad le prestará un servicio impagable —literalmente impagable— a su salud, pero si quiere controlar su peso, deberá ejercer también un cierto control sobre lo que ingresa. El metabolismo es un hábil prestidigitador, lo que le quita por un lado se lo puede dar por el otro sin que usted apenas se dé cuenta.

Llegados a este punto, nos podemos hacer la siguiente pregunta: ¿Hasta dónde puede esforzarse un organismo humano? ¿Cuáles son sus límites? La respuesta a esta cuestión es que la intensidad con que se desempeña una actividad depende de la duración del esfuerzo o, también, que la duración, el tiempo durante el cual puede prolongarse una actividad, depende de su

intensidad. Son las dos caras de la misma moneda. Lógicamente, cuanto más se prolongue, menor será su intensidad. Una forma útil de expresar el esfuerzo que se puede desarrollar haciendo algo es mediante los niveles de actividad física (PAL).

El nivel de actividad física que corresponde a una ultramaratón de 25 h es 9; es decir, en una de esas carreras se gasta una cantidad de energía que es nueve veces la que gastaría un corredor que estuviera tumbado en la cama sin hacer nada ni haber comido desde unas horas antes. En una carrera de diez días de duración, es 6 o 7. En el tour de Francia o cualquier otra vuelta ciclista de tres semanas se gasta 5 veces o algo menos el equivalente al gasto en reposo. En una travesía antártica de tres meses se gasta, aproximadamente, 3,5 veces la energía que se utiliza en reposo. Y en una carrera de 140 días de duración (Race Across USA) que se celebra en Estados Unidos, ese valor se reduce a casi 3. Bajo condiciones de actividad normal (de acuerdo con estándares occidentales actuales), nos movemos en unos niveles de gasto que se encuentran entre el mínimo, que corresponde al estado de reposo, y el doble del mínimo o, si acaso, un poco más. En otras palabras, considerando el conjunto de actividades que desarrollamos en nuestra vida cotidiana, no gastamos más del doble de la energía que nuestro organismo utiliza para mantenerse con vida. Por otro lado, el «nivel de actividad física» que puede mantenerse durante tiempos indefinidamente largos es de 2,5, con independencia del tipo de actividad de que se trate.

Ese límite no depende del tipo de musculatura y tejidos implicados, ni de su capacidad para utilizar la energía. Tampoco depende de la temperatura, por lo que no parece estar condicionado por la capacidad para disipar el calor de origen metabólico. Al parecer, el límite lo impone la capacidad para ingerir, digerir y asimilar alimento; es decir, la razón por la que un organismo humano no puede sostener de manera indefinida un nivel de actividad que genere un gasto superior a 2,5 veces el de reposo es la incapacidad de nuestro sistema alimentario y digestivo para adquirir la energía que necesitaría para ello. El PAL propio de una ultramaratón de 25 h (9) solo puede mantenerse porque durante la carrera se utilizan recursos adquiridos con anterioridad, además de los que se ingieren durante su transcurso.

Como hemos visto, somos los primates mejor dotados anatómicamente y fisiológicamente para desarrollar una actividad intensa durante largos periodos de tiempo. En comparación con los demás homínidos, somos diligentes y trabajadores. Lo somos hasta tal punto que los límites a la actividad los impone el sistema de adquisición de energía con que contamos,

que no daría más de sí. Y esa limitación tiene una consecuencia quizá no tan inesperada (para las madres): desde el punto de vista energético, una mujer embarazada y el feto viven al límite de lo que el sistema digestivo es capaz de proporcionar. Eso es así porque el nivel de actividad física de una mujer embarazada es de aproximadamente 2, solo 0,5 inferior al máximo para actividades muy prolongadas en el tiempo. Pues bien, esa diferencia de 0,5 es la que permite que haya un excedente energético con el que nutrir al feto en desarrollo y, en su caso, hacer frente a contingencias ocasionales que puedan comprometer la viabilidad del embarazo. Nacimos en el límite y así vivimos, hasta el final de nuestros días.

LO QUE CUESTA APRENDER

Los requerimientos de energía del encéfalo humano en desarrollo alcanzan su punto máximo en la primera infancia, alrededor de los 3 o 4 años de edad. Metaboliza 157 g de glucosa cada día (promedio de chicos y chicas), que es casi el doble de lo que gasta su encéfalo, estimada lectora, estimado lector, mientras se da un paseo. De las estructuras que lo forman, el cerebro es el que toma una mayor cantidad de glucosa, y es menor la que se incorpora al cerebelo y al tronco encefálico. A esa edad no se ha completado el desarrollo del encéfalo, pero el grueso de la glucosa consumida se dedica a alimentar una sobreproducción de dendritas —prolongaciones ramificadas a través de las cuales una neurona recibe señales de otras— y conexiones sinápticas (procesos ambos relacionados con la plasticidad neuronal), antes de que comience la posterior poda sináptica mediada o condicionada por la experiencia (capítulo 12). La glucólisis, que es particularmente activa en esa etapa de desarrollo cerebral, tiene un papel fundamental en la proliferación y el crecimiento sináptico. Todo esto puede sonar un tanto abstruso, pero lo que quiere decir es, en realidad, muy sencillo. Ese periodo de la vida humana es la etapa de máxima intensidad en el aprendizaje y la glucosa que gasta el encéfalo, principalmente la corteza cerebral, la utiliza para alimentar ese aprendizaje. El gasto metabólico en que incurre representa la friolera de un 66 % (¡dos terceras partes!) del gasto metabólico en reposo del niño o la niña, y un 40 % (¡cerca de la mitad!) de su metabolismo total. El gasto energético es tan alto que, de hecho, compromete el crecimiento del cuerpo. Durante ese periodo se produce un descenso en la velocidad de crecimiento hasta casi cesar, lo que provoca la posterior prolongación de la niñez. El crecimiento

repunta más tarde, cuando se produce el estirón puberal (*growth spur*) que es el que proporciona, al finalizar la adolescencia, el tamaño corporal definitivo.

LOS DEPÓSITOS DE ENERGÍA

Todo ese trajín metabólico que estamos viendo necesita una fuente de energía que, en última instancia, proviene del alimento. Lógicamente, la mayor parte de esa energía no viene del alimento de forma directa, de ser así solo podríamos funcionar con normalidad una vez que se empieza a absorber lo que hemos comido y hasta que acaba esa absorción. Los tres grandes grupos de sustratos que se encuentran en la comida son los carbohidratos —azúcares y polisacáridos—, las grasas y las proteínas. Cada uno de ellos cumple una función diferente y eso explica que sean almacenados y usados también de forma diferente.

El glucógeno es un polisacárido similar al almidón que almacenan las plantas. Está formado por cadenas ramificadas de glucosa y forma suspensiones coloidales en las células en que se encuentra. Es la principal fuente de glucosa del organismo. Quizá tengamos del orden de 500 g de glucógeno en el cuerpo, de los que 100 g están en el hígado. La mayor parte de los otros 400 g está en los músculos. La diferencia entre uno y otro radica en que el del hígado proporciona glucosa a todos los demás órganos, mientras que el de los músculos es, en principio, para su propio uso. El encéfalo humano necesita entre 100 y 120 g de glucosa cada día y, seguramente, no es ninguna coincidencia que esa sea la cantidad almacenada en el hígado. Se puede considerar la reserva de 24 h, para garantizar que el encéfalo cuenta con un suministro adecuado. Utiliza 80 mg/min (de los aproximadamente 130 mg/min totales), y la diferencia, los otros 50 mg/min, los utilizan una variedad de tejidos, incluyendo músculos, riñones, células sanguíneas y células adiposas. Un gramo de glucosa rinde 4 kcal de energía en condiciones aeróbicas, de manera que los 100 g en el hígado representan alrededor de 400 kcal. Si añadimos la almacenada en el músculo, todo ello aporta unas 2.000 kcal. Un aspecto de suma importancia en relación con este componente es que el glucógeno, al contrario que los lípidos, necesita agua a su alrededor. De hecho, se almacena junto con una masa de agua que es 3 veces mayor. Esto quiere decir que, por cada 4 kcal almacenadas, la masa de la suspensión coloidal resultante es de 4 g. Por lo tanto, 100 g proporcionan alrededor de 100 kcal, aunque en proporción al volumen que ocupa, es un contenido energético muy bajo debido al agua que necesita.

Las reservas de grasa, sin embargo, tienen un potencial enorme. Porcentajes de grasa del 30 %, en mujeres, y 20 %, en hombres, hoy pueden considerarse normales, aunque varían muchísimo de unas personas a otras. Si tomamos como referencia pesos medios de 77 kg para los hombres y 59 kg, para las mujeres, un hombre medio tendría 15 kg de grasa, y una mujer, 18 kg. Al ser utilizados metabólicamente se liberan 8,8 kcal/g. Por tanto, de esas cantidades de tejido graso podrían obtenerse 130.000 y 160.000 kcal para hombres y mujeres, respectivamente. Y, por otro lado, el gasto metabólico en reposo de un hombre de las características antes mencionadas es de 1.670 kcal por día, y el de una mujer, de 1.200 kcal, aunque pueden bajar un 10 % en caso de ayuno. Aunque no todas las grasas son utilizables como reserva, la comparación del contenido energético con las tasas metabólicas en reposo de hombres y mujeres nos da una idea bastante precisa de su gran poder energético. Las grasas tienen la ventaja, además, de que se almacenan sin agua, en adipocitos, que son células especializadas en las que representan el 90 % de la masa celular. Dado que en todas las células hay algo de agua, si asumimos que en los adipocitos hay un 10 %, entonces 100 g de tejido adiposo almacenan unas 800 kcal, que es ocho veces más que lo que almacena el glucógeno hidratado. Y esto es muy importante, ya que podemos llevar encima las grasas sin que ocupen un volumen excesivo ni pesen demasiado. No debe extrañar, por ello, que sean nuestro principal depósito de combustible y también el de casi todos los animales.

Las proteínas, como es sabido, cumplen funciones diversas, principalmente como elementos contráctiles en los músculos y como enzimas en todas las células. Por eso no se suelen considerar como sustratos de reserva energética. No obstante, dado que se están renovando de manera continua, una parte de las proteínas se cataboliza (aunque posteriormente se repongan) y de ese catabolismo se obtiene energía. La oxidación de los aminoácidos (las moléculas de pequeño tamaño que forman las proteínas) rinde 4 kcal/g, igual que los carbohidratos. Un ser humano tiene entre 10 y 15 kg de proteínas, equivalente a unas 50.200 kcal, lo que puede satisfacer las necesidades de energía durante tres semanas. Pero, como es natural, el organismo se resiste a usar proteínas como fuente de energía; prefiere usar carbohidratos y grasas, por lo que, en la práctica, no debemos considerarlas desde ese ángulo. Ahora bien, durante el ayuno nocturno, en torno a un 10-15 % de la producción de energía se obtiene a partir de la oxidación de aminoácidos. Las proteínas de las que proceden esos aminoácidos son, sobre todo, las del músculo y también del hígado. Hay que tener en cuenta que, en promedio, cada día se renueva el

3 % de las proteínas corporales y que una parte de esa renovación corresponde a las que se han utilizado durante la noche en ayunas. Su reposición se produce tras las comidas, y su síntesis y deposición en los correspondientes órganos es en parte responsable del efecto termogénico del alimento. El ejercicio físico favorece la recuperación por los músculos de las proteínas metabolizadas durante el ayuno nocturno a partir de las que se han ingerido. En ausencia de ejercicio, esa recuperación no se produce, por lo que poco a poco puede perderse masa muscular. Después del ayuno nocturno, la glucosa proporciona un tercio de los requerimientos energéticos. El resto lo proporcionan, sobre todo, las grasas, con alguna contribución de los aminoácidos.

PRIMATES CAROS

Cuando se compara el gasto metabólico diario total de las diferentes especies de homínidos, se observa que la nuestra es la que, para un ejemplar de la misma masa (sustraída la grasa corporal), experimenta un mayor gasto de energía. La razón por la que se sustrae la grasa al hacer estas cuentas es que, como acabamos de ver, el tejido adiposo (grasa blanca) es muy poco activo metabólicamente. No hace ningún trabajo, se limita a ser un depósito de energía. Por ello, si se incluyesen los depósitos de grasa blanca dentro de la masa corporal a efectos metabólicos se ofrecería una imagen equivocada del nivel de actividad que desarrollan los tejidos normales, los que desempeñan alguna tarea biológica. Si al metabolismo basal añadimos el gasto extra que supone la actividad diaria, incluyendo el consumo medio por desplazamiento, crianza, etc., resulta que superamos en unas 400 kcal/d a los chimpancés y bonobos, en unas 635 kcal/d a los gorilas, y en unas 820 kcal/d a los orangutanes. Expresado en porcentajes, gastamos en total un 20 % más que los chimpancés, un 40 % más que los gorilas y un 60 % más que los orangutanes. El metabolismo basal también difiere en similares proporciones.

Los datos anteriores concuerdan con los obtenidos por el antropólogo Luis Ríos y colaboradores, que han utilizado el diámetro de la raíz aórtica (medido a la altura del seno aórtico) como indicador del volumen de impulsión, que es el volumen de sangre que impulsa el corazón en cada latido. De ese volumen depende el gasto cardiaco, que es como denominamos los fisiólogos al volumen de sangre que bombea el corazón por unidad de tiempo. De hecho, este parámetro, el gasto cardiaco (*cardiac output* en inglés) se puede calcular multiplicando el volumen de impulsión por la frecuencia cardiaca, que es el

número de veces que se contrae el corazón por unidad de tiempo —las «pulsaciones», como es popularmente conocida esa magnitud—. Estas relaciones tienen mucho interés, porque el metabolismo está directamente relacionado con el gasto cardíaco. Cuando este varía en respuesta a demandas metabólicas que cambian en plazos breves de tiempo, lo hace modificándose la frecuencia de latido; si hay que hacer un esfuerzo sostenido en el tiempo, por ejemplo, lo que más aumenta es la frecuencia a que late el corazón (las pulsaciones). El volumen de impulsión, sin embargo, es más estable. Por esa razón resulta muy útil medirlo o, si no es posible, estimarlo para comparar sus valores en diferentes especies, ya sean coetáneas o las que jalonan un linaje evolutivo. Ríos y colaboradores han comparado las dimensiones de la raíz aórtica de corazones humanos con las de gorilas y chimpancés, y han encontrado que tenemos una aorta de mayor calibre que la de los chimpancés y muy similar, aunque algo menor, a la de los gorilas. Pero dado que los gorilas son mucho más grandes que nosotros, al normalizar las dimensiones corrigiendo el efecto del tamaño corporal, nuestras aortas son también de mayor calibre relativo que las de aquellos. En síntesis, el volumen de impulsión de los corazones humanos y, por tanto, el gasto cardíaco es superior —en términos relativos— al de los gorilas y —en términos relativos y absolutos— al de los chimpancés.

Así pues, los individuos de nuestra especie gastamos más energía que nuestros parientes evolutivos más próximos para mantenernos con vida, crecer y reproducirnos. También somos más activos, en parte para conseguir la energía que necesitamos para afrontar ese mayor gasto. Y esto explica un dato poco conocido: los seres humanos almacenamos, especialmente las mujeres, mucha más grasa que los demás homínidos; el doble, aproximadamente. En la especie humana los porcentajes de tejido adiposo se mueven entre un 20 y un 40 %, y en los demás homínidos entre el 9 y el 23 %; los orangutanes son, después de los seres humanos, los que más reservas de grasa acumulan. Lo curioso es que las razones por las que se da esa coincidencia son muy diferentes. En el caso de los orangutanes, el alto nivel de reservas lipídicas se interpreta como un seguro de vida ante eventuales periodos de escasez extrema. De la razón por la que los seres humanos almacenamos mucha grasa me ocuparé inmediatamente.

LA REVOLUCIÓN METABÓLICA

El antropólogo Herman Pontzer ha propuesto que hace unos 2,5 Ma, en algún lugar de África oriental, se alineó la combinación correcta de condiciones, dieta y comportamiento que encendió la chispa para que se produjera lo que él denomina una «revolución metabólica». La consecuencia de esa revolución ha sido que tanto la tasa metabólica basal como el gasto energético diario total son mayores en los seres humanos que en el resto de los homínidos (una vez descontado el efecto de la grasa corporal). Se deduce, por tanto, que en nuestra especie hay órganos que consumen más energía por unidad de masa que en los demás homínidos. Parte de ese mayor consumo corresponde, seguramente, a las mujeres, por su mayor gasto reproductivo, unas 130 kcal/día en promedio; también experimentamos un mayor gasto encefálico, ya que este desarrolla, en general, una actividad más acusada; y es posible que el gasto somático global sea más elevado, también como consecuencia de una mayor actividad general.

El elemento que disparó la revolución metabólica, según Pontzer, fue la práctica de compartir la comida, una práctica que, en muy poco tiempo, se habría convertido en la norma. Al poner a disposición de los demás los alimentos obtenidos por cada individuo apto para cazar o recolectar, se generó una suerte de seguro energético o colchón que permitió que todos los miembros del grupo dispusiesen de la suficiente comida para elevar el metabolismo y, de esa forma, desplegar una mayor actividad que permitía, por un lado, obtener más alimento y, por el otro, aumentar la síntesis de nuevas estructuras, y así crecer más rápidamente y tener mayor descendencia.

El primer signo de aceleración metabólica que vemos en el registro fósil es el incremento en el tamaño encefálico. Hemos hablado ya en los capítulos anteriores de ese aumento, que se ha vinculado tanto al consumo de carne y diversificación progresiva de la dieta (capítulo 4) como a la introducción de la cocción de los alimentos (capítulo 7), aunque no debemos olvidar ni, mucho menos, infravalorar las serias reservas que subsisten con relación a la propuesta de Richard Wrangham de introducción temprana de la cocina. Hace 2 Ma surgieron homínidos con encéfalos cuyo tamaño era un 20 % mayor que los de sus predecesores; consumían, quizá, un 20 % más de energía que los australopitecos. El hecho de que esa energía extra se dedicase al encéfalo y no, directamente, a garantizar la supervivencia (al mantenimiento del propio organismo) o a la reproducción (energía convertida directamente en nuevos individuos), indica que esos encéfalos de mayor tamaño proporcionaban una sofisticación cognitiva que facilitaba las herramientas tecnológicas y las conductas que mejoraban la supervivencia y la reproducción. Por esa razón, la

selección natural habría favorecido las inversiones en potencial encefálico. Así, ese encéfalo de mayor tamaño y, presumiblemente, mayores capacidades, se convertiría en otro seguro de vida que añadir al comportamiento cooperativo consistente en compartir la comida y, muy probablemente, en otro tipo de actitudes o comportamientos también colaborativos (sobre esto, más en los capítulos 12 y 13). De la misma forma, los homínidos que buscaban tubérculos y otros órganos vegetales subterráneos y los que iban a cazar o a buscar carcasas hubieron de aumentar la distancia que recorrían cada día y eso supuso un mayor nivel de actividad física, que incluía largas caminatas y, también, correr largas distancias. En síntesis, aumentó el consumo de oxígeno máximo (el humano es, al menos, cuatro veces más alto que el de los chimpancés) y se desarrolló una mayor musculatura en las piernas, que se dotaron, a su vez, de una proporción de fibras no fatigables más alta. La sangre también adquirió más hemoglobina, que permitía llevar oxígeno al músculo en acción.

Asimismo, se desarrollaron otros rasgos que hacen de los seres humanos unos homínidos muy capaces de buscarse la vida recolectando y cazando, entre los que la capacidad para refrigerarse mediante el sudor no es, ni mucho menos, la de menor relevancia. Como consecuencia, en menos de 2 Ma el tamaño del encéfalo se triplicó en el género *Homo* y el tamaño corporal se duplicó. 700 ka atrás, el encéfalo seguía aumentando de tamaño de manera gradual en los homínidos del Pleistoceno Medio, tanto en África como en Eurasia. Sus grandes encéfalos y sofisticación tecnológica sugieren que ya antes de la aparición de nuestra propia especie obtenían alimento con un rendimiento muy alto. Del mismo modo, sus encéfalos caros —por grandes— y estilos de vida de cazadores-recolectores nos sugieren que muy probablemente ya mantenían niveles metabólicos bastante más altos que los de sus antecesores australopitecinos, y próximos a los de los seres humanos actuales. Hace al menos 400 ka tanto la tecnología como las técnicas de caza eran ya muy sofisticadas. Aparte de las herramientas de piedra, fabricaban lanzas bien balanceadas con puntas endurecidas al fuego; muy útiles para abatir, entre otras piezas, caballos y otra caza de gran porte.

Un metabolismo más elevado, así como su consecuencia directa, el mayor gasto energético diario a consecuencia de la «revolución metabólica», puso a nuestros ancestros en una situación de mayor riesgo de ayuno. Las mayores necesidades diarias tienen consecuencias más negativas cuando la comida escasea. La práctica de compartir mitiga el riesgo, pero hay muchas amenazas potenciales a nuestro suministro de alimento; desde enfermedades largas que

reducen el apetito hasta una meteorología impredecible que reduce la caza y la abundancia de plantas comestibles en el entorno local. Con un metabolismo más rápido que demanda un suministro continuo de calorías, la selección de un fondo o reserva contra la escasez de energía condujo a la suscripción de un tercer seguro de vida: una mayor cantidad de reservas de grasa corporal.

CODA: ¿HOMININOS HIBERNANTES?

Recientemente se ha planteado la intrigante posibilidad de que algunos de nuestros antepasados hibernasen durante el invierno europeo para, de esa forma, hacer frente a las condiciones de frío intenso y carencia de alimentos propia de esos meses. Lo hacen otros animales endotermos cuando las cosas se ponen difíciles. La propuesta, formulada por los paleoantropólogos Antonis Bartsiokas y Juan Luis Arsuaga, se basa en las señales de ciertas patologías en los fósiles hallados en la Sima de los Huesos, sierra de Atapuerca, de más de 400 ka de antigüedad. Se trata de patologías características (aunque no exclusivas) de animales hibernantes, por lo que creen que no debe descartarse la posibilidad de que tengan la misma causa.

No es fácil agrupar bajo la denominación «hibernación» todos los fenómenos de letargo metabólico descritos en las aves y los mamíferos. Hay especies, sobre todo de muy pequeño tamaño, que entran en un estado de letargo o torpor diario. Las especies de hábitos nocturnos suelen deprimir su metabolismo durante el día, al contrario de lo que hacen las de hábitos diurnos. Otras especies suprimen toda actividad física y reducen hasta niveles realmente bajos las actividades fisiológicas durante periodos más largos —semanas o meses—, a la vez que bajan la temperatura corporal hasta unos pocos grados por encima de 0. Esta modalidad de torpor se considera una verdadera hibernación. Durante ese periodo, los animales experimentan despertares súbitos ocasionales con una elevación transitoria intensa del metabolismo. Al parecer, se trata de una especie de reajuste o puesta al día. Y finalmente está el letargo, que consiste en una reducción moderada de la temperatura corporal, una bajada significativa del metabolismo (pero no tan intensa como la de los anteriores) y sin despertares ocasionales. La hibernación profunda es característica de mamíferos de tamaño mediano —marmotas, erizos o ardillas, por ejemplo— y el letargo superficial, de los osos, mamíferos de gran tamaño. Es posible, de hecho, que esa sea la clave de la diferencia entre las dos modalidades, el tamaño corporal.

Aparte de las señales de patologías óseas propias de animales hibernantes y marcas que indican parones del crecimiento, los proponentes de la idea recuerdan que hay primates —como gálagos y lémures— que también hibernan, por lo que la capacidad para entrar en ese estado se encontraría dentro del patrimonio genético primate. Y, por otro lado, sostienen que, al contrario que neandertales y miembros de grupos humanos de la ribera del Ártico, que también experimentan condiciones de extrema dureza, los homínidos de la Sima tal vez no dispusiesen de los recursos alimenticios de alta energía (abundante en grasa) que explotan aquellos. Bartsiokas y Arsuaga sostienen que a los homínidos de Atapuerca del Pleistoceno Medio —una época de especial dureza— quizá no les quedó otra posibilidad que la de incurrir en una forma de hipometabolismo que les permitiese superar los inviernos más duros de esa forma. Unos habrían sobrevivido y otros no.

La hipótesis de la hibernación de los homínidos del Pleistoceno Medio es muy arriesgada, máxime si sus antecesores *Homo ergaster* habían experimentado, como propone Herman Pontzer, una aceleración metabólica. Además, gálagos y lémures son justamente los primates más alejados de los hominoideos, por lo que la referencia de primates hibernantes es muy lejana. Y son de pequeño tamaño, como los otros mamíferos que hibernan. Pero, con todas las cautelas que imponen estas consideraciones, no descartaría que se hubiese producido alguna forma de hipometabolismo con reducción de la actividad que, sin llegar a ser una hibernación en toda regla, hubiese permitido el suficiente ahorro energético sin que ello conllevara la paralización total del organismo.

Lejos del Paraíso

Volvieron a comer en silencio mientras las hienas gimoteaban y aullaban. Los oídos de Lok le indicaban que las bestias estaban hambrientas y su nariz le aseguraba que estaban solos. Chupó el tuétano de los huesos, luego levantó de los restos de la hoguera un palo que no se había quemado y lo encajó en el hueso vacío. De pronto le vino una imagen de Lok metiendo un palo en una grieta para sacar miel^[48].

WILLIAM GOLDING,
Los herederos

En Asia *Homo erectus* prolongó su existencia hasta hace unos 100 ka. En África y en Europa, *H. ergaster* fue sustituido por otras formas humanas a partir de, aproximadamente, 1 Ma atrás y hasta hace unos 600 ka. El anexo III recoge una descripción y breve comentario acerca de las propuestas que se han barajado en la literatura científica acerca de esas transiciones. El resultado final, tras otros 300 o 400 ka de evolución, fue la aparición de, al menos, *H. neanderthalensis*, los homínidos de Denisova, *H. sapiens*, *H. naledi*, *H. floresiensis* y *H. luzonensis*. Pero en el periodo que va de hace 1 Ma hasta hace 300 ka (en África) y 200 ka (en Europa) vivieron otros seres humanos. Sus características eran intermedias entre las de los *H. ergaster* anteriores y las de estas otras especies que acabo de citar. Todos ellos se caracterizaron por tener cuerpos de cierta envergadura (entre 160 y 170 cm de altura), de complexión fuerte y con cráneos de dimensiones próximas ya a las de *H. sapiens* y *H. neanderthalensis*. Se trataba, por tanto, de seres humanos con un importante desarrollo encefálico y, por lo tanto, seguramente con habilidades cognitivas más sofisticadas que las de sus antecesores. Algunos de estos homínidos utilizaron el fuego de forma controlada (capítulo 7) y, hasta donde nos es dado saber, mantuvieron la dieta flexible y omnívora que

habían adquirido sus antecesores, adaptándola, como es natural, a la disponibilidad de la zona en que vivían.

Algunos homínidos del Pleistoceno Medio, al menos los que algunos autores han agrupado bajo la denominación de *Homo heidelbergensis*, utilizaron herramientas líticas similares a las achelenses que ya había utilizado *H. ergaster*. También fabricaron las primeras herramientas compuestas, con piezas líticas engarzadas en mangos de materiales más blandos. Además, se les han atribuido lanzas halladas junto a numerosos restos fósiles de caballos. También se les atribuye la construcción de los primeros refugios artificiales, entre los que se hallaban cabañas de gran longitud construidas en una playa francesa hace unos 380 ka, época a la que corresponden también las primeras lanzas o jabalinas de madera. Todos estos elementos sugieren que los miembros de esta(s) especie(s) contaban con los recursos intelectuales e instrumentales necesarios para ocupar una gran variedad de ambientes.

HOMÍNIDOS EUROPEOS

Por la distribución geográfica de la gran mayoría de los yacimientos en los que se han hallado restos fósiles de *Homo neanderthalensis*, podríamos considerar a esta especie la más genuinamente europea, pues se distribuyó por toda Europa central y meridional, Oriente Próximo, algunas localidades del oeste de Asia y llegó incluso hasta el centro geográfico de este continente. Más amplia aún que la de restos fósiles es la distribución de las herramientas líticas —las de la industria musteriense o Modo 3— asociadas normalmente a las poblaciones de esta especie en Europa, aunque también se han hallado asociadas a *Homo sapiens* en Oriente Medio. Esa distribución tan amplia es indicativa de su gran flexibilidad y adaptabilidad en una época de gran inestabilidad climática. Y es esta también la especie humana del Pleistoceno de la que se dispone de más información. Los neandertales llegaron a tener una capacidad craneana (1.497 cm³ en promedio) algo mayor que la de *H. sapiens*, aunque es posible que esa diferencia no sea del todo real, sino debida al uso de muestras sesgadas en virtud del sexo, puesto que cuando solo se comparan cráneos de individuos de sexo masculino, la diferencia disminuye. Su cuerpo era más ancho y robusto que el de *H. sapiens*, aunque podían ser de menor estatura, pesaban un 15 % más; eran más voluminosos y tenían huesos más pesados y gruesos. He de confesar que esa descripción me produce un cierto desasosiego: cada vez que reparo en las características físicas —talla,

peso, tamaño encefálico— de *H. neanderthalensis* no puedo dejar de pensar que me ajusto a ellas demasiado bien.

El continente europeo se vio expuesto durante el tiempo de existencia de los neandertales a condiciones climáticas muy cambiantes y, en general, más frías que las actuales o, incluso, verdaderamente gélidas. Pero hay otras características ambientales también muy diferentes de las de la sabana africana, donde había evolucionado el género *Homo*. Europa y el centro de Asia se encuentran en lo que denominamos zona templada del planeta, un espacio caracterizado por una variación estacional muy marcada en las condiciones climáticas y, por lo tanto, ambientales. La irradiación solar, la temperatura y el régimen de lluvias varían de forma clara con el curso estacional. También es una zona que se caracteriza por la abundancia de bosques caducifolios o, si las condiciones se endurecen, coníferas de hoja perenne. Y es un entorno de difícil acceso por el que no resulta fácil desplazarse. En alguna etapa de nuestro pasado algunas especies de primates —quizá alguno de los cuales forme parte de nuestra genealogía— ocuparon los bosques templados en Europa, pero la capacidad de trepar y desplazarnos por los árboles de rama en rama se perdió hace 4 o 5 Ma. *Homo neanderthalensis* era un homínido bípedo, sin matices, por lo que el recurso al desplazamiento arbóreo sencillamente no existía. Esta panoplia de condiciones ambientales, junto con el elemento térmico, del que me ocuparé más adelante, imponía condiciones muy exigentes para la supervivencia.

El suyo era un mundo menos luminoso que la sabana, especialmente en ciertas zonas. Eso explica un rasgo peculiar de los neandertales: las cuencas de sus ojos eran mayores que las de cualquier *Homo sapiens*, tanto pasado como presente. Ojos de mayor tamaño sugieren una mayor capacidad para absorber fotones en la retina. Los animales que se distribuyen en zonas septentrionales tienden a tener ojos más grandes; incluso la gente de altas latitudes tiene globos oculares que son un 20 % mayores que los que viven cerca del ecuador. Por lo tanto, cabe interpretar el tamaño de las órbitas como una adaptación a condiciones de iluminación escasa. Mencionaré el hecho de que los primates de vida nocturna —y no me refiero a los crápulas de nuestra especie— suelen tener los ojos más grandes; y al menos también en las aves, los ojos grandes son característicos de animales de hábitos nocturnos, por lo que no habría que descartar que los neandertales tuvieran la capacidad de desenvolverse con cierta solvencia en la noche.

Hay razones para pensar que la piel de los neandertales era clara, tan clara, quizá, como lo puede ser la de los europeos actuales. Las

melanocortinas son hormonas que regulan la pigmentación de la piel, y lo hacen uniéndose a un receptor de la membrana de los melanocitos, que son las células que contienen la melanina, el pigmento que nos protege de las radiaciones peligrosas. El receptor de la melanocortina 1 (MC1R) tiene variantes que propician una piel clara y cabello rojo en nuestra especie. Se da la circunstancia de que el gen que codifica ese receptor (*MC1R*) tiene una mutación en los neandertales que no se conoce en seres humanos modernos. Mediante análisis funcional ha podido descubrirse que esa variante reduce la actividad del receptor hasta niveles que alteran la pigmentación de la piel y el cabello en seres humanos y, presumiblemente, también la alteraban en los neandertales. Curiosamente, sin embargo, las variantes de MC1R inactivas evolucionaron de forma diferente en ambas especies. Es lógico que los neandertales no tuviesen la piel oscura, porque incluso con una exposición al sol continua, conseguir suficiente vitamina D en las latitudes en que vivían habría resultado muy difícil, por no decir imposible. Recordemos que la piel oscura era un rasgo ligado a la pérdida del grueso pelaje de nuestros antepasados y que su función protectora impide la fotodegradación del ácido fólico (capítulo 6). Pues bien, en los bosques y zonas umbrías de Europa carecía de sentido protegerse de un riesgo inexistente, mientras que era necesario eliminar la barrera que impone la melanina al acceso de la radiación ultravioleta que permite la síntesis de vitamina D^[49].

SUPERDEPREDADORES

El modo de subsistencia de los neandertales estaba vinculado a la caza y el consumo intensivo de recursos cárnicos. Esto no quiere decir que no comieran otros productos; los vegetales también estaban incluidos en su dieta. La preponderancia de la carne se refleja en la composición isotópica de los restos fósiles. La relación entre el isótopo pesado del nitrógeno (¹⁵N) y el ligero (¹⁴N) aumenta conforme ascendemos en la cadena trófica, y resulta que la relación entre esos dos isótopos es muy alta en esta especie en todo el rango de su distribución geográfica, y similar a los de los más reputados depredadores, como las hienas; cabe inferir, por tanto, que los neandertales se encontraban en el vértice superior de la pirámide trófica.

Además de los datos isotópicos, el consumo de piezas de caza también ha quedado registrado en numerosos yacimientos arqueológicos. En otras palabras, no solamente comían herbívoros —grandes herbívoros, incluso—, sino que también consumían omnívoros, como osos, y carnívoros, como

lobos, zorros, leones o hienas. En cuanto a herbívoros, tenían preferencia por los renos, ciervos, uros y caballos, pero también hay restos de caza de rinocerontes lanudos y mamuts, por ejemplo. Que cazasen grandes herbívoros y carnívoros peligrosos no era óbice, en todo caso, para que se interesasen también por animales de dimensiones mucho más pequeñas, como aves. Sin ir más lejos, aunque la mayor parte de los restos hallados han sido de ungulados, en Axlor, un yacimiento neandertal situado a 40 km de la localidad en la que resido se han encontrado también restos de mamíferos carnívoros (de un lobo y de un lince) y de aves (un águila real y un cuervo) con marcas en los huesos que denotan que, aparte de otros fines, también fueron utilizados como alimento. Y siguiendo la secuencia de tamaños, en las zonas costeras los recursos marinos también eran un alimento muy importante. El marisco de diferentes clases y otros productos marinos eran consumidos de forma ininterrumpida, incluso aunque otras fuentes de alimento cambiasen con el tiempo. Solo en la península ibérica se conocen quince enclaves costeros en los que los neandertales explotaban esos recursos, y hay que tener en cuenta que muchos otros enclaves han quedado cubiertos por las aguas, dado que habrían sido utilizados durante los periodos glaciares, cuando el nivel del mar descendió decenas de metros. Hay indicios, incluso, de que en algunos lugares llegaron a sobreexplotarlos; los bivalvos y, en concreto, los mejillones parece que les gustaban especialmente, como se aprecia al comprobar que el tamaño de las conchas vacías que dejaban era cada vez menor con el paso del tiempo, lo que se ha interpretado como una evidencia de sobreexplotación. *Homo neanderthalensis* es, de hecho, la especie de nuestro género que más se aproxima a la categoría de superdepredador, lo que en inglés se denomina *apex predator*. Pero quizá no deban ser equiparados a otros superdepredadores que, ellos sí, solo comen otros animales. Me refiero a las orcas, leones o hienas, por ejemplo.

Cuando se trataba de presas de gran porte, preferían, en vez de la carne más magra, las piezas con más tuétano y las más grasas. De esa forma incorporaban en la dieta una fuente importantísima de energía. Las vísceras eran especialmente apreciadas: los encéfalos están constituidos por un 60 % de lípidos —la mayor parte correspondiente a las vainas de mielina, la materia blanca—, pero también la materia gris tiene alto contenido en lípidos de especial valor, como ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga, vitales para el desarrollo del feto. Y otras vísceras, como el hígado, aportan además muchos otros nutrientes y vitaminas.

Como he señalado, preferían las piezas más grasas, hasta el punto de que en muchas ocasiones abandonaban piezas de carne magra. Evitaban así lo que podría llegar a ser una ingestión excesiva de proteínas. Una alimentación basada solo en productos animales puede conducir a envenenamiento por proteínas; es lo que también se denomina «inanición del conejo» o «mal del caribú», dos especies que se caracterizan por su carne muy magra. Cuando llegaron los primeros exploradores europeos y estadounidenses al círculo polar ártico se encontraron con que abundaban conejos y renos. Comprobaron, sin embargo, que alimentarse en exclusiva a base de carne de esos animales les generaba tras unos pocos días dolor de cabeza, fatiga, baja presión arterial, hinchazón estomacal, malestar intestinal y diarrea, sin que por ello dejaran de tener hambre. Al cabo de unas pocas semanas sobrevinía la muerte. Al parecer, el hígado tiene una capacidad limitada para procesar proteínas. Por ello, cuando estas aportan más de una tercera parte de la energía, pueden derivarse problemas de salud. Los especialistas consideran segura una dieta en la que las proteínas no excedan 2-2,5 g por kg de masa corporal, lo que implica que aportan la cuarta parte de las calorías al organismo. Para una persona de 70 kg eso significa que no debería comer, de forma cotidiana, más de 170 g de proteínas diarias si no quiere tener problema alguno por esa causa. Una de las consecuencias del exceso de proteínas en la dieta es que puede reducir la producción de testosterona y aumentar la de cortisol, todo ello encaminado a elevar la actividad del ciclo de la urea y, de esa forma, aumentar la excreción de nitrógeno (en forma de urea, precisamente). El ciclo de la urea es —como su propio nombre indica— una secuencia cíclica de reacciones metabólicas que ocurre en las células del hígado de los mamíferos —y en las del órgano equivalente en otros animales— que eliminan sus restos de moléculas nitrogenadas mediante ese producto. La urea, al ser menos tóxica para el organismo que el amonio, permite eliminar más nitrógeno en un volumen de agua (orina) menor que si se eliminase directamente en forma del ion NH_4^+ , por lo que es característica de animales terrestres que pueden sufrir, en ocasiones, limitaciones hídricas. Los seres humanos somos un buen ejemplo de esos animales terrestres.

Según se ha propuesto en una hipótesis muy sugerente, la domesticación de lobos por *Homo sapiens* pudo verse muy facilitada, de hecho, por la generación de excedentes proteicos de los que podían prescindir y cederlos a sus, de otra forma, competidores y verdaderos *apex predators*. La hipótesis se basa en la constatación de que todos los yacimientos arqueológicos del Pleistoceno en los que aparecen restos de perros o lobos en primeros estados

de domesticación se encuentran en ambientes árticos, subárticos o equivalentes; esto es, en zonas muy frías y en las que presumiblemente habría fauna similar a esos conejos y renos a los que me he referido antes. Durante los inviernos duros, cuando la caza es más magra, los cazadores-recolectores disponían de un excedente que podían compartir. Esa práctica habría acercado a los lobos a los seres humanos y, a partir de ese momento, se habría incentivado una proximidad y afinidad creciente entre ambas especies. Es posible que las cosas no ocurriesen así, quién sabe, pero no deja de ser una buena historia.

Los problemas derivados de un consumo excesivo de proteínas seguramente obligaron a los neandertales, además de incorporar grasas en su dieta, a comer plantas, aunque las ratios isotópicas no lo reflejen. En la medida en que han podido identificarse, esos recursos vegetales consistían en bayas, hongos, raíces y tubérculos, entre otros. Se han hallado frutos secos (bellotas, pistachos, nueces, avellanas y piñones), frutas (higos, dátiles, olivas y uvas), tubérculos y semillas (guisantes y lentejas) en los hogares neandertales. También es posible que fermentasen ciertos alimentos, de una forma similar a como hacen los inuit con los *kiviasq*, una preparación en la que centenares de pequeñas alcas (aves marinas) son introducidas en el interior de un pellejo de foca provisto de parte de su grasa subcutánea, y mantenidas durante meses en un lugar frío hasta que su interior adquiere una textura suave y color verdoso. No parece demasiado apetitoso, pero es un verdadero manjar para los pueblos ribereños del Ártico.

LA CONQUISTA DEL FRÍO

Dicen los antropólogos Matt Cartmill y Fred H. Smith que el grueso de la evidencia sugiere que los neandertales evolucionaron en Europa de ancestros de la especie *Homo heidelbergensis*^[50] que habían ido adaptándose durante centenares de miles de años al duro clima glacial del Pleistoceno en el subcontinente. Hoy la mayor parte de Europa es templada, gracias a la corriente del Golfo, que calienta el Atlántico norte, y a los vientos dominantes del oeste que soplan a través de esa corriente hasta las costas europeas. Estas circunstancias tan concretas explican que Europa goce en la actualidad de un clima más benigno que el de otras zonas del planeta que se encuentran a latitudes similares. Pero esta bonanza no siempre ha existido. Durante la mayor parte de los últimos centenares de miles de años en Europa ha hecho mucho frío y el clima, además, ha sido muy variable.

Los ciclos glaciares

La Tierra ha experimentado variaciones de temperatura durante millones de años, pero durante el Pleistoceno y, sobre todo, el Pleistoceno Medio y Superior (de 774 a 11,7 ka), las fluctuaciones climáticas aumentaron en intensidad y transformaron de forma cíclica los hábitats del planeta. En los periodos fríos, en Europa, al norte de la línea montañosa que va de los Pirineos hasta el Cáucaso, las condiciones se hicieron muy adversas, extraordinariamente exigentes para los homínidos que ocupaban esa zona o las adyacentes. Gran parte del territorio se cubría de glaciares, y la estepa y la tundra se extendían por las zonas que no cubría el hielo. Ese mismo fenómeno tenía su continuidad a lo largo de toda Eurasia. Y a la vez, en África crecían los desiertos y zonas semidesérticas, mientras las selvas y las praderas retrocedían. Por el contrario, cuando llegaban los periodos cálidos, los glaciares y la tundra retrocedían hacia latitudes más septentrionales, crecían los bosques y hasta los anteriores desiertos del Sahara y península arábiga se convertían en praderas. Esta alternancia se ha ido produciendo con especial intensidad desde el comienzo del Pleistoceno Medio y, en ocasiones, la transición sucedía en unos pocos miles e, incluso, cientos de años. Conviene ser muy flexible para prosperar en un contexto de tal variabilidad ambiental. Los homínidos del Pleistoceno hubieron de hacer frente a condiciones muy variables, y durante el curso de muy pocas generaciones se vieron en la necesidad de cambiar de modo de vida. Es posible que ese contexto favoreciese el desarrollo de capacidades cognitivas de sofisticación creciente, una tecnología de subsistencia más elaborada y versátil, un aumento del espectro alimenticio y una considerable adaptabilidad fisiológica.

El fuego

En tales condiciones, el uso del fuego, al margen de si, efectivamente, llegó a ser utilizado por *Homo ergaster* con fines culinarios, desempeñó un papel crucial en el desarrollo biológico, social y tecnológico de los neandertales y también otras especies de nuestro género. Lo más probable es que se tratase de un proceso de varias fases o etapas, que empezó con la explotación de los incendios naturales, prosiguió con su uso controlado y culminó con la capacidad para crearlo. Los hogares estructuraron la vida neandertal. En centenares de yacimientos neandertales se han hallado pedazos de carbón, objetos quemados, sedimentos que habían alcanzado altas temperaturas y restos de comida calcinada. Curiosamente, aunque nadie pone en duda que los

neandertales hiciesen uso del fuego, sí se pone en cuestión que fueran capaces de producirlo, si sabían hacerlo o si se limitaban a hacer uso del que se producía en la naturaleza por efecto de rayos. Sorprende, sin embargo, la duda, a la vista de un yacimiento como el de Abric Romaní, en Cataluña, donde han podido incluso diferenciarse áreas de actividad en función de las características de los hogares hallados; es tal la riqueza del registro de hogares de ese yacimiento. El principio de parsimonia me aconseja pensar que, efectivamente, los neandertales controlaban el fuego desde su producción hasta cada uno de sus múltiples usos.

Como ilumina, el fuego permitió una ocupación plena del terreno, también por la noche, ya que hizo posible utilizar el suelo para descansar y dormir a su amparo, sin temor al ataque de posibles depredadores. También fue crucial para ocupar el interior de cavidades, a veces muy profundas y oscuras. Extendió la vida social hacia la noche, pues propiciaba un buen entorno para las interacciones. Y posibilitó el acceso a altas latitudes y a entornos oscuros. El fuego fue utilizado por los neandertales para producir brea de origen vegetal. Desde hace 300 ka, ellos o sus inmediatos predecesores fueron capaces de desarrollar una tecnología compleja para ello; ese es, precisamente, otro buen argumento a favor de que fuesen capaces de hacer fuegos y controlarlos debidamente. La técnica exige un control preciso de la temperatura a la que se calienta la corteza del abedul para extraer de ella una sustancia adhesiva que podía usarse para montar piezas de piedra sobre asas o soportes de madera.

Gracias al fuego fue posible para algunos de nuestros antepasados ocupar zonas muy frías y llegar a latitudes que, de otra forma, habrían sido inhabitables para ellos. De hecho, durante los periodos glaciares su ocupación hubo de verse reducida, forzosamente, al sur de su área de distribución. Aunque dependiendo de la zona y el periodo concreto en que vivían, las condiciones pudieron también ser las características de un clima templado.

Adaptaciones al frío

Algunos rasgos anatómicos de *Homo neanderthalensis* han sido considerados adaptaciones al frío. Tradicionalmente se ha pensado que los ambientes cálidos tienden a favorecer cuerpos que exponen mayor superficie al exterior por unidad de masa y, por tanto, disponen de más superficie relativa para disipar calor, lo que, en principio, facilitaría la regulación térmica (capítulo 4). Los ambientes fríos, por consiguiente, favorecerían cuerpos que exponen una pequeña superficie por unidad de masa. Por eso, en lugares fríos los

animales suelen ser de mayor tamaño (regla de Bergmann) y tener extremidades más cortas (regla de Allen). En los seres humanos suele utilizarse el denominado índice crural, que es el cociente entre la longitud de la tibia y la del fémur para reflejar la tendencia a poseer extremidades largas. Cuanto mayor es la tibia por comparación con el fémur, mayor es el índice crural y mayor también la longitud de las piernas. En poblaciones humanas contemporáneas, valores altos de este índice (en torno a 0,85) corresponden a poblaciones de zonas cálidas, mientras que lo contrario se cumple para pobladores de zonas frías. Los sami, que viven al norte del círculo polar, tienen índices crurales en torno a 0,78, el mismo valor calculado para los neandertales.

Esa interpretación de la anatomía neandertal ha recibido algunas críticas bien fundamentadas, a mi juicio. Por un lado, también los neandertales que vivieron en zonas templadas tenían menor estatura y un cuerpo más fornido que los seres humanos anatómicamente modernos, por lo que no cabe establecer correspondencias unívocas entre temperatura ambiental y estructura corporal. Y por otro lado, tal y como se ha dicho en el capítulo 4, el equipo que investiga en la Sima de los Huesos (sierra de Atapuerca) sostiene que el tronco no se ensanchó en los neandertales y quizás otros homínidos partiendo de un cilindro corporal más estrecho en *Homo ergaster*, sino que esa era precisamente la configuración corporal de esta especie y solo se habría estrechado en *Homo sapiens*.

Hay un elemento adicional que tener en cuenta, uno de carácter empírico. No se ha sometido a contraste experimental en qué medida se pierde más o menos calor cuando las extremidades se ven expuestas a un entorno frío; esta crítica es pertinente, porque en las extremidades contamos con dispositivos en el sistema circulatorio que permiten —mediante lo que se conocen como intercambiadores de calor contracorriente— evitar su pérdida, simplemente redirigiendo la circulación sanguínea por el interior de las extremidades y alejándola de la superficie. Ese intercambio de calor contracorriente obedece al mismo principio que el que se produce en las *rete mirabilia* de algunos animales, como la gacela de Thomson, a las que me referí en la coda del capítulo 2. Por otro lado, los cuerpos fornidos, característicos de los neandertales, no tienen por qué ser una adaptación específica al frío, ya que pueden ser una forma de adaptación a entornos estacionales en los que es importante acumular reservas en los periodos de bonanza para poder hacer frente a los de escasez con suficientes recursos energéticos. Cabe recordar aquí algo ya apuntado en el capítulo 4 y que veremos con más detalle en los

capítulos 11 y 12: dado que el tamaño corporal es un rasgo tan vinculado a la estrategia de vida de una población o especie, no está claro cómo podrían jugar un papel determinante las necesidades de regulación térmica. A los argumentos anteriores hay que añadir que los homínidos más antiguos también tenían cuerpos más compactos y robustos y que, incluso, los *Homo sapiens* muy tempranos eran más fornidos y tenían huesos más gruesos que la gente actual. Es más, una investigación reciente ha mostrado que la forma más compacta y el tamaño de los neandertales podría proporcionarles 1°C a lo sumo de resistencia adicional al frío, y su gran encéfalo tampoco se ajusta a la tendencia térmica.

Cuando se trata de mantener la temperatura corporal constante, el mecanismo universal inmediato consiste en ajustar el aislamiento. Los dispositivos antes citados de intercambio contra corriente lo que hacen es, precisamente, aumentar el aislamiento efectivo del exterior, puesto que minimizan la circulación periférica —próxima a la piel— de la sangre y evitan así que esa sangre ceda calor al exterior. Algo parecido consiguen los depósitos de grasa subcutánea característicos de los cetáceos. Y en los mamíferos terrestres, es el pelaje el que desempeña esa función. El grosor del pelaje varía en los mamíferos con la latitud y con la estación del año, de manera que conforme cambian las estaciones también lo hace la cubierta de piel. El problema de los seres humanos es que, como es evidente, carecemos de esa protección ajustable. Mediante modelos que simulan el intercambio de calor entre el cuerpo y el entorno bajo diferentes condiciones ambientales sabemos que, en ausencia de una gruesa capa subcutánea de grasa y de un pelaje de grosor considerable, los neandertales necesitaban recurrir a pieles para cubrirse. De hecho, eran hábiles peleteros. Hace más de 300 ka, miembros del linaje neandertal desarrollaron técnicas para curtir las pieles de los animales que cazaban y también sabían cómo impermeabilizarlas utilizando diferentes tipos de grasas. El curtido de pieles era una actividad tan importante que consumía una parte muy significativa del tiempo y dejaba sus secuelas en la dentadura (porque las pieles se sujetaban con los dientes) y en el desarrollo asimétrico de la musculatura de los dos brazos. Los neandertales eran, como nosotros, diestros; el lado dominante era entre un 25 y un 60 % más desarrollado que el otro, un desequilibrio similar al que se observa en jugadores de cricket y tenistas. Tal asimetría implica una actividad habitual extenuante. Antes se pensaba que esa asimetría tenía su origen en la caza con lanza, pero parece ser que la razón era otra: dedicaban un gran esfuerzo a la

tarea de raspar pieles, actividad que, además, dejaba trazas en los filos de las herramientas que utilizaban con ese fin.

La estufa metabólica

Para mantener constante la temperatura corporal no todo consiste en evitar la pérdida de calor; como vimos en el capítulo 8, también es importante producirlo en una medida suficiente para compensar las pérdidas en caso de que se produzcan. Así pues, lo más probable es que también los neandertales y cualesquiera otros homínidos que se viesen expuestos a condiciones gélidas recurrieran a subidas significativas en la actividad metabólica, para producir así el calor que se perdía bajo esas condiciones. La contrapartida de esas subidas era, lógicamente, que los obligaba a conseguir más alimento.

Un elemento favorable de cara a producir el excedente de calor que permite compensar las pérdidas inevitables en condiciones muy frías tiene que ver con la dieta. Cuando ingerimos, digerimos y asimilamos alimento, el metabolismo se eleva por encima del nivel propio de condiciones de reposo y la elevación puede representar hasta un 10 % del metabolismo basal, ya que supone una parte significativa del gasto metabólico total (capítulo 8). Por otro lado, es el componente proteico el que da lugar a una mayor elevación del metabolismo en esas circunstancias. Esto es, no provoca la misma subida un plato de pasta que uno de carne de similar contenido calórico total. La asimilación de la carne, por razones que no vienen al caso, produce más calor. Por esa razón, el simple hecho de que la carne tuviese una importancia relativa alta en la dieta neandertal era un factor adicional que ayudaba a mantener la temperatura constante en periodos de frío.

Finalmente, debemos considerar los mecanismos presentados en el capítulo 8 sobre la acción de las hormonas tiroideas sobre el metabolismo global de todos los tejidos en respuesta a descensos prolongados en la temperatura ambiental. Y, seguramente, la grasa parda y su metabolismo eran elementos muy convenientes para subir el gasto metabólico y, por lo tanto, la producción de calor hasta niveles suficientes para compensar las pérdidas.

UN ALTO TREN DE VIDA

Mover el organismo musculoso de un neandertal con sus cortas piernas debía exigir sin duda un esfuerzo importante. Al esfuerzo hay que añadir la necesidad de mantener al ritmo debido el resto de la maquinaria metabólica que le da soporte. Y, por si lo anterior no fuese suficiente, como los encéfalos

son órganos avariciosos, aunque solo fuesen un poco más grandes que los de sus antecesores consumían por añadidura un puñado de calorías en absoluto despreciables. Sumando todo ello, y simplemente por el hecho de vivir y andar por la vida a su normal ritmo, un organismo neandertal venía a gastar entre 3.600 y 5.000 kcal diarias, el doble de lo que se considera normal hoy para un ejemplar estándar de *Homo sapiens*, y más de lo que muchos atletas actuales del máximo nivel llegan a metabolizar. Esos excesos se multiplican en los extremos: las mujeres neandertales engendraban bebés más grandes, que necesitaban más leche. Una vez destetados, comían más y necesitaban ser transportados. Esos costes recaían en los progenitores y quizá en otros miembros de la comunidad.

Vivir en entornos duros y fríos eleva aún más las necesidades de energía. Viajar por bosques boreales andando sobre la nieve es especialmente agotador y algunos cazadores-recolectores de esas regiones llegan a comer cantidades enormes de alimento: más de 3 kg diarios (unas 5.500 kcal). Dado que los neandertales necesitaban entre un 5 y un 10 % más de promedio que los seres humanos actuales, los que vivían en esos ambientes tan duros sin disponer de la vestimenta adecuada podrían llegar a necesitar cantidades de energía en el rango de 4.000 a 6.000 kcal/d. Ese gasto metabólico tan alto exigió una tasa respiratoria mayor, para la que contaban con grandes torsos que acomodaban grandes pulmones, rasgo heredado de sus antecesores del género *Homo* ya desde *H. ergaster*. También desarrollaron fosas nasales con gran capacidad para canalizar el aire que necesitaban bombear. No es, por tanto, casual que sus aperturas nasales fuesen un rasgo tan imponente en sus caras. En contra de lo que se ha pensado durante mucho tiempo, las estructuras internas de las fosas nasales de los neandertales eran peores que las nuestras para calentar el aire inspirado. Lo que sí podían hacer esas fosas nasales cavernosas era controlar el flujo de aire, permitiéndoles respirar a una tasa casi el doble de alta que la nuestra.

Ese es el impacto de un modo de vida extremadamente exigente. Los neandertales tenían que contraponer necesidades en conflicto: cuerpos de mucha más masa funcionaban mejor con estilos de vida intensos, pero a cambio necesitaban mucho más combustible. Tenían lo que se dice un tren de vida muy alto.

Grandes cabezas

Órgano de acción encaminado a fines prácticos, nuestro cerebro parece haber sido construido no para hallar las últimas razones de las cosas, sino para fijar sus causas próximas y determinar sus relaciones constantes. Y esto, que parece poco, es muchísimo, porque habiéndonos concedido el supremo poder de actuar sobre el mundo, suavizándolo y modificándolo en provecho de la vida, podemos pasarnos muy bien sin el conocimiento de la esencia de las cosas^[51].

SANTIAGO RAMÓN Y CAJAL,

Reglas y consejos sobre investigación científica.

Los tónicos de la voluntad.

Andamos sobre los pies, nuestra piel tiene una apariencia de desnudez casi total, podemos llegar a sudar de forma muy copiosa y, también, tenemos un encéfalo desproporcionadamente grande. Unos más que otros, por supuesto, pero somos primates cabezones. Y eso que los primates, de suyo y en general, son de testas prominentes. Asociamos ese mayor tamaño encefálico con capacidades cognitivas superlativas. Es el rasgo de nuestra anatomía que esgrimimos con mayor frecuencia para colocarnos a nosotros mismos en el pináculo de la evolución. De hecho, siempre acabamos recurriendo a nuestras grandes, magníficas cabezas a la hora de justificar la elevada opinión que tenemos de la especie humana. Y hasta Woody Allen afirma que es su segundo órgano favorito.

No se trata solo de que, efectivamente, un encéfalo tan grande sirva para desarrollar y desplegar capacidades cognitivas especialmente sofisticadas. Es que, además, ese extraordinario desarrollo ha condicionado numerosos e importantes rasgos de nuestra especie. Y, en relación con este asunto, hay dos aspectos que merecen ser considerados; por una parte los factores que lo

impulsaron y, por el otro, la forma en que ha condicionado otras características humanas. Para empezar, repasemos cómo ha aumentado el tamaño del encéfalo en el curso de la evolución de nuestro linaje.

ENCÉFALOS CRECIENTES

El encéfalo de *Homo sapiens* tiene un volumen promedio de 1.350 cm³, algo más del triple del de los orangutanes y chimpancés, unos 400 cm³, y algo menos del triple del de los gorilas, unos 470 cm³. Dado que gran parte de la actividad de un encéfalo y de un sistema nervioso, en general, consiste en recibir información, procesarla, guardarla y diseñar respuestas a cargo de los sistemas efectores —muy mayoritariamente los músculos—, es lógico que haya una relación entre el tamaño (volumen o masa) encefálico y el tamaño (masa) corporal, porque un cuerpo más grande suele tener más receptores y más efectores, por lo que debe procesar información que le llega por más vías y elaborar más instrucciones para ser ejecutadas. Por eso, las especies de mayor tamaño suelen tener encéfalos más grandes^[52]. Estas consideraciones resultan pertinentes, porque existe la creencia generalizada de que las capacidades cognitivas de los animales dependen del tamaño de su encéfalo, pero también tenemos la convicción de que el tamaño no lo puede ser todo. Aunque la expresión «capacidades cognitivas» plantea dificultades, sobre todo porque no podemos ponernos en lugar de un murciélago o de una vaca y alcanzar a atisbar qué grado de sofisticación tienen las cosas que hacen o lo que pasa por sus mentes, sigue siendo preferible a «inteligencia», una noción que plantea mayores dificultades aún. Si pensase en términos tales, la vaca quizá tuviese una elevada opinión de sí misma. Y, como el tamaño no puede serlo todo, suele utilizarse un índice que se denomina «de encefalización»; una medida relativa —que pretende neutralizar el efecto del tamaño corporal— del desarrollo encefálico y, supuestamente, un indicador indirecto de las capacidades cognitivas de las especies con las que se usa.

El «índice de encefalización» —también llamado cociente de encefalización, EQ, según sus siglas en inglés— de un animal se calcula dividiendo el valor de su masa encefálica real por un valor teórico, que es el que le correspondería en función únicamente de su masa corporal. El teórico se obtiene a partir de una ecuación alométrica^[53], $E = 0,12 W^{2/3}$, que relaciona ambos valores de masa, la encefálica (E) y la corporal (W). Este índice no está exento de problemas, pero es el que se utiliza con mayor frecuencia y, además, nos resulta particularmente satisfactorio; al fin y al

cabo, no deja en mal lugar a nuestra especie, algunos de cuyos miembros con mayores capacidades cognitivas lo han diseñado. En las líneas que siguen, sin embargo, omitiré ofrecer valores concretos porque hay discrepancias en la literatura científica, probablemente porque no todas las fuentes utilizan el mismo procedimiento de cálculo; además, supongo que no es fácil estimar con fiabilidad la masa de un ejemplar del que solo se dispone de una pequeña parte de su esqueleto, o del que hay un número limitado de esqueletos diferentes.

El encéfalo de *Sahelanthropus tchadensis* (6-7 Ma) tenía una capacidad de 350 cm³, inferior o similar a la de los chimpancés. El cráneo de *Ardipithecus ramidus* (4,3 Ma) era de tamaño parecido, otro tercio de litro, unos 350 cm³. Y el de *Australopithecus anamensis* (3,8 Ma) también era de tamaño similar (365-370 cm³). Sin embargo, 0,4 Ma después *Australopithecus afarensis* tenía un encéfalo de 450 cm³, mayor que los anteriores en términos absolutos y bastante mayor en términos relativos (un 20 % más grande). Según Jeremy DeSilva, los australopitecos como Lucy habrían desarrollado una locomoción más eficiente, lo que les habría permitido aumentar el área de recolección de alimento. Esa progresión se aceleró con la aparición del género *Homo* (hace 2,8 Ma). *H. habilis* (hace cerca de 2 Ma) tenía un cráneo de 612 cm³, y *H. rudolfensis* (entre 2 y 1,7 Ma atrás), de 750 cm³, volúmenes que representan en torno a un 60 y un 70 %, respectivamente, de incremento con relación al de *Au. afarensis*. Dado que estos primeros representantes del género *Homo* eran de tamaño no muy diferente del de los australopitecos, el aumento de la capacidad encefálica no obedeció a un aumento del tamaño corporal, sino que es el resultado del crecimiento diferencial del encéfalo con relación al resto del cuerpo y, por lo tanto, del grado de encefalización. Se trata sin duda de un hito significativo: ese primer aumento importante del volumen encefálico se produce con la emergencia del género *Homo*.

El primer cráneo atribuido a *H. ergaster* tiene 1,8 Ma de antigüedad y una capacidad de 850 cm³. Otros, de hace 1,5-1,6 Ma, tienen una capacidad media de 870 cm³. Estos valores dan cuenta de un aumento claro en la capacidad encefálica. Sin embargo, este salto —de 610 a 870 cm³— del volumen de *H. habilis* al de *H. ergaster* es atribuible en su práctica totalidad al aumento de tamaño corporal y puede explicarse en función de tal circunstancia. Ambos aumentos de tamaño, el del cuerpo y el del encéfalo, necesitaron, como es obvio, un mayor aporte de energía, aporte que se atribuye a la generalización del carroñeo y la caza, una mayor proporción de carne en la dieta y, si

Richard Wrangham estuviera en lo cierto, a la práctica de la cocción del alimento. Los encéfalos de *H. erectus*, especie para la que se han hallado cráneos de 1,3 Ma de antigüedad, tenían una capacidad media de 923 cm³ (en Sangiran, Indonesia), un valor semejante a los de *H. ergaster* en África de ese mismo periodo. El volumen encefálico de esta especie no varió de forma significativa durante centenares de miles de años, con cráneos cuya capacidad va de los 780 a 1.225 cm³ hallados en diferentes yacimientos asiáticos y en diferentes momentos durante algo más de 1 Ma, aproximadamente. Hasta hace 100 ka no se produjo un aumento del volumen craneal en esa especie, hasta llegar a 1.250 cm³.

En África las cosas siguieron un curso diferente. Hace aproximadamente 800 ka se produjo un nuevo aumento hasta alcanzar los 1.100-1.300 cm³. En unos 200 o 300 ka, el volumen pasó de los 800 cm³ de los últimos *H. ergaster* a los 1.250 cm³ de los homínidos de encéfalo grande de ese periodo. De nuevo, el aumento conllevó un incremento en el tamaño relativo del encéfalo, pues el tamaño corporal no varió sustancialmente. En este caso, el combustible y materiales que permitieron ese crecimiento encefálico pueden atribuirse, quizá, a mejores técnicas de caza, mayor capacidad de coordinación, más variadas y eficaces herramientas y, si Richard Wrangham no está en lo cierto y el uso controlado del fuego para cocinar no se desarrolló a comienzos del Pleistoceno, sino un millón de años más tarde, también y quizá principalmente al efecto de la cocción de los alimentos. La sustitución de especies se habría producido aproximadamente cuando el periodo entre los extremos glaciares se alargó hasta los 100 ka, que es cuando se intensificaron los extremos estacionales de aridez en África. Los neandertales han sido los homínidos que han alcanzado el máximo volumen encefálico, con un máximo registrado de 1.750 cm³ y una media de 1.520 cm³. Para valorar estos datos, téngase en cuenta que el actual de *Homo sapiens* es de 1.350 cm³, aunque el volumen encefálico de nuestra especie es hoy en día inferior al que tenía hace 100 ka.

Con el transcurso del tiempo, a la vez que aumentaba el tamaño del encéfalo también varió la importancia relativa de unas áreas con relación a otras. Aumentó más el tamaño de las que desempeñan funciones consideradas de mayor nivel, que integran y procesan la información procedente del resto. Por cierto, ocurre algo muy semejante al comparar el encéfalo de adultos y el de infantes de corta edad. Al crecer no se desarrollan de la misma forma unas regiones y otras, sino que son las que realizan tareas de integración superior las que experimentan un mayor crecimiento relativo. Se trata, en concreto, de

redes corticales en los lóbulos parietal y frontal, así como de las regiones subcorticales relacionadas^[54]. Son áreas que integran información de múltiples procedencias y que producen pensamiento. A cambio, en los encéfalos de mayor tamaño ocupan un menor espacio relativo regiones implicadas en la elaboración de emociones —como el denominado sistema límbico—, así como las dedicadas a procesar información sensorial —áreas sensoriales— y a generar los impulsos que provocan la ejecución de movimientos, las áreas motoras.

Además de lo anterior, las áreas que experimentan un mayor crecimiento relativo conforme avanza el desarrollo encefálico y que ocupan un mayor espacio en los cerebros más grandes son regiones especialmente dotadas para establecer conexiones de largo alcance con otras zonas de la corteza cerebral. Estas áreas gastan más energía, puesto que están formadas por células más activas que el resto, lo que conlleva mayor actividad metabólica, mayor utilización de glucosa y más consumo de oxígeno.

Es posible que las diferencias de tamaño puedan, en determinadas comparaciones, estar asociadas con ligeras diferencias en alguna capacidad intelectual en concreto. Pero no olvidemos que, aunque hombres y mujeres tenemos tamaños encefálicos algo diferentes, no hay diferencias de inteligencia entre los dos sexos. O que los neandertales tenían un encéfalo aún mayor que el nuestro y, muy probablemente, no eran más inteligentes.

OCHENTA Y SEIS MIL MILLONES

No es fácil contar células en un tejido. Y más difícil es contar las neuronas que hay en el encéfalo o en alguna de sus regiones. Hasta comienzos de siglo, estas cosas se hacían utilizando métodos llamados estereológicos —basados en la extrapolación al espacio tridimensional de estimaciones de las proporciones que representan los elementos que interesan tal y como se observan en secciones planas de los tejidos—, pero que son mucho más laboriosos que fiables. Pero a comienzo de siglo, la neurocientífica brasileña Suzana Herculano-Houzel desarrolló una técnica ingeniosa, que consiste en digerir el tejido encefálico combinando procedimientos químicos y mecánicos, para, a continuación, contar al microscopio los núcleos celulares. Dos circunstancias afortunadas permiten obtener resultados más fiables con este sistema que con las técnicas estereológicas clásicas. Por un lado, los núcleos celulares mantienen su integridad tras el tratamiento a que se somete

al tejido. Y por el otro, pueden diferenciarse los núcleos de las neuronas y los de las células gliales.

El encéfalo de los primates, si lo comparamos con el del resto de los mamíferos, tiene un rasgo muy especial; mejor dicho, son sus neuronas las que lo tienen. En los mamíferos que tienen encéfalos más grandes, las neuronas también son de mayor tamaño que las de aquellos con encéfalos más pequeños y, a cambio, su densidad numérica —el número de neuronas por unidad de volumen— es menor que en aquellos. Esto no solo ocurre con las neuronas de la corteza cerebral, también sucede con las del cerebelo y las del resto del encéfalo. La dependencia entre esas magnitudes se puede expresar matemáticamente mediante relaciones alométricas. El caso es que cuando una corteza cerebral de mamífero tiene diez veces más neuronas que otra, cada una de las neuronas tiene en promedio una masa cuatro veces mayor, y la corteza, por tanto, una masa cuarenta veces mayor. Si tiene cien veces más neuronas, estas son dieciséis veces mayores en promedio, y la corteza tiene mil seiscientas veces más masa. Con mil veces más neuronas, estas tienen una masa unitaria sesenta y cuatro veces mayor y la corteza, en promedio, una masa sesenta y cuatro mil veces mayor. En los primates, sin embargo, las cosas son diferentes. Las especies con muchas neuronas corticales tienen la misma densidad numérica que las especies con pocas; puede haber diferencias, pequeñas, entre especies, pero no dependen de que haya muchas o pocas neuronas. Esto quiere decir que en los primates con más neuronas estas no son más grandes que en las especies que tienen menos. En consecuencia, una corteza de primate que tiene diez veces más neuronas que otra es diez veces más grande, y si tiene cien veces más, es cien veces mayor, pero no más. En otras palabras, cuando la corteza cerebral de los primates se ha expandido, el número de neuronas ha aumentado, pero ese mayor número no ha conllevado un aumento desproporcionado de la masa o volumen de esa corteza. Desde ese punto de vista, la corteza primate es más económica que la del resto de los mamíferos. Si se conserva la misma capacidad de computación, resulta ventajoso que el tamaño de las neuronas sea el menor posible, porque de esa forma los tiempos de propagación de las señales se pueden mantener cortos y, además, no hace falta disponer de más espacio. Al argumento se le puede dar la vuelta: dada una masa encefálica o cortical determinada, cuanto menores son las neuronas, mayor es el número de las que se pueden albergar y, por lo tanto, mayor es la capacidad de computación.

Suzana Herculano-Houzel y colaboradoras estimaron que en un encéfalo humano hay del orden de 171.000 millones de células (171×10^9), de las que

86×10^9 —aproximadamente la mitad— son neuronas. El número total de neuronas en la corteza, unas 16×10^9 en promedio, prácticamente corresponde a lo que cabe esperar en un primate cuya corteza tuviese la masa de la corteza humana, 1.233 g. Con el cerebelo ocurre algo similar, con 154 g y 69×10^9 neuronas es lo que corresponde a la tendencia general de los primates. Y lo mismo cabe decir del resto del encéfalo, que tiene unos 700 millones ($0,7 \times 10^9$) de neuronas.

El equipo de la brasileña ha estimado el número de neuronas de algunos de los homínidos que hemos frecuentado en estas páginas a partir de los volúmenes encefálicos publicados en la literatura científica. El encéfalo de *Sahelanthropus tchadensis*, por ejemplo, habría tenido 25×10^9 neuronas, de las que 7×10^9 habrían correspondido a la corteza. Los australopitecos habrían tenido un encéfalo con $30\text{-}34 \times 10^9$ neuronas, y de ellas 9×10^9 en la corteza; esas cifras son muy parecidas a las de los homínidos modernos, salvo las de nuestra especie. Las primeras especies del género *Homo* habrían tenido $40\text{-}50 \times 10^9$ neuronas, con $11\text{-}14 \times 10^9$ en la corteza. *H. erectus*, de 1,5 Ma hacia delante, habría tenido $50\text{-}60 \times 10^9$ neuronas, con 17×10^9 neuronas corticales. Y, por último, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* habrían tenido o tienen $85\text{-}88 \times 10^9$ neuronas, de las que $23\text{-}24 \times 10^9$ habrían estado o están en la corteza^[55].

METABOLISMO NEURONAL

En los primeros años de este siglo, el físico y neurocientífico computacional Jan Karbowski hizo una serie de medidas del metabolismo del encéfalo de diferentes especies de mamíferos. A partir de esos datos, Herculano-Houzel ha estimado que el consumo de glucosa y de oxígeno depende de forma lineal del número de neuronas y de su ubicación dentro del encéfalo —en la corteza, en el cerebelo o en el resto del encéfalo—. Veremos esto con algo más de detalle en otro apartado, pero antes conviene que aclaremos en qué gastan las neuronas la glucosa y el oxígeno que les llega.

La información se transmite en el sistema nervioso y, más concretamente, en el encéfalo mediante dos mecanismos. Tenemos, por un lado, la información codificada en forma de impulsos nerviosos que viajan a lo largo de los axones neuronales. Los impulsos son cambios transitorios y muy rápidos de la polaridad de la membrana que se desplazan a lo largo del axón. Para que esos cambios puedan producirse (y por razones cuya explicación sería demasiado prolija para ofrecerla aquí), es necesario el trabajo incesante

de unas bombas (ATPasas de Na^+/K^+) que ayudan a la membrana a mantener en reposo valores negativos de potencial eléctrico. Las ATPasas de Na^+ y K^+ desempeñan su tarea transportando esos iones de un lado a otro de la membrana neuronal (introducen K^+ en la neurona y extraen Na^+) y la energía que utilizan para ello la obtienen merced a su propia actividad ATPásica; es decir, hidrolizan el ATP y la energía que libera esa hidrólisis se usa para el trasiego de los iones.

El segundo mecanismo es el que permite la comunicación entre neuronas adyacentes mediante sustancias químicas —muy convenientemente llamadas neurotransmisores— que pueden dar continuidad a la transmisión de la información entre neuronas. Los neurotransmisores actúan en unos enclaves, llamados sinapsis, en los que el axón se aproxima de forma íntima a las dendritas de las neuronas adyacentes. Los neurotransmisores se encuentran en el interior de vesículas en la neurona presináptica (la que transmite la información), de manera que, cuando llegan las señales bioeléctricas, se liberan a la hendidura sináptica, que es el espacio entre la membrana de la célula presináptica y la de la postsináptica (la que recibe la información). Acto seguido, se acoplan temporalmente a unas estructuras receptoras en la membrana postsináptica y, como consecuencia, cambia la permeabilidad para con los iones que determinan su potencial, provocando cambios en este que son utilizados como mecanismo computacional en la neurona postsináptica.

En la secuencia que acabo de exponer hay dos fuentes principales de gasto. El más elevado corresponde a todo ese trajín postsináptico. No en balde, la mayor parte de las mitocondrias de las neuronas se encuentran en las dendritas de las células postsinápticas, allí donde se establecen las sinapsis con los terminales de las neuronas presinápticas. En el encéfalo humano se ha estimado que casi tres cuartas partes del gasto de energía es debido a lo que ocurre en las membranas postsinápticas de las sinapsis excitatorias. Una sinapsis excitatoria aumenta la probabilidad de que en la célula postsináptica se generen potenciales de acción (impulsos nerviosos); en el encéfalo humano la gran mayoría son sinapsis en las que interviene el aminoácido glutamato como neurotransmisor. Si la conexión sináptica hace que baje la probabilidad de que se produzcan nuevos potenciales de acción, la sinapsis es inhibitoria.

El otro componente importante del gasto energético es el que se destina a alimentar las bombas de sodio y potasio que se ocupan del trasiego de estos dos iones hacia un lado y otro de la membrana de las neuronas y, cuando corresponde, de las células de la glía. El gasto imputable a la actividad de las células de la glía no representa más de un 5 % del total, a pesar de que hay el

mismo número de estas que de neuronas. La liberación y recuperación posterior de los neurotransmisores son fuente también de una parte muy importante del gasto de energía. Otras actividades consumen una proporción muy pequeña del gasto energético total del encéfalo.

Según las estimaciones de Herculano-Houzel, el consumo de glucosa por neurona difiere muy poco entre especies de mamíferos. Antes de proseguir, conviene aclarar que los datos que ofrezco a continuación expresan el gasto de glucosa «por» neurona y minuto, pero no indican el gasto promedio «de» las neuronas, puesto que el consumo de glucosa y de oxígeno se mide en conjunto para neuronas y células gliales. Por tanto, parte de ese gasto «por neurona» corresponde a la glía, en realidad. Lo que ocurre es que, como hemos visto en el párrafo anterior, las células gliales solo son responsables de un 5% del gasto energético total del encéfalo, por lo que la parte que corresponde a la glía es mínima. El consumo así estimado es de $5,44 \times 10^{-9}$ μmol de glucosa por neurona y minuto. A una tasa de $3,3 \times 10^9$ moléculas de glucosa por neurona y minuto, 1 g de glucosa —equivalente a 1/4 de cucharilla— contiene suficientes moléculas como para alimentar las 86×10^9 neuronas del encéfalo humano durante 12 min. De lo anterior se sigue que hay una proporcionalidad estricta entre el gasto energético de un encéfalo y el número de neuronas que alberga. Ahora bien, no todas las neuronas del encéfalo gastan lo mismo. El gasto en que incurre una neurona cortical es 15×10^{-9} μmol glucosa min^{-1} . El de una neurona cerebelar es $0,9 \times 10^{-9}$ μmol glucosa min^{-1} , muy inferior al de la neurona de la corteza. Es de suponer que esa diferencia se deba a que las corticales establecen un mayor número de sinapsis^[56]. Su mayor tamaño avala, de hecho, esa hipótesis. Además, las neuronas de la corteza están asociadas con más células gliales que las neuronas del cerebelo (aquí también es importante el tamaño de las neuronas, porque las del cerebelo son más pequeñas en promedio), de manera que una parte de ese mayor gasto por neurona estimado para las corticales corresponde, en realidad, a las células gliales asociadas a la neurona. En el cerebelo, con neuronas más pequeñas hay muchas menos células gliales, por lo que la mayor parte del gasto corresponde a aquellas. Llegados a este punto, puede afirmarse que la razón del elevadísimo coste energético del encéfalo humano se encuentra en su enorme número de neuronas. En términos relativos, además, esto se hace aún más evidente, porque el metabolismo de los primates es bastante más bajo que el de los demás mamíferos.

Así pues, el encéfalo humano sale muy caro porque tiene muchas neuronas y la actividad sináptica impone costes unitarios muy elevados.

Herculano-Houzel sostiene, a partir de esos hechos, que el tamaño encefálico de los homínidos está limitado por restricciones fisiológicas fundamentales derivadas de la existencia de esos costes. En su opinión, el número de neuronas en los encéfalos de los gorilas y los orangutanes no es más alto porque sería incompatible con sus grandes masas corporales, sobre todo en el caso de los gorilas. Según sus estimaciones, dado el número de neuronas de sus encéfalos, para poder alimentar un cuerpo de mayor tamaño que el que tienen o un encéfalo con más neuronas tendrían que dedicar a alimentarse una cantidad inviable de tiempo. Una disyuntiva similar habría actuado sobre nuestros antepasados. *Australopithecus afarensis*, con una masa corporal de 38 kg y un encéfalo con 35×10^9 neuronas, habría necesitado dedicar a alimentarse algo más de siete horas diarias, y *Homo habilis*, de 33 kg y con un encéfalo de unas 40×10^9 neuronas, habría necesitado un tiempo similar. Una masa corporal inferior habría permitido a este mantener un encéfalo con un número mayor de neuronas. Ambos se encontrarían justo por debajo del límite del tiempo que pueden dedicar a ingerir, masticar y deglutir la comida. Esta es la razón por la que la científica brasileña se muestra de acuerdo con la hipótesis de Richard Wrangham de que la cocción de los alimentos tuvo que iniciarse con *Homo ergaster*, porque solo de esa forma la comida podía haber proporcionado la energía necesaria para, de manera simultánea, permitir un crecimiento del tamaño corporal y el encefálico como el que experimentó esa especie en comparación con sus coetáneas del mismo género.

En nuestra especie, el metabolismo encefálico da cuenta de la quinta parte del gasto metabólico basal. Es el porcentaje más alto conocido, lo que concuerda con el hecho de que tengamos el encéfalo de mayor tamaño relativo (mayor cociente de encefalización). Pero conviene recordar que, como vimos en el capítulo 8, el gasto metabólico del encéfalo es, en términos relativos, mucho más alto a edades tempranas. Es el periodo vital en que se establecen más conexiones sinápticas en diferentes áreas cerebrales antes de la poda que comienza entre los siete y los nueve años, y se prolonga hasta bien entrada la tercera década de vida. Es también, quizá, la época en la que el aprendizaje es más intenso y esos datos reflejan, precisamente, los costes de aprendizaje.

EVOLUCIÓN METABÓLICA

La corteza prefrontal es la zona que ha experimentado un mayor desarrollo en los últimos millones de años de la evolución de los primates. Está implicada

en funciones asociativas complejas, como el razonamiento, la planificación, el comportamiento social y la inteligencia general. En el linaje humano, la corteza prefrontal del cerebro ha sufrido una expansión anatómica mayor que la del cerebelo, y aunque esta última también ha experimentado un desarrollo considerable en los primates, no se sabe si juega algún papel especial en el procesamiento y ejecución de funciones cognitivas específicamente humanas. En comparación con los encéfalos de otros primates, las áreas asociativas de los lóbulos prefrontal, temporal y parietal de los seres humanos modernos ocupan una proporción especialmente grande de la superficie de la corteza cerebral con respecto a la que ocupan las regiones sensoriales y motoras primarias. A la vez, la conectividad se ha expandido, lo que permite una mayor vinculación de esas áreas corticales de orden superior entre sí y con el cerebelo. Los cerebros humanos han aumentado la conectividad a través de fibras de largo alcance entre diferentes zonas de la corteza.

Basándose en el radio estimado de la luz de las arterias carótidas internas de un conjunto de once especies de homínidos (desde *Australopithecus* hasta *Homo sapiens*) y asumiendo que la tasa metabólica, el flujo sanguíneo y el calibre arterial están íntimamente relacionados, los fisiólogos Roger S. Seymour, Vanya Bosiocic y Edward P. Snelling han perfilado la variación del metabolismo cerebral en el curso de la evolución de los homínidos. De acuerdo con las conclusiones a que ha llegado ese equipo, durante la evolución de nuestro linaje, el tejido cerebral ha elevado de forma sensible su actividad metabólica, hasta el punto de que ha sido más acusado de lo que cabría esperar del aumento del tamaño. La elevación desproporcionada del metabolismo parece estar vinculada con la reorganización del cerebro antes citada (expansión de la corteza prefrontal y de las áreas asociativas) y con el aumento de la proporción de materia blanca (aumento de la conectividad cerebral). Los resultados obtenidos por estos autores sugieren que esos procesos han sido los principales responsables del crecimiento tan intenso de la demanda metabólica.

El rápido aumento del tamaño del encéfalo ocurrido en la evolución humana, especialmente de la corteza cerebral, junto con el notable crecimiento de sus demandas metabólicas, tienen también su correlato en una mayor expresión de los genes implicados en las funciones neuronales y el metabolismo energético, así como —en el plano histológico y en el caso de la corteza— una mayor densidad de células gliales en proporción a las neuronas. En un estudio se identificaron algo más de 100 metabolitos y del orden de 2.000 proteínas en dos áreas encefálicas, el giro frontal superior de la corteza

prefrontal y la zona lateral de la corteza del cerebelo. La principal conclusión del estudio sobre metabolitos y proteínas es que la corteza prefrontal humana ha experimentado una evolución metabólica muy rápida, llegando incluso a cuadruplicar la de la corteza del cerebelo. Expresado en otros términos, la corteza prefrontal del cerebro humano se ha diferenciado metabólicamente mucho más de la de otras especies de primates que la del cerebelo. Así pues, el desarrollo de las habilidades cognitivas que caracterizan a nuestra especie y que nos diferencian de nuestros parientes más cercanos tiene también su correspondencia en una clara diferenciación metabólica encefálica, y más concretamente, en la corteza cerebral. Y esa diferenciación se manifiesta tanto en el conjunto de metabolitos que participan en los procesos neurales propios de esas áreas cerebrales, como en las enzimas implicadas en dichos procesos.

Merece la pena hacer una mención especial del glutamato. La liberación y reciclaje de glutamato consume una importantísima cantidad de energía en la corteza cerebral: entre un 60 y un 80 % de la que proporciona la oxidación de la glucosa en el encéfalo se destina a funciones relacionadas con el trajín de glutamato y con la restauración del potencial de membrana de reposo en esas sinapsis. El glutamato, además de su papel ya citado como neurotransmisor, es un aminoácido que tiene un rol central en el metabolismo neuronal. Pues bien, resulta que probablemente este sea el metabolito que presenta un perfil más diferenciado en la corteza prefrontal humana, pues su concentración es muy inferior a la de las cortezas de chimpancés y macacos, y lo es, además, a lo largo de toda la vida. La razón de esa menor concentración es, seguramente, que está sometido a un reciclaje mucho más intenso en la corteza cerebral de los seres humanos que en la de otros primates, precisamente por estar sometido a un uso tan intensivo. De ese intenso uso y reciclaje se deriva también el mayor gasto energético en que incurren esas sinapsis y el hecho de que en el curso de nuestra evolución el metabolismo del encéfalo haya aumentado en mayor medida que su tamaño, tal y como han observado los fisiólogos Seymour, Bosiocic y Snelling antes citados.

¿PARA QUÉ SIRVE UN ENCÉFALO TAN GRANDE Y CARO?

De alguna forma, desde que me he referido al encéfalo, a su tamaño y a cómo ha variado este a lo largo de la evolución del linaje humano, he manejado el sobrentendido y he llegado a afirmar que un encéfalo de mayor tamaño proporciona mayores capacidades cognitivas y que esa mejor cognición ha resultado un factor de éxito. Creo que se trata de una noción muy extendida.

No obstante, hay que andarse con cuidado con estas cosas, porque la comparación de la capacidad encefálica entre especies no muy emparentadas no es muy aconsejable, sobre todo si son de tamaños corporales muy diferentes. Ahora bien, también creo que si circunscribimos esas afirmaciones a un grupo de especies muy próximas entre sí, esa idea es, en lo esencial, correcta. Cuando, a lo largo de la evolución del linaje humano, se han producido aumentos en la capacidad craneal, sobre todo si esos aumentos lo han sido también en relación con el tamaño corporal, lo lógico es pensar que esos aumentos han estado al servicio y son el reflejo de mayores capacidades cognitivas. De lo contrario estarían incurriendo en un gasto sin objeto y, como ya he señalado en alguna ocasión, la selección natural es una administradora muy exigente: difícilmente admitirá gastos superfluos.

Cada vez que ha aumentado el tamaño encefálico, la contrapartida ha sido una factura energética mayor. Por tanto, si esa tendencia se ha mantenido en el tiempo a lo largo de unos 4 Ma —desde los primeros australopitecos hasta hace unos 100 ka— es porque esa mayor factura energética ha merecido la pena. Lo que suscita mayor controversia, sin embargo, es el factor o factores que han impulsado esos aumentos en la capacidad cognitiva de los homínidos. Y al respecto se barajan hipótesis de dos categorías diferentes. El punto de vista clásico vincula el tamaño encefálico grande a desafíos ecológicos, flexibilidad de comportamiento, innovación y capacidades de aprendizaje social. Una mejor cognición habría permitido un mejor desempeño en un entorno ambiental con diversidad de formaciones vegetales —en mosaico— y, sobre todo, muy cambiante. El conocimiento de los lugares y la época en que encontrar ciertos frutos —que son efímeros y se distribuyen de forma más irregular que las hierbas y hojas—, de las técnicas para acceder y extraer ciertos alimentos que no están disponibles de forma fácil e inmediata, de la gestión de la secuencia de actividades en el curso estacional o de los hábitos de depredadores potenciales, por poner solo unos ejemplos, son parte de un conocimiento ecológico de importancia crítica, sobre todo en periodos de especial escasez. En este marco de respuesta al desafío ambiental, algunos investigadores han propuesto que la selección natural ha favorecido los cambios en el encéfalo de los primates que mejoran la flexibilidad de comportamiento y capacitan a sus dueños para inventar soluciones apropiadas para problemas nuevos y para aprender nuevos comportamientos de los miembros de la propia especie. Los beneficios que se derivan del aprendizaje y la innovación habrían generado las presiones selectivas que favorecieron la expansión y el desarrollo de las partes del encéfalo vinculadas al aprendizaje,

la planificación y la flexibilidad de comportamiento. La capacidad para innovar y para aprender de otros pudieron, en definitiva, mejorar la habilidad para hacer frente a los retos ecológicos.

El otro punto de vista tiene su origen en la década de los ochenta del siglo pasado, pero ha sido promovido, especialmente, por Robin Dunbar. Se puede denominar como la «hipótesis del cerebro social», aunque ha recibido otras denominaciones y ha tenido diferentes versiones. En esencia, lo que proponen sus defensores es que en los primates el sistema social tiene más importancia que en ningún otro orden o grupo de mamíferos, y que la «navegación» o desempeño dentro del grupo social conlleva necesidades cognitivas muy exigentes. En el seno del grupo los animales compiten por el alimento, la pareja reproductiva, los compañeros de acicalamiento y otros recursos valiosos. La vida en el interior de esas sociedades conlleva prácticas tales como el engaño táctico, por ejemplo, cuya gestión desde el punto de vista cognitivo es muy compleja. También forman vínculos que influyen en su participación en coaliciones, redes de intercambio, acceso a recursos y demás. Cuanto mayor es un grupo, más difícil resulta mantener vínculos sociales y registrar la secuencia de relaciones en su seno. La habilidad para operar de manera efectiva en este mundo social complicado puede recompensar una mayor flexibilidad en el comportamiento y favorecer la expansión de las partes del encéfalo vinculadas al aprendizaje y la planificación.

No está claro si los retos ecológicos o los sociales fueron los factores primarios que favorecieron la evolución de grandes encéfalos en el orden al que pertenecemos. Además, esas dos familias de hipótesis no son mutuamente excluyentes. Los primates pueden haber obtenido beneficios tanto de haber sido capaces de hacer frente de forma más efectiva a los retos sociales como de haber sido capaces de dominar retos ecológicos. Alternativamente, las capacidades cognitivas que evolucionaron para uno de los propósitos pueden ser aplicadas en los otros contextos. El debate entre los defensores de unas y otras hipótesis sigue abierto.

Cuando se ha evaluado el efecto que pudieron tener las condiciones ambientales del pasado sobre los hitos más sobresalientes de desarrollo encefálico en los representantes del linaje humano no se han alcanzado conclusiones firmes. No parece que haya una relación clara entre el tamaño del encéfalo y el paleoclima y, de haberla, no es una relación directa. Lo más probable es que la encefalización progresiva haya obedecido a varios factores. El medio ambiente probablemente jugó un papel, ya como una presión directa o por haber obligado a los homínidos a modificar su comportamiento

haciendo uso de hábitats periféricos y más peligrosos, vivir en grupos más grandes o utilizar recursos novedosos. Sin embargo, las variables climáticas no pueden explicar por sí solas ese proceso. Desafortunadamente, hoy no hay forma de conocer la estructura o complejidad de los grupos sociales a partir del registro arqueológico, de manera que no es posible evaluar una posible relación longitudinal entre desarrollo encefálico, por un lado, y tamaño y estructura social por el otro.

Llegados a este punto, hay dos consideraciones que no puedo dejar de hacer. Una es la relativa a las disyuntivas excluyentes. De la misma forma que el bipedismo y la ocupación del suelo reportaron, seguramente, ventajas en esferas diferentes de la actividad de los homínidos del Plioceno, las mayores capacidades cognitivas probablemente también habilitan para su ejercicio en esferas diferentes. Robin Dunbar y colaboradoras denominan a eso «una forma de cognición de dominio general que puede ser utilizada en contextos distintos».

La segunda consideración es que el pensamiento simbólico y el lenguaje no solo han sido consecuencia de ese desarrollo tan sustancial del encéfalo de los homínidos, sino que también han sido un catalizador del mismo. Es, por ello, muy importante contar con más y mejores elementos de juicio con relación al origen del lenguaje, ese otro atributo —biocultural, en este caso— genuina y exclusivamente humano. El lenguaje es el instrumento de socialidad por excelencia, y su desarrollo sin duda impulsó la formación y la estabilidad de grupos humanos que cooperaron entre sí. Por eso, su impacto hubo de ser, como lo es en el presente, múltiple. El mismo instrumento de comunicación que sirve como argamasa del grupo social es el que permite una mejor coordinación a la hora de adquirir recursos esenciales para la supervivencia. Su impacto sobre el desarrollo encefálico, quizá siguiendo una secuencia de retroalimentación positiva, debió de ser muy significativo.

En relación directa con el impacto del lenguaje, merece la pena, para cerrar este capítulo, hacer referencia a la idea expuesta por Peter Richerson y Robert Boyd relativa a la cultura como presión selectiva de la evolución del encéfalo humano. Según estos autores, los cerebros son órganos con una gran flexibilidad fenotípica, por lo que cabe esperar que sus recursos sean utilizados de forma diferente por distintos individuos en un mismo entorno, de forma diferente en distintos entornos y de manera diferente en distintas culturas. Por otro lado, los seres humanos formamos redes culturales muy amplias, en las que se producen intercambios de información a través de distancias sociales y geográficas extensas. Por eso, el aprendizaje es muy

importante, principalmente el aprendizaje social. No solo nos valemos de padres y madres^[57] para aprender, sino que, en nuestro caso, los pares también importan, y mucho. El factor cultural no suele ser tenido en consideración, porque no se aprecia en lo que vale el aprendizaje y el valor adaptativo que tiene lo que aprendemos de los demás. La cultura es, al fin y al cabo, un repositorio de conocimiento acumulado a lo largo de generaciones que se ha seleccionado —no en todos los casos quizá, pero sí en la mayoría— en virtud de su utilidad para el grupo que la posee. Creo que es razonable pensar que las mayores capacidades cognitivas que proporciona un encéfalo de mayor tamaño facilitan la transmisión cultural y que esta, por su parte, constituye un factor que favorece la adquisición de capacidades cada vez más sofisticadas. Se genera, de esta forma, un círculo virtuoso que funciona de acuerdo con un sistema de retroalimentación positiva. El lenguaje, una vez más, tendría en este esquema un papel protagonista.

Nociones de economía doméstica

Los medios materiales para alcanzar los fines son limitados. Hemos sido expulsados del Paraíso. No tenemos vida eterna ni medios ilimitados de gratificación. Dondequiera que miremos, si elegimos una cosa debemos renunciar a otras a las que, en diferentes circunstancias, no desearíamos haber renunciado. La escasez de medios para satisfacer fines de diversa importancia es una condición casi omnipresente del comportamiento humano.

LORD LIONEL C. ROBBINS,
*An Essay on the Nature and Significance of
Economic Science*

La supervivencia a largo plazo de las poblaciones animales solo es posible si sus integrantes son capaces de conseguir alimento, convertirlo en biomasa propia y, con ella, producir estructuras reproductivas (para multiplicarse). Pero siendo necesaria, esa capacidad no es condición suficiente para que las poblaciones perduren. Además, los animales han de asignar los recursos adquiridos a diferentes fines, de manera que los descendientes que alcanzan a su vez la edad reproductiva garanticen la continuidad en el tiempo de la población a la que pertenecen. Esto, que puede resultar fácil de expresar para quienes estamos interesados en la vida animal, no es tan fácil de concretar en cada individuo o en cada población. Los fines posibles son variados: crecimiento corporal, producción de gametos, deposición de reservas de energía, generación de células inmunitarias, etc., y como los recursos son por definición escasos, la asignación a unos fines se produce en detrimento de la asignación a otros. Las cosas se complican más si pensamos que las condiciones ambientales en las que se desenvuelven las poblaciones influyen de forma decisiva en estos asuntos.

ESTRATEGIAS VITALES

Somos concebidos, crecemos, nacemos, mamamos y volvemos a crecer, luego ya no, (algunos) maduramos, (algunos) nos reproducimos, luego ya no, y finalmente (todos) morimos. La vida de los seres humanos está jalonada por esa serie de eventos sucesivos, aunque es cierto que se puede truncar en cualquier momento. Una secuencia similar vale para la mayoría de los mamíferos. Expresado de modo más formal, los hitos de la vida de los mamíferos son la concepción, el nacimiento, el destete, la madurez sexual, el final de la edad reproductiva y la muerte. Al conjunto de «decisiones»^[58] que toman los individuos de una población o linaje con respecto a la ubicación temporal de esos hitos, se le denomina «estrategia vital»^[59] y tiene múltiples consecuencias de diversos órdenes. Hay una serie de rasgos, condicionados por esas decisiones, que son susceptibles de influir en la aptitud biológica. Algunos, quizá los más importantes, son el tamaño con que nacen las crías; el patrón o curva de crecimiento; la edad y tamaño en el que se alcanza la madurez sexual; el número, tamaño y proporción de sexos de las crías; las inversiones en la reproducción propias de cada edad o tamaño; la probabilidad de morir en función de la edad o del tamaño; y la longevidad. Hay otros rasgos que también influyen y son influidos por esas decisiones, como son el nivel metabólico (relacionado directamente con la actividad física y biológica), la asignación de recursos al encéfalo, el volumen de las reservas de energía y otros.

Antes de seguir adelante, debo introducir un concepto para cuya denominación no he encontrado ninguna expresión plenamente satisfactoria en castellano. Es la expresión inglesa *trade-off*, un tecnicismo, pero un tecnicismo necesario. En el contexto que nos interesa es una especie de disyuntiva o dilema en el que se enfrentan dos alternativas, normalmente cuantitativas, de manera que, si se destinan más recursos a una función o tarea, no hay más remedio que destinar menos a otra. Concretando, los recursos pueden ser de tiempo, energía, nutrientes o cualquier otro. Hay quien traduce *trade-off* como compensación, contrapartida, compromiso o intercambio. No me convence ninguna, aunque todas captan algo del concepto, por lo que finalmente he optado por recurrir a la expresión original en inglés o utilizar la palabra «disyuntiva».

Las «decisiones» reproductivas están sometidas, al menos, a dos *trade-offs*. Uno es el que contrapone el esfuerzo reproductor actual al futuro. En principio, cuanto mayor es el esfuerzo que dedica un animal en un evento

reproductivo a crear y sacar adelante a su progenie, menor es la cantidad de recursos con que podrá contar para destinar a los siguientes; es decir, la reproducción tiene costes. Puede ocurrir, incluso, que los recursos gastados hoy comprometan la supervivencia o viabilidad del propio animal y, por consiguiente, disminuyan la probabilidad de que pueda volver a reproducirse; los costes, en este caso, son de supervivencia. Otra forma de expresar estas nociones es que hay un *trade-off* entre el valor reproductivo actual y el valor reproductivo residual. El valor reproductivo actual no tiene demasiado misterio. Es lo que un individuo destina a la reproducción en el momento presente. El valor reproductivo residual es el que, dadas ciertas condiciones, cabe esperar en el futuro. Esta es una noción más compleja que la anterior. Para calcularlo se tiene en cuenta la probabilidad de supervivencia de los individuos de la población y la fecundidad esperable para los eventos reproductivos futuros, que suele depender del tamaño o de la producción anual de biomasa de los parentales. Por eso, hay que poder estimar el tamaño en momentos futuros de la vida (mediante una curva de crecimiento) o la producción de biomasa esperable, que, a su vez, suele ser función del tamaño corporal; aunque también depende, lógicamente, de la disponibilidad de recursos. Las cosas se complican cuando el esfuerzo reproductor actual condiciona la tasa de mortalidad futura y, por tanto, la probabilidad de supervivencia en años sucesivos.

Dado que los animales han de «decidir» si destinan más o menos recursos a reproducirse en un evento determinado y puesto que esa decisión influye en la magnitud del esfuerzo que pueden dedicar en el futuro, es importante acertar y tomar la decisión óptima, la que proporciona el mejor resultado posible. Pero ¿cuál es esa decisión? ¿Cuál es la proporción de la biomasa producida dedicada a la reproducción que ofrece el mayor número de nuevos individuos viables? La respuesta depende de varios factores. Tal vez los más determinantes son el volumen de recursos de que dispone el individuo que se reproduce, lo predecible que sea en su entorno su abundancia, la probabilidad de morir a causa de factores ambientales y cómo varía esa probabilidad dependiendo del tamaño corporal, así como los costes de supervivencia de la reproducción que he citado antes.

La otra disyuntiva es la que opone la cantidad a la calidad del número de descendientes. Cuanto mayor es el tamaño de la camada o de la puesta, menos son los recursos que pueden destinarse a cada una de las crías, por lo que su probabilidad de supervivencia será también menor. Cuando la progenie es pequeña —una única cría en cada evento reproductor, en el caso más extremo

— el volumen de recursos que se le puede dedicar es máximo, por lo que la probabilidad de supervivencia de ese único nuevo ejemplar es mucho mayor. Como ocurre con el esfuerzo reproductor, tampoco en este aspecto hay una respuesta única a la pregunta de cuál es la decisión óptima.

RIESGO O PRUDENCIA

No es casual que ciertos rasgos aparezcan asociados con frecuencia. Limitando el análisis a los mamíferos, los animales que se empiezan a reproducir a una edad temprana suelen tener menor tamaño, tiempo de gestación más corto, camada grande, alta mortalidad y, en consecuencia, una vida breve. De quienes exhiben esos rasgos o una mayoría de ellos decimos que tienen una estrategia vital arriesgada. Por el contrario, los que se empiezan a reproducir a edades más tardías suelen tener mayor tamaño, tiempo de gestación más largo, camada más pequeña, mortalidad más baja y, lógicamente, una vida más prolongada. De ellos decimos que tienen una estrategia prudente o conservadora. Los de estrategia arriesgada, al empezar a reproducirse pronto, detraen recursos del crecimiento corporal, por lo que tienden a ser de pequeño tamaño. Los animales que tienen camadas pequeñas pueden invertir más en el mantenimiento de sí mismos y alargar de esa forma la duración de su vida. El abanico de estrategias vitales forma un continuo que va de lo que podríamos denominar una vida rápida a una lenta. Lo rápido acaba pronto y lo lento dura más. Esto, que aplicado a nuestra experiencia mundana puede entenderse de forma metafórica, adquiere en las vidas de los animales un sentido definitivamente literal.

Estas cosas se prestan a complejos análisis matemáticos, pero aquí, como es lógico, prescindiré de ellos (me temo que tampoco sabría explicarlos debidamente) y recurriré a comparar posibilidades alternativas para que se comprenda la lógica subyacente a las decisiones óptimas. Tiene poco sentido, por ejemplo, dedicar energía a reproducirse en el futuro si las perspectivas de llegar con vida a ese futuro son mínimas. Probablemente por eso, la selección natural propicia estrategias de vida rápida en las poblaciones o especies sometidas a un alto riesgo de depredación. Si abundan los depredadores y, por esa razón, las perspectivas de supervivencia a medio plazo son bajas, tiene poco sentido no reproducirse ahora y dejarlo para más adelante. En esta situación, lo más probable es que los individuos que maduran rápidamente y que empiezan a reproducirse a edades tempranas dejen más descendencia viable que aquellos que maduran más lentamente. Algo parecido ocurre en

entornos en que abundan los parásitos susceptibles de causar la muerte o de debilitar gravemente a su huésped; un organismo que debe dedicar una parte considerable de sus recursos a combatir parásitos sufrirá una merma que le hará más difícil o imposible alcanzar un tamaño mayor. En esos casos, la estrategia óptima consiste en reproducirse rápidamente y tener una prole extensa porque es posible que alguna de sus crías llegue, a su vez, a reproducirse; con una única cría lo tendría muy difícil.

Otros factores ecológicos pueden favorecer estrategias de vida más lentas y largas. Supongamos que la competencia por los recursos es intensa y que los animales de mayor tamaño tienen mayor probabilidad que los pequeños de salir airosos de esa competencia. En esta situación, los animales pequeños se encontrarán en desventaja y puede resultar beneficioso invertir más energía en hacerse grande (crecimiento somático), incluso si esa inversión retrasa la maduración reproductiva. El grado de predictibilidad de los recursos también puede condicionar la estrategia reproductiva. Si la abundancia o escasez de recursos se alternan de forma irregular, puede resultar conveniente repartir el esfuerzo reproductor en periodos de tiempo largos, lo que, de hecho, implica reducir el esfuerzo dedicado a la reproducción. Las estrategias vitales que caracterizan a los organismos reflejan el efecto neto de este tipo de presiones ecológicas. Estas son posibilidades teóricas en las que solo he considerado la actuación de un factor; todo se complica cuando varios de estos factores — abundancia de recursos, incidencia de la depredación, patógenos, predictibilidad del entorno y otros— se combinan de formas diversas. La casuística es muy amplia, pero espero haber sabido explicar la lógica subyacente.

La selección natural es exigente, no da su visto bueno a rasgos costosos si no reportan beneficios que superen los costes. Es más, la magnitud de la inversión que hacen los organismos en un rasgo en concreto depende del beneficio que cabe esperar de esa inversión. Por ese motivo, cuando cambian las condiciones ambientales de manera que se ve afectada la viabilidad de la progenie —entendida como la probabilidad de que alcance la edad reproductora— la estrategia de vida deberá ajustarse en respuesta a esos cambios, de manera que la aptitud no se vea perjudicada o no se reduzca demasiado. Dado que los rasgos de la estrategia suelen estar, como acabo de señalar, agrupados, las presiones selectivas que actúan sobre uno a menudo influyen, igualmente, en los otros. Por otro lado, si bien es cierto que ciertos rasgos caracterizan a las especies, también lo es que esos rasgos suelen ser, en una misma especie, diferentes en los individuos de poblaciones expuestas a

condiciones ambientales distintas. Es más, los individuos de una misma población pueden modificar ciertas «decisiones» reproductivas o de crecimiento en respuesta a cambios en las condiciones ambientales. Por ejemplo, una reducción drástica de los recursos de un año para otro puede provocar la supresión temporal de la actividad reproductora para, al menos, no poner en riesgo la supervivencia de (normalmente) la madre. Las hambrunas provocan infertilidad; es fácil que las mujeres que pierden sus reservas de grasa, por ejemplo, pierdan la regla de forma temporal y dejen de ovular regularmente.

Como grupo, y en comparación con el resto de los mamíferos, los primates tenemos, en mayor o menor grado, estrategias vitales prudentes. Tendemos a reproducirnos relativamente tarde y a crecer hasta tamaños comparativamente grandes, y también tenemos baja fecundidad, tiempos de gestación largos, camadas pequeñas —con frecuencia de una única cría—, desarrollo lento, vida larga y un encéfalo grande en relación con el tamaño corporal. Comparados con la mayor parte de los demás animales, nos basamos más en el aprendizaje para adquirir el conocimiento y las habilidades que necesitamos para sobrevivir y reproducirnos con éxito. No obstante, también hay cierta diversidad dentro del orden. Los monos tienen cerebros relativamente mayores y estrategias de vida más lentas que los estrepisirinos, y los hominoideos tenemos encéfalos mayores y estrategias de vida más lentas que los monos. En los seres humanos actuales esos rasgos se han exagerado al extremo. La complejidad cognitiva —dependiente, en buena medida, de la encefalización— ha alcanzado en nuestra especie las cotas más altas conocidas, y nuestra longevidad también es muy alta. Esa vinculación, por cierto, tiene todo el sentido, ya que una encefalización pronunciada ha de ser especialmente valiosa para un animal longevo. ¿Qué sentido tendría producir un encéfalo muy grande (y caro) si a las primeras de cambio su poseedor va a morir y no puede rentabilizar la inversión? Para ese viaje tan corto no habría necesitado una capacidad cognitiva tan grande y sofisticada. Con alforjas más pequeñas le hubiese bastado y las habría dedicado a tener más crías. Lo curioso de la estrategia vital humana es que, aunque es lenta y prudente —puesto que dedicamos mucha energía a cuidar nuestro propio organismo—, también nos las hemos arreglado para reproducirnos con una relativa celeridad, mayor, de hecho, que la de los demás homínidos. Vamos por el carril lento de la vida, pero somos los homínidos que circulan a mayor velocidad por ese carril.

LONGEVOS

Recordemos que los primates, con carácter general, tienen un metabolismo bajo en comparación con el del resto de los mamíferos. Su éxito se ha basado, en gran parte al menos, en limitar su nivel de actividad. De hecho, un nivel metabólico bajo es indicio de un nivel general de actividad también bajo, incluyendo la vinculada a la producción de nuevo tejido —y, por tanto, nuevos individuos en la población— y la asociada con la actividad física para adquirir recursos. Disponen, por ello, de cantidades limitadas de energía para destinar a funciones productivas. Pues bien, bajo esas condiciones sería muy arriesgado destinar una proporción importante de los escasos recursos que obtienen a producir nuevos individuos en muy poco tiempo. En vez de eso, priorizan el crecimiento somático, posponiendo la reproducción hasta haber superado los primeros años de vida. El crecimiento corporal tiene prioridad, por lo tanto, y es importante destinar todos los recursos posibles a adquirir una configuración física fuerte. Eso los protege de los depredadores, los fortalece frente a los patógenos y los capacita para adquirir más recursos. Como consecuencia, estos animales tienden a vivir más tiempo. Son longevos, más cuanto mayor sea su tamaño corporal o su masa de adultos.

La longevidad es un rasgo complejo. Cuando nos referimos a animales no humanos, tendemos a pensar que es meramente la consecuencia de una baja mortalidad. Dicho así parece una obviedad, pero verán que no lo es tanto. Una baja mortalidad puede producirse por tres causas. Puede obedecer, por un lado, a que los factores ambientales susceptibles de causar la muerte de los animales de una especie no tengan especial incidencia. Por otro lado, si los individuos de la población no se reproducen o destinan un esfuerzo mínimo a esa tarea, no habría costes de supervivencia ocasionados por la reproducción. Y, en tercer lugar, puede que los animales en cuestión estén programados para vivir largo tiempo.

De una forma o de otra, todos parecemos tener una duración de vida máxima: un tiburón ballena quizá pueda vivir hasta los 400 años, pero ni usted ni yo, salvo que medie algún descubrimiento científico espectacular, lo lograremos. En ninguno de los dos casos la longevidad viene determinada de forma directa por la incidencia de posibles depredadores, sino que se trata de un rasgo propio de las especies, un rasgo que forma parte de sus estrategias de vida. Por otro lado, no es fácil deslindar los efectos de los factores extrínsecos —ambientales— de los intrínsecos —reproductivos o programación biológica— que causan la muerte. De hecho, es lógico que los animales que sufren

menos la mortalidad causada por factores ambientales experimenten menores niveles de mortalidad intrínseca; también sucede al contrario, pues carecería de sentido que un animal sometido a un alto riesgo de morir bajo las fauces de un depredador o bajo el acoso de unos patógenos estuviese programado para vivir muchos años. Eso explica que los animales arborícolas —entornos más a salvo de la acción de los depredadores que el suelo o las masas de agua— tiendan, además, a vivir más tiempo incluso en ausencia de depredadores.

De acuerdo con la teoría evolutiva, las variantes genéticas que eventualmente pudieran promover la longevidad no se seleccionan en los animales que mueren jóvenes por causas ambientales: no les daría tiempo a experimentar las ventajas de la mayor longevidad potencial. Sin embargo, en aquellas especies más a salvo de riesgos extrínsecos de mortalidad, las variantes que propician individuos más longevos —porque destinan más recursos a protegerse— sí resultan seleccionadas, porque llegan a vivir más y al reproducirse a edades más avanzadas pueden transmitir los genes de la longevidad a la descendencia.

Dos características de los primates parecen favorecer la longevidad. Por un lado, la mayor parte de las especies son arborícolas. Pertenecen a ese selecto grupo que se encuentra, por haberse ido por las ramas, más a salvo de lo que lo estaría en el suelo. Cabe pensar, por tanto, que también estén programados para vivir más años. Además, y en relación directa con los otros rasgos «prudentes», su velocidad vital es baja, factor que propicia una longevidad prolongada.

La actividad metabólica de un individuo es el reflejo de su «velocidad vital» (*rate of living*) y existe una relación inversa entre la longevidad y la actividad metabólica de los animales; es decir, cuanto más intenso es el metabolismo y, por ende, la actividad biológica que refleja, menor es la duración de la vida. Es posible que esa relación inversa obedezca a varias causas, pero una a la que se concede especial relevancia es al daño oxidativo, que es mayor cuanto mayor es el nivel de actividad metabólica. Así, el deterioro que causa el estrés oxidativo al ADN, las proteínas y otras macromoléculas sería un factor responsable del acortamiento de la vida. En resumidas cuentas, los primates tenemos un metabolismo más bajo que el resto de los mamíferos placentarios y es muy posible que ese inferior metabolismo sea, en última instancia, el responsable de que crezcamos más lentamente, de que nos reproduzcamos menos y de que seamos más longevos. Podemos vivir con menos recursos que el resto de los mamíferos; en otras

palabras, podemos circular por el carril reservado a los vehículos lentos de la vida.

Los seres humanos mantenemos, en lo esencial, esos rasgos, si bien nos hemos desviado ligeramente de las tendencias principales de dos formas: tenemos, por un lado, un metabolismo más alto que el de los homínidos con los que estamos más emparentados (capítulo 8) y también que el de los demás primates, y nos reproducimos con una intensidad algo más alta que nuestros parientes más próximos de tamaño semejante. Y lo bueno es que no parece que estas desviaciones hayan menoscabado nuestra longevidad. Lo más probable es que el principal factor protector sea la capacidad cognitiva, pues gracias a ella podemos tomar decisiones que nos proporcionan una mayor seguridad y, por tanto, que se hayan seleccionado variantes genéticas que la propicien. Y visto desde el otro lado, un animal que vive mucho tiempo obtiene un mayor beneficio de la energía que destina tanto a la construcción como al mantenimiento de su encéfalo que el que obtendría un animal que vive poco tiempo. Esto no quiere decir que todos los animales longevos deban necesariamente tener grandes encéfalos —aunque la mayoría los tienen, ya sea en términos relativos o absolutos—, porque también se puede llegar a ser longevo beneficiándose de rasgos que no propicien una mayor habilidad cognitiva. Ese es el caso de los perezosos, por ejemplo, que basan sus largas vidas en una combinación del recurso a la mínima actividad posible (= mínimo estrés oxidativo), junto con una condición arborícola protectora, acompañada de su carácter críptico. No parecen los animales más divertidos del mundo, pero no se apuran por nada. A veces (solo a veces) da envidia tanta placidez.

LOS TEJIDOS CAROS REVISITADOS

El encéfalo —la máquina de la mente, en afortunada expresión del neurocientífico Xurxo Mariño— gobierna las interacciones del organismo con su entorno. Su aumento de tamaño en la evolución de nuestro linaje (capítulo 10) ha sido atribuido a factores ecológicos, sociales o, (en mi opinión) más probablemente, a la combinación de unos y otros, con el efecto acelerador añadido de los consiguientes círculos virtuosos. Sin embargo, sabemos que el tamaño del encéfalo está sometido a las limitaciones energéticas que afectan a todos los vertebrados, por lo que unas presiones selectivas —las derivadas de las ventajas de ese mayor tamaño— han podido oponerse a otra: las virtudes del ahorro.

Llega el momento de retomar la hipótesis de los tejidos caros (capítulos 4 y 7). Empezaré recordando que, en promedio, los primates no humanos dedican entre un 8 y un 9 % de la energía metabólica a sostener la actividad del encéfalo en condiciones de reposo. Los que consumen una dieta energéticamente pobre se caracterizan por tener un encéfalo comparativamente pequeño y, al contrario, los que lo tienen de un tamaño mayor que lo que cabría esperar —y, por tanto, le dedican una mayor proporción de la energía metabólica— son los que disfrutaban de una dieta rica, con una presencia importante de carne. El caso más claro, aunque no el único, es el de nuestra especie, que le dedica un 20 % del gasto metabólico en reposo. La hipótesis de Leslie Aiello y Peter Wheeler partía del supuesto de que nuestros antepasados disponían de un presupuesto más o menos fijo de ingresos de energía, de manera que si se gastaba más en un capítulo presupuestario (tejido encefálico) había que gastar menos en otro (tejido digestivo). O a la inversa: si se podía ahorrar en uno, se disponía de más energía que dedicar al otro. En virtud de ese *trade-off*, el aumento del tamaño encefálico fue posible gracias a la disminución del tamaño del sistema digestivo. Esta hipótesis se ha ilustrado a menudo con la imagen de un tubo digestivo de chimpancé junto a la del correspondiente humano, por un lado, y los dos encéfalos por el otro. El ahorro en el capítulo digestivo, según los proponentes de la hipótesis, habría sido posible gracias al cambio de dieta que se produjo en algún momento de la trayectoria evolutiva del género *Homo*: aumentó la proporción de carne, que tiene más calorías, es más fácil de digerir y, por si todo eso fuera poco, proporciona vitamina B3.

Otro elemento destacable de la «hipótesis de los tejidos caros» es que asumía que las tasas metabólicas en reposo de las diversas especies de homínidos, humanos incluidos, son similares. Sin embargo, en un análisis de un conjunto amplio de mamíferos se llegó a la conclusión de que en ese gran grupo los aumentos del tamaño encefálico (una vez descontado el efecto del tamaño corporal) van a menudo acompañados por elevaciones del metabolismo basal. Es más, si el análisis se circunscribía a los primates, el fenómeno era más evidente. Los autores del estudio concluyeron, en buena lógica, que los mamíferos tienden a satisfacer los costes energéticos de los cambios evolutivos del tamaño encefálico mediante alguna combinación de dos posibles tácticas: una mayor adquisición de energía o la reducción de la destinada a otras funciones, como crecimiento, reproducción, digestión o locomoción. Lo mismo cabe decir sobre los primates, pero con mayor claridad, si cabe. Este es un punto relevante, porque cuestiona uno de los

supuestos esenciales de la hipótesis de los tejidos caros, la de que la transición a un encéfalo de mayor tamaño ha sido neutral en términos de gasto metabólico. En otras palabras, dado que uno de los «capítulos presupuestarios» de gastos había crecido, se volvían imprescindibles mayores ingresos.

La hipótesis de los tejidos caros fue también puesta en cuestión al correlacionar los tamaños de varios órganos (corazón, estómago, intestinos, riñones, bazo e hígado) y el del encéfalo en una muestra de cien especies de mamíferos que incluía, a su vez, veintitrés de primates. En contraste con las predicciones de la hipótesis citada, no se ha encontrado ninguna correlación negativa entre el tamaño del encéfalo y el del sistema digestivo o el de cualquier otro órgano muy activo metabólicamente. Por tanto, la hipótesis de los tejidos caros no sería válida para explicar la variabilidad entre especies en el tamaño encefálico de los mamíferos, algo que pondría en cuestión la idea del *trade-off* o disyuntiva evolutiva entre tamaño encefálico y tamaño visceral en los homínidos.

Las autoras del análisis proponen dos posibles explicaciones para el gran desarrollo encefálico de nuestra especie sin necesidad de acudir a la hipótesis de los tejidos caros. Según la primera, nuestros antepasados habrían sido capaces de conseguir más energía (alimento) y eso nos habría permitido hacer frente a las necesidades de un encéfalo más grande. Ese aumento habría sido posible mediante tres posibles vías (no excluyentes entre sí). Una consistiría en mejorar la calidad del alimento consumiendo más carne y médula ósea y, a partir de un momento dado, cocinando los alimentos. Los individuos más capaces y el grupo en su conjunto también pudieron aportar alimento a los miembros con mayores limitaciones para aprovisionarse por sí mismos, como embarazadas, madres lactantes y niños. Por último, un cerebro más desarrollado habría proporcionado capacidades cognitivas que quizá mejoraron y estabilizaron a lo largo del tiempo la obtención de alimento.

Según la segunda explicación, nuestros ancestros habrían reducido el gasto energético en términos globales. Parte del ahorro pudo producirse reduciendo los costes de la locomoción al adquirir un bipedismo más eficiente que el de los primeros homínidos, cuya estructura corporal mantenía características intermedias entre las de los humanos modernos y las de sus antepasados. Y la otra parte pudo ahorrarse adoptando una estrategia vital más lenta, con menor producción de biomasa propia y, por lo tanto, menor crecimiento y reproducción. De hecho, se ha constatado que los recursos metabólicos necesarios para hacer crecer grandes encéfalos retrasan la

madurez reproductiva. Esa menor producción habría conllevado unos costes metabólicos inferiores, pero no habría conducido a menores tasas reproductivas en términos efectivos, ya que las crías de las especies de estos homínidos habrían tenido una mayor supervivencia, gracias a las ventajas de un mejor cuidado parental y de una crianza cooperativa.

En mi opinión, sin embargo, la ausencia de correlación entre el tamaño encefálico y el del digestivo para el conjunto de mamíferos no es suficiente para refutar la hipótesis de los tejidos caros. Que en la comparación entre especies de mamíferos apenas se observe que varíen conjuntamente esos dos tamaños no quiere decir que a lo largo de la evolución de los homínidos no se haya producido una sustitución de unos tejidos caros por los otros. La anatomía y fisiología digestiva humana se han ajustado al modelo omnívoro o, incluso, carnívoro, y ese hecho ha tenido que tener consecuencias energéticas importantísimas. En esa aproximación ha habido un descenso en los costes de mantenimiento y operación del tejido digestivo, que han podido destinarse a otros cometidos. Por otro lado, las propuestas formuladas por las autoras del estudio tampoco son excluyentes. Creo que más importante que esta falta de correlación negativa entre tamaños de diferentes órganos es el hecho antes señalado de que el metabolismo de los primates de encéfalos de mayor tamaño es también más alto que el de los de menor tamaño. Hay ahí un gasto energético adicional en los primates de encéfalo más voluminoso que debe ser satisfecho.

AMORTIGUADORES

En los mamíferos, cuanto mayor es el tamaño del encéfalo de una especie, menor es el de sus depósitos de grasa. Esa correlación negativa es más significativa para el conjunto de mamíferos arborícolas que para los que viven en el suelo, seguramente porque es más costoso mover depósitos de grasa al trepar que desplazándose por el suelo. Por tanto, la encefalización y la formación de depósitos de grasa serían estrategias compensatorias alternativas frente al riesgo de ayuno. La encefalización es más sofisticada, pues hace recaer en la mayor capacidad cognitiva la defensa frente a una eventual escasez de alimento. El contar con un depósito de grasa es, por el contrario, una estrategia mucho más sencilla y, desde luego, más directa, pues se trata, simplemente, de acumular en periodo de bonanza para cuando vienen mal dadas. La utilización de depósitos de reservas neutralizaría las consecuencias de limitaciones inmediatas de carácter energético. Al introducir un lapso de

tiempo entre el ingreso de energía y su uso, las alternativas posibles en términos de estrategias vitales pueden desvincularse de la variabilidad imprevisible o previsible (estacional) de las condiciones ecológicas. Lo curioso y más interesante es que nuestra especie se las ha arreglado para disponer de los dos recursos, encéfalo de gran tamaño y un buen depósito de combustible en forma de reservas lipídicas.

Una de las ideas expuestas en el apartado anterior para explicar el gran desarrollo del encéfalo humano sin necesidad de recurrir a la hipótesis de los tejidos caros es que los primeros representantes del género *Homo*, al desplazarse por el suelo de forma más eficiente que los primeros homínidos, tuvieron un cierto margen para reducir el gasto metabólico y así pudieron dirigir parte del ahorro al encéfalo. Sugerir, como hacen sus proponentes, que por un lado quizá se ahorró energía con una locomoción más eficiente y, a la vez, se produjo una aceleración metabólica se me antoja un tanto contradictorio. Si hubo tal aceleración, como parece ser el caso, la mayor actividad metabólica habría estado al servicio de una mayor actividad con carácter general, tanto hacia el exterior, orientada a conseguir más y mejor alimento, como al interior, para mantener los órganos vitales funcionando a pleno rendimiento y satisfaciendo las necesidades derivadas de un aumento en la producción de biomasa propia. Y ello sin perjuicio de que la locomoción también se hiciese más eficiente, lo que habría permitido destinar aún más energía a otros fines, pero no necesariamente al ahorro.

Ha llegado, por tanto, el momento de retomar la propuesta de Herman Pontzer sobre la «revolución metabólica» con la que cerré el capítulo 8. La idea se basa en la observación de que los seres humanos tenemos un mayor gasto energético que el resto de los homínidos y en general mayores flujos de energía también, con la excepción de los gorilas machos adultos. Además, almacenamos más reservas de grasa que los otros primates antropomorfos y solo en los seres humanos hay diferencias significativas entre los dos sexos, con una mayor proporción de grasa corporal en las mujeres. Nos encontramos, por tanto, frente a una paradoja fisiológica, dado que en nuestra especie no parece haber disyuntiva entre acumular grasa o tener un encéfalo grande porque ambos fenómenos ocurren a la vez. La explicación a esta aparente paradoja radica, según Pontzer, en la «revolución» o «aceleración» metabólica, precisamente. Esa aceleración permitió, entre otras cosas, canalizar más energía hacia el encéfalo o, también, aumentar la producción y, por tanto, el crecimiento corporal o el esfuerzo reproductor. Ahora bien, más allá de sus consecuencias positivas, la aceleración también entrañaba el riesgo

de agravar el impacto de las variaciones, estacionales o de otro tipo, de la disponibilidad de alimento, dado que el mayor gasto energético inherente expuso a los seres humanos a un mayor riesgo de incurrir en déficits energéticos. En ese contexto, el disponer de depósitos de grasa pudo haber sido esencial para proporcionar un colchón energético de seguridad. Parece muy probable que una variabilidad estacional intensa en la cantidad de alimento disponible (característica del paisaje en mosaico de África oriental hacia el final del Plioceno) impulsase la estrategia que ha consistido en combinar, durante las épocas de vacas flacas, el recurso a diversas actividades extractivas y el uso de herramientas (un amortiguador cognitivo), con la mayor capacidad para almacenar depósitos de grasa (un amortiguador fisiológico).

Por último y retomando también la hipótesis de los tejidos caros, tampoco el hecho de que el metabolismo de los humanos sea más alto que el de los otros homínidos nos lleva a refutar la hipótesis en cuestión. Es cierto que en su formulación original el supuesto de partida era que lo que se dejaba de gastar en un sistema se gastaba en el otro, pero también lo es que las subidas del metabolismo basal y del total no aminoran la importancia de la reducción del tamaño del sistema digestivo, la eficiencia locomotriz, el cambio en la dieta o la provisión materna de alimento a las crías en el linaje homínido, sino que colocan estas adaptaciones en un marco energético diferente. El aumento del metabolismo expuso a los individuos a un mayor riesgo de sufrir los efectos adversos de eventuales periodos de escasez, y eso generó una fuerte presión selectiva para adaptaciones que lo mitigasen. Es en ese contexto en el que debe valorarse la importancia de las reservas lipídicas en nuestra especie; mal que nos pese a algunos, constituyen un ahorro valioso, un verdadero amortiguador de la adversidad. Han sido o son, con toda probabilidad, todo un seguro de vida. Seamos, pues, comprensivos con ellas.

FINES ALTERNATIVOS

He asumido que una vez que se produjo la aceleración metabólica en nuestro pasado el nivel metabólico ha permanecido relativamente constante. Pero ¿es realmente esto así? ¿Permanece constante el metabolismo? La respuesta seguramente dependerá de cuál sea el metabolismo al que nos referimos, cuál la componente concreta del gasto. En teoría, al menos, dado que el gasto basal cubre —como su propio nombre indica— actividades básicas, no debería variar. Esto, sin embargo, no es del todo cierto, ya que sabemos que,

dependiendo de las circunstancias y necesidades, algunas actividades pueden posponerse o atenuarse (pero no otras).

Vayamos por partes. Para empezar, no parece que tenga mucho sentido reducir el metabolismo vinculado a la obtención, digestión y absorción del alimento porque, al fin y al cabo, sin esas actividades no habría ingresos; por tanto, debemos asumir que ese es un gasto inevitable siempre que se absorba alimento. Ocurre lo mismo en la vida económica humana: siempre hay gastos inherentes a la obtención de ciertos ingresos; no en balde, hasta la declaración de la renta incluye una previsión al respecto. Por otro lado, en ausencia de ingresos de energía no debería haber gasto alguno de síntesis de nuevos tejidos salvo, quizá, el destinado a reparar daños; también en este caso hay situaciones análogas en nuestra experiencia cotidiana: no parece muy aconsejable dedicar recursos a adquirir una vivienda, por ejemplo, si nos hemos quedado sin trabajo y los ahorros escasean. La regulación térmica, salvo condiciones particularmente exigentes, no impone grandes costes, más allá de lo que representa la necesidad de mantener un metabolismo elevado con carácter general; por otro lado, no es estrictamente necesario mantener todo el organismo a la misma temperatura en todo momento. El paralelismo con la vida cotidiana vuelve a ser claro: pensemos en el uso doméstico de la calefacción. Sin embargo, hay dos situaciones en las que se pueden producir desajustes de consecuencias negativas debido a la competencia por los recursos entre diferentes subsistemas metabólicos. Una es la infección por patógenos y la respuesta que le da el sistema inmunitario. Y la otra, el conflicto que en ocasiones se plantea entre actividad física y la satisfacción de otras necesidades. Las vemos a continuación.

Sean cuales sean los organismos que las causan, las infecciones parasitarias han de ser combatidas; esta es una tarea esencial, de lo contrario podrían derivarse consecuencias mortales o, al menos, muy dañinas para el individuo, porque suelen conducir a una merma en la capacidad para obtener recursos y, en ocasiones, a una reducción directa del potencial reproductor (por castración parasitaria, por ejemplo). Por esa razón, en entornos con una alta carga de patógenos, el organismo prioriza la función inmunitaria a costa del crecimiento. En los países en vías de desarrollo, por ejemplo, los niños y niñas que sufren más enfermedades infecciosas crecen menos, y quienes son vacunados contra diferentes enfermedades crecen más. Entre los niños de los pueblos recolectores-horticultores shuar, por ejemplo, los chicos y chicas con niveles más altos de inmunoglobulina-E (una respuesta inmunitaria a la infección por parásitos intestinales) tienen estatura más baja, y el crecimiento

se ralentiza durante los periodos de alta actividad inmunitaria. Además, aquellos que tienen más grasa corporal no crecen menos cuando sufren infecciones agudas; las mayores reservas de energía (en forma de grasa) permiten a esos niños invertir en la respuesta inmunológica sin que disminuya su crecimiento.

En el capítulo 8 vimos relaciones similares entre las respuestas inmunitarias y el crecimiento en los niños de las poblaciones tsimane que viven en las tierras bajas de Bolivia, donde los biomarcadores de inflamación se asocian con una menor estatura y reducidas reservas de grasa corporal en niños y niñas de dos a diez años. Estos «intereses enfrentados» no se limitan a las comunidades agrícolas de países en desarrollo. En el Reino Unido, una mayor actividad inmunitaria se asocia con una estatura más baja y menor peso en la infancia que los propios de cada edad. Estos resultados también son indicio de una competencia por los recursos entre la actividad inmunitaria y el crecimiento, y sugieren que el coste inherente a las respuestas inmunitarias limita la cantidad de energía que puede asignarse al crecimiento. Las tendencias seculares en la estatura también son coherentes con este esquema: los cambios socioeconómicos que marcan el comienzo de una mejor higiene y nutrición suelen ir acompañados de aumentos en la estatura y edades más tempranas de madurez.

La actividad física también puede provocar que dos o más subsistemas orgánicos compitan entre sí; se trataría, al fin y al cabo, de conflictos entre fines alternativos. El gasto destinado a la actividad física puede, si es preciso, satisfacerse a costa de otros capítulos de gastos, como los asociados a la biosíntesis o la regulación térmica. Esto explica, de hecho, que el metabolismo total de individuos de diferentes lugares, entornos y niveles de actividad no difiera en exceso. Pero eso implica que, dependiendo de las circunstancias y del nivel de actividad que se desarrolle, pueden derivarse consecuencias negativas para otras funciones. Por ejemplo, el exceso de actividad física de alta intensidad puede reducir los niveles de hormonas reproductivas femeninas y aumentar el riesgo de perder la regla de forma transitoria; excepcionalmente, pueden incluso darse esas situaciones aunque se mantenga un balance energético positivo y sin que se pierda peso. De hecho, aunque rara vez se trata este asunto en el contexto de las estrategias vitales, en medicina deportiva hay abundante casuística acerca de los efectos de la actividad física sobre el crecimiento, la reproducción y las tareas de mantenimiento. La pubertad se puede retrasar en atletas de ambos sexos, aunque es más frecuente en chicas y sobre todo en gimnastas. En los deportes

masculinos tampoco es raro que se observen pubertades adelantadas debido a una relación causal inversa, porque las características físicas de los chicos que se desarrollan antes favorecen su reclutamiento para la actividad deportiva.

Un exceso de actividad física también puede afectar negativamente a la salud. Cuando el entrenamiento o la competición de los atletas son demasiado intensos, son frecuentes las enfermedades infecciosas. El aumento de la carga de trabajo físico está asociado con infecciones del tracto respiratorio superior en nadadores, corredores de maratón y otros atletas de resistencia. Gastar una gran proporción de la energía diaria en el ejercicio físico se ha reconocido durante mucho tiempo como un factor de riesgo para el denominado «síndrome de sobreentrenamiento» o «deficiencia energética relativa en el deporte», con síntomas que incluyen gónadas de menor tamaño que el normal, déficits de funcionamiento del sistema inmunitario y recuperación más lenta de enfermedades y lesiones.

Estas interferencias o desajustes son importantes porque tienen una incidencia clara en las funciones y rasgos que caracterizan la estrategia de vida. Que las enfermedades infecciosas tengan consecuencias negativas en términos de crecimiento y reproducción puede condicionar el conjunto de la estrategia de vida de los miembros de una especie o población, acelerándola. El efecto puede llegar a ser tan decisivo que, al menos en teoría, provoque un adelantamiento de la edad de la primera reproducción y un mayor esfuerzo reproductor, por ejemplo, con consecuencias evidentes en términos de longevidad. Y lo contrario puede ocurrir debido a un exceso de actividad física intensa.

CODA: ¿CADA VEZ MÁS GRANDES?

En biología evolutiva y biogeografía se han formulado unas cuantas «reglas» o «normas», como la de Bergmann y la de Allen, que hemos visto aquí (capítulos 4 y 9). Pues bien, también se ha propuesto la existencia de una norma en virtud de la cual los animales se han hecho cada vez más grandes a lo largo de la historia de la vida. Es la regla de Cope. Querría esto decir que hay ventajas inherentes al tamaño grande; es decir, que desde el punto de vista biológico es bueno ser grande.

Lo cierto es que esta norma no se cumple en todos los grupos zoológicos, por lo que, en puridad, no cabría hablar de «regla». Pero sí se cumple si comparamos el tamaño de los primeros animales de cuya existencia tenemos constancia con los actuales. Aunque hay muchísimos animales minúsculos, en

este momento viven en nuestro planeta los más grandes que hayan existido jamás: las ballenas azules. Y hay muchísimas especies cuyos ejemplares llegan a alcanzar un gran tamaño. En el estudio más completo del que tengo conocimiento se analizaron 17.208 géneros de artrópodos, braquiópodos, cordados, equinodermos y moluscos, todos ellos marinos. Esos filos representan el 74 % de la diversidad animal del registro fósil, y los casos incluidos en el análisis, el 75 % de la diversidad de los géneros pertenecientes a esos filos. El estudio abarcó 542 Ma, lo que supone el 90 % de la historia de los animales. Desde el Cámbrico, el tamaño medio (expresado como biovolumen) ha aumentado por un factor de 150, el mínimo ha disminuido por un factor de 10, y el máximo ha aumentado por un factor de 100.000. Los autores concluyeron que una deriva neutra a partir de un pequeño tamaño inicial no puede explicar ese modelo de variación. Según ellos, ese incremento refleja una diversificación diferencial de las clases de mayor tamaño corporal más que una deriva neutral. Por lo tanto, la tendencia al aumento del tamaño, probablemente generalizable al conjunto de los metazoos, no ha sido fruto del azar, sino que ha obedecido al efecto de ciertos factores, que han podido ser endógenos o de carácter ambiental.

Como hemos visto en este capítulo, el tener un tamaño grande o uno pequeño está relacionado con la estrategia de vida, por lo que no debería descartarse que la tendencia a tamaños progresivamente mayores sea consecuencia de la evolución de estrategias de vida cada vez más lentas, más prudentes.

Creced

Es tu comienzo lloroso,
tu salida siempre amarga
y nunca buena;
lo de en medio, trabajoso.
A quien das vida más larga
le das pena.

JORGE MANRIQUE,
«Copla póstuma»

Como ocurre en casi todos los animales, desde que nacemos hasta que alcanzamos las condiciones idóneas para reproducirnos ha de pasar cierto tiempo; el organismo ha de aumentar de tamaño y ha de configurarse de manera que sea capaz de dejar descendencia viable. No olvidemos que, en última instancia, es de eso de lo que va la vida (la vida de la que nos ocupamos aquí, por supuesto, no la de usted y la mía, que luego cada uno puede o no tener interés en reproducirse). El crecimiento, por tanto, es un aspecto central de nuestra biología y sus etapas cumplen funciones esenciales. De crecimiento trataré aquí, centrándome, especialmente, en las características que nos diferencian de otros mamíferos, primates u homínidos. En este capítulo repasaré las fases del crecimiento del organismo humano, pero también me ocuparé del desarrollo encefálico. Como podrán ver, difícilmente puede entenderse uno sin el otro.

PRECOCES

No todos los mamíferos vienen al mundo con el mismo grado de desarrollo. Unos nacen en una madriguera, nido o similar, donde se desarrollan hasta que son capaces de desplazarse. Normalmente forman parte de camadas de varias crías. Nacen con los ojos y oídos cerrados, que se abrirán a lo largo de su permanencia en la madriguera o nido. Las especies con este tipo de desarrollo

se llaman altriciales. Las que nacen más desarrolladas se llaman precociales^[60]. Los bebés precoces suelen nacer sin hermanos que los acompañen; por lo tanto, no hay una camada, sino una cría. Nacen con los ojos y oídos abiertos. Se mueven de forma independiente tras el nacimiento y no necesitan un nido o similar. En general, los embarazos de hembras de crías altriciales suelen ser cortos, y largos los de bebés precoces. La distinción entre crías poco desarrolladas (altriciales) y recién nacidas precoces (precociales) es crucial y, en general, muy marcada. Si dos hembras gestantes, una precocial y la otra altricial, son del mismo tamaño, la primera tiene un embarazo tres o cuatro veces más prolongado que la segunda y su cría tendrá un encéfalo bastante más desarrollado. En la mayoría de los casos hay una divisoria clara dentro de los mamíferos en lo relativo a la disyuntiva «precocialidad vs. altricialidad». O bien tienen embarazos cortos y paren varias crías, o dan a luz un único bebé después de una gestación larga. Es muy raro que haya modelos intermedios. Pero no tenemos una explicación convincente para el hecho de que esa divisoria sea tan marcada.

Los marsupiales, carnívoros, insectívoros, lagomorfos (conejos) y escandentios (musarañas arborícolas) gestan crías altriciales sin pelo o con poco pelo. Por el contrario, los ungulados, cetáceos, proboscídeos (elefantes), quirópteros (murciélagos) y primates tienen embarazos largos y dan a luz bebés precoces con pelo. Los roedores tienen la particularidad de que unos gestan crías altriciales y otros, precoces. Da la impresión de que, en los mamíferos precociales, la fase de madriguera fue incorporada al desarrollo fetal, de manera que los embarazos se hicieron mucho más prolongados. Lo más probable es que los mamíferos placentarios ancestrales, al igual que los marsupiales, dieran a luz bebés altriciales. En tal caso, la condición precoz sería secundaria y más avanzada, y se vería acompañada por largos embarazos y una reducción muy fuerte del número de crías hasta llegar a un único nacimiento por cada embarazo.

Los primates que viven hoy tienen bebés precoces, por lo que el ancestro común de todos ellos probablemente también lo era. Los bebés de primate están bien desarrollados al nacer y normalmente se ajustan a la definición estándar de mamífero precoz. Sin embargo, no lo son tanto como otros mamíferos. Lo cierto es que, tras el nacimiento y durante bastante tiempo, necesitan ser transportados de un lado para otro mientras se agarran al pelaje de la madre o de otro miembro del grupo. Por tanto, las crías de primates son precoces, pero no son tan independientes como los recién nacidos de muchos otros mamíferos que también lo son.

PRECOCES, PERO NO TANTO

En las sociedades humanas contemporáneas, tanto en aquellas que aún practican la caza y la recolección como en las más desarrolladas, el tiempo durante el que las mujeres son fértiles es suficiente para que puedan ser madres en más ocasiones que cualquier otro primate antropomorfo. Eso es así a pesar de que, en los chimpancés, los orangutanes y los gorilas la primera maternidad tiene lugar unos cinco o seis años antes que en nuestra especie. El periodo de gestación humano promedio es de 266 días (38 semanas), aunque puede variar ligeramente. En cualquier caso, es entre una y cinco semanas más largo que el de los demás homínidos. El tamaño corporal no explica la diferencia. Y no da cuenta de la gran diferencia que hay en el tamaño con el que nacen: los orangutanes y chimpancés recién nacidos pesan aproximadamente 1,8 kg, y los gorilas, 2 kg, comparados con los algo más de 3 kg del bebé humano. El tamaño corporal del recién nacido es el 3 % de la masa de la madre en monos y primates antropomorfos, y del orden del 6 % en humanos. Un bebé humano recién nacido es casi el doble de grande que los homínidos no humanos recién nacidos; su encéfalo es también el doble de voluminoso. Las madres humanas tienen que invertir un esfuerzo muy superior al de cualquier otra madre homínida para producir un bebé que es casi el doble de grande y cuyo encéfalo también lo es.

Aunque los seres humanos nos ajustamos al modelo de mamífero precoz en algunos aspectos —por ejemplo, los ojos y oídos de los bebés ya están abiertos al nacer—, los recién nacidos se diferencian de otros primates en lo inusual de ciertos rasgos. Nuestros bebés nacen desvalidos, apenas son capaces de moverse y son más dependientes del cuidado materno que la mayor parte de los de otras especies de primates. Tampoco pueden asirse a su madre trepando con los pies. Y la dependencia de la madre dura mucho tiempo. Tardan alrededor de un año en empezar a andar; mientras tanto, gatean o se arrastran como pueden sentados sobre el trasero. Somos los únicos primates que, de bebés, nos desplazamos de forma diferente a como lo hacemos de adultos. Todos estos rasgos obedecen a una causa principal: el encéfalo humano está relativamente menos desarrollado al nacer. Por todo esto, los bebés humanos son considerados «secundariamente altriciales». Nacemos «a media cocción».

Centrándonos en los momentos iniciales y, por tanto, prescindiendo por ahora de la etapa adulta y de la vejez, al desarrollo humano se le suelen reconocer las siguientes fases: (1) La infancia (hasta los dos o tres años)

corresponde al periodo de lactancia y se caracteriza por un crecimiento intenso, aunque decreciente. (2) La niñez (hasta los siete años) es una fase de crecimiento más lento que el anterior y en la que el encéfalo alcanza todo su volumen (aunque la talla corporal es todavía dos terceras partes de la definitiva); esta etapa es característica de nuestra especie, no se conoce en los demás primates. (3) La juvenil (desde los siete años hasta la pubertad), cuando el crecimiento se reactiva precisamente hacia el final, a los diez (chicas) y doce (chicos) años aproximadamente. Y (4) la adolescencia (dura entre seis y ocho años), que comienza con la pubertad y su estirón, cuya máxima velocidad de crecimiento se produce a los doce años en las chicas y a los catorce en los chicos; y termina hacia los dieciséis o dieciocho años, aunque a sus progenitores pueda parecerles que no termina nunca. En los demás primates la adolescencia no existe o, al menos, no se han podido identificar rasgos que la caractericen como tal. Por tanto, hay dos etapas de transición, niñez y adolescencia, que son privativas de los seres humanos y, como tendremos ocasión de ver, su inserción en nuestro desarrollo obedece a razones diferentes.

GRANDES CABECITAS

En los mamíferos, el tamaño encefálico adulto impone necesidades de energía muy grandes. Pero también tiene implicaciones relativas a la duración del embarazo. Como ya hemos visto, las hembras que gestan crías precoces tienen un embarazo tres o cuatro veces más largo que las altriciales y la cría nace con un encéfalo bastante más desarrollado. Por tanto, el desarrollo encefálico está unido íntimamente al crecimiento corporal y a la reproducción.

El especialista en reproducción de primates Robert Martin ha propuesto la denominada «hipótesis de la energía materna», en virtud de la cual la adquisición y uso de energía durante el embarazo por parte de una madre influyen de forma directa en el tamaño del encéfalo de su recién nacido. A igualdad de las demás condiciones, cuanto más prolongado es el embarazo o cuanto mayor es la cantidad de energía adquirida y utilizada, mayor es el volumen de recursos que puede transferir al feto a través de la placenta para promover el desarrollo de su encéfalo. Tras el nacimiento, y de forma similar, la energía que adquiere la madre sigue influyendo en su contribución al crecimiento del encéfalo de su bebé durante el periodo en que aquella da de mamar a la criatura. Conforme aumenta la duración del embarazo y la

lactancia, el tiempo del que dispone una madre para destinar recursos al crecimiento del encéfalo de su criatura también se prolonga. Tan importante es esa contribución —primero a través de la placenta y después, de la lactancia— que cuando la cría llega a la edad adulta, la masa que llegue a tener su encéfalo habrá procedido en su mayor parte de los recursos aportados por la madre. Además, para un grado dado de desarrollo fetal, un primate tiene el doble de tejido encefálico que cualquier otro mamífero; una regularidad que se conoce como regla de Sacher. La regla también vale cuando la gestación llega a término, de manera que, si tenemos dos recién nacidos, un primate y un mamífero no primate del mismo tamaño, el encéfalo del primero tiene el doble de masa que el del segundo. Es un rasgo universal en los primates, por lo que debe de estar fuertemente enraizado en nuestra historia evolutiva.

Las cosas no ocurren de la misma forma después del nacimiento. En los mamíferos altriciales el encéfalo multiplica su volumen por cinco entre el nacimiento y la edad adulta. En los precociales, que nacen con encéfalos más grandes, la norma es que el encéfalo se duplique entre el nacimiento y la edad adulta. En los primates no humanos el crecimiento del encéfalo se ralentiza tras el nacimiento; en los chimpancés, por ejemplo, crece durante cinco años unos 240 cm³. En humanos, sin embargo, el modelo de crecimiento encefálico difiere claramente del resto de los primates, porque su tamaño se multiplica por cuatro hasta su volumen final. En siete años crece unos 1.000 cm³. Por otro lado, la velocidad de crecimiento del encéfalo no disminuye a partir del nacimiento, sino que lo hace un año más tarde. Es decir, durante el primer año de vida crece al mismo ritmo que durante el embarazo. Esto explica, entre otras cosas, por qué es tan desvalido un bebé humano recién nacido comparado con los demás primates; o lo que es lo mismo: por qué es (secundariamente) altricial y no precoz con todas las de la ley, como le correspondería. El zoólogo Adolf Portmann señaló de manera harto perspicaz que el embarazo humano dura, en realidad, 21 meses, nueve en el útero y otros doce fuera. El antropólogo Ashley Montagu lo expuso de forma algo diferente: al embarazo de nueve meses dentro del útero (uterogestación) le siguen otros nueve meses de desarrollo, como si de un feto se tratase^[61], en el mundo exterior (exterogestación).

En lo que al desarrollo neurológico se refiere, al nacer ya están establecidos los principales patrones de surcos de la corteza cerebral. Los plegamientos secundarios y terciarios, que son el resultado de patrones regionales de expansión de la corteza, continúan produciéndose en el periodo

posnatal temprano. A nivel microestructural la mayor parte de la formación de neuronas —a la que llamamos neurogénesis— y la migración de neuronas a la corteza —migración cortical— se han completado en el momento del nacimiento, de modo que la estructura laminar de la corteza cerebral queda establecida entonces. Las conexiones sinápticas más tempranas se forman durante el primer trimestre del desarrollo prenatal, pero son conexiones transitorias con neuronas pioneras (*preplate neurons*) que luego darán lugar a conexiones más estables al formar parte de circuitos maduros. La mielinización (véase capítulo 1) es otro proceso importante del desarrollo neurológico. En los seres humanos comienza en la vigésimo novena semana de desarrollo fetal, aunque al principio cursa lentamente. De hecho, en el momento del nacimiento la sustancia blanca amielínica^[62] es el tejido encefálico predominante; la proporción del volumen total del encéfalo que contiene sustancia blanca mielínica es tan solo de un 5 %. Esto obedece a que algunos aspectos de la maduración encefálica, tales como el inicio de la mielinización de ciertas estructuras —como el sistema límbico, el estriado o la corteza—, se trasladaron del periodo prenatal al posnatal en el curso de la evolución de nuestro linaje. Tras el nacimiento, la mielinización experimenta una aceleración muy fuerte durante los tres primeros años de vida, precisamente durante el periodo de lactancia, para detenerse después hasta la pubertad, aproximadamente. La mielinización del neocórtex^[63] se prolonga en los seres humanos durante mucho más tiempo que en los chimpancés y otros primates. Mientras que los niveles de mielinización similares a los de los adultos se alcanzan en los chimpancés en el momento de la madurez sexual, en los humanos se extiende más allá de la adolescencia tardía.

BEBÉS ROLLIZOS

Los bebés humanos, a diferencia de los de los otros primates, tienen aspecto rollizo. La grasa de los bebés representa el 14 % de su masa; es uno de los bebés mamíferos más regordetes. Y sin duda, el primate más rollizo. Ese porcentaje equivale al de los mamíferos que viven en el Ártico y es más alto, incluso, que el de las focas bebés. Un bebé recién nacido tiene cuatro veces más reservas de grasa que la que cabría esperar para un mamífero estándar recién nacido. Es más, después de nacer, el porcentaje de grasa sigue aumentando hasta llegar al 25 % en los primeros nueve meses. Durante ese periodo, el 70 % de la energía depositada en el organismo lo es en forma de grasa. No solo no gastan tras el nacimiento las reservas lipídicas que habían

acumulado en el seno materno, sino que, si es posible, las consolidan y las mantienen durante los tres primeros meses de vida. La gran capacidad que tenemos los seres humanos para almacenar grasa se manifiesta, como puede comprobarse, desde nuestra más tierna infancia. Casi toda o gran parte de esa energía procede de la leche que les da de mamar la madre.

Antes se atribuía el carácter rollizo de los bebés a la conveniencia o necesidad de tener un buen aislamiento térmico. En ausencia de pelaje corporal, y dado que la grasa de los bebés se dispone de forma uniforme bajo la piel y no preferentemente en el abdomen, como en los hombres, o en nalgas, caderas y pechos, como en las mujeres, era lógico pensar que su función fuese la de evitar la pérdida de calor. También se han atribuido otros rasgos de los bebés humanos actuales a la necesidad que tenían las crías de nuestros ancestros de contrarrestar las pérdidas de calor que sufrían o podían sufrir durante la noche en los entornos abiertos o semiabiertos que ocupaban. De hecho, los bebés humanos son igualmente inusuales por su capacidad para regular su temperatura corporal bastante bien, en gran parte gracias a la grasa parda y su metabolismo termogénico. Todo parece indicar que la grasa (blanca) de los bebés actúa como un seguro o amortiguador energético durante el primer año de vida, cuando el crecimiento del encéfalo es especialmente intenso. No solo es la cantidad de grasa, sino su composición, lo que pone de relieve su importancia como fuente de energía y materiales estructurales para el encéfalo. La mitad de este órgano está formado por lípidos y las reservas de un bebé contienen ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga (LCPUFA, por sus siglas en inglés: *long-chain polyunsaturated fatty acids*), esenciales para un desarrollo encefálico normal. Hay tal cantidad de estos ácidos grasos en el cuerpo de un bebé recién nacido que deberían ser suficientes para sostener durante tres meses el crecimiento encefálico. La deposición de grasa en el feto humano solo se produce en los últimos tres meses de embarazo.

El desajuste entre el desarrollo encefálico y otros aspectos de su condición al nacer hace especiales a los bebés humanos. La extensión del modelo fetal de crecimiento encefálico rápido hasta el primer año de vida tiene consecuencias importantes. El cambio de rápido a lento crecimiento no ocurre cuando se abren ojos y oídos, como ocurre en el resto de los mamíferos. Los bebés humanos se benefician de tener ojos y oídos funcionando durante el año en que el encéfalo sigue creciendo, lo que les da grandes posibilidades de interactuar con el entorno aunque este órgano sea aún muy inmaduro. Cuando cumplen un año de vida, alcanza ya más del 60 % de su tamaño final de

adulto. A los dos años el porcentaje está en torno al 77 %, mientras que a los tres años casi llega al 86 %, superando con holgura los 1.000 cm³.

¿DILEMA OBSTÉTRICO?

Hasta hace unos años, la hipótesis que más consenso había concitado en la comunidad paleoantropológica para explicar el (en ocasiones) llamado embarazo truncado o, en palabras de Montagu, la existencia de una «uterogestación» seguida de la «exterogestación», es la que relaciona ese «embarazo en dos etapas» con el denominado «dilema obstétrico». El dilema sería el resultado de dos presiones selectivas contrapuestas, una es la que ha promovido el aumento del tamaño encefálico en la evolución de nuestro linaje, y la otra, la que ha impulsado la configuración de una pelvis idónea para la locomoción bípeda. Tras los nueve meses de crecimiento uterino, el bebé habría alcanzado el límite superior de paso seguro a través del canal del parto, que es muy estrecho debido, precisamente, a la configuración de la pelvis adaptada a una locomoción bípeda eficiente. Por eso es mayoritaria la opinión de que la pelvis materna impone severos límites al tamaño de la cabeza del recién nacido, lo que complica mucho el parto y lo convierte, de hecho, en una experiencia muy dolorosa, y peligrosa también. En comparación con el canal del parto de las hembras de los demás primates, el de las mujeres es el más estrecho en proporción al tamaño de la cabeza del recién nacido. Por esas razones, se ha solido considerar que la gestación humana es, como he señalado antes, una gestación «truncada», que llega a término mucho antes de lo que requeriría un desarrollo encefálico equivalente al de los otros primates, y que la razón de ese «truncamiento» sería la imposibilidad de dar a luz a bebés con cabezas de mayor tamaño. Se ha argumentado que, si no fuera por ese factor, el embarazo humano duraría los 21 meses a los que se refería Adolf Portmann. De hecho, es más eficiente transferir al feto el alimento directamente a través de la placenta que mediante la leche materna, dado que, de esta forma, se necesita una doble transformación antes de su uso por la criatura que es amamantada. No obstante, la idea de que un embarazo humano pueda durar 21 meses me parece descabellada. Veremos ahora que es posible que haya otros límites a la duración de la gestación humana, pero aun en el caso de que no los hubiera y de que la única restricción la impusiesen las dimensiones del canal del parto, es absurdo pensar que una mujer pudiese hacer frente, físicamente, a un embarazo de 21 meses.

La hipótesis del dilema obstétrico ha sido cuestionado en los últimos años. Para empezar, cuando se ha investigado ese extremo, no se han encontrado diferencias en el coste de la locomoción entre hombres y mujeres, y los análisis biomecánicos teóricos tampoco indican que la eficiencia de la locomoción tenga por qué ser inferior por tener pelvis más anchas. Por lo tanto, no parece que la eficiencia locomotora imponga límites severos a la anchura de la pelvis y, por ende, a la del canal del parto. Por otro lado, si el recién nacido tuviese un grado de desarrollo equivalente al de un chimpancé (40 % del tamaño de cabeza de adulto), la cabeza del bebé tendría un diámetro 3 cm mayor, y en principio, si no hay una disminución en la eficiencia de la locomoción, no hay razón para pensar que no se hubiese producido un aumento en la apertura del canal del parto femenino suficiente para acomodar esa cabeza en su salida al exterior. Por lo tanto, podría ser que esa no fuese la verdadera limitación al tamaño encefálico de los neonatos humanos.

¿O DILEMA METABÓLICO?

Según los críticos del dilema obstétrico, las limitaciones no son anatómicas, sino de índole metabólica. Sostienen que un feto en desarrollo tiene una demanda energética muy alta. Necesita, por un lado, los materiales estructurales para construir su organismo. Y por el otro, su tasa metabólica también es alta. Recordemos que los organismos de pequeño tamaño tienen, de suyo, un metabolismo (por unidad de masa) muy alto; es un fenómeno biológico universal. Y además, el feto es un organismo en crecimiento; en su interior se están formando órganos y tejidos nuevos con rapidez y esa actividad es metabólicamente cara. Conviene aclarar, no obstante, que si se descuenta el efecto del tamaño, la intensidad metabólica total de los más pequeños no es tan alta como cabría suponer; estaría por debajo, incluso, de la de las personas adultas. Influye el hecho de que en el útero materno la actividad física está, por razones obvias, muy limitada: un feto, aunque sus piernas se lo permitiesen, no puede salir corriendo, ni siquiera puede gatear.

El caso es que las madres humanas invierten más en el desarrollo fetal que el resto de las madres primates. El encéfalo del recién nacido humano es mayor que el de cualquier otro primate neonato, tanto en términos absolutos como en relación con el tamaño de la madre. Y lo mismo cabe decir del tamaño corporal. El encéfalo del bebé humano es un 50 % mayor que el de los gorilas, y su cuerpo es el doble de grande. Si se relacionan ambas características con el tamaño de los adultos, los bebés humanos superan al

resto de los primates con gran diferencia. Cabe deducir, por lo tanto, que las gestantes humanas dedican a sus fetos un esfuerzo metabólico que no admite comparación con ningún otro mamífero y, en concreto, con ningún otro primate. Según los críticos del dilema obstétrico, los condicionantes principales de la duración de la gestación y del crecimiento fetal en el conjunto de mamíferos serían las limitaciones o restricciones energéticas, tanto de la madre como del feto. Tales limitaciones operarían igualmente en la especie humana, por lo que no cabría atribuir al dilema obstétrico la duración de la gestación humana, sino a esas limitaciones energéticas. Esta hipótesis alternativa ha recibido el nombre «de gestación y crecimiento», aunque me parece más conveniente, por ser similar a la anterior, llamarla «del dilema metabólico». Según esta hipótesis, el parto se produce cuando las demandas metabólicas del desarrollo fetal sobrepasan la capacidad de la madre para adquirir y procesar los recursos energéticos necesarios para satisfacerlas.

Como hemos visto (capítulo 8), en nuestra especie lo normal es que la actividad metabólica máxima que se puede mantener a lo largo del tiempo sea del orden de entre 2 y 2,5 veces la velocidad metabólica basal. Pero resulta que, durante el embarazo, el metabolismo de la gestante se aproxima a ese límite. En el sexto mes, la actividad metabólica es el doble de la basal. Durante los últimos meses de embarazo y primeros de lactancia, no se llega a sobrepasar ese límite, ni siquiera en mujeres que, además de estar embarazadas, realizan un trabajo duro. Por todo ello, los críticos del dilema obstétrico sostienen que la duración del embarazo y el momento del parto vienen determinados por ese factor. En el noveno mes se alcanza una tasa metabólica que es 2,1 veces la basal, y la prolongación del embarazo requeriría un esfuerzo metabólico que no está al alcance de la madre.

Pero entonces, si esa hipótesis es correcta, ¿por qué resulta tan problemático el parto? ¿Por qué no se produce sin dificultad y sin riesgo para la madre y el bebé? Según los proponentes de la hipótesis del dilema metabólico, hay varias posibles explicaciones. La primera es que es posible que el tamaño corporal femenino esté sometido a una fuerte selección estabilizadora (véase anexo I); y si resulta que una pelvis grande requiere un tamaño corporal grande, la presión selectiva contra el tamaño corporal grande conllevaría a su vez una presión paralela contra una pelvis más grande. No hay que perder de vista que el tamaño corporal está muy condicionado por factores ecológicos. Una segunda posibilidad es que ese agrandamiento de la pelvis suponga contrapartidas en términos de eficiencia locomotora no contempladas por los autores, como pueden ser, por ejemplo, la estabilidad o

la velocidad. Una tercera posibilidad es que las dificultades para el parto sean un fenómeno relativamente reciente, ocasionado por un nivel de consumo energético materno más alto que el que se producía en el pasado; según este argumento, cambios recientes en la dieta pueden haber elevado la disponibilidad de recursos durante la gestación, con lo que los neonatos habrían adquirido un tamaño mayor que el que tenían en el pasado, pero no habría habido tiempo suficiente para que ese cambio haya venido acompañado por el consiguiente aumento en la anchura de la pelvis. Y la cuarta y última posible explicación es que el desarrollo encefálico del neonato y el momento del nacimiento quizá se hayan seleccionado por resultar óptimos desde el punto de vista del posterior desarrollo cognitivo y neuromotor.

Debo confesar que la hipótesis de la gestación y crecimiento me resultó atractiva cuando tuve conocimiento de ella. Pero creo que el dilema obstétrico en absoluto debe descartarse como determinante de la duración del embarazo y del momento del parto. La hipótesis nueva aporta un marco conceptual diferente y sugerente. Pero tiendo a pensar que, en la valoración de hipótesis alternativas para explicar las presiones selectivas que determinan la aparición o existencia de un rasgo o conjunto de rasgos, tal vez no deba excluirse la posibilidad de que tales rasgos sean, de hecho, una solución de compromiso consecuencia de la actuación simultánea de factores de diversa naturaleza, en suma, de diferentes presiones selectivas. Quizá sea este uno de esos casos. Además, como ya he apuntado antes, es más eficiente transferir al feto el alimento directamente a través de la placenta que mediante la leche materna, dado que, de esta forma, se necesita una doble transformación antes de su uso y, por lo tanto, un mayor esfuerzo metabólico.

Para cerrar este apartado, me ha parecido de sumo interés traer aquí la observación de la radióloga Angela Oatridge y colegas, que estudiaron las dimensiones del encéfalo de nueve mujeres embarazadas utilizando para ello un escáner de resonancia magnética. Descubrieron que el encéfalo perdió en promedio un 4 % de su tamaño durante el embarazo y que hicieron falta seis meses tras el alumbramiento para recuperar su tamaño previo. Ahí queda eso.

MAMÍFEROS

La lactación es uno de los rasgos definitorios de la condición mamífera; es, precisamente, el que proporciona el nombre al grupo. Las glándulas mamarias de las madres mamíferas convierten en leche parte de la energía que han

acumulado en forma de reservas o de la que obtienen del alimento. Durante un determinado periodo de tiempo, la leche es lo único que ingieren las crías recién nacidas, pero también es una parte importante de su alimentación durante un periodo más largo. En las sociedades humanas contemporáneas hay una gran diversidad de tiempos de lactancia debido al modo de vida y a la posibilidad de sustituir la leche materna por fórmulas artificiales suministradas mediante biberones, primero, y papillas lacteadas, después. Pero si nos fijamos en las sociedades de cazadores-recolectores actuales, la lactancia se prolonga generalmente durante cerca de tres años. Es un periodo próximo al de sociedades preindustriales, de dos años y medio, aunque puede variar de uno a cinco años y medio, una variación muy grande que puede ser fuente de una flexibilidad muy conveniente.

En especies con bebés altriciales las madres producen leche con alto contenido en proteínas; de esa forma las crías pueden crecer rápidamente. Ocurre lo contrario en especies con crías precoces bien desarrolladas. En los primates el contenido proteico de la leche materna es inferior al 2,5 %, muy bajo comparado con los de otros órdenes de mamíferos; y la leche humana tiene la concentración de proteínas más baja de entre los primates: 0,9 %. En un detalle aparentemente menor, como este, se ve que la selección natural no ha estado muy interesada en que nos hiciésemos grandes rápidamente. El contenido lipídico de la leche de los primates tampoco es muy alto, algo menos del 4 % en promedio. El de la leche humana varía entre el 3 y el 4 %. Dadas las especiales demandas del desarrollo encefálico tras el nacimiento, los LCPUFA (ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga) son ingredientes cruciales. Las sustancias más abundantes son los azúcares, principalmente la lactosa; los azúcares representan el 7 % en el conjunto del orden Primates, y el 7,3 % —muy similar— en la leche humana. Hay una razón por la que la concentración de azúcares es tan alta en estas especies: al tratarse de mamíferos precociales, la mayoría desarrolla cierto nivel de actividad y los azúcares proporcionan energía de rápida disponibilidad. Estos valores son característicos de la que se considera una leche madura, la que se produce a partir del décimo día tras el parto; excluye, por lo tanto, el calostro de los primeros días y la leche de transición. En condiciones normales, a partir de ese décimo día una madre lactante empieza produciendo medio litro de leche diario, llega a producir un litro al alcanzar el máximo y, en promedio, durante el periodo de lactancia, entre 700 y 800 ml.

Los mamíferos que forman camadas de crías altriciales en madrigueras suelen mamar según un horario determinado. Sin embargo, en los mamíferos

precoces lo normal es mamar a demanda. En este aspecto las madres primates tienen un problema, porque, como hemos visto antes, sus crías no son tan precoces como las de otros mamíferos de su misma categoría, de manera que no suelen ser capaces de moverse de forma autónoma. La madre acarrea a su cría durante un tiempo relativamente largo tras el nacimiento. En el caso de las mujeres, el problema se agrava por esa condición altricial secundaria de sus bebés. Por ello, el modelo básico primate de mamar a demanda exige la presencia ininterrumpida de la madre. Gran parte del comportamiento materno durante los primeros meses e, incluso, años de vida de un bebé se deriva de ese único requisito. Hasta tal punto tiene consecuencias ese «simple hecho» que los costes energéticos de acarrear a la cría solo son superados por los de la lactación.

La duración del periodo de lactancia humana se aproxima a los tres años. Es un tiempo más corto que el de los otros homínidos; en los chimpancés viene a durar cuatro años y medio, tres y medio en los gorilas, y cinco en los orangutanes. Una lactancia corta exige tener acceso a alimento de alto valor nutricional y energético, porque a las crías hay que seguir alimentándolas y sus necesidades siguen siendo altas tras el destete. Es posible que ese destete temprano no se hubiese producido si los seres humanos no hubiesen tenido acceso a fuentes de alimento ricas en energía, como tubérculos y recursos cárnicos u otra fuente de proteínas. Los adultos, probablemente, habrían predigerido el alimento en sus bocas antes de ofrecérselo a las crías. No obstante, sin menospreciar esa forma de proporcionar energía y proteínas a las crías humanas, hay un aspecto adicional por considerar, que es al que me referiré a continuación.

LO QUE CUESTA UN BEBÉ

Si los seres humanos somos primates caros, los bebés lo son en demasía. Un bebé recién nacido viene a tener, en promedio, 3,3 kg de peso y, aproximadamente, dos terceras partes de su masa corporal son agua y minerales. Por simplificar, asumo que el resto está formado por proteínas (60 %) y lípidos (40 %). Por lo tanto, el bebé contiene 660 g de proteínas y 440 g de lípidos. Dado que el contenido calórico de las proteínas es de 4 kcal/g y el de los lípidos, 9 kcal/g, el contenido calórico total del bebé es de 6.600 kcal (2.640 kcal de proteínas y 3.960 kcal de lípidos). Por otro lado, el coste de la síntesis de las proteínas es de 1,38 cal/cal y el de la deposición de los lípidos es de 0,17 cal/cal; por lo tanto, redondeando, el coste en que

incurre la madre asciende a unas 11.000 kcal. Pero esa es la parte menor de sus gastos, porque, además de hacer esa aportación, ha de hacerse cargo del coste metabólico diario que exige el mantener los nuevos tejidos vivos. El coste total de un embarazo sano, con una ganancia gestacional de 12 kg, es del orden de 77.000 kcal, por lo que la madre ha de pagar un precio añadido de unas 66.000 kcal que corresponden, en su mayor parte, al metabolismo del bebé. Lógicamente, esos costes no son constantes a lo largo del embarazo. En el primer trimestre ascienden a 80 kcal/d, a 290 kcal/d en el segundo, y a 470 kcal/d en el tercero.

Una vez nacida la criatura, la madre ha de darle de mamar, y amamantar es más caro aún que hacer crecer el feto a través de la placenta. Por un lado, tras el nacimiento, tanto el nivel metabólico basal como el total se elevan muy rápidamente hasta alcanzar valores máximos alrededor del primer año de vida. Las criaturas de esa edad tienen un metabolismo que es, descontado el antedicho efecto del tamaño, un 50 % más intenso que el de los adultos. La gran producción de tejido nuevo que exige el crecimiento está en el origen de ese metabolismo tan alto. Este es un aspecto importante, porque cuanto más intensa es la actividad metabólica, más alimento hay que suministrar al bebé en construcción. Por el otro, hay que tener en cuenta que hay un coste añadido, el de producir leche, por un lado, y en el caso del bebé, el de convertir esa leche en nuevo tejido y alimentar con ella su propio metabolismo. La producción de la leche que toma un bebé que solo se alimenta mamando supone un gasto medio de 626 kcal/d. Para el cálculo de ese coste se asume una producción media de leche de 749 g/d, una densidad energética de la leche de 0,67 kcal/g, y una eficiencia energética de conversión de 0,8 (o un 80 %). En mujeres bien alimentadas esta producción puede basarse en parte en la movilización, a razón de 170 kcal/d, de reservas acumuladas, de manera que el coste neto para la madre ascendería a 454 kcal/d o, lo que es lo mismo, 165.870 kcal al año. La mayor parte de la energía contenida en la leche se destina a alimentar el metabolismo basal del bebé y otros gastos de biosíntesis o, menores, de actividad. Solo una pequeña fracción se destina a producir tejido nuevo.

EL DILEMA METABÓLICO REVISITADO

El argumento principal de los proponentes de la hipótesis del dilema metabólico (o de la «gestación y crecimiento») es que la madre da a luz tras 8,9 meses de gestación porque no es capaz de sostener energéticamente el

metabolismo y la síntesis de nuevos tejidos del feto que crece en su interior. Pero si, como hemos visto antes, el coste de amamantar a un bebé es de 455 kcal/d y el de alimentar el feto en el interior del útero durante el tercer trimestre, de 467 kcal/d, la diferencia no parece tan grande como para justificar por sí sola que se trunque el embarazo. Es más, alimentarlo directamente a través de la placenta habría resultado más económico, pues se ahorraría el coste inherente a los procesos de producción de la leche. De acuerdo con esa lógica, el bebé podría permanecer algún tiempo más en el seno materno antes de asomarse al mundo exterior. Nacería con un desarrollo algo más completo y no supondría una carga tan onerosa para la madre. No debe pensarse que la madre podría superar la limitación simplemente comiendo más. Recordemos que la existencia del techo metabólico de 2,5 veces el metabolismo basal se atribuye a la capacidad limitada del sistema alimentario y digestivo humano para ingerir, digerir y asimilar alimento. De acuerdo, precisamente, con la hipótesis de la «gestación y crecimiento», el sistema digestivo no daría más de sí. Así pues, si un corredor de ultramaratones o una madre gestante no pueden superar un nivel de gasto energético equivalente a 2,5 veces su metabolismo basal durante un periodo prolongado de tiempo (capítulo 8), tampoco debería poder superarlo una madre lactante. En otras palabras, la limitación que, supuestamente, opera sobre la gestante también lo haría sobre la madre lactante, pero en mayor medida, porque la síntesis de la leche conlleva costes adicionales a los de transferir el alimento a través de la placenta.

Las mujeres dan a luz a bebés de un tamaño bastante grande. La masa del bebé viene a representar un 6 % de la masa de la madre. Como hemos visto antes, los bebés recién nacidos de primates antropomorfos rondan el 3 % de la masa corporal de la madre. Esas magnitudes tienen mucha importancia para las madres gestantes. No es lo mismo acarrear una criatura de un tamaño que de otro. No lo es en lo relativo a las cuestiones biomecánicas (equilibrio, locomoción, etc.), ni tampoco en lo relativo a las consecuencias energéticas: acarrear un bebé supone un gasto que representa un 16 % del gasto metabólico total de la madre. Y tampoco es lo mismo dar a luz a un bebé de pequeño tamaño que a uno de tamaño grande, si bien es cierto que es la cabeza, más que el cuerpo en su conjunto, la que plantea las mayores dificultades para atravesar el canal del parto. Las mujeres que han dado a luz, máxime si lo hicieron sin anestesia, saben bien lo que digo. Por cierto, en los bebés humanos la masa craneoencefálica representa un 12,3 % de la masa

corporal, mientras que en los primates antropomorfos ese porcentaje es de un 10 %.

Se me ocurre una última objeción a la hipótesis del «dilema metabólico»: ¿cómo es que no se acortan en la medida que corresponda los embarazos múltiples? Es cierto que los gemelos nacen con un tamaño algo menor y suelen hacerlo antes, pero esas diferencias no reducen los gastos hasta el punto de igualarlos a los de un embarazo con un único nacimiento; ni siquiera los aproxima en una medida significativa. ¿Y qué decir cuando se trata de un embarazo triple o cuádruple? Bajo la lógica del dilema metabólico esos bebés deberían nacer sistemáticamente mucho antes.

Sin ser quien esto escribe un especialista en estas materias, ni muchísimo menos, no dejo de pensar, por un lado, que la duración de la gestación no difiere en exceso entre las especies vivientes de homínidos; todas están en ese intervalo que va de las 34 semanas (bonobos) a las 38 (nosotros). La diferencia entre los dos extremos es de tan solo un 10 %, lo que indica que se trata de un rasgo muy conservado. Ese hecho me hace pensar que es de alguna forma esencial, poco modificable, quizá porque sea crítico para garantizar un desarrollo posnatal viable. Por otro lado, está el dilema obstétrico; no me parece una limitación menor, porque incluso si pudiese alargarse algo el embarazo y permitir el parto de un bebé algo mayor, podría quizá ser «algo» mayor —como esos embarazos, no muchos, que duran más de 38 semanas—, no más. Y por último está el dilema metabólico, cuya importancia tampoco debe descartarse. En definitiva, da la impresión de que el calendario del embarazo humano está finamente ajustado para que el alumbramiento se produzca alrededor de las 38 semanas de gestación. Una vez más sospecho que hay explicaciones que, más que competir, son perfectamente compatibles, confluyen.

DE INFANTES A PÚBERES

Ya hemos visto que el periodo de lactancia es más corto que lo que cabría esperar en una madre homínida de unos 50 o 60 kg, y que esa infancia más breve permite unos intervalos entre nacimientos más cortos que en las otras especies de nuestra familia. A cambio, entre el destete y la pubertad transcurre un periodo largo de tiempo. Hay autores que han sugerido que este aspecto de nuestra estrategia de vida distingue más a los humanos de otros homínidos que cualquier rasgo anatómico. Aunque también los hay que consideran ese rasgo normal para un homínido de nuestro tamaño. Si tenemos

en cuenta, por otro lado, que tras la pubertad todavía ha de transcurrir la adolescencia para alcanzar la plena madurez reproductiva (biológica, psicológica y social), ha de haber un beneficio claro vinculado a esa duración tan larga; de no haberla, la selección natural no nos la hubiese permitido.

El primer año de vida infantil humana ha sido considerado «una primavera extrauterina», es decir, una fase de nuevo crecimiento fuera del útero. Los bebés humanos experimentan cambios críticos: adquieren la postura erguida, aprenden los fonemas y alguna palabra de las lenguas de su entorno y entran en el dominio del pensamiento. En las especies precociales típicas, el desarrollo en el útero proporciona un ambiente que es muy parecido para todos los individuos de una especie o una población. Sin embargo, en los humanos, el desarrollo que, efectivamente, comenzó dentro del cuerpo de la madre pasa durante ese primer año de vida por una interacción intensa con otros individuos y se encuentra en un entorno mucho más rico y con muchas fuentes de estímulos. De hecho, el nacimiento «prematureo» de esas criaturas tan costosas y dependientes seguramente facilita las relaciones sociales y emocionales con las personas que los cuidan, además de promover la adquisición del lenguaje y otros aprendizajes. Esa «precocidad altricial» —si se me permite el oxímoron— plantea desafíos, pero también crea oportunidades que han influido en nuestra evolución biocultural.

Una vez que las madres destetan a sus cachorros, pasan otros seis o siete años hasta que llega la pubertad. Esos años tienen una peculiaridad muy interesante. Como vimos en su momento, los requerimientos de energía del encéfalo humano en desarrollo alcanzan su punto máximo en la primera infancia, alrededor de los tres o cuatro años de edad, justo después del destete. Una criatura de tres años metaboliza alrededor de 77 kcal por kg y día (kcal/kg/d) y dado que un 40 % de su gasto metabólico total corresponde al encéfalo, este hace uso de unas 30 kcal/kg/d. En esos primeros años de vida el encéfalo humano, además de crecer en volumen, se reconfigura. El fenómeno más perceptible es que cambia la proporción entre las llamadas materia gris y materia blanca. La materia gris corresponde a diferentes elementos: cuerpos neuronales y sus dendritas; células de la glía; capilares sanguíneos, que proporcionan a neuronas y células gliales el oxígeno y los nutrientes que necesitan; y las conexiones entre neuronas, las sinapsis. La materia gris se distribuye en la corteza del cerebro y del cerebelo, así como en numerosas estructuras de ubicación más profunda en el interior del encéfalo. El volumen de materia gris de varias regiones de la corteza cerebral crece durante la infancia y alcanza su máximo desarrollo antes de los diez años de edad. Ese

incremento refleja, sobre todo, un aumento de las conexiones entre neuronas que se producen como consecuencia de la experiencia, el adiestramiento y el aprendizaje. Al establecimiento de esas conexiones se le atribuye la gran actividad metabólica que se registra en el encéfalo entre el primer y quinto años de vida. Es también muy significativo que el carácter rollizo de los bebés se empiece a perder desde el primer año de vida y que esa pérdida se complete cuando cumplen los tres años de edad. De forma harto reveladora, esa edad, tres años, marca el mínimo índice de masa corporal de toda la vida humana. Después de un máximo inicial en el primer año y el descenso hasta el tercero, repunta y no deja de aumentar a lo largo de la adolescencia y la edad adulta. Hay una correspondencia negativa muy clara y muy expresiva entre el metabolismo encefálico y el índice de masa corporal en el curso del periplo vital humano: cuanto mayor es el primero, menor es el segundo. El metabolismo encefálico llega a ser tan intenso a ciertas edades que tiene efecto adelgazante.

Poco a poco, el nivel de gasto metabólico va disminuyendo conforme se completa el cableado encefálico, cerebral, principalmente. El descenso ocurre a pesar de que la actividad metabólica provocada por la actividad física es relativamente intensa entre los cinco y los diez años de edad; es decir, la bajada del metabolismo basal es tan importante que oculta el efecto de la mayor actividad física a esas edades. El descenso con la edad de la actividad metabólica basal ocurre, en gran medida, porque se reduce la actividad biológica de todos los órganos y, en especial, de los más activos metabólicamente, como el encéfalo y el hígado. También es importante la componente ligada a la actividad muscular, porque tras alcanzar valores máximos entre los cinco y los diez años, desciende hasta los dieciocho con rapidez y se estabiliza a continuación. El metabolismo total —que engloba ambas componentes, la basal y la debida a la actividad— se estabiliza a partir de los veinte años de edad en unas 33 kcal/kg/d.

Cuando los retoños alcanzan los diez (las chicas) o los doce (los chicos) años de edad, la tasa de crecimiento se dispara, llegando a máximos dos años más tarde. Es el estirón puberal. En definitiva, el repunte de la tasa de crecimiento corporal se aplaza hasta una edad en la que el consumo de glucosa por el encéfalo se ha reducido mucho. Hay, por tanto, una relación inversa también entre la demanda de glucosa del encéfalo y la velocidad de crecimiento corporal. La pubertad, además del aumento de talla, conlleva la transformación del organismo: aparecen entonces buena parte de los caracteres sexuales secundarios. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en

los demás primates, la llegada de la pubertad y la consiguiente madurez sexual no dan pie al comienzo de la actividad reproductiva.

ADOLESCENTES

Para que se produzcan los cambios hormonales necesarios para convertir a una chiquilla en una joven en condiciones de reproducirse es preciso que en su organismo se haya acumulado una cierta cantidad de grasa. De hecho, desde los estudios pioneros de la fisióloga Rose Frisch sabemos que cuanto mayor es el nivel de reservas lipídicas de una jovencita, más temprana suele ser su primera regla. Sus estudios revelaron que para que una mujer sea fértil la grasa corporal ha de superar un porcentaje mínimo (entre el 17 y el 22 %); por debajo de ese porcentaje crítico, las mujeres dejan de ovular. Aunque hay mucha menos información acerca de los chicos, también en ellos parece producirse un fenómeno similar, y cuanto mayor es su masa corporal antes acceden a la pubertad.

Pero no todo consiste en tener la cantidad de grasa adecuada y ser fértil. Aunque se hayan producido ya la menarquia y el estirón puberal, el esqueleto pélvico de las adolescentes más jóvenes no está todavía preparado para un parto con garantías. Los huesos de la pelvis parecen tener su propio crecimiento, que continúa después de que las chicas hayan alcanzado su estatura definitiva, hacia los dieciséis o diecisiete años. La fertilidad plena es más efectiva hacia los dieciocho años. En lo que a los chicos se refiere, hacia los trece años y seis meses, en promedio, ya tienen espermatozoides activos capaces de fecundar un óvulo, pero ni siquiera con catorce años puede un adolescente ser un padre eficaz, ni en términos de madurez mental ni por otras razones de carácter social, económico y cultural.

Según estimaciones del antropólogo Hillard Kaplan en poblaciones de machiguengas, piros y achés (o guayaquis) que practican economías de subsistencia, para cuando se completa el desarrollo corporal y sexual, alrededor de los dieciocho años de edad, de un chico y una chica, se han necesitado del orden de 15×10^6 y 13×10^6 kcal, respectivamente. De manera muy aproximada, esto quiere decir que criar un ser humano de dieciocho años requiere aportar una cantidad de energía equivalente a la que contienen veinte jóvenes de esa misma edad. El índice de conversión es muy bajo, pero hay que tener en cuenta que durante algunos años de la niñez y tras el estirón puberal el crecimiento prácticamente se detiene; el metabolismo se lo lleva

casi todo. Por cierto, esa cantidad de energía es aproximadamente el doble de la que cuesta criar un chimpancé hasta alcanzar la edad adulta.

En el encéfalo también pasan cosas^[64]. A partir de los diez años de edad, aproximadamente, el grosor de la materia gris de la corteza cerebral empieza a reducirse, y lo hace de forma sustancial durante toda la adolescencia. En algunas zonas esa reducción llega a ser del 17 % hacia el final del proceso, unos quince años después. Lo que ocurre, en parte, es que una cierta proporción de las conexiones sinápticas son eliminadas, se «podan», como se dice en la jerga neurocientífica. Se eliminan así conexiones que no se usan o se usan poco y se mantienen las que más tráfico registran. Este es un fenómeno muy importante, porque en él se basa parte de la gran plasticidad cerebral humana y, por ello, de la gran capacidad —para bien y, en ocasiones, para mal— para modelar la arquitectura encefálica en función de la experiencia, sobre todo de la vivida en esos primeros años en que se reciben infinidad de estímulos nuevos. A la vez que disminuye la materia gris, la mielinización, que se había detenido tras el periodo de lactancia, repunta a partir de los diez años de edad, de manera que aumenta la proporción de materia blanca.

Se suele considerar que esos procesos, poda sináptica y engrosamiento mielínico de los axones neuronales, que ocurren a partir de los diez años de edad de forma simultánea, contribuyen a la maduración encefálica. La densidad de conexiones sinápticas se reduce paulatinamente a lo largo de los años, aunque a un ritmo muy lento. Y el engrosamiento de los axones se extiende hasta bien entrada la tercera década de vida. Si nos atenemos a este segundo factor, la madurez encefálica no se alcanzaría hasta ese momento (aunque muchos progenitores piensen que ni siquiera entonces). Por otro lado, no todas las áreas encefálicas maduran a la misma velocidad. La corteza cerebral, que es la parte más exterior, madura en último lugar, y dentro de esta, la corteza prefrontal es la que más tarda en hacerlo; su maduración no se completa hasta los veinticinco años de edad, aproximadamente. La corteza prefrontal desempeña las denominadas funciones ejecutivas, las relativas a la valoración de las consecuencias de los actos, los juicios morales y de otra índole, la planificación de acciones, la generación de expectativas y, lo que es de gran importancia, el control y, en su caso, inhibición de comportamientos impulsivos. Por lo tanto, dado que la corteza prefrontal no completa su desarrollo hasta mediada la tercera década de la vida, esas funciones no son desempeñadas por los jóvenes con la eficiencia propia de los adultos. Lo que resulta problemático es que las zonas subcorticales implicadas en la

generación de emociones y, de forma especial, las que producen las expectativas y sensaciones de recompensa, son ya muy activas desde la pubertad.

Que las áreas responsables de la valoración de las consecuencias de los actos y del autocontrol maduren mucho más tarde que las encargadas de generar las sensaciones de placer y promover su búsqueda tiene, como es lógico, consecuencias de mucho calado. Entre ellas, es bien conocida la tendencia de los adolescentes a buscar nuevas sensaciones y vivir nuevas experiencias sin evaluar correctamente las posibles consecuencias de esa búsqueda. En contra de lo que (a muchos padres y madres) nos haya podido o pueda parecer, esa tendencia no solo tiene consecuencias negativas; las tiene, sobre todo, positivas. Es una etapa de formación, atrevimiento, exploración y creación. Como afirma la neuropsicóloga Sarah-Jayne Blakemore, durante la adolescencia nos inventamos a nosotros mismos; en eso, precisamente, consiste ser adolescente. Ese largo viaje nos proporciona un sentido de la identidad personal y una comprensión de los demás que nos capacitan para, al llegar a la edad adulta, ser independientes de nuestros progenitores y estar más integrados en el grupo de nuestros pares. Es la etapa que nos introduce en la comunidad. De otra forma, la selección natural quizá no le hubiera dado su visto bueno.

Multiplicaos

Una criatura no se cría en un único hogar^[65].

Proverbio de Bunyoro,
Uganda occidental

Crecer no es suficiente. Al aumentar de tamaño se gana fortaleza y, normalmente, se evita la acción de buena parte de los depredadores. Pero la razón de ser de crecer no es el aumento de tamaño en sí, sino el encontrarse en mejores condiciones biológicas para reproducirse, de manera que la probabilidad de que los genes propios se transfieran a las siguientes generaciones sea lo más alta posible. Pero reproducirse es caro, impone costes energéticos y de supervivencia, como acabamos de ver. Aquí analizaré, por un lado, la magnitud de los costes energéticos en nuestra especie. Y por otro, valoraré las vías mediante las cuales las madres humanas se las arreglan para disponer de los recursos necesarios para hacer frente a esos costes. Dado que la madre no es la única implicada en este asunto, será necesario también echar un vistazo a los sistemas de apareamiento en nuestra especie, y ponerlos en el contexto de los homínidos y del conjunto de los primates.

LOS COSTES DE LA FECUNDIDAD HUMANA

La edad media a la que tienen la primera cría las mujeres de las sociedades de cazadores-recolectores es, aproximadamente, diecinueve años; la última la tienen con 47. Por lo tanto, las mujeres de esas sociedades disponen de 28 años para reproducirse. Por regla general, las hembras de otros homínidos son madres por primera vez a edades más tempranas y la última cría la tienen aproximadamente a la misma edad, de manera que disponen de algo más de tiempo para ser madres. El intervalo entre nacimientos en las sociedades humanas citadas es de 3,3 años en promedio, lo que quiere decir que, bajo condiciones idóneas, una mujer de esas sociedades puede llegar a tener ocho o

nueve descendientes. Ese número es superior al de las crías que pueden tener los demás homínidos. La clave está en el destete, que es mucho más temprano en la especie humana: en promedio, la lactancia no llega a los tres años, cuando en el resto de las especies del grupo varía desde los tres años del bonobo hasta los más de cinco de los orangutanes. La edad del destete es clave porque, factores hormonales mediante, no es fácil que una madre se quede embarazada mientras está dando de mamar. El número de crías no determina, automáticamente, la aptitud de las especies —porque la mortalidad de los recién nacidos, infantes y juveniles, puede ser variable—, pero sí lo condiciona en buena medida.

Como se ha visto en el capítulo anterior, tanto las mujeres gestantes como las lactantes dedican un gran esfuerzo a amamantar a sus criaturas y —debemos suponer— también lo han hecho a lo largo de los últimos centenares de miles de años. Una madre gestante destina del orden de 77.000 kcal al feto que lleva en su interior. La madre lactante gasta algo más de 305.000 kcal durante el periodo de lactancia (valor para cuyo cálculo se asume que, conforme pasan las semanas, la contribución relativa de la leche a la alimentación del bebé desciende hasta llegar a anularse). En total, y redondeando, se puede estimar en 380.000 kcal el gasto en que incurre una madre entre dos alumbramientos. Dado que ese gasto corresponde a un total estimado de 1.215 días (los 267 del embarazo más 948 de lactancia a la criatura recién nacida), el coste diario medio en el intervalo entre dos nacimientos asciende a 313 kcal (unas 290 kcal/d durante el embarazo, y del orden de 322 kcal/d durante la lactancia).

El gasto metabólico en reposo de una mujer (de unos 50 kg) es de unas 1.200 kcal diarias (capítulo 8). Por tanto, asumiendo que ese gasto representa dos terceras partes del gasto metabólico total, para una mujer no embarazada y no lactante el gasto total sería del orden de 1.800 kcal diarias; la diferencia, esas 600 kcal, es el que corresponde a las actividades que desarrolla (trabajo, desplazamiento, etc.). A lo anterior hay que añadir las 313 kcal/d que gasta en la crianza de un bebé durante ese lapso temporal, por lo que necesita adquirir del orden de 2.100 kcal diarias para satisfacer sus propias necesidades metabólicas además de las derivadas del embarazo o de la producción de la leche. Por tanto, en promedio, casi el 15 % de su energía (equivalente a una cuarta parte de su gasto metabólico basal) se destina a alimentar al feto que se desarrolla en su interior o al bebé que mama de sus pechos. Ahora bien, dado que los datos de gasto presentados en las líneas anteriores son valores medios para todo el tiempo del embarazo y de lactancia de la criatura, no reflejan el

grado de esfuerzo energético que ha de realizar una madre en las fases más exigentes. Recordemos que en el último trimestre del embarazo hay un gasto añadido de 470 kcal/d y que durante el periodo en que el bebé solo se alimenta de la leche de la madre, incurre en un gasto adicional de 454 kcal/d, y eso gracias a que la producción de esta leche se sostiene, en parte, sobre el uso de reservas almacenadas con anterioridad, puesto que, de no ser así, llegaría a 626 kcal/d. Durante el tercer trimestre del embarazo y mientras el bebé se alimenta en exclusiva de la leche materna, los costes directos de la crianza son responsables del 20 % del gasto energético materno (casi un 40 % del gasto metabólico basal).

Además, durante gran parte de la etapa reproductiva de su vida, las madres de las sociedades de cazadores-recolectores suelen criar a más de un hijo o hija a la vez. Necesitan, por tanto, una buena cantidad de energía adicional para alimentar al resto, entre 1.000 y 2.000 kcal/d, dependiendo de su número, edad y capacidad para autoabastecerse. A todo ello hay que sumar el coste de transportar un cuerpo con unos cuantos kilos de más durante el embarazo y a la misma criatura, no de forma permanente pero sí con frecuencia, tras el nacimiento. Acarrear un bebé de un lado para otro representa en torno a un 16 % del gasto total de la madre, un porcentaje muy alto que, dependiendo de las circunstancias, puede determinar su potencial reproductor futuro. Ninguna otra madre homínida se encuentra nunca en una tesitura energética tan comprometida.

Por otra parte, los encéfalos —el de ella y el de la criatura que lleva dentro en el caso de la madre embarazada— no pueden almacenar su propia energía, no pueden adquirir hoy algo que utilizarán la semana que viene; necesitan un aporte de materiales para su propia construcción —lípidos, principalmente, pero también proteínas— y un suministro continuo de azúcar a través de la sangre, día y noche, a una velocidad relativamente constante. Por ese motivo, esas madres necesitan almacenar grandes cantidades de energía en forma de grasa para proveer a sus encéfalos y los de su prole cuando las condiciones se ponen difíciles. Funciona como los ahorros en el banco: de alguna manera, son los que permiten a los seres humanos que viven en economías de subsistencia estar activos, mantener sus propios organismos e, incluso, reproducirse en tiempos de escasez si esta no es severa.

En resumidas cuentas, las madres humanas necesitan un aporte muy importante de alimento, muy por encima del que necesitarían si no fuesen madres. Ha de ser de calidad y contenido energético altos y, por supuesto, en la actualidad necesitan consumir alimentos cocinados. Surge, por tanto, la

cuestión del origen de los recursos de energía y de tiempo que le dedicaban y dedican. Una mujer sana perteneciente a un grupo cazador-recolector actual puede cosechar entre 1.700 y 4.000 kcal de alimento por día, para cubrir una necesidad que varía entre 3.000 y 4.500 kcal/d, con la particularidad de que la labor de una madre lactante se vería, muy probablemente, obstaculizada por la presencia de otras criaturas, por lo que su verdadera capacidad recolectora estaría en los valores bajos de ese rango. Ambos factores conducen indefectiblemente a una conclusión: no es fácil que las madres humanas se las puedan arreglar sin ayuda adicional. Necesitan que otros individuos les proporcionen los recursos que ellas, por sí mismas, no sean capaces de conseguir.

MONÓGAMOS, PERO NO TANTO

A la hora de indagar acerca de la provisión de recursos para la crianza de la prole, la mirada debe dirigirse al padre en primer lugar. Y esto exige examinar el modelo de apareamiento. En primates no humanos los grupos basados en parejas reproductivas son minoritarios; solo ocurre en el 15 % de las especies. El 85 % restante vive en grupos con un único macho —como los gorilas— o, menos frecuentemente, en grupos con varios machos y varias hembras —como los chimpancés—. En lo relativo a mamíferos grupales no primates, la mayor parte —con unas pocas excepciones, como los leones y algunos otros carnívoros— son poligínicos; viven en grupos formados por un macho con harén. Los machos que sobran viven en grupos aparte. La formación de parejas es más rara aún; solo ocurre en el 3 % de los mamíferos no primates. Por el contrario, el 90 % de las aves viven en pareja, aunque en nueve de cada diez especies de aves estudiadas la mitad de la nidada no es del padre «oficial».

Analizado este asunto desde un punto de vista evolutivo, cabe esperar que ambos progenitores actúen de manera que el número de crías que sobreviven hasta la edad adulta sea el máximo posible. De otra forma los genes propios no se multiplicarán en sucesivas generaciones. El padre puede tratar de maximizar el número de sus descendientes mediante dos comportamientos alternativos posibles. Uno consistiría en aparearse con la mayor cantidad de mujeres posible, porque apenas comprometería recursos propios actuando de esa forma y podría tener mucha descendencia (en la práctica esta sería una forma de poliginia). Pero también podría desentenderse de otras potenciales parejas reproductivas y apoyar a la madre de sus crías, dedicándoles todos los

recursos que fuese capaz de conseguir o, al menos, todos los recursos excedentarios una vez satisfechas las necesidades propias. Las mujeres, por su parte, dado que están obligadas a dedicar un gran esfuerzo a cada cría, han de procurar garantizar la supervivencia de cada una de ellas, de cada una de las comparativamente «pocas» que puedan tener. Para ello, pueden intentar seleccionar como pareja (no necesariamente reproductiva) a hombres que cuiden de sus crías, es decir, que asuman su cuota de esfuerzo parental y que las ayuden a defenderse de posibles agresores. También pueden buscar el apoyo de otras mujeres —u otros miembros del grupo—, prestándose mutuamente la ayuda necesaria en cada ocasión.

Quizá por ser el mayoritario en la actualidad, hasta finales de siglo xx el modelo de apareamiento basado en la pareja monógama ha sido considerado el originario en el género *Homo*. La paleoantropóloga Sarah Hrdy afirma que esa visión se fundamentaba en el supuesto de una especie de pacto entre un hombre cazador que proporcionaba alimentos —carne, principalmente— a su pareja femenina y una mujer que le pagaba con fidelidad sexual para que el proveedor pudiera estar seguro de que las criaturas en las que invertía eran portadoras de la mitad de sus genes. Este «contrato sexual» se habría convertido, según ese modelo, en la piedra angular de la fenomenal adaptación que permitió el éxito de los primeros homínidos.

Sin embargo, ese modelo fue cuestionado a finales del pasado siglo desde diferentes ángulos. El psicólogo Geoffrey Miller, por ejemplo, sostuvo ya hace más de dos décadas que en el pasado de nuestro linaje los padres se desentendían de la crianza de la prole e intentaban aparearse con otras hembras. Las madres homínidas se las habrían arreglado por sí mismas para sacar adelante a su progenie, sin contar con el concurso de sus (ocasionales) parejas masculinas. Resumiendo mucho, lo que afirmaba Miller es que las madres, en caso de necesitarlo, se prestaban ayuda mutuamente o la recababan de sus propios familiares y que el padre, más que apoyar a la madre de su cría o sus crías, podía ser un verdadero incordio para ella, cuando no, directamente, un agresor^[66].

Lo cierto es que la mayor parte de la población humana actual se reproduce en el marco de una relación monógama (social), pero ese hecho por sí solo no dice nada de la condición primigenia del modelo de apareamiento en nuestra especie, ni siquiera de nuestras preferencias. Cuenta el psicólogo social Paul Bloom que cuando se pregunta a los hombres cuántas parejas sexuales desean tener en los próximos años, el número medio que resulta de las respuestas es sistemáticamente más alto que el que responden las mujeres

a la misma pregunta. Los miembros de ambos sexos tienden, por tanto, a una cierta poligamia o monogamia secuencial, pero son los hombres los que más se alejan del modelo monógamo puro. En un estudio en el que se entrevistó a más de dieciséis mil personas de cincuenta y dos países, los hombres manifestaron el deseo de tener, en promedio, dos parejas sexuales en el próximo mes, mientras que las mujeres respondieron que una. Para la próxima década, los hombres querrían tener una media de seis parejas, y las mujeres, dos. Los valores medios varían entre culturas, pero la diferencia entre hombres y mujeres es sistemática, aparece en todas las estudiadas. Por tanto, también está claro que en la modalidad de relación operan factores culturales y hay, además, importantes diferencias entre los individuos de diferentes culturas. De hecho, no son pocas las sociedades en el mundo en que el apareamiento se produce en el contexto de relaciones poligínicas o, menos frecuentemente, poliándricas.

Es posible que la monogamia sea el modelo más extendido porque es el de las tradiciones religiosas, salvo la musulmana, con un mayor número de adeptos. Es también la forma de emparejamiento legal en casi todos los países más poblados, hasta el punto de que lo normal es que la poligamia esté prohibida, excepto en la India, donde a los musulmanes se les permite tener varias esposas (no así a la población hindú). Por otro lado, también entre los pertenecientes a una misma cultura y grupo social se producen diferencias en los sistemas de apareamiento y en el esquema de familia. Cada vez es más frecuente, en este sentido, la denominada monogamia secuencial. Y también tienen una importancia creciente otros modelos de familia (monoparentales o de parejas formadas por miembros del mismo sexo, por ejemplo). Por otro lado, en el pasado eran normales porcentajes de paternidad extramarital de un 12 % y quizá superiores, aunque en la actualidad, en Occidente, gracias a las posibilidades que hay de evitar los embarazos, se ha reducido hasta un 2 %.

Entre quienes sostienen que esa es nuestra condición primigenia, se postulan tres posibles factores causales en el origen de la monogamia social en el linaje humano. Uno sería la custodia de la hembra por parte de un macho cuando los machos son incapaces de controlar un grupo de hembras porque estas se dispersan por el territorio y llevan una vida aislada. Bajo esas circunstancias, los machos, incapaces de mantener el harén, se habrían vinculado a una pareja femenina, monopolizándola y, como consecuencia, implicándose en el cuidado de las crías. El segundo factor propuesto para explicar el origen de la monogamia es el infanticidio a cargo de machos que pretenden suprimir la lactancia de las crías (matándolas) para que las madres

recuperen la ovulación y así conseguir aparearse con ellas; sería la defensa frente a ese infanticidio la razón por la que se formarían parejas estables. Y el tercer factor sería el de la implicación de los machos en la crianza de la prole y las ventajas que se habrían derivado de esa implicación.

El primatólogo Frans de Waal y el matemático Sergey Gavrilets sostienen, por el contrario, que los hombres y mujeres tenemos un tamaño demasiado diferente para ser considerados monógamos por naturaleza. La diferencia de tamaño es un rasgo que hay que tener mucho en cuenta en este asunto. Las especies con sistemas poligínicos de apareamiento se caracterizan por un cierto grado de dimorfismo sexual. En los primates, se traduce en que los machos son de mayor tamaño que las hembras y también suelen tener colmillos más grandes. Un mayor tamaño del cuerpo y de los colmillos da ventaja a la hora de luchar contra otros machos y monopolizar así el acceso a un harén de hembras (como los gorilas) o acceder preferentemente a ellas en el seno de grupos formados por muchos individuos (como los chimpancés). Los hombres pesamos un 20 % más que las mujeres. Puede parecer poca diferencia, pero no lo es; además, sería bastante mayor si descontásemos la grasa corporal, un tejido que no aporta nada en una pelea. Según el especialista en reproducción de primates Robert Martin, este nivel de dimorfismo sugiere, de hecho, que los seres humanos no estamos biológicamente adaptados a vivir en grupos basados en parejas, sino que tenemos tendencia a la poliginia. En lo que a los colmillos se refiere —y en contraste con la masa corporal—, la diferencia de tamaño entre hombres y mujeres es de un 7 %. Es una diferencia pequeña, impropia de una especie en la que los machos hayan de ganarse el acceso a las hembras a base de mordiscos. Además, nuestros colmillos son pequeños y, al parecer, lo son desde hace millones de años, ya que ese pequeño tamaño era característico ya de *Ardipithecus*. También lo era en *Australopithecus*, a pesar de que a esta especie se le atribuye un gran dimorfismo sexual.

Frans de Waal y Sergey Gavrilets abogan por una propuesta, ya antigua, del zoólogo Desmond Morris. Según esa propuesta, en los grupos humanos se eliminaron las jerarquías masculinas, lo que permitió igualar sexual y reproductivamente a los hombres dentro de una comunidad. Al desaparecer las jerarquías, convivirían varias parejas reproductoras en el seno de grupos más amplios, lo que habría fomentado la cooperación entre sus miembros. Esta transición sería parte de lo que Gavrilets denomina «síndrome igualitario», una condición para la formación de grupos humanos estables que

colaboran mutuamente para la consecución de fines valiosos; esta es una idea que ha popularizado el antropólogo Christopher Boehm.

Las también antropólogas Holly Dunsworth y Anne Buchanan, por su parte, han introducido un factor adicional en ese esquema, el de la conciencia reproductiva. Según ellas, el hecho de vincular el embarazo a la cópula influyó en la tendencia a formar parejas estables dentro de una comunidad más amplia. Ese conocimiento pudo haber influido en la elección y competencia por la pareja sexual, porque la conciencia reproductiva habría hecho que se valorase el atractivo de los compañeros, hombres o mujeres, en función de su comportamiento en la comunidad y sus supuestas condiciones para ser buenos padres o madres. De acuerdo con esta propuesta, la conciencia reproductiva habría impulsado la cooperación entre hombres y mujeres, más allá incluso de la pareja y las relaciones entre hermanos y hermanas adultas.

LO QUE DICEN LOS GENITALES

La anatomía genital —sobre todo la masculina— tiene mucho que decir en este tema. Según el biólogo y escritor científico Ambrosio García Leal: «Tanto el volumen testicular como el tamaño y diseño del pene (humanos) sugieren una competencia espermática significativa y, por ende, cierto grado de promiscuidad femenina (menor que el de chimpancés y bonobos, desde luego, pero superior al de cualquier otro mamífero monógamo)». Veamos esto con algún detalle. Los hombres tenemos testículos de tamaño mediano tirando a pequeño (40 g); representan un 0,06 % de la masa corporal. Los de los chimpancés (118 g), sin embargo, son bastante más grandes: un 0,2 %. Por regla general, los testículos de tamaño grande son característicos de especies en las que se produce «competencia espermática», un fenómeno habitual en aquellas cuyos miembros conviven en bandas formadas por numerosos machos y hembras, y en las que las hembras en celo copulan con más de un macho. Unos testículos de gran tamaño producen más espermatozoides, por lo que la competencia por tener descendencia se basa, en parte, en la capacidad para eyacular un mayor número de espermatozoides y, de esa forma, aumentar la probabilidad de «vencer» en el empeño en fecundar a una hembra que ha copulado con otro macho un rato antes o lo hará un rato después. En las especies poligínicas, como los gorilas, no hay competencia espermática, porque un macho monopoliza el acceso sexual a un grupo de hembras; los testículos de los gorilas, en consecuencia, son muy pequeños (30 g), solo

representan el 0,002 % de la masa del animal. En estas especies, la competencia se produce antes, porque el macho que domina el harén ha desplazado, por corpulencia o fortaleza, a otros competidores.

Robert Martin sostiene que el tamaño (mediano tirando a pequeño) de los testículos humanos, así como el hecho de que el *vas deferens* —conducto por el que los espermatozoides van desde los testículos hasta la uretra— sea bastante largo y solo moderadamente muscular, indican que, de haberla, la competencia espermática es reducida. Cree, por ello, que el sistema reproductor humano es propio de un contexto en el que cada hembra se aparee solo con un macho (tenga este más o menos parejas femeninas). En apoyo de esta tesis está también el hecho de que la pieza media de los espermatozoides —en la que se encuentran las mitocondrias que producen el ATP necesario para batir la cola e impulsar al gameto masculino en su viaje hasta la fecundación— es pequeña, lo que nos asemeja a gibones (monógamos) y orangutanes (polígamos). Una pieza media espermática pequeña querría decir que el esfuerzo metabólico de los espermatozoides es moderado, por lo que no cabe pensar que sean capaces de desplegar un gran esfuerzo metabólico para impulsarse hacia el óvulo femenino y llegar antes que los de otros competidores. Como puede ver, hay opiniones para todos los gustos.

Por otra parte, el pene humano es de tamaño medio y carece de estructuras especiales, por lo que quizá no sea precisamente un órgano adaptado a lidiar en condiciones de competencia espermática. Sin embargo, sí tiene un grosor considerable, rasgo al que García Leal atribuye la función —en un contexto de competencia espermática— de desalojar a los espermatozoides que otros machos hayan podido depositar antes en el interior de la mujer. El biólogo Richard Prum ha propuesto, sin embargo, que el grosor del pene humano ha sido seleccionado por las mujeres con el propósito de experimentar mayor placer en la cópula al ejercer una presión mayor sobre el clítoris; se trataría, por tanto, de un caso de selección sexual (véase anexo I). Sostiene que el orgasmo femenino es particularmente intenso en nuestra especie y que en gran parte ello es debido a la altísima densidad de terminaciones nerviosas en el glande del clítoris, el doble que en el glande del pene, para ser precisos. De la relevancia de su orgasmo daría cuenta el hecho de que no se encuentra constreñido por un diseño genital derivado de las necesidades impuestas por ninguna otra función fisiológica. Su única función es la de obtener placer, ni más ni menos.

En lo que al sexo femenino se refiere, un elemento que tener en cuenta es que las mujeres no presentan signos externos que delaten la fase del ciclo

ovulatorio en que se encuentran. Además, se mantienen sexualmente receptivas durante todo el ciclo. Esos rasgos se han interpretado de forma dispar. Algunos autores han propuesto que se trata de un mecanismo que refuerza el vínculo de pareja, puesto que no limita la práctica del sexo —con el correspondiente placer— al periodo fértil. Un vínculo más fuerte constituiría una garantía de provisión de recursos, puesto que la disyuntiva — el *trade-off*— para el hombre entre dedicar recursos a buscar otras parejas sexuales o dedicarlos a apoyar a la madre de las crías (sean o no de la pareja social) se inclina de esa forma hacia esta segunda alternativa. Según la arqueóloga Brenna Hassett, sin embargo, esos rasgos dan a las mujeres la oportunidad de ampliar la diversidad genética de su progenie, bien apareándose con varios hombres o fortaleciendo relaciones que les beneficiarán. Esta idea se encuentra más próxima a la de la promiscuidad femenina que propone García Leal. Seguimos, pues, con diversidad de opiniones.

Cierro esta sección con la opinión de Juan Luis Arsuaga, quien sugiere en su último libro que, dado el reducido tamaño de los testículos y de la pieza media de nuestros espermatozoides, no estamos adaptados a la promiscuidad, y que el dimorfismo sexual de nuestra especie podría indicar que hemos evolucionado hacia la monogamia a partir de antepasados poligínicos.

LO QUE DICEN LAS HORMONAS

En una investigación realizada en Filipinas han medido los niveles de testosterona en sangre de más de seiscientos hombres jóvenes a lo largo de casi un lustro. Han observado, por un lado, que aquellos con más testosterona al comienzo del estudio tenían, cuatro años y medio después, una mayor probabilidad de haberse emparejado y ser padres que los hombres con menos testosterona. Por otro lado, tras ser padres experimentaban fuertes descensos en el nivel de esta hormona, y esos descensos eran mayores que los que, por efecto de la edad, mostraban los hombres que no habían sido padres. Por si esto fuera poco, se observó que el descenso fue mayor en los padres que dedicaban mayor atención a sus hijos que en los que casi no se ocupaban de ellos. La testosterona tiene efectos diversos en los varones; en la pubertad es la responsable del desarrollo de los caracteres sexuales secundarios, como la aparición del vello facial y corporal, el agravamiento del tono de voz, el crecimiento de la nuez de Adán, la producción de musculatura, el crecimiento del pene, la producción de espermatozoides y la configuración facial

angulosa. En la edad adulta estimula la libido, predispone a ser más agresivos con los semejantes e induce a cortejar a la persona con la que uno quiere emparejarse.

La testosterona es, por tanto, la hormona que promueve el emparejamiento y la competencia con otros hombres. Por esa razón, de ella depende también el éxito reproductivo. Surge aquí la disyuntiva que he citado antes al introducir el tema de la monogamia. Si los machos asumen una parte de la tarea de cuidar a la prole o contribuyen con su aportación de alimento a su crianza, su éxito reproductivo depende de la magnitud del esfuerzo que dedican a esa tarea. Y dado que el tiempo y demás recursos son limitados, los que se dedican a tratar de aparearse con otras parejas reproductivas no pueden destinarse al cuidado de la progenie, por lo que entre esos dos afanes se establece un conflicto. Parece, por tanto, lógico que la testosterona, dado su papel en la fisiología y psicología del emparejamiento, cumpla un papel importante en la regulación de esa alternativa. Si se mantuviese en niveles altos tras la paternidad, aumentaría la probabilidad de que el varón dedicase demasiado tiempo y energía a buscar otra posible pareja y ello iría en detrimento de la atención a sus hijos. De ese modo, la posible ganancia en términos de éxito reproductivo que pudiera derivarse de tener hijos con la nueva pareja se vería contrarrestada por la posible pérdida que se produciría por disminuir su contribución al cuidado y atención de los que ya tiene. Por lo tanto, a través de sus efectos sobre la testosterona, el ser padre hace que disminuya la probabilidad de que los varones busquen otras parejas reproductivas y dediquen esfuerzo y recursos a ello.

Otra hormona, la prolactina, interviene en funciones relacionadas con el cuidado parental, esto es, con la atención y, sobre todo, la alimentación de las crías. Es la hormona de la que depende la producción de leche en las madres lactantes. Durante el embarazo aumenta su concentración en la sangre, las células de las glándulas mamarias empiezan a acumular reservas y, como consecuencia, las mamas se agrandan. Al final del embarazo, con el parto, desciende la concentración sanguínea de progesterona y estrógenos. Ese descenso, junto con las señales de succión en los pezones, hace que las glándulas mamarias empiecen a producir leche. La oxitocina, otra hormona, provoca su eyección en respuesta a la succión por el bebé. Pero no es esa la razón por la que la prolactina ha hecho su aparición aquí. Y es que no solo las hembras de mamífero se ven influidas por esta hormona. A los machos también nos afecta, y lo hace de manera que favorece las tendencias a cuidar de la prole. Como acabamos de ver, los hombres experimentamos con la

paternidad un descenso en la concentración sanguínea de testosterona y, simultáneamente, un aumento de la de prolactina. No producimos leche, claro está, pero nuestro comportamiento se modifica: se reduce la agresividad y adoptamos una actitud paternal para con las criaturas.

Estos elementos de la fisiología hormonal apuntan a una conclusión interesante: los hombres tenemos una arquitectura neuroendocrina que promueve o facilita el compromiso parental, lo que apoya la idea de que los padres han ejercido esa labor a lo largo de la evolución de nuestro linaje o, al menos, que así ocurrido en sus fases más recientes. Ni que decir tiene que el hecho de contar con una arquitectura neuroendocrina determinada no conlleva obligaciones ni una condena a la fidelidad a la pareja monógama. Solo indica que si esa es la opción seleccionada en ciertos casos, se ha despejado el camino para facilitarla. Ni más ni menos que eso.

LO QUE DICE LA PROPORCIÓN REPRODUCTIVA DE LOS SEXOS

Pero hay más. Utilizando una nueva técnica, unos investigadores han determinado el grado de contribución genética de hombres y mujeres a la población humana actual. Esto puede resultar un tanto extraño, pero es bastante simple conceptualmente, aunque metodológicamente no lo sea tanto. Han estimado la denominada ratio (o proporción) reproductiva mujeres:hombres. En poblaciones monógamas, la contribución es la misma y eso se traduce en que la ratio en cuestión vale 1. En las poblaciones polígamas el valor de la ratio se aleja de 1; es mayor que 1 en el caso de que haya habido poliginia y menor que 1 si lo que ha habido es poliandria. Conviene aclarar que los términos poligamia o monogamia no se refieren necesariamente a situaciones reconocidas socialmente como tales; lo que significa poligamia (poliginia) en este caso es que un mismo varón ha tenido descendientes con más de una mujer. Pues bien, el índice cambia de unas regiones a otras o, si se prefiere, de unas culturas a otras. Así, en el este de Asia, la ratio vale 1,1, lo que refleja una historia en la que ha predominado la monogamia biológica con una muy leve tendencia hacia la poligamia (poliginia). En Europa, el índice vale 1,3; de nuevo, la norma es la monogamia, pero han contribuido más mujeres que hombres al actual patrimonio genético; en otras palabras, menos hombres han tenido descendencia con más mujeres. En el este de África, la ratio llega a 1,4, ligeramente superior al valor europeo, pero no mucho más. En términos generales, por lo tanto, la monogamia ha sido la

norma, pero ha habido alguna tendencia a la poligamia (poliginia), más acusada en Europa y, sobre todo, en África.

En conclusión, los seres humanos tendemos a la monogamia, aunque sin descartar apareamientos con otras parejas, más por parte de los hombres que de las mujeres. En línea con lo que señala Hasset, a las mujeres, por varios motivos, ha podido y puede interesarles aparearse con hombres que no son su pareja «oficial». Y los hombres han estado interesados en tener más de una pareja, como señalan las ratios reproductivas, aunque sin alcanzar proporciones propias de especies poligínicas. En tal contexto, por tanto, lo más probable es que, en general, la contribución de los hombres a la crianza de la prole haya sido y sea significativa aunque variable, y dependa de elementos culturales y ambientales. La monogamia humana es sobre todo social (aunque no necesariamente sexual) e imperfecta (no siempre surte efectos todo lo favorables que cabría esperar) y, cada vez en mayor medida, secuencial, pero en general tiene consecuencias (positivas) en la supervivencia de la prole. Aunque, como veremos, quizá no determinantes.

EL PADRE PROVVISOR

Si dirigimos la mirada hacia los pueblos de cazadores-recolectores que han subsistido hasta finales del siglo xx, hay datos que parecen apoyar la noción de que el padre es, efectivamente, provvisor de recursos para complementar los obtenidos por la madre y que esta pueda, así, sacar adelante a las crías. Dice el antropólogo Daniel E. Lieberman que un cazador puede obtener una cantidad de alimento equivalente a entre 3.000 y 6.000 kcal/d, lo que sería suficiente para alimentarse a sí mismo y a sus criaturas. Otras estimaciones dejan esa capacidad en unas 3.500 kcal/d, con un excedente diario no inferior a entre 1.000 y 2.500 kcal/d. Las fuentes advierten de que estas estimaciones tienen un margen de error considerable, aunque creen seguro el mínimo indicado. De ser válidos esos datos, seguramente no sería necesario seguir indagando. Sorprende, sin embargo, que el propio Lieberman advierta de que los cazadores-recolectores no podrían sobrevivir sin una clara división del trabajo y sin compartir mucha comida entre parientes y no parientes, así como una buena dosis de trabajo en común. Por lo visto, el padre provvisor no debía de proveer lo suficiente... todos los días.

Según la información que ofrece la antropóloga Sarah Blaffer Hrdy, sin embargo, el éxito esporádico y los fracasos frecuentes de los cazadores de

caza mayor han sido y son un desafío crónico para las familias de los cazadores-recolectores tradicionales. Un estudio de caso particularmente detallado de recolectores suramericanos sugiere que, en una cuarta parte de las ocasiones, una familia no alcanzaría las 1.000 kcal de alimentos por persona y día. Sin embargo, en el grupo humano al que se refiere ese dato, el alimento obtenido mediante la caza se comparte con personas de otras familias, de manera que una persona puede aprovechar la buena fortuna de otra para ayudarla a superar los tiempos difíciles. Sin ese elemento, quienes sufren habitualmente una situación de malnutrición verían reducirse su alimento por debajo de la cantidad mínima necesaria para sobrevivir. Los autores de la investigación estimaron que, si no compartiesen comida, cada 17 años las familias incurrirían en un déficit calórico severo, pues durante 21 días seguidos dispondrían de menos del 50 % de la energía necesaria para mantenerse, una receta segura para perecer de hambre. Al compartir el riesgo, la proporción de días en que sufren tales déficits calóricos se reduce a la décima parte de los que sufrirían de no compartirlo.

La misma autora dice sobre los hadza que, como los hombres de este grupo étnico tienen predilección por la caza mayor, los cazadores rara vez tenían éxito. El eland, una de sus piezas preferidas, tiene una masa de 500 kg o más y, en comparación con la delgadez típica de la mayoría de los animales salvajes, su carne es rica en grasa entreverada, razón por la que es una presa especialmente apreciada. Sin embargo, estos ungulados se encuentran muy dispersos, son escurridizos y más difíciles de cazar que las presas comunes de pequeño tamaño, como las liebres o las tortugas. La mayoría de las veces los hombres llegaban a casa con las manos vacías, y era la comida recolectada por las mujeres día a día lo que mantenía alimentados a los niños. Como cuenta Sarah B. Hrdy en *Mothers and Others*, la antropóloga Kristen Hawkes, para explicar esa actividad aparentemente inútil, propuso lo que ahora se conoce como la «hipótesis del alarde», según la cual la caza mayor se considera más un deporte atlético que un modo de subsistencia, en el que los hombres buscan mejorar su reputación ante los ojos de otros hombres e impresionar a las mujeres.

Según Hrdy, esto no significa que los padres no sean importantes. Entre otras cosas, ellos son los que mejor pueden proteger a sus criaturas y a ellas mismas de las agresiones de otros hombres, como ocurre tan a menudo en otras especies de primates. Además, en las sociedades de cazadores-recolectores, las madres que reciben alimento de su pareja tienen tasas de fecundidad más altas, lo que en definitiva es un elemento que actúa a favor de

ese comportamiento por su valor adaptativo. Hrdy (en 2009) no llega a atribuir a la pareja masculina un papel tan relevante en la crianza de su progenie como después haría Lieberman (en 2013), pero tampoco llega a considerar a los padres unos perfectos inútiles, como nos había presentado Miller (en 1999) basándose, en parte, en el anterior libro de Hrdy (*Mother Nature*, también de 1999).

LA ABUELA

La ya citada Kristen Hawkes observó, cuando trabajaba entre los hadza, de África oriental, que las primeras recolectoras en salir del campamento por la mañana y las últimas en regresar por la tarde, así como las que terminaban llevando las cargas más pesadas, no eran, como cabría esperar, mujeres jóvenes en el mejor momento de sus vidas. Tampoco eran las madres con niños hambrientos que esperaban en el campamento. Más bien, las recolectoras de alimentos más dedicadas eran las ancianas de rostro correoso, para quienes había pasado mucho tiempo desde su mejor momento físico; eran mujeres menopaúsicas.

La menopausia es, desde una perspectiva evolutiva y al menos en apariencia, una anomalía. De hecho, es un fenómeno muy poco frecuente en el mundo animal. En casi todas las especies, las hembras se mantienen fértiles a lo largo de toda su vida. Nuestra especie forma parte de un pequeño grupo de mamíferos en los que la capacidad reproductiva se deteriora de forma acelerada con relación al declive orgánico general. Forman también parte de este grupo el calderón tropical, la beluga, el narval y la orca, todos ellos cetáceos odontocetos. Las hembras de esas especies pueden vivir décadas después de cesar de ovular y, por lo tanto, de poder procrear. El biólogo norteamericano George C. Williams propuso en 1957 que la menopausia podría ser, en realidad, una adaptación. Pensó que, desde el punto de vista evolutivo, podría resultar más conveniente para las mujeres dedicar sus esfuerzos a apoyar a sus descendientes que tener ellas una progenie más numerosa. Conforme envejecemos aumenta la probabilidad de morir, por lo que, si una mujer tiene descendencia a una edad avanzada, no sería improbable que sus últimos hijos no pudieran sobrevivir al morir ella. En tal caso, el esfuerzo que esa mujer hubiese dedicado a esos últimos hijos habría resultado baldío, pues sus genes no habrían podido replicarse y ser transmitidos a las siguientes generaciones a través de esos últimos descendientes. Por otro lado, que en una población haya individuos que no se

reproducen carece de sentido desde un punto de vista evolutivo, pues esos individuos consumen unos recursos que podrían utilizar otros en beneficio de su propia progenie. Por estas razones, Williams pensó que las mujeres de mayor edad contribuyen de una forma más efectiva a transmitir sus genes a las generaciones posteriores dedicando sus esfuerzos a los descendientes que ya forman parte del grupo, o sea, a sus nietos y nietas, en vez de hacerlo a los hijos e hijas que a una edad avanzada pudieran llegar a tener ellas mismas.

Hay especies, como el elefante asiático y posiblemente también los africanos, de las que sabemos que las abuelas mejoran la supervivencia de los nietos, aunque en estos casos las abuelas se siguen reproduciendo. Recientemente, también se ha podido establecer que la presencia de abuelas menopaúsicas en grupos de orcas mejora la supervivencia de sus nietos y que las abuelas que siguen procreando no prestan un apoyo similar al que brindan las orcas menopaúsicas. La importancia que ese periodo posmenopáusico tan extenso tiene en seres humanos y en orcas habría impulsado, según algunos especialistas, un aumento en la longevidad de las dos especies, pues la mayor supervivencia de los nietos durante los años de vida añadidos habría compensado con creces, en términos evolutivos, el cese de la procreación. La «hipótesis de la abuela», como se conoce en la actualidad la propuesta de Williams, cuenta con cierto respaldo empírico en nuestra especie. Hay evidencias, obtenidas tanto en grupos de cazadores-recolectores como en sociedades preindustriales, que avalan la noción de que las abuelas que no se reproducen aumentan la probabilidad de supervivencia de sus nietos. En otras palabras, su presencia en el grupo facilita que sus genes —los que han llegado hasta los nietos— perduren tras su propia muerte o, dicho en lenguaje neodarwinista, mejore su propia aptitud a través del cuidado que presta a sus nietos.

Sin embargo, la hipótesis de la abuela también cuenta con críticas sólidas. En mi opinión, una especialmente perspicaz es que no tiene suficientemente en cuenta que la visión que podemos tener nosotros de las abuelas en la actualidad no tiene por qué corresponder a la vida a final del Plioceno y en el Pleistoceno. Es muy difícil estimar qué proporción de mujeres superaban la menopausia y vivían durante suficientes años como para poder prestar alguna ayuda a sus hijas en la crianza de sus propias criaturas. El registro fósil no es lo suficientemente rico en materiales de individuos de diferentes edades como para poder estimar las tasas de supervivencia de las mujeres adultas y evaluar su contribución a la crianza de los nietos. Es probable que de esa supervivencia solo se beneficiase una pequeña proporción de madres jóvenes

y, en tal caso, no tendría un impacto significativo en la especie y su estrategia. En los grupos san del Kalahari, por ejemplo, la esperanza de vida a mediados del siglo XX era de treinta años, si bien algo más del 60 % de las chicas que superaban los quince años de edad llegaban a los cuarenta y cinco, y un 8 % vivían sesenta o más.

La otra crítica tiene que ver con la localidad en la que se establece la hija. Hasta finales del siglo pasado se creía que en la mayoría de las sociedades de cazadores-recolectores que persisten en el mundo, las parejas jóvenes se establecían con más frecuencia en la localidad del padre (patrilocales) que en la de la madre (matrilocales). Este elemento puede ser importante porque la abuela materna suele prestar más apoyo a sus hijas que a las parejas reproductivas de sus hijos. Sin embargo, una reevaluación de los datos etnográficos concluyó hace ya unos cuantos años que de las cuarenta y ocho sociedades para las que hay datos fiables al respecto, solo seis (12,5 %) son patrilocales; dieciséis (33 %), matrilocales; y veintiséis (54 %), bilocales (ubicadas indistinta o alternativamente en la proximidad de los padres de la madre o del padre).

Sarah B. Hrdy, al evaluar las razones en pro y en contra de la hipótesis de la abuela, llegó a la conclusión —tras haber cambiado de opinión, tal y como ella misma reconoce— de que es muy probable que las abuelas contribuyan de forma efectiva a la crianza de los nietos, aunque no en todos los casos posibles y no con carácter exclusivo.

LA ALDEA

Es muy infrecuente —extraordinariamente infrecuente, de hecho— que una madre chimpancé deje a cualquier otro chimpancé que tome a su cría; ni siquiera le dejaría acercársele. No se fía. Y tiene buenas razones para no fiarse, porque sería perfectamente normal que ese otro chimpancé la mate. En general, es muy raro que una madre homínida no humana deje a otro que toque a su cría, salvo que se trate de chimpancés criadas con una persona en la que depositan toda su confianza. Los seres humanos, sin embargo, somos diferentes. Las madres humanas sí permiten a otros miembros de su grupo que toquen a sus crías. Dejan, incluso, que las cojan. Lo que no hacen, ni las madres humanas ni las de los primates antropomorfos es dejarlas solas. Siempre hay alguien con ellas, aunque, en el caso de los seres humanos, no sea su madre. Esta confía en otros miembros del grupo y les permite que las cojan en brazos ya desde el mismo nacimiento. Es más, los miembros del

grupo —familiares cercanos, amistades y otras personas conocidas— no solo toman en brazos a crías que no son suyas: en muchas ocasiones se ocupan de ellas, les dan de comer, las atienden y cuidan de que no les pase nada cuando la madre está fuera o, a veces también, cuando está en casa haciendo otras cosas o atendiendo a otros hijos. Al cuidado de los hijos por parte de otros miembros del grupo lo llamamos atención o cuidado aloparental^[67]. Es un comportamiento muy extendido en los primates, si bien solo en un 20 % de las especies ofrecen, además de cuidado o atención, alimento; en la mayor parte de las especies, no obstante, la provisión de comida es muy limitada. El cuidado aloparental ha alcanzado en los seres humanos niveles desconocidos en cualquier otro primate.

Pocos animales nacen más necesitados o permanecen dependientes durante más tiempo que los humanos (capítulo 11). En algún momento de nuestro pasado el cuidado y la provisión de alimento por parte de otros miembros del grupo permitió a las madres humanas reproducirse a una velocidad mayor que cualquier otro homínido o, incluso, homínido había hecho antes. De hecho, este es el único rasgo de nuestra estrategia de vida que no se acomoda al modelo de vida lenta. Una vez que las madres empezaron a dar a luz cada tres o tres años y medio a bebés grandes, de maduración lenta, necesitados de atención, cuidados y alimento, y dependientes durante tiempos muy largos, ya no hubo vuelta atrás. Sin la ayuda de otros, las crías no sobrevivirían. Por su parte, las madres, gracias al apoyo que les prestaban los otros miembros del grupo, ahorran energía, tenían libertad para alimentarse de manera más eficiente y se alimentaban mejor. En promedio, las madres con ayuda destetaban a sus crías a una edad más temprana y, como consecuencia, volvían a concebir antes. Siempre que pudiesen dejar a sus bebés al cargo de otro miembro del grupo, las madres se reproducían más rápido y, en consecuencia, producían más descendientes que alcanzaban la edad reproductiva.

La aparente paradoja planteada por la selección darwiniana —al favorecer a las madres que tuvieron hijos por encima de sus posibilidades, junto con padres cuya contribución estaba lejos de estar garantizada— representa, en realidad, dos caras de la misma moneda. En ambos lados, la paradoja se resuelve de la misma forma. Las madres pueden superar su capacidad de proveer y la provisión de los padres puede ser variable, porque ambos sexos evolucionaron en un sistema fluido en el que los cuidadores aloparentales a menudo proporcionaban la asistencia que compensaba los déficits de cuidados, atención o alimento en que podía incurrir uno de los progenitores.

Las condiciones de crianza de la prole que surgieron de ese modo hicieron que los más jóvenes crecieran dependiendo de un conjunto de cuidadores más amplio que sus madres.

Por otra parte, esa dependencia múltiple dio lugar a presiones selectivas que favorecieron a los infantes que interpretaban mejor los estados mentales de los otros e imaginaban quiénes serían de ayuda y quiénes podrían hacerles daño. Las actitudes a favor de los más pequeños y más vulnerables inmaduros promovieron la selección de rasgos que acentúan la apariencia de bebé, haciéndolos más adorables, más merecedores de ser protegidos y cuidados. Un proceso evolutivo que se autorrefuerza produce padres, madres y cuidadores alopARENTALES más sensibles a las señales infantiles y bebés mejor dotados para emitir esas señales. La condición rolliza de los bebés humanos anuncia, por ejemplo, que han nacido en perfectas condiciones y que merece la pena cuidarlos y atenderlos, y no solo sus padres, sino el resto de los miembros del grupo. A cambio, el lado oscuro de una naturaleza que se esmera por sacar adelante a los hijos e hijas cuya viabilidad no suscita dudas es que es nuestra especie —junto con las de los otros primates en los que la crianza cooperativa está más desarrollada, como los titíes y tamarinos— la que con más facilidad puede decidir no cuidar de un bebé y abandonarlo a su suerte, ya sea porque no es del «sexo adecuado», tiene alguna tara física de nacimiento o un aspecto especialmente débil. Por eso es crucial para el bebé ofrecer un aspecto lo más saludable posible.

Es importante darse cuenta de las implicaciones que tiene la crianza cooperativa de la prole. Permite, como hemos visto, una mejor alimentación de los adultos y, singularmente, de las madres, por lo que su esperanza de vida es más larga. Además, al producir nuevo tejido —para crecer y reproducirnos— a una velocidad relativamente baja, la actividad metabólica es moderada, de manera que el daño oxidativo y el ritmo de vida son limitados, lo que a su vez propicia vidas más largas. No sabemos si los animales que crecen lentamente tienen más probabilidades de desarrollar una crianza cooperativa, o si el aprovisionamiento cooperativo permite una dependencia prolongada y con ella una fase de vida preadulta más larga. Pero lo más probable es que sean las dos cosas a la vez, un poco de cada, ya que estos rasgos seguramente han evolucionado conjuntamente. Además, si la selección natural favorece vidas más largas, las infancias más prolongadas son una consecuencia natural, ya que, al reducirse la probabilidad de morir joven, una edad más avanzada de madurez se convierte en una ventaja evolutiva.

Al esperar más tiempo antes de destinar los recursos corporales a la reproducción, podemos desarrollar cuerpos adultos de mayor tamaño y posiblemente también sistemas inmunológicos más específicos y más fuertes, una inversión importante a largo plazo. La maduración más lenta también brinda a los inmaduros la opción de cambiar de manera oportunista a un ritmo de crecimiento más lento durante los tiempos de escasez de alimentos y luego ponerse al día en tiempos de abundancia. Además, al poder crecer más lentamente, los más pequeños pueden destinar la mayor parte de los recursos que reciben a satisfacer las necesidades energéticas de un encéfalo especialmente demandante, de manera que una infancia prolongada relaja las presiones selectivas que se oponen al desarrollo de grandes encéfalos.

En definitiva, los jóvenes, protegidos de la inanición por haber sido criados en régimen cooperativo, tienen el lujo de poder crecer lentamente, desarrollar un gran encéfalo y usar el tiempo de desarrollo extra para adquirir y dominar habilidades complejas de subsistencia. Es más, al nacer con un grado de desarrollo tan incipiente y manifiestamente inmaduro, los bebés humanos se encuentran en condiciones ideales para beneficiarse de la exposición a un conjunto amplio de estímulos desde la más temprana infancia. Este factor no actuaría en los bebés de chimpancés, no solo porque nacen más desarrollados y, por tanto, con menos tiempo por delante para beneficiarse de esas condiciones, sino sobre todo porque la madre chimpancé es su única fuente de estímulos durante mucho tiempo, mientras que la crianza cooperativa de los bebés humanos los expone a la interacción con muchos más individuos, con lo que ello implica en términos de diversidad de comportamientos y de modelos de referencia. Desde esa perspectiva, el desvalimiento de los bebés humanos no debe ser considerado una mera acomodación a los rigores que impone un nacimiento «temprano» provocado por el dilema obstétrico o las limitaciones metabólicas de la gestante, sino una característica que mejora las habilidades y oportunidades infantiles para conectar con sus madres y otros miembros del grupo que se ocupan de ellos, los atienden y les proveen de alimento, para leer los estados mentales —sus posibles intenciones— de todos esos individuos, y para incorporar el lenguaje y otros elementos culturales, todos ellos una parte importante de la adaptación cultural humana.

Desde ese punto de vista, la expresión «altricialidad secundaria», a menudo utilizada para denominar el modo de desarrollo infantil de nuestra especie, no hace justicia a sus verdaderos méritos. El legado precocial que heredamos dada nuestra condición primate sienta las bases para una

combinación única de rasgos. Nuestros bebés nacen poco desarrollados en lo que se refiere al crecimiento encefálico, con un cuerpo relativamente grande, una movilidad muy limitada, e incapaces de alimentarse ni de protegerse por sí mismos de los depredadores. Sin embargo, ese desvalimiento está vinculado con una habilidad para absorber información sobre el entorno a una velocidad impresionante y para utilizarla y manipular el mundo, en especial en lo que se refiere a las relaciones emocionales y sociales con los demás miembros del grupo, que son esenciales en una especie que se reproduce de forma cooperativa y en la que el cuidado infantil no depende en exclusiva del cuidado parental.

LA COOPERATIVA HUMANA

Si para sobrevivir y poderse reproducir con éxito un animal necesita asegurarse el suministro de alimento a todas horas o muy frecuentemente, necesita tener garantizado el acceso a las fuentes de alimento en casi todo momento. Y si es escaso, la solución, siempre que no haya factores adicionales en contra, pasaría por recurrir a ritmos de vida muy lentos, dentro de los límites biológicamente posibles. Los homínidos viven en un medio así, relativamente pobre, más en el caso de los orangutanes y menos en el de los gorilas, con una baja densidad calórica y nutricional en sus entornos. Los chimpancés, con una dieta más rica en frutos y ocasionales aprovisionamientos de carne, pueden mantener ritmos vitales relativamente más altos, aunque, a la vista de sus limitadas tasas metabólicas, sin excesivos alardes tampoco.

Los primeros homínidos que se aventuraron lejos de los entornos boscosos, o más lejos al menos que sus antecesores, ocuparon un medio en el que podían encontrarse alimentos de mayor densidad energética, más valiosos y, normalmente, más fáciles de digerir. Había plantas con órganos de almacenamiento subterráneo, ricas en energía, pero a cuya extracción había que dedicar esfuerzo e ingenio; había frutos protegidos por cáscaras, que exigían cierto esfuerzo y habilidad para ser aprovechados; había miel, para la que debían trepar a lugares altos y afrontar los ataques de las abejas; había animales muertos, que había que disputar a sus cazadores o a los carroñeros que anduviesen por allí; y animales vivos, que se desplazaban e, incluso, corrían, por lo que tendrían que perseguirlos con denuedo o tenderles trampas haciendo uso de astucia e ingenio. Además, esos alimentos podían estar a bastante distancia unos de otros y para adquirirlos había que esforzarse más,

hacer uso de la inteligencia, de ciertas habilidades y de los conocimientos adquiridos mediante aprendizaje social. En ese contexto no era posible garantizar el suministro de energía cada pocas horas, quizá en ocasiones tampoco cada día. Pero merecía la pena aprovechar esos recursos, por su riqueza. Todo hace indicar que estas eran las características nutricionales del entorno en que evolucionaron los primeros miembros del linaje humano, seguramente de hace 2 Ma en adelante.

Para explotar ese entorno con éxito, esos primeros representantes de nuestro género, en algún momento, hubieron de acelerar su nivel de actividad metabólica. La novedad en este aspecto radica en el hecho de que, considerando áreas de caza, carroñeo y recolección suficientemente amplias y periodos de tiempo suficientemente prolongados, la disponibilidad total de alimento debía de alcanzar para alimentar las poblaciones de homínidos que lo explotaban. En otras palabras, necesitaban disponer, por persona y unidad de tiempo, de más alimento que en las selvas o en las zonas adyacentes, pero su ubicación espaciotemporal podía ser tan aleatoria e impredecible que, para adquirirlo, necesitaban ampliar la extensión en el espacio y en el tiempo de su actividad. De esa forma aumentaron los ingresos, pero lo hicieron a cambio de un aumento en el gasto.

Junto con esa mayor actividad, esos primeros representantes de nuestro género necesitaban contar con una serie de salvaguardas, de amortiguadores; la energía obtenida debía ser asignada a diferentes fines de manera que se optimizase su uso posterior. Una parte se destinó a hacer crecer cuerpos de mayor tamaño. Esto supuso una inversión en fortaleza, capacidad física y sistema inmunitario más poderoso. La longevidad ganada permitió dosificar el esfuerzo a lo largo de muchos años. Otra parte se destinó a aumentar el tamaño del encéfalo, lo que permitió aprender más cosas, planificar y ejecutar tareas más difíciles (como las orientadas a obtener los alimentos más ricos, dispersos y difíciles de adquirir) y hacerlo de forma más versátil, así como a evadir depredadores; esto, que también fue una inversión, actuó asimismo en beneficio de la longevidad. Otra parte se depositó en forma de reservas de grasa para poder hacer frente a las épocas de vacas flacas; esto no era una inversión, sino un ahorro a modo de seguro de vida. Y, por último, otra parte se destinó a la descendencia, con el apoyo del grupo en su conjunto, empezando por los miembros de la pareja y los demás miembros de la familia, de tal forma que la aldea se convirtió también en otro seguro de vida. Dado que, en mayor o menor medida, casi todos los adultos del grupo se implicaban en la crianza de otros, lo que hoy se aportaba se recibía en otra

ocasión cuando era necesario. El retorno de la mayor actividad metabólica no era sino la mayor capacidad de trabajo que permitió obtener más y mejores alimentos y, sobre todo, de síntesis de nuevas estructuras al servicio de la defensa frente a patógenos, del crecimiento y de la reproducción.

CONSECUENCIAS EXPANSIVAS

A la vista de la gran importancia que tiene la cooperación dentro del grupo como mecanismo de crianza compartida, es difícil no pensar que el carácter prosocial de nuestra especie pudo basarse originalmente o, cuando menos, haber recibido un impulso significativo, conforme se desarrolló aquella. No tiene mucho sentido cooperar para sacar adelante a la prole y dejar de hacerlo en otras circunstancias. Tampoco tiene sentido poner en funcionamiento un equipamiento moral y prosocial, con la consiguiente batería emocional, que facilita la cooperación para criar a los más pequeños y no hacerlo para cooperar en los demás órdenes de la vida. Recordemos, además, que la desaparición de la jerarquía entre los machos propició la igualdad reproductiva sin la que la cooperación no habría prosperado. Por ese motivo, quienes formaban parte de las mismas comunidades resultaron ser más valiosos como socios que como competidores. Y en aquellas ocasiones en que el conflicto era inevitable, lo más inteligente para quienes llevaban las de perder era sin duda, más que luchar, largarse. Seguramente ningún mamífero ha producido crías que tarden más en madurar o que dependan de tantos otros durante tanto tiempo como las que criaron los seres humanos en el Pleistoceno. Con el cuidado y la provisión de alimento a cargo tanto de sus progenitores como de otros miembros del grupo, esas crías crecieron lentamente y sobrevivieron en número suficiente para tener sus propias crías, mudarse a nuevos hábitats, expandirse y llegar a poblar el mundo.

La reproducción cooperativa en nuestro linaje tuvo consecuencias importantísimas, pues las exigencias de esa forma de reproducirse desde el punto de vista psicológico se convirtieron, a su vez, en presiones selectivas que actuaron sobre un sistema cognitivo que era propio de los homínidos. Surgió así la intencionalidad compartida. Este rasgo, genuinamente humano, es esencial para el desarrollo de la cooperación, ya que las interacciones colaborativas se basan en que los participantes compartan estados psicológicos con los demás. Aunque los chimpancés y quizá los demás homínidos también cumplen en buena medida muchas de las condiciones cognitivas relevantes que podrían haber dado lugar a una cognición

genuinamente humana, carecían sin embargo de las condiciones motivacionales. Solo en el linaje humano se cumplieron ambas simultáneamente: el elemento cognitivo debido a la herencia común con los demás homínidos y el elemento motivacional que surgió de las presiones selectivas asociadas con la reproducción cooperativa.

De esa confluencia de dos componentes se derivan, a su vez, dos consecuencias. Una es que las capacidades cognitivas preexistentes —las heredadas de los homínidos— están disponibles para ser utilizadas en contextos cooperativos. Se trata de capacidades tales como el aprendizaje de tareas, la resolución de problemas, el uso de herramientas y la capacidad para planificar; estas capacidades pueden mejorar de forma notable la coordinación de actividades colectivas en el seno del grupo. La otra consecuencia es que la reproducción cooperativa amplía las oportunidades para el aprendizaje social. Los individuos inmaduros de especies que practican la reproducción cooperativa gozan de más oportunidades para aprender debido a que disponen de abundantes modelos de roles que son, además, muy tolerantes para con esos individuos, así como de periodos de aprendizaje juvenil potencialmente largos, lo que ayuda a ampliar mucho el repertorio de habilidades de cada uno.

La consecuencia de todo lo expuesto es que la nuestra se convirtió en una especie con una capacidad de expansión muy grande. Esto no fue ninguna novedad evolutiva. La crianza cooperativa, por la gran flexibilidad que proporciona para criar jóvenes con éxito en una amplia gama de hábitats, incluidos los que de otro modo serían adversos, permitió a lobos, elefantes y leones —animales que en el pasado estuvieron mucho más extendidos por todo el mundo de lo que están hoy—, junto con otras especies como córvidos, ratones y seres humanos —que siguen siendo especialmente abundantes y extendidas en la actualidad—, salir de África o, como en el caso de muchas aves que se reproducen también de forma cooperativa, de Australia, migrando a casi todos los continentes del mundo. También los cachalotes, practicantes del cuidado cooperativo de las crías, se han expandido por todo el planeta y solo la caza masiva por seres humanos ha llegado a poner en peligro su existencia.

CODA: LA HORMONA DE LA... PATERNIDAD

No somos los únicos primates en los que la prolactina tiene algo (mucho) que ver con la paternidad. En general y hasta donde se ha investigado, las

respuestas fisiológicas masculinas a la prolactina son propias de los machos de las especies en las que intervienen en el cuidado y atención de su prole. El tití *Callithrix jacchus* y el tamarino *Saguinus oedipus* son monos del Nuevo Mundo, y monógamos. No es muy habitual que los primates sean monógamos, pero estos lo son. Los machos de estas especies se ocupan de su progenie a fondo, hasta el punto de que, tras el parto, le dedican más tiempo de atención y cuidados que las madres. No hay ningún comportamiento semejante en el mundo mamífero. El fenómeno es tan relevante que el cuidado de la cría hace que el padre pierda peso, y para poder afrontar la paternidad estos monos ganan peso durante el embarazo de sus parejas. Desde que la mona se queda embarazada hasta que da a luz, el padre gana un 15 % de peso, ganancia que más adelante se esfumará. En efecto, es la prolactina la que provoca ese efecto, la hormona que, entre otras funciones menos llamativas, interviene en el cuidado maternal de las crías y, dependiendo de las circunstancias, también en el paternal.

Hitos en el tiempo

Arquitecturas instantáneas
sobre una pausa suspendidas,
apariciones no llamadas
ni pensadas, formas de viento,
insubstanciales como tiempo
y como tiempo disipadas^[68].

OCTAVIO PAZ,
«Intervalo», *Árbol adentro*

La estrategia vital humana no ha surgido de la nada. Se ha ido configurando conforme se han sucedido las diferentes formas que han jalonado nuestro linaje. El problema, en este caso, es que resulta muy difícil atribuir a las especies de homínidos que nos han antecedido la adquisición de este o de aquel rasgo. Salvo lo que podamos encontrar reflejado en los huesos o en la dentición, no quedan rastros directos de ellos. No es fácil determinar con precisión cuánto duraba la gestación de esta o aquella madre homínida, la edad a la que destetaba a la cría o el tiempo que transcurría entre dos nacimientos consecutivos, por ejemplo. De eso no quedan registros. Por eso, quienes se han interesado por indagar científicamente en estos asuntos han debido recurrir a indicadores indirectos, a evidencias indiciarias, nunca pruebas definitivas e inequívocas, y en pocas ocasiones pruebas realmente sólidas.

GRABADO EN LOS DIENTES

Normalmente se ha recurrido a los dientes y las edades a que salían ciertas piezas para caracterizar el desarrollo de las crías. La razón de ese proceder es que, por un lado, se ha asumido que el desarrollo dental va acompasado, al menos hasta cierto punto, con el desarrollo general del cuerpo. Por el otro, se

trata de estructuras que resisten relativamente bien el paso del tiempo. Y también se ha pensado que su desarrollo —no así sus características— no se ve muy condicionado por el efecto de factores ambientales. Por estos motivos, y a partir de ciertas observaciones con primates actuales, se ha propuesto, por ejemplo, que la edad a la que sale el primer molar mandibular está correlacionada con la del destete y que la edad de madurez sexual lo está con la erupción del tercero. El problema de esta aproximación es que hasta hace relativamente poco tiempo no era posible determinar con cierta seguridad el momento concreto en que se encontraba el desarrollo dental al morir los especímenes estudiados.

Esta dificultad se pudo superar a partir de los estudios sobre la microestructura de tejidos dentales y su aplicación a las piezas fósiles. De hecho, es posible estimar el tiempo transcurrido desde que salió una pieza dental contando las marcas que deja la deposición del esmalte, ya que la acumulación del compuesto que lo forma —la hidroxiapatita— se detiene cada ocho días aproximadamente (entre seis y once) y deja una marca visible con lupa binocular y con microscopía de barrido; son las denominadas estrías de Retzius. Las estimaciones pueden ser bastante precisas cuando se hacen con restos de especímenes que murieron poco tiempo después de que salieran las piezas. Más recientemente se han utilizado técnicas mucho más sofisticadas, como exploraciones de alta resolución mediante sincrotrón, que permiten estudiar la microestructura dental de forma no destructiva. Mediante esa tecnología se puede, incluso, establecer con precisión la ubicación temporal de eventos de estrés biológico como el nacimiento o el destete en la cronología del crecimiento individual. Otro de los criterios utilizados ha sido el tamaño encefálico en el momento del nacimiento o en diferentes fases del desarrollo. La razón de este recurso es clara: el crecimiento del encéfalo es un elemento clave del desarrollo humano y el tamaño que alcanza tras los primeros años de vida, como hemos visto, uno de los rasgos más definitorios de nuestra biología.

Sin embargo, algunos especialistas han cuestionado la utilidad predictiva de rasgos tales como el momento en que sale el primer molar o el tiempo que tarda en completarse la dentición para inferir el modelo de estrategia de vida de los homínidos y, en general, de los primates. Además, también el papel del encéfalo es un asunto controvertido. Subyacen dificultades y dudas relativas a si la correspondencia entre la velocidad de desarrollo corporal y el momento de la emergencia de las piezas dentales de nuestros antepasados homínidos es similar a la que existe para el conjunto de los homínidos vivientes o si ha

podido haber diferencias en la velocidad de desarrollo de diferentes subsistemas orgánicos (dental, por un lado y, por ejemplo, encefálico, por el otro), lo que en gran medida oscurecería la relación y arrojaría estimaciones muy poco fiables de los tiempos de desarrollo para las diferentes especies. Dadas estas dudas y dificultades, en las investigaciones más recientes se han combinado diferentes criterios para tratar de estimar las magnitudes de los rasgos que caracterizan la estrategia de vida de nuestros antepasados (duración de la gestación, edad al destete, edad de la primera reproducción, intervalo entre nacimientos, longevidad) o de los rasgos relacionados con los anteriores (masa corporal y masa encefálica tanto en adultos como en recién nacidos, tiempos de formación de coronas y raíces dentales, y tiempos de erupción dental).

En cualquier caso, en este campo de investigación hay razonamientos e inferencias que ayudan a clarificar un panorama de suyo neblinoso, pero también —porque no puede ser de otra forma— hay especulación. Lo que sigue es un intento por sistematizar y sintetizar la información que me ha parecido más útil de entre aquella a la que he tenido acceso.

ANTES DE NACER

Tomadas en conjunto, las hembras de los homínidos no humanos actuales y las mujeres tienen embarazos de duración no demasiado diferente, por lo que se puede asumir que el de su ancestro común sería de unos ocho meses. De lo anterior se sigue que, mientras aumentaba el tamaño encefálico en los homínidos, la duración del embarazo fue incrementándose también gradualmente hasta los nueve meses típicos actuales. Lo más probable es que en el género *Australopithecus* la gestación también durase unas 32 semanas —como en los chimpancés actuales— y que ese tiempo se prolongase, primero en *Homo habilis* y luego en *Homo ergaster*, hasta las 38 actuales de nuestra especie. Sea como fuere, aunque la duración del embarazo se haya prolongado a lo largo de la evolución de nuestro linaje, esa progresiva mayor duración no explica el aumento en el tamaño con que nacían las crías. A estos efectos, más importante que la duración de la gestación es la velocidad de crecimiento fetal.

En octubre de 2022 se publicaron los resultados de una investigación liderada por Leslea Hlusko, paleobióloga especialista en dentición, basada en dos indicadores de desarrollo prenatal: la dentición y los volúmenes endocraneales. Veamos este asunto con algún detalle. En el conjunto de los

primates (y no solo en los homínidos) la gestación tiene una duración relativamente parecida en las diferentes especies. Por lo tanto, si en una especie el feto crece muy rápidamente, eso significa que nacerá con un tamaño relativamente grande y que su encéfalo también lo será. Ambas dimensiones están muy relacionadas. Por otro lado, en los homínidos hay una relación directa entre los tamaños encefálicos al nacer y en la edad adulta. Cabe suponer, por tanto, que ha de haber una relación estrecha entre la tasa de crecimiento fetal y el volumen encefálico adulto. Y, efectivamente, la hay. Por otra parte, en los primates catarrinos (monos del Viejo Mundo y hominoideos, entre los que nos encontramos nosotros) la tasa de crecimiento prenatal también está relacionada con las dimensiones relativas de los molares. En virtud de esa relación, el tercer molar es, en comparación con el primero, menor en los catarrinos con una tasa de crecimiento prenatal más alta. Pues bien, la relación entre la tasa de crecimiento fetal y los dos indicadores considerados, volumen craneal interno (para el conjunto de primates) y tamaño relativo del tercer molar (para los catarrinos), se puede expresar de forma matemática. Y han usado las ecuaciones resultantes para estimar las tasas de crecimiento fetal de un buen número de antepasados homininos.

El equipo investigador ha hallado así una alta correlación entre las tasas de crecimiento prenatal y los volúmenes endocraneales para una colección de 608 especies (19 géneros) de primates catarrinos; además, las proporciones entre las dimensiones de los molares también están muy correlacionadas con la tasa de crecimiento prenatal y el volumen endocraneal. Utilizando esas relaciones y aplicando las debidas cautelas metodológicas, han reconstruido las velocidades de crecimiento prenatal de trece especies de homininos extinguidos. Es lo bueno que tiene el hecho de que las piezas dentales sean relativamente abundantes en el registro fósil. Tanto para *Ardipithecus* como para *Australopithecus*, se han estimado crecimientos prenatales similares a los de los primates antropomorfos actuales.

El primer aumento significativo de la tasa de crecimiento en el linaje humano se habría producido hace entre 2 y 1,5 Ma, a la vez que aumentó el tamaño del encéfalo, un fenómeno bien caracterizado en los inicios de la evolución del género *Homo* y que se asocia con la expansión del uso de herramientas de piedra, el aprovechamiento de recursos alimenticios más ricos y densos energéticamente (capítulo 4) y con la aceleración metabólica (capítulo 8). Sin embargo, ese primer aumento —en *Homo habilis* y primeras etapas de *Homo ergaster*, hace unos 1,7 Ma— no fue suficiente para superar

con claridad los crecimientos prenatales de los homínidos no humanos actuales. Los fetos de chimpancé crecen a razón de 7,5 g por día y los de gorila, de 8,2 g/d, mientras que un feto humano lo hace a una velocidad de 11,6 g/d. Los autores de esta investigación establecen el límite de lo que consideran «de tipo humano» (*human-like*) en 9,9 g/d. La velocidad de crecimiento prenatal de *Homo ergaster* hace 0,9 Ma ya era de 9,8 g/d, casi a punto de ser ya de tipo humano según ese criterio, pero sin llegar a serlo completamente.

Fue a partir de entonces, precisamente, cuando se habría producido un segundo aumento de la velocidad de crecimiento prenatal en esa especie, al mismo tiempo que crecía el tamaño de su encéfalo, algo que quizá llevó emparejada una nueva aceleración del metabolismo. Los registros fósiles y arqueológicos de esta época indican que la producción y el uso de tecnología lítica siguieron expandiéndose. Y, por otro lado, el registro fósil también indica que, junto con los aumentos en el tamaño del encéfalo, *Homo erectus* (*H. ergaster*) ya habría desarrollado extremidades de proporciones similares a las humanas contemporáneas. Se ha sugerido, incluso, que la anatomía de su pelvis es indicativa de una tasa de crecimiento prenatal alta, similar a la de las mujeres contemporáneas. Estas observaciones, en conjunto, respaldan la noción de que el embarazo metabólicamente costoso y el parto difícil evolucionaron en el Pleistoceno Inferior. Las especies posteriores, los representantes del género *Homo* de encéfalo grande, los neandertales y *Homo sapiens*, superan con holgura el valor de 9,9 g/d. Por lo tanto, las tasas de crecimiento prenatal equivalentes a las humanas actuales se habrían consolidado en el último millón de años y, más concretamente, a lo largo del periodo que va de hace 0,75 a 0,25 Ma, en el Pleistoceno Medio.

Según los autores de esta investigación, es posible que ya en los representantes del género *Homo* del Pleistoceno Medio se produjese el nacimiento rotacional, como habían propuesto investigadores anteriores. Y consideran muy probable que así fuese en *Homo heidelbergensis* (sobre el estatus de esta especie, véase anexo III). La investigación sobre las dimensiones del cráneo al nacer y de la pelvis materna de los neandertales también respalda un alumbramiento muy parecido al de los humanos modernos, con rotación para nacer y, seguramente, también difícil. Por tanto, a lo largo del último millón de años, las madres homininas del Pleistoceno Medio y Superior —al menos las de especies que alcanzaron un cierto tamaño— hubieron de afrontar alumbramientos difíciles y tuvieron que destinar un volumen significativo de recursos al feto en crecimiento. A cambio, sus bebés

fueron teniendo cada vez encéfalos de mayor tamaño. Lo más probable es que durante el millón de años anterior los partos no fuesen tan complicados. Tampoco las necesidades energéticas del desarrollo fetal eran tan intensas.

Aunque la mayor parte del crecimiento de los seres humanos ocurre después de nacer, la velocidad a que crece el feto es la más alta de entre los primates. Por eso nacemos grandes. En este rasgo no nos parecemos a los demás homínidos, puesto que los bebés de las otras especies del grupo nacen con un tamaño que viene a ser, en términos relativos, la mitad del humano. Dado que la divergencia, al menos con chimpancés y bonobos, se produjo hace entre 6 y 8 Ma, esa distinción en la trayectoria de crecimiento fetal y posnatal, y en el tamaño con el que venimos al mundo los seres humanos, tuvo que producirse de forma más reciente.

ENCÉFALOS EN CONSTRUCCIÓN

Los orígenes evolutivos de los rasgos que caracterizan el desarrollo prenatal humano y las condiciones para el parto han resultado, por las razones dadas en las líneas anteriores, especialmente difíciles de caracterizar. Los paleoantropólogos Jeremy DeSilva y July Lesnik publicaron en 2008 los resultados de un trabajo en el que describieron un nuevo método para estimar los tamaños encefálicos de especies de homínidos ya extinguidas a partir de la relación que obtuvieron entre el tamaño encefálico al nacer y el tamaño encefálico definitivo para los primates catarrinos, por un lado, y primates antropomorfos, por el otro. De acuerdo con sus resultados, las crías de *Australopithecus afarensis* tenían al nacer una capacidad craneal de 180 cm³, algo mayor que la de las crías recién nacidas de chimpancés (155 cm³). La de las primeras especies de *Homo* (*H. habilis* y *H. rudolfensis*) era de 225 cm³; 270 cm³ la de *H. ergaster*; 320 cm³ la de formas asiáticas de *H. erectus* más recientes. La de las formas de *Homo* del Pleistoceno Medio era de 355 cm³ y en torno a 375 cm³ las de *H. sapiens* contemporáneo. Más interesante e informativo a los efectos del asunto que nos interesa aquí es lo que esos volúmenes encefálicos neonatales representan en relación con el volumen de los individuos adultos. En otras palabras, nos interesa poder valorar qué porcentaje del crecimiento encefálico total ocurre dentro del seno materno. Los valores estimados por DeSilva y Lesnik son los siguientes: 40 % en los chimpancés, 38 % en los australopitecos, 35 % en las primeras formas de *Homo*, 33 % en *H. ergaster*; 30,5 % en las formas más recientes de *H. erectus*; 29,5 % en las formas de *Homo* del Pleistoceno Medio; y en torno al

29 % en *H. sapiens* contemporáneos. Esa secuencia nos indica que desde los primeros homínidos hasta nuestra especie se ha ido dejando para después del parto una fracción cada vez mayor del crecimiento encefálico. De forma gradual se ha ido transfiriendo a la lactación y a la provisión posterior de alimento la satisfacción de una proporción cada vez mayor de las necesidades energéticas del crecimiento encefálico de las criaturas. Y, como consecuencia de esa transferencia de una parte de su crecimiento hasta después del nacimiento, una fracción creciente del desarrollo encefálico humano ha podido ser moldeada por los estímulos socioculturales.

En comparación con el de los australopitecos, el encéfalo de los neonatos de especies como *H. habilis* y *H. ergaster* aumentó de tamaño gracias a una extensión del periodo de gestación y, en mayor medida, a un aumento de la velocidad de crecimiento del encéfalo en el seno materno. Los primeros miembros del género *Homo* habrían necesitado canales de parto más anchos, lo que habría exigido una pelvis también más ancha. Pero no es tan sencillo modificar las dimensiones de la pelvis en un primate bípedo; quizá por esa dificultad o, incluso, incompatibilidad, la solución consistió en que el nacimiento se produjera, dado el grado de desarrollo del encéfalo, relativamente pronto y que el recién nacido fuese algo más inmaduro. Por esa razón, cuando los homínidos alcanzaron un volumen encefálico en el adulto de 850 cm³ se elevó también su crecimiento en el periodo posnatal, tal y como sucede en la actualidad. Otro aspecto interesante de esa secuencia es que los representantes del género *Homo* del Pleistoceno Medio parecen haber alcanzado una proporción de crecimiento prenatal del encéfalo equivalente a la de los seres humanos modernos.

En resumidas cuentas, conforme los encéfalos de los adultos van siendo más grandes, los de los recién nacidos, aunque son también cada vez mayores, representan una fracción decreciente del de los adultos. Por eso, dado el gran tamaño encefálico de *Homo sapiens*, el de sus neonatos ha de representar, necesariamente, un porcentaje menor. Parece que la selección natural ha querido favorecer de forma simultánea el aumento tanto del tamaño encefálico como la proporción de crecimiento posnatal; de hecho, la relación entre esos dos rasgos pudo haber acelerado la encefalización del género *Homo* durante el Pleistoceno hasta que las limitaciones obstétricas o metabólicas impidieron o restringieron aumentos adicionales. Merece la pena resaltar que estos cambios, debidos a la evolución biológica, van parejos a importantes modificaciones en el desarrollo debidas a la evolución cultural. Ambas formas

de evolución se realimentan y generan dependencias mutuas. Es decir, los seres humanos nos hicimos cada vez más dependientes del añadido cultural.

UN DESARROLLO CADA VEZ MÁS LENTO

Se dice de nuestra especie que ha llevado a un extremo la tendencia a la prudencia, propia de los primates, como norma de su estrategia vital. Interesa, por ello, indagar acerca de la velocidad de desarrollo posnatal de nuestros antepasados homínidos. El supuesto sobre el que se asientan los métodos utilizados para ello es que hay un cierto paralelismo entre el ritmo con el que se suceden las diferentes fases de desarrollo.

A partir de las características de la dentición, las investigaciones parecían llegar a la conclusión de que los australopitecos y primeros representantes del género *Homo* (*H. habilis* y *H. rudolfensis*) tenían un desarrollo rápido, algo más rápido, incluso, que el de los homínidos actuales no humanos, y claramente más rápido que el de *H. sapiens*. Sin embargo, a partir de una comparación de la niña de Dikika —una *Australopithecus afarensis* de tres años— con fósiles adultos, Jeremy DeSilva sugirió en 2011 que, a pesar de sus volúmenes endocraneales similares a los de los chimpancés, los miembros de esta especie tardaban más tiempo en alcanzar el volumen encefálico adulto que los homínidos africanos no humanos. De estar en lo cierto, el patrón de crecimiento encefálico de *Au. afarensis* habría sido más «de tipo humano» de lo que se pensaba y podría indicar un periodo más largo de plasticidad cerebral temprana. Más recientemente (2021), ese mismo autor ha propuesto que el lento crecimiento encefálico de esta especie indica que nuestros ancestros homínidos desarrollaron un amortiguador —muy probablemente de carácter social— contra la depredación. Ese amortiguador no habría evitado que ocasionalmente algún miembro del grupo fuese capturado por algún carnívoro, pero en general, habría permitido hacer más lento el crecimiento del encéfalo y como consecuencia de ello, la predisposición y capacidad de los jóvenes para aprender habrían sido favorecidas por la selección natural. Sin embargo, ese paso no desencadenó un círculo virtuoso como más adelante ocurriría en el género *Homo*, puesto que los encéfalos no aumentaron más de tamaño —se quedaron en 450 cm³— hasta más de 1 Ma después.

Aunque este es un asunto controvertido, esas conclusiones han encontrado respaldo en un trabajo más reciente. Este se ha basado en las impresiones endocraneales de restos fósiles de varios ejemplares —infantiles y adultos— de *Au. afarensis*, en la estimación precisa de la edad de los infantiles, y en la

determinación de sus volúmenes craneales. Ese análisis triple ha permitido establecer a sus autores que la secuencia temporal del crecimiento de las diferentes áreas encefálicas en *Au. afarensis* era similar a la de los chimpancés, pero que en cambio la velocidad de crecimiento global del encéfalo era claramente más lenta que la de aquellos. Según los autores de esta investigación, quizá ese rasgo, el crecimiento encefálico lento y prolongado, caracterizó la historia evolutiva posterior de los homínidos. No obstante, tampoco descartan que los modelos de desarrollo encefálico hayan variado y no hayan seguido una trayectoria evolutiva lineal hacia la condición humana moderna. Al fin y al cabo, las diferentes velocidades de crecimiento y maduración posnatal de unas y otras especies de primates están asociadas con distintas estrategias de cuidado infantil, lo que sugiere que el periodo prolongado de crecimiento encefálico de *Au. afarensis* pudo haber estado relacionado con una larga dependencia de los cuidadores. De ser eso cierto, *Australopithecus afarensis* apuntaba maneras. Aunque tampoco cabe descartar que ese crecimiento encefálico lento ocurriese como consecuencia de vivir en entornos poco productivos, lo que habría exigido distribuir los requerimientos de energía de la prole durante muchos años.

La velocidad del desarrollo posnatal de los representantes del género *Homo* del Pleistoceno Inferior (*H. ergaster* y *H. erectus*), tal y como se puede inferir a partir de las edades de aparición de los molares, se aproxima más a la de los homínidos no humanos actuales que a la de *H. sapiens*. Si bien la edad estimada para la emergencia del primer molar en *H. ergaster* y *H. erectus* es algo más tardía que la de los primeros representantes de nuestro género (*H. habilis*), es algo anterior a la de los orangutanes. Por tanto, la estrategia vital de estos homínidos, aunque algo más lenta que la de sus antecesores, seguía asemejándose más a la de nuestros parientes homínidos actuales que a la de nuestra especie.

En lo relativo al desarrollo encefálico, *H. ergaster* y *H. erectus* se encuentran en una posición intermedia entre los australopitecos y los homínidos de encéfalos grandes del último millón de años, algo que no debiera sorprender. Durante su infancia, el encéfalo de los individuos de estas especies experimentaba un crecimiento rápido, comparable al de los humanos anatómicamente modernos, pero alcanzaba el tamaño adulto en etapas anteriores de la vida. No obstante, y como hemos visto en la sección anterior, el crecimiento encefálico prenatal ha aumentado de forma más clara en dos periodos, el primero entre 2 y 1,5 Ma atrás, y sobre todo, en el segundo entre 0,75 y 0,25 Ma. Los bebés de *H. ergaster* nacían con un encéfalo de 280 cm³,

que representaba un 33 % del volumen del encéfalo adulto. Eso significa que al de esos bebés todavía le faltaban 570 cm³ —dos terceras partes de su volumen definitivo— para completar su desarrollo, lo que exigía una velocidad de crecimiento encefálico muy alta si el tiempo para alcanzar ese desarrollo era de cinco años, como en los primates antropomorfos. Por esa razón, el paleoantropólogo José María y su hija, la pediatra Elena Bermúdez de Castro, creen que es muy probable que en *H. ergaster* ya hubiese aparecido un breve periodo de crecimiento entre el destete y la fase juvenil, y que ese periodo se hubiera prolongado poco a poco conforme evolucionaron especies posteriores del género *Homo*, como *H. erectus*, *H. antecessor* y *H. neanderthalensis*. También suponen que el periodo de lactancia de *H. ergaster* habría sido más largo que el de *H. sapiens* y que se habría reducido gradualmente desde entonces hasta la duración actual de entre dos y tres años. En cualquier caso, incluso aunque ya se hubiese incluido un breve periodo de crecimiento adicional tras el destete y antes de la pubertad, ese desarrollo rápido fuera del útero habría durado menos tiempo que en *H. sapiens*, por lo que el tiempo durante el que se desarrollaba bajo la influencia de un entorno rico en estímulos era menor que en los niños y niñas actuales. Además, la pubertad y la madurez sexual llegaban en *H. ergaster* antes también que en nuestra especie. Un periodo de aprendizaje más corto y una maduración del encéfalo más rápida implican que su plasticidad declinaba antes.

El chico de Nariokotome, a quien conocimos en el capítulo 4 y con quien nos hemos encontrado en más ocasiones, tenía una altura estimada de unos 160 cm. Es probable que se encontrase muy próximo o ya hubiese completado su desarrollo en el momento de su muerte —a una edad de entre nueve y doce años—, dado que, seguramente, *H. ergaster* se desarrollaba con mayor rapidez que *H. sapiens*. Para explicar ese desarrollo más rápido de *H. ergaster* debemos recordar que el crecimiento encefálico consume en nuestra especie una cantidad tal de recursos energéticos en los años de infancia que el crecimiento corporal se ralentiza, y solo remonta una vez que se aligeran las necesidades metabólicas de aquel. En ese momento se produce la reactivación del crecimiento corporal, el conocido como estirón puberal. Por lo tanto, dado que el encéfalo de *H. ergaster* tenía un tamaño equivalente a solo dos terceras partes del de *H. sapiens*, sus necesidades energéticas seguramente no eran tan altas como para afectar al crecimiento. Por lo tanto, si el cuerpo de *H. ergaster* no dejaba de crecer durante la infancia, su desarrollo podría producirse a mayor velocidad que en nuestra especie, no habría habido estirón

puberal (porque no se había detenido el crecimiento) y habría completado su desarrollo a una edad más temprana.

La más que probable ausencia del estirón puberal en *H. ergaster* y *H. erectus* también sugiere una independencia más temprana de los jóvenes. Todas estas diferencias tienen implicaciones psicológicas, sociales y económicas importantes. En conjunto, es muy improbable que las capacidades cognitivas de *H. ergaster* y *H. erectus* pudieran ser comparables a las de *H. sapiens*. Por tanto, y aunque algunos de esos rasgos quizá ya habían empezado a aparecer en el periodo de tiempo que va de hace 2 a 1,5 Ma, todavía no parece que se hubiesen desarrollado los rasgos de la estrategia vital característica de nuestra especie. Esos rasgos habrían evolucionado, por lo tanto, a partir de hace 1,5 Ma.

Los datos disponibles para *Homo antecessor* (de hace 0,83 Ma) indican que su desarrollo era algo más rápido que el que alcanzaría más tarde *H. sapiens* (un 25 % más rápido, tal vez), pero dado que los dientes se formaban y emergían en las encías siguiendo las mismas pautas que en nuestra especie, se puede aceptar que «el modelo *sapiens*» de desarrollo dental tendría, al menos, 0,8 Ma. Esa semejanza no se limita a la emergencia de la dentición, ya que son varios los rasgos relacionados con el desarrollo en los que hay similitudes entre estas dos especies de *Homo*; a modo de ejemplo, la forma de su escápula —el hueso del omóplato o paletilla— era mucho más parecida a la de los humanos modernos que a la de los primates antropomorfos. Además, la trayectoria del desarrollo de *H. antecessor* y *H. sapiens* fue casi paralela, lo que sugiere que el crecimiento y desarrollo de la primera también se asemejaban más a los de *H. sapiens*. Estos datos sugieren que la tendencia hacia un desarrollo escapular similar al humano moderno habría ocurrido en esta especie hace al menos 0,89 Ma.

De la misma forma que el periodo al que hemos llamado niñez es un rasgo genuino de *H. sapiens* y que, si acaso, habría aparecido inicialmente y con una duración breve en *H. ergaster* para desarrollarse plenamente más adelante, algo similar cabe decir de la adolescencia. No sabemos cuándo surgió. Tampoco sabemos si las especies del Pleistoceno la tuvieron. Ni si habían experimentado estirón puberal o, simplemente, alcanzaban una estatura similar a la nuestra creciendo de forma continua. Si acaso, se puede especular con que en las formas del género *Homo* del Pleistoceno la adolescencia, de haber existido, tuvo que ser mucho más corta que en nuestra especie. Las estrategias de vida plenamente humanas y el modelo de

desarrollo encefálico no se han configurado tal y como son en la actualidad hasta muy recientemente en la evolución de nuestro linaje.

CUERPOS CADA VEZ MÁS GRANDES

Por regla general, un crecimiento y desarrollo lento suelen estar asociados a tamaños corporales grandes (capítulo 11). Este rasgo, además, es muy variable incluso dentro de una misma especie, lo que es consecuencia de una considerable flexibilidad adaptativa. El aumento del tamaño que se ha producido a lo largo de la evolución de nuestro linaje no ha sido gradual, sino que ocurrió, principalmente, en la transición de las primeras formas de *Homo* a *H. ergaster*/*H. erectus*, cuando los individuos de estas especies alcanzaron un tamaño muy próximo al que han tenido las que se han sucedido hasta el momento presente.

Ya hemos valorado los factores que pudieron haber influido en ese aumento, pero lo más probable es que también sea indicio de que la depredación sobre esos individuos se redujo en comparación con la que sufrían los anteriores. Podemos pensar, por tanto, que la transición *H. habilis*/*H. ergaster* (o de las especies que en su caso correspondan) implicó también una inversión en la posición en la cadena trófica: es posible que *Homo* pasase de la categoría de presa a la de depredador o, al menos, que dejase de ser presa muy a menudo y pasase a ser depredador con más frecuencia. Que a esa tendencia general se superpusiese también una importante diversidad de tamaños dentro especialmente de *H. erectus* habría sido la consecuencia del efecto de condiciones cambiantes en el tiempo y en el espacio. Una variedad semejante se puede observar en las poblaciones humanas actuales y también reflejan variaciones espaciotemporales en las condiciones nutricionales y en la incidencia de enfermedades infecciosas. El aumento de tamaño es importante porque, una vez que se ha alcanzado, proporciona, por sí mismo, un rango muy superior de adaptabilidad fenotípica—esto es, no necesariamente de base genética— en respuesta a las circunstancias ambientales. Además, en el caso de *H. ergaster* o *H. erectus*, una mayor estatura conllevó extremidades más largas y, por tanto, mayor capacidad de desplazamiento y rangos de movilidad más amplios. De esa forma podían conseguirse más y mejores recursos—mediante extracción, carroñeo o caza— y ello habría propiciado el aumento en el nivel metabólico, con todo lo que ello implicaba.

NEANDERTALES

Los neandertales y los humanos modernos eran muy similares con respecto al desarrollo encefálico al nacer, aunque luego siguiesen trayectorias diferentes. El encéfalo de los niños neandertales crecía muy rápidamente, más que el de una cría de *Homo sapiens*. Un niño de entre dos y dos años y medio tenía una capacidad craneal que alcanzaba ya el 80 % de la que tendría de adulto, y entre tres y cuatro años de edad ese niño ya tenía un encéfalo completamente desarrollado, del tamaño de un adulto. La niñez neandertal era, por tanto, más breve que la de nuestra especie. El acortamiento de la niñez implicaba que el periodo durante el que los neandertales mantenían la plasticidad sináptica era también más corto, por lo que perdían antes las ventajas que se derivan de esa plasticidad a efectos de aprendizaje y establecimiento y mantenimiento de relaciones sociales. Parece, por otra parte, que los neandertales eran destetados casi un año más tarde que los humanos modernos. Su lactancia duraba tres años. Esto se infiere de los indicios de estrés nutricional que quedan reflejados en los dientes de bebés neandertales de entre dos años y medio y tres. Una vez destetados atravesaban un periodo de estrés nutricional, pues pasaban a una dieta mayoritariamente carnívora. Además, el desgaste de la dentición anterior empezaba un año más tarde que en nuestra especie, lo que indica un retraso en el consumo activo de alimentos. La prolongación de la lactancia pudo haber influido de forma negativa en la eficacia reproductora de las poblaciones neandertales, dado que el intervalo entre nacimientos sería, como consecuencia, más prolongado.

Varios estudios acerca de la erupción de dientes en esta especie muestran que estos salían antes que los dientes humanos modernos, por lo que la maduración dental habría sido más rápida. En contraste, los juveniles de *H. sapiens* del Pleistoceno Superior (coetáneos de los neandertales) se parecen más a los de los humanos recientes. Estos hallazgos son coherentes con los datos craneales y moleculares que sugieren la existencia de diferencias sutiles en el desarrollo de las dos especies. En comparación con los homínidos anteriores, tanto los neandertales como los sapiens han alargado la duración del desarrollo dental, de manera especial en nuestra especie. Ese y otros datos sugieren que tenían una etapa de dependencia infantil más corta que la nuestra, y que la madurez sexual se alcanzaba antes. Es posible que un desarrollo más rápido fuese necesario para poder alcanzar cuanto antes la condición de adulto autosuficiente. Y también, que la longevidad de los neandertales fuese más corta que la de nuestra especie, puesto que las

estrategias de vida rápidas suelen estar asociadas con una mortalidad más alta en edades tempranas.

En lo que al desarrollo encefálico se refiere, había importantes diferencias entre las dos especies en las fases más tempranas. Si bien aún no se conocen los procesos de desarrollo que subyacen a la fase, característica de nuestra especie, en la que el cráneo se hace más globular, había diferencias entre ambas especies en lo relativo tanto al ritmo como al modo de desarrollo encefálico. Esas diferencias eran más importantes durante los primeros meses de desarrollo posnatal, una fase crítica para el desarrollo cognitivo, y probablemente afectaban a la organización neuronal y sináptica del encéfalo en desarrollo. Las diferencias son evidentes en regiones —como la corteza orbitofrontal, las áreas parietales y el cerebelo— que podrían estar implicadas en tareas cognitivas específicas de importancia en los *H. sapiens* posteriores. Los estudios del genoma neandertal también han mostrado diferencias entre las dos especies. En la lista de genes que se modificaron en el curso de la evolución de *H. sapiens* desde la separación del linaje neandertal, algunos están relacionados con el desarrollo y las funciones encefálicas.

La comparación del desarrollo de las dos especies, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*, tiene mucho interés, porque durante gran parte de su existencia han sido coetáneas y, sin embargo, parece que sus grandes encéfalos se desarrollaron siguiendo trayectorias evolutivas diferentes. La resolución de desafíos energéticos comparables, especialmente durante la primera infancia, derivó en algunas similitudes en las estrategias de vida de ambas. Sin embargo, como hemos visto, también hay claras diferencias en los patrones de crecimiento, especialmente cuando se tiene en cuenta el desarrollo dental. Además, parece que los neandertales alcanzaban la edad reproductiva antes que *H. sapiens*.

CRIANZA COMPARTIDA

Nos reproducimos más rápidamente que los chimpancés^[69], nuestras crías necesitan mucho más tiempo para madurar y la vida reproductiva de las mujeres termina mucho antes de que llegue la vejez. Por otro lado, nuestro nicho ecológico implica la especialización en grandes piezas de alimento que han de obtenerse en su totalidad y, después, ser compartidas, para lo que es preciso contar con técnicas adquiridas mediante transmisión cultural acumulativa. Este nicho, junto con las relaciones sociales que propicia, está basado en una generosidad que es impropia de los homínidos, un grado de

hipersocialidad que se refleja de forma manifiesta en la preocupación por los otros, una disposición a compartir alimento e información con ellos, y la cooperación en una amplia gama de contextos, también con personas con las que no se está emparentado e, incluso, con casi desconocidos. Nuestro modo de vida facilita la expansión a hábitats nuevos, lo que ha dado lugar a una distribución geográfica ubicua. Además, en lo relativo al desempeño intelectual, los humanos diferimos de otros homínidos en que, como grupo, mostramos unas habilidades cognitivas relativamente homogéneas. No pocos especialistas han argumentado que ese peculiar paquete de características evolucionó conjuntamente a partir de la emergencia del género *Homo* hace alrededor de 2 Ma, lo que significaría que quizá haya una conexión causal entre ellas. La hipótesis de la crianza cooperativa postula que la aparición en el género *Homo* del cuidado y la provisión aloparental de los jóvenes por un abanico de colaboradores o ayudantes es el factor que da cuenta de muchos de esos rasgos.

Los primeros homínidos —del género *Australopithecus*— experimentaban un desarrollo solo algo más lento que los otros homínidos actuales. Por otro lado, según algunos especialistas esos primeros homínidos daban a luz a bebés relativamente grandes; de ser cierto, habría constituido un fuerte incentivo para que se empezara a practicar en nuestro linaje el cuidado compartido o cuidado aloparental ya hace 3 o 4 Ma. Sin embargo, no hay bases para poder atribuir a esta especie las condiciones necesarias que le permitiesen desarrollar esa práctica.

Sara Blaffer Hrdy cree que *Homo ergaster* tiene todos los números para haber desarrollado hace 1,8 Ma un cuidado aloparental de cierta entidad. Por un lado, cree que se trata de la primera especie que practicó la caza sistemática de grandes presas, modalidad que requiere la cooperación de varios miembros del grupo, la defensa cooperativa frente a carnívoros peligrosos y la práctica de compartir alimento de forma frecuente. Esos rasgos son característicos de especies que practican la crianza cooperativa. De hecho, en los mamíferos, los carnívoros son el grupo en que una mayor proporción de especies se reproduce de forma cooperativa. Por otro lado, debía resultar más difícil para los juveniles destetados arreglárselas por sí mismos, por lo que se habrían beneficiado claramente del apoyo colectivo. *H. ergaster* ocupaba un nicho en el que los alimentos, como los frutos, que podían ser conseguidos con similar eficacia por adultos y juveniles eran mucho más escasos que en los bosques, lo que limitaba mucho la eficacia de los jóvenes a la hora de obtener comida. Esto es especialmente cierto si ya había

incorporado la carne como un elemento importante de su dieta, porque al no ser fácil aprender a cazar, la provisión de carne por otros miembros del grupo tiene fuertes efectos positivos sobre la aptitud de los jóvenes. Por otro lado, es más probable encontrar reproductores cooperativos en los hábitats de carácter más estacional, porque la cooperación en la crianza ayuda a salvar las dificultades que plantea un entorno cuyas características ambientales y disponibilidad de recursos varían cíclicamente cada año. El hecho de que *H. ergaster*/*H. erectus* llegase a ocupar un rango geográfico mucho más extenso que los primeros homínidos pudo tener que ver con esa capacidad para vivir en entornos muy variables. La reproducción cooperativa facilita mucho la posibilidad de colonizar hábitats hostiles. Aunque no esté claro que *H. ergaster* cazase grandes presas hace más de 1,5 Ma, el carroñeo de enfrentamiento, que probablemente sí practicaba, también exigía la cooperación de varios miembros del grupo, la defensa cooperativa frente a carnívoros peligrosos y el hábito de compartir alimento. Por tanto, ya fuese caza, ya carroñeo de enfrentamiento, las condiciones que propiciaron la adopción del cuidado y alimentación compartida de los juveniles habrían sido muy similares.

Para Hrdy, tanto si el cuidado aloparental surge hace 1,8 Ma como si es una adquisición posterior, una estrategia como esta tuvo implicaciones psicológicas muy importantes. Antes incluso de que nuestros antepasados adquiriesen una herramienta tan poderosa como el lenguaje, habría surgido en África una línea de homínidos que se empezaron a interesar en las vidas subjetivas —pensamientos y sentimientos— de los otros, que intentaron entenderlos. Estos homínidos eran muy diferentes de los ancestros comunes que compartían con los chimpancés y a esos efectos ya eran, según ella, emocionalmente modernos. Esos antepasados que, milenios más tarde, adquirieron el lenguaje ya estaban muy interesados en las intenciones y necesidades de los otros. Y eso también constituye un hito clave en la historia humana.

UN MOSAICO CAMBIANTE

Unas diferencias tan palmarias como las que hay entre la estrategia de vida de los humanos modernos y la de nuestros parientes vivos más cercanos, los chimpancés, seguramente generaron la expectativa de que habría habido un momento en el pasado evolutivo de nuestra especie en el que todos los rasgos cambiaron de forma simultánea y pasaron de una modalidad primitiva a la

modalidad humana moderna. La realidad, como hemos podido ver, es más complicada y, desde luego, más interesante. Hay rasgos, como la velocidad de crecimiento fetal o el grado relativo de desarrollo prenatal del encéfalo, que parecen haber evolucionado de forma gradual. Otros, como los relacionados con el desarrollo dental, no han cambiado de forma regular y las edades a que emergen en la actualidad las distintas piezas dentales no han aparecido hasta el Pleistoceno Medio o Superior, con *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*. El tamaño encefálico, sin embargo, se ha elevado en forma de escalones: al primer aumento claro a comienzos del Pleistoceno con la emergencia del género *Homo*, lo siguió una elevación gradual, vinculada en parte al aumento del tamaño corporal, y, finalmente, un segundo aumento importante en el Pleistoceno Medio con la aparición de los homínidos de grandes encéfalos.

Considerada en su conjunto, la evolución de la estrategia de vida humana durante los últimos 3 o 4 Ma ha cursado cual si de un mosaico cambiante se tratase y no de forma homogénea y lineal para todos los rasgos relacionados. Ese largo y sinuoso proceso ha conducido a la práctica de la reproducción cooperativa, que, además de dar a nuestra especie un gran potencial expansivo, ha contribuido de forma decisiva a generar una forma de vida cooperativa con carácter general. En su configuración definitiva, todo hace suponer que el modelo contemporáneo de desarrollo y envejecimiento humano se ha completado de forma reciente en la evolución humana, con toda certeza con la aparición de nuestra especie.

Llenad la Tierra

De esta manera la tierra, que poco antes era tosca e informe, asumió, transformándose, desconocidas figuras de hombre^[70].

OVIDIO,
Metamorfosis, 1-4

Hasta tal punto ha llegado a cumplirse el mandato bíblico que, no contenta con llenar la Tierra, nuestra especie ha acabado dominando a una gran parte de los demás seres vivientes, aunque, como hemos podido comprobar —y sufrir—, haya todavía quienes se nos resisten, como algunos microorganismos. Nuestra flexibilidad adaptativa y estrategia de vida nos han proporcionado una capacidad inusitada para expandirnos por todo el planeta. Hemos llegado, incluso, a viajar a la Luna y ya se están haciendo planes para hacerlo a Marte. Ni que decir tiene que esos logros son obra, ante todo, de la cognición humana, del pensamiento simbólico y el lenguaje, de nuestro carácter cultural, de la portentosa capacidad para la transmisión cultural acumulativa y sus correlatos: la disposición a enseñar y la facilidad para aprender. Pero nada de eso habría sido posible sin un paquete de rasgos biológicos que han hecho de nosotros lo que somos. La reproducción cooperativa y la capacidad para colaborar, en general, han sido condiciones *sine qua non* para propiciar la transmisión de conocimientos y la invención de técnicas y procedimientos nuevos. Pero antes de esa capacidad para multiplicarnos más rápidamente que ningún otro homínido, hubo otras adaptaciones, que son las que permitieron a nuestros ancestros ocupar la sabana africana, valerse de sus recursos de forma eficiente y medrar. A eso hemos dedicado la mayor parte de este libro.

Llegados a este punto y para concluir, en este último capítulo me propongo abordar tres asuntos. El primero trata de nuestra expansión por el planeta y de las adaptaciones que nos han permitido ocupar casi todos sus

enclaves; porque la historia humana no termina en África. El segundo es si, ahora que la cultura —considerando, por supuesto, como tal la tecnología y las normas de que nos hemos dotado para vivir en sociedades cada vez más complejas— ha adquirido tal preponderancia en todas las facetas de nuestra existencia, seguimos evolucionando como especie o, por el contrario, podemos darla por concluida. Y el tercero es una breve reflexión acerca de nuestro futuro. No pretendo adivinarlo, por supuesto —sería muy poco aleccionador que un científico pretendiese tal cosa—, pero sí valorar algunas de las trayectorias que podemos seguir y los riesgos que afrontamos.

HASTA LOS ÚLTIMOS CONFINES

Sabemos que *Homo erectus* salió de África hace 1,8 Ma o antes incluso, y que en Dmanisi, Georgia, habitaron por esa época miembros del género *Homo* que parecían una curiosa combinación de *H. habilis* y *H. erectus*. Pero eso ha quedado muy atrás en el tiempo y ahora nos interesa nuestra especie, *H. sapiens*. Pues bien, durante los últimos centenares de miles de años es posible que se hayan producido varias salidas de África, al menos hasta el Corredor Levantino. Durante ese extenso margen de tiempo el clima experimentó cambios de gran magnitud, lo que permitió que, durante periodos determinados, tanto en la zona de la península de Sinaí, como en el estrecho de Bad el-Mandeb —al sur de la península arábiga—, se diesen condiciones propicias para su travesía. A partir de la estimación de la altura del nivel del mar y de reconstrucciones climáticas del pasado de esas zonas se ha podido establecer que entre 200 ka y 250 ka atrás, y de nuevo alrededor de 130 ka atrás, la ruta del Sinaí era transitable; y la de Bab el-Mandeb lo fue durante periodos de tiempo mucho más extensos en los últimos 300 ka; en esos periodos la pluviosidad en la zona superaba el mínimo de 90 mm anuales que permiten la supervivencia de los grupos de cazadores-recolectores.

Con la excepción de un maxilar hallado en el monte Carmelo (Israel) —datado entre 177 y 194 ka—, no se conocen restos fósiles —aunque sí restos arqueológicos— de la presencia de *Homo sapiens* en Asia procedentes de alguna de las salidas anteriores a 130 ka atrás. Sí los hay, sin embargo, de una salida hace aproximadamente 120 ka, y lo más interesante es que en China se han hallado restos de esa antigüedad atribuidos a nuestra especie, así como herramientas de piedra en el sur de Arabia. Hay, además, fósiles humanos de asignación incierta en años posteriores a esa fecha. También en este caso, el tiempo y nuevos hallazgos irán aclarando dudas y haciendo surgir nuevos

interrogantes. Sea como fuere y salvo que hallazgos posteriores lo desmientan, parece que no se han identificado posibles herederos de aquellos primeros aventureros, que fueron sustituidos por los de quienes salieron unos sesenta mil años más tarde.

En efecto, los que sí tuvieron éxito fueron los seres humanos que salieron de África hace unos 60 ka, o algo antes incluso. Los detalles de la expansión que tuvo lugar entonces quedan fuera del ámbito de este texto, por lo que no me detendré en ellos. Además, este es un tema sujeto a cambios continuos, porque parte de la información relevante es de carácter genético (también paleogenético), y va afinándose con el tiempo, conforme se perfecciona la metodología estadística utilizada y se analizan números crecientes de genomas y de marcadores. Dicho lo cual, parece que, tras salir de África, los seres humanos llegaron al sureste de Asia y Oceanía, y alcanzaron las costas australianas hace cerca de 60 ka. Aunque probablemente el nivel del océano era mucho más bajo que en la actualidad, tuvieron que navegar para atravesar las masas de agua que los separaban de las islas y del continente australiano.

Hace 45 ka llegaron al centro de la actual China. Unos pocos miles de años después (40-35 ka), colonizaron la meseta tibetana —con una altura media de 4.900 m sobre el nivel del mar—, en la que la concentración de oxígeno es prácticamente la mitad de la que hay a nivel del mar. Sabíamos, gracias a los trabajos publicados por la matemática y bióloga Emilia Huerta-Sánchez, que en los tibetanos es muy frecuente un alelo (o variante) del gen *EPAS1* que contribuye a la adaptación a las condiciones de hipoxia características de lugares tan altos. En 2014, el equipo dirigido por esta investigadora identificó ese alelo en el genoma de los denisovanos, lo que sugería que había pasado a la nuestra por cruzamiento entre las dos especies humanas, la descubierta en Denisova y *Homo sapiens*, un fenómeno que denominamos introgresión. El círculo se cerró en 2019, cuando se pudo atribuir el fragmento de una mandíbula que había sido hallado en 1980 en un yacimiento del sistema kárstico de Baishiya, en el Tíbet, a la especie denisovana. El yacimiento se halla a 3.280 m de altitud. La atribución a esa especie se ha basado en las proteínas de la dentina. La mandíbula ha sido datada en 160 ka, de donde se deduce que ya en tiempos verdaderamente remotos, unos homínidos de una especie diferente de la nuestra habían alcanzado uno de los lugares más inhóspitos de la Tierra y contaban con bagaje genético adecuado para vivir en el techo del mundo. Esos fueron, muy probablemente, los primeros seres humanos que vivieron en un lugar tan alto. 160 ka después, el Tíbet es el país del mundo donde más gente vive por

encima de 3.500 m; la gran mayoría de los más de 5 millones de seres humanos que habitan aquellos parajes han heredado parte de su herramienta adaptativa de esos otros de cuya existencia hemos tenido conocimiento hace tan solo algo más de una década.

Hace al menos 40 ka, *Homo sapiens* llegó al centro de Europa procedente de Asia central y del Oriente Próximo. Y alrededor de esa fecha alcanzaron el Ártico ruso. La entrada en el continente americano, a través de Beringia, aprovechando la bajada del nivel del mar que se produce en los máximos glaciares, se hizo esperar algunos miles de años, aunque la fecha de ocupación del continente americano es objeto de viva controversia en la actualidad. Tradicionalmente se había considerado que la primera cultura americana había sido la Clovis, de hace 13 ka, y se pensaba que la especie humana había entrado en Norteamérica a través del estrecho de Bering hace unos 14 ka. Pero el hallazgo de yacimientos como el de Monte Verde, en el sur de Chile, datado hace 14,6 ka, ha puesto en cuestión aquella hipótesis, proponiendo una ocupación anterior a esa fecha. Hay incluso propuestas que adelantan mucho la penetración en el continente. En concreto, el hallazgo de un yacimiento arqueológico en 2020 en la cueva de Chiquihuite, en México, en el que se han hallado restos líticos que han sido datados en 26 ka, ha puesto muy seriamente en cuestión las hipótesis anteriores. No obstante, no todos los especialistas admiten la validez de ese hallazgo.

Sea como fuere, la colonización de América tiene, en lo que se refiere al propósito de este apartado, interés por razones independientes que van más allá del momento concreto en que llegaron los seres humanos a ese continente. El caso es que los pueblos ribereños del Ártico y, al menos, algunos de los pueblos amerindios que ocuparon el continente tienen variantes propias de los genes *WARS2* y *TBX15*, que están implicados en el metabolismo y distribución corporal de la grasa. Los alelos hallados en los pobladores del entorno ártico y en otros pueblos originarios de América parecen estar relacionados con la resistencia al frío. Más en concreto, se trata de genes implicados en el funcionamiento de la grasa parda, ese tejido cuya función consiste en producir calor a partir del metabolismo de los lípidos y al que hice referencia en el capítulo 9, al tratar de las adaptaciones al frío de los neandertales. Pues bien, parece ser que también estas variantes tienen su origen en episodios de introgresión de genoma denisovano, como hemos visto con la variante de *EPAS1*.

Miles de kilómetros al sur del Ártico, los seres humanos poblaron lugares altos en los Andes centrales hace entre 12 y 10 ka, aunque más adelante

también llegaron a alturas de más de 4.000 m, donde ocuparon cuevas y refugios naturales. Los pueblos andinos tienen una serie de rasgos que les capacitan para vivir en condiciones de hipoxia; sin agotar la lista completa, sus representantes tienen, por ejemplo, pulmones de mayor volumen, mayor concentración de hemoglobina en la sangre, mayor flujo sanguíneo de la arteria uterina durante el embarazo y una mayor utilización cardíaca de O₂, lo que en general indica que la eficiencia en la transferencia y utilización de O₂ es mayor que en los que viven a nivel del mar. Los quechuas son uno de los pueblos que mejor se han adaptado a la vida en el altiplano andino, donde muestran una capacidad considerable para la actividad física. Ciertas variantes del gen *EGLN1* que proporcionan una mayor capacidad aeróbica (VO₂ máx) en condiciones de hipoxia son más frecuentes en los quechuas del altiplano que en los peruanos que viven a nivel del mar. El gen *EGLN1* está implicado, concretamente, en la respuesta celular a esas condiciones de baja disponibilidad de oxígeno. Otras variantes genéticas que han experimentado una fuerte selección positiva reciente en pobladores de los Andes están relacionadas con rutas fisiológicas importantes para la respuesta a la hipoxia a gran altitud, entre las que se encuentran las relacionadas con el aumento de la formación de vasos sanguíneos (angiogénesis) y las adaptaciones del músculo esquelético, aunque en estos no se ha propuesto un mecanismo concreto. Lo interesante de estos casos es que en estas poblaciones no se han hallado variantes ventajosas del gen *EPAS1*, que sí son frecuentes en los tibetanos, lo que indica que los caminos que conducen a la adaptación no tienen por qué ser los mismos en unas poblaciones y en otras. Hay mucho de contingente en las soluciones a las que da su visto bueno la selección natural.

Los ocupantes del continente americano también poblaron las zonas bajas de la Amazonía. En un estudio liderado por la genetista Tábita Hünemeier, basado en el ADN recogido en el Proyecto de Diversidad del Genoma Humano, han comparado los genomas de 118 individuos pertenecientes a 19 comunidades nativas del Amazonas, con los de 35 individuos de culturas nativas estrechamente relacionadas en México y América Central, así como otros de 231 individuos de Asia oriental relacionados de forma más lejana. En este estudio se ha descubierto que en los grupos indígenas del Amazonas la selección natural había actuado de forma relativamente reciente sobre un grupo de genes relacionados con las funciones cardiovasculares y el metabolismo. Pero destacaron sobre todo tres: *PPP3CA* y *DYNC111*, que están asociados con la respuesta inmune frente a *Trypanosoma cruzi*, el protozoo que causa la enfermedad de Chagas, y *NOS1AP*, que afecta a la

forma en que el organismo reacciona a las picaduras de mosquitos, sus vectores. De esos tres genes, el que había sido sometido a una mayor presión selectiva era el *PPP3CA*. Los investigadores se percataron entonces de que el mal de Chagas, aunque endémico en Brasil, es raro en los pueblos de la Amazonía, y ello a pesar de que los insectos que lo transmiten son muy comunes en las zonas en que viven. Todo hacía pensar que se trata de genes implicados en la protección de los habitantes de la cuenca del Amazonas contra ese mal. Observaron también que hay muy poca superposición geográfica entre las zonas en que el Chagas es endémico y aquellas en que viven los pobladores de la Amazonía con la variante de *PPP3CA* que les había llamado la atención. Infectaron entonces células cardíacas humanas cultivadas con el protozoo *Trypanosoma cruzi*. Algunas de las células cardíacas tenían variantes comunes de *PPP3CA*, mientras que a las otras se les redujo la expresión del gen. En promedio, la capacidad infectiva del protozoo era un 25 % inferior en las células con una expresión reducida del gen, lo que sugiere que desempeña algún papel en la capacidad del parásito para entrar en la célula, aunque no está claro de qué forma el alelo amazónico la entorpece o impide. Los investigadores han estimado que la selección positiva de la variante amazónica de *PPP3CA* comenzó hace aproximadamente 7.500 años, tras la separación de las poblaciones de la Amazonía, de los Andes y de la costa del Pacífico. El signo más antiguo de infección por *T. cruzi* en América del Sur se encontró en momias de 9.000 años de antigüedad del norte de Chile y el sur de Perú. También han encontrado restos humanos de Brasil de 7.000 años de antigüedad que estaban infectados con el parásito.

A las anteriores, podemos añadir otras adaptaciones de origen más reciente, como la que permite a los bajau laut —los llamados «nómadas del mar» del Sureste Asiático— sumergirse durante tiempos inusualmente prolongados en apnea gracias a una variante genética que les proporciona un bazo de mayor tamaño y una superior capacidad para almacenar glóbulos rojos y, por ende, oxígeno en ese órgano. Los bajau laut viven de la pesca y recolección de productos del fondo del mar, por lo que esa adaptación les resulta valiosísima.

También es reseñable la diversidad de variantes que permiten la digestión de la leche en la edad adulta. Estas surgieron ya en el Holoceno, vinculadas al desarrollo de la ganadería, y tienen, por lo tanto, una historia relativamente breve. Son los ejemplos mejor conocidos en la actualidad de un conjunto de adaptaciones recientes que han permitido a nuestra especie ocupar entornos

de características muy diversas y explotar recursos muy variados. Somos, sin duda, una especie muy flexible desde el punto de vista fisiológico. Pero la adaptación humana no termina en el momento presente.

LA EVOLUCIÓN NO SE DETIENE

Hay quienes piensan que, al protegernos del efecto de condiciones ambientales susceptibles de modificar la aptitud biológica, nuestra especie ha dejado de evolucionar. Creen que la cultura ha detenido el proceso evolutivo. Por razones metodológicas no es fácil investigar este asunto. No es posible determinar si, en el momento presente, alguna variante genética concreta se encuentra sometida a presiones selectivas a favor o en contra. Por eso hay que asumir que, cuando hablamos del presente, lo hacemos en realidad de los últimos miles o, si es posible, centenares de años. Y no es poco. Para estudiar esto se han seguido varias aproximaciones metodológicas, algunos de cuyos ejemplos comentaré aquí.

Debido a la incidencia de las enfermedades sobre la supervivencia y la fecundidad, los genes implicados en la actividad del sistema inmunitario han sido objeto del deseo de los estudiosos en genética evolutiva humana. Antes hemos visto el caso de la variante que parece proteger a los pobladores de la Amazonía del mal de Chagas, pero tenemos ejemplos más recientes de la acción de la selección natural sobre el sistema de defensa frente a patógenos. La peste negra es la pandemia más mortífera de la que tenemos noticia en la historia humana. En el siglo XIV mató a entre el 30 y el 50 % de los habitantes de Europa, Oriente Medio y África. Por esa razón existía el convencimiento de que la pandemia tuvo que dejar alguna huella fuerte en el genoma de las poblaciones afectadas y ha habido mucho interés en estudiar cómo respondió la genética del sistema inmunitario a una pandemia tan mortífera. En un estudio del ADN extraído de restos humanos procedentes de fosas comunes de Londres en las que se enterró a víctimas de la peste negra, así como a supervivientes de la plaga que asoló Europa a mediados del siglo XIV, han hallado que los supervivientes tenían una probabilidad más alta de portar una variante genética que mejoraba la capacidad de sus defensas inmunitarias para responder a *Yersinia pestis*, la bacteria causante de la enfermedad. El gen cuyos alelos se hallaron en diferentes frecuencias en los fallecidos por la enfermedad y en los supervivientes codifica la aminopeptidasa 2 del retículo endoplasmático (ERAP2), una proteína que ayuda a las células inmunitarias a reconocer y combatir patógenos peligrosos. Las víctimas de la plaga que

murieron en 1348 y 1349, cuando la enfermedad asoló Londres, están enterradas en el fondo de fosas comunes, mientras que los restos de los supervivientes, que murieron en 1350 o más tarde, se encuentran sobre los anteriores, por lo que ha sido posible distinguir a unos y otros. Antes de la plaga, el 40 % de los londinenses tenían la variante protectora, pero solo el 35 % de las víctimas la tenían. Tras la plaga, el porcentaje de londinenses con el alelo protector subió al 50 % en unas pocas generaciones. Pueden parecer diferencias pequeñas, pero en términos evolutivos son impresionantes.

En otra investigación relativamente reciente se han comparado los genomas de individuos que vivieron en Europa hace entre 5.500 y 3.000 años con los de los europeos actuales. En el estudio han identificado las funciones cuyo sustrato genético ha sufrido más mutaciones, dando lugar, por lo tanto, a más variantes, y también aquellos en los que ha ocurrido lo contrario. Lo que han encontrado es que ha aumentado el número de variantes genéticas implicadas en el metabolismo de los carbohidratos, los mecanismos de desintoxicación de productos dañinos, el transporte de sustancias a través de las membranas, el sistema de defensa inmunitario, la señalización celular, la actividad física y la percepción olfativa. Y han disminuido las relacionadas con la generación de óvulos —y por lo tanto, en ese aspecto, con la fisiología reproductiva femenina— y con un mecanismo neuronal denominado potenciación a largo plazo. Veamos, a modo de ejemplo, algunas de estas funciones en su contexto. Que se hayan enriquecido genéticamente las relacionadas con el metabolismo de los carbohidratos tiene que ver, seguramente, con la expansión de la agricultura y la ganadería. La producción de cereales provocó un aumento de la proporción de esos compuestos en la dieta y la ganadería propició el consumo de leche por los adultos, gracias a la mutación que les permite retener tras el destete la capacidad para digerir lactosa, que es un azúcar, al fin y al cabo. Algo similar ha ocurrido con las variantes implicadas en el funcionamiento del sistema inmunitario. Las altas densidades de población que trajo el desarrollo de la agricultura y, en especial, la convivencia próxima con animales domésticos generaron condiciones propicias para la proliferación y expansión de parásitos patógenos. No es de extrañar, pues, que el sistema inmunitario de los pueblos agricultores y ganaderos haya adquirido capacidades de las que carecía el de los cazadores-recolectores, o haya reforzado ciertos aspectos de su funcionamiento como consecuencia de esas condiciones. En lo que se refiere a la potenciación a largo plazo, se trata de un mecanismo neuronal que intensifica la transmisión de señales entre neuronas, por lo que está implicado

en el aprendizaje y la memoria. Que ese mecanismo haya experimentado una reducción de variantes en su sustrato genético quizá esté relacionado con la importancia creciente del aprendizaje y la transmisión cultural a partir del asentamiento en poblaciones y la emergencia de lo que conocemos como civilización. Aunque lo cierto es que ignoramos cómo es esa relación.

En otra investigación han estudiado la variación de ciertos rasgos de la estrategia de vida en una población preindustrial formada por personas nacidas entre 1800 y 1939. El estudio lo hicieron utilizando datos provenientes de una población que se había mantenido relativamente aislada desde su asentamiento en la isla de Coudres, en el golfo de San Lorenzo (Quebec, Canadá). Los autores del estudio han concluido que las mujeres han ido teniendo el primer hijo a edades cada vez más tempranas. Comprobaron también que ese rasgo era muy heredable y que tenía una clara influencia en la aptitud biológica. 140 años después de empezar el estudio, la edad a la que las mujeres tenían su primer hijo en Coudres había pasado de aproximadamente 26 a 22 años en ese lapso de tiempo. Y esas mujeres tuvieron, además, más hijos. Los autores de este trabajo utilizaron una metodología estadística que les permitió distinguir —y, en su caso, descartar— la variación debida a factores tales como la deriva genética (véase anexo I), un posible cambio de prácticas culturales o la mejora de las condiciones de nutrición y cuidado sanitario, de la que tenía su origen en causas genéticas.

Quienes piensan que la civilización, con sus comodidades y su capacidad para amortiguar los efectos de la intemperie sobre nuestro organismo, ha detenido la evolución del linaje humano deducen que nos hemos convertido en seres cada vez más defectuosos, pues los menos aptos cada vez sobreviven en mayor medida; y pueden además dejar descendencia. Pero las cosas no son así. Las especies evolucionan porque entre sus individuos hay una cierta variabilidad genética: cada uno es diferente de los demás miembros de su especie y hay rasgos genéticos que confieren una mayor capacidad para dejar descendencia (véase anexo I). Cuando tal cosa ocurre, el rasgo aumenta su frecuencia en la población. En eso consiste la selección natural. Ese mecanismo puede dar lugar a que sean diferentes los rasgos que se seleccionan en unos lugares y en otros o en un periodo histórico o en otro, ya que las condiciones ambientales determinan de forma decisiva el potencial de uno u otro rasgo para proporcionar un mayor número de descendientes. Por ello, en realidad, la mecánica evolutiva no ha dejado de funcionar nunca. Ciertos rasgos anatómicos, fisiológicos o psicológicos pueden estar proporcionando a quienes los poseen una mayor descendencia que quienes

carecen de ellos. Y si esos rasgos son heredables, acabarán siendo muy abundantes en las poblaciones humanas, de manera que, tras numerosas generaciones, la mayoría de los individuos de nuestra especie las poseerán y se habrán diferenciado así de sus antecesores: en otras palabras, habrán evolucionado. Llegados a este punto, quizá convenga recordar que la evolución no sigue ninguna trayectoria prefijada ni obedece a propósito alguno; tampoco tiene por qué conllevar un aumento de la complejidad. Por ello, evolución, a diferencia de lo que a menudo se transmite, no es sinónimo de progreso.

La cultura no «protege» de los efectos de la selección natural. Ejerce, de hecho, un papel muy diferente. Entiendo la cultura, tal y como la define el antropólogo Joseph Henrich, como «el conjunto de prácticas, técnicas, heurísticos, herramientas, motivaciones, valores y creencias que adquirimos aprendiendo de otros». Si alguno de esos elementos aprendidos se convierte, por las razones que fuere, en un factor que favorece la selección de determinados rasgos, tendríamos que concluir que incide en la evolución, no solo porque puede neutralizar la acción de factores que hasta entonces ejercían ciertas presiones selectivas, sino también porque genera otras. Veamos esto con algún detalle. Muchos organismos tienen una cierta capacidad para, modificando las condiciones físicas del entorno, incidir en la selección natural; actuarían de esa forma como codirectores de su propia evolución y de la de otras especies. El nicho que ocupa una especie —no hace falta poner énfasis ninguno en ello— puede tener, y de hecho tiene en muchos casos, carácter cultural o en él pueden intervenir elementos culturales, sobre todo en nuestra especie. Un ejemplo sencillo de este fenómeno sería la vestimenta o la habitación. Dado que tanto una como la otra permiten mitigar los efectos del frío, su adopción por parte de pueblos que ocupan lugares fríos alivia la intensidad de la presión que favorece la adopción de mecanismos fisiológicos que en muchos casos conllevan un cierto gasto de energía.

Por otro lado, también se puede producir lo que se denomina coevolución genético-cultural, que tiene lugar cuando alguna práctica cultural, al modificar las presiones selectivas, hace que se seleccionen variantes que no se hubiesen seleccionado en ausencia de ese efecto. A lo largo de las páginas de este libro me he referido en numerosas ocasiones a prácticas culturales relacionadas, sobre todo, con la obtención y procesamiento de alimento. He hecho referencia a herramientas líticas y al uso del fuego para cocinar. Este asunto no se suele observar desde este ángulo, pero es evidente que la adquisición de esas tecnologías, en mayor o menor medida, condujo a modificar la dieta o las

características de la dieta de sus practicantes y de quienes se beneficiaban de ellas. La posibilidad de consumir carne macerada o tubérculos cocinados tuvo, forzosamente, que afectar a la forma en que se digerían esos alimentos, lo que abrió un amplio margen para la selección de variantes de enzimas digestivas, de arquitecturas intestinales y hasta de niveles metabólicos acordes a la nueva situación. El ejemplo mejor conocido es el de la ganadería para producción de leche y la persistencia en la edad adulta de la actividad lactasa. La mayor parte de los individuos de nuestra especie «apaga» el gen de la lactasa poco tiempo después de ser destetados, pero los europeos del norte, que descienden de un grupo de pastores de ganado de hace unos siete mil años, lo mantienen «encendido» durante toda la vida. Gracias a ello, pueden consumir leche. Sin esa enzima, no se puede digerir la lactosa ni absorber sus productos, por lo que su ingesta causa problemas digestivos que pueden ser severos. Pero resulta que la tolerancia a la lactosa no solo ha aparecido en europeos del norte; en pueblos africanos de pastores y en otros de Asia meridional también se ha producido, y lo más curioso es que la mutación que lo permite es diferente en cada uno de esos casos. La ventaja derivada de esa mutación debió de ser muy importante, ya que se ha extendido en un tiempo relativamente breve.

PREDICCIONES DIFÍCILES

Se atribuye al jugador de béisbol Yogi Berra (y también al físico danés Niels Bohr) el haber dicho que «hacer predicciones es muy difícil, sobre todo las del futuro». De forma más filosófica, el austriaco Karl Popper dejó escrito que «las posibilidades que guarda el futuro son infinitas». Digámoslo claro: el futuro es incognoscible. Por mucho que tengamos la propensión a fantasear con lo que podrá ocurrir o dejar de ocurrir en las próximas décadas, siglos o milenios, es un afán inútil, salvo como divertimento o ejercicio intelectual. La película *Blade Runner*, casi en la misma escena, anticipa para un tiempo que hoy ya ha pasado la existencia de coches volando entre calles y el uso de teléfonos instalados en cabinas, todo un epítome de nuestra incapacidad para predecir el futuro. Pero que no podamos predecirlo no quiere decir que no podamos hablar de él, entre otras razones, porque de esa forma quizá resulte más fácil conjurar los peligros que nos puedan acechar.

Al pensar en el futuro, debemos poner el foco en un aspecto al que he hecho referencia en la sección anterior: la cultura. Hoy no es posible pensar en la evolución biológica de nuestra especie sin vincularla de alguna forma a

la cultura, a las instituciones y normas de convivencia de que nos hemos dotado, al patrimonio de conocimiento que ha acumulado la humanidad y a los descubrimientos que se harán. Ese conocimiento y el mero hecho de adquirirlo y utilizarlo se ha convertido, por sí mismo, en una gran presión selectiva.

Transición demográfica

Uno de los fenómenos de mayor alcance que se están produciendo en los dos últimos siglos en la humanidad es la transición demográfica. Cada vez en más países el aumento en la esperanza de vida y la mejora en las condiciones de existencia vienen acompañadas por un descenso acusado en la natalidad. El fenómeno se inició hace aproximadamente un siglo en Europa occidental y se ha extendido en la actualidad a gran parte de las sociedades del planeta. Como consecuencia, el crecimiento de la población mundial se ha ralentizado y, de no modificarse las tendencias actuales, es previsible que en este siglo comience un descenso. El desarrollo de técnicas anticonceptivas sencillas y baratas ha permitido a muchas mujeres decidir si tienen o no descendencia y, en su caso, en qué momento de sus vidas tenerla; este elemento es, obviamente, clave para entender la magnitud y rapidez del fenómeno. Pero no están claras sus causas últimas, si bien el acceso de las mujeres a la formación y, en especial, a la enseñanza superior tiene seguramente su importancia, ya que la formación abre vías de desarrollo personal para las que la maternidad representa un obstáculo importante. Se trata, al menos en parte, de un fenómeno de base cultural.

En las sociedades contemporáneas, por tanto, han dejado de operar las estrategias de vida tal y como las he presentado y discutido en los capítulos anteriores. La humanidad parece transitar de una lógica vital de carácter biológico a otra diferente, en virtud precisamente del control que ejercemos sobre nuestra propia reproducción —como factor instrumental— y de la preeminencia de nuevos valores fundamentales —entendidos en su más extenso (pero literal) significado, como aquellos bienes, materiales o inmateriales, que se valoran—, que sustituyen a los anteriores y a propensiones o disposiciones personales y sociales que habían operado en el curso de nuestra evolución y en la del resto de los seres vivos. Todo esto que acabo de citar —acceso a la formación, control de la reproducción, preeminencia de nuevos valores— son elementos de carácter cultural. Para ser conscientes de la trascendencia del fenómeno, debemos pensar que el siglo XXI puede ser el primer periodo de la historia de la humanidad en que

disminuya la población mundial sin que medien catástrofes o plagas de proporciones bíblicas.

Tecnologías disruptivas

Nuestra especie ha conseguido adquirir el conocimiento y las herramientas necesarias para incidir de forma directa y radical en nuestra propia evolución biológica. En este sentido me parece que hay dos planos en los que esa capacidad —científica, tecnológica, cultural— puede materializarse. Está por un lado la ciencia y tecnología al servicio de la supervivencia, de la superación de limitaciones físicas, de la curación de enfermedades —sin olvidar que las pandemias y la resistencia a los antibióticos suponen amenazas graves y vigentes— e incluso al servicio de la adquisición de nuevas capacidades. Los avances más espectaculares, en mi opinión, son los que van a permitir dotarnos de prótesis con diferentes fines. Incluyo en esta categoría complementos sensoriales que sustituyan receptores dañados o, incluso, que nos proporcionen el acceso a estímulos a los que hoy somos ajenos. Me refiero a cuestiones tales como la ecolocación, la recepción de radiaciones de longitudes de onda que hoy no recibimos, la posibilidad de ampliar nuestro repertorio olfativo y, en general, quimiorreceptor, o la detección de campos magnéticos y eléctricos. Y también prótesis que permitan la ejecución de acciones hacia el exterior del organismo sin que intervengan órganos efectores humanos, merced a dispositivos que traducen señales bioeléctricas tal y como se detectan mediante electrodos implantados en el encéfalo o sistemas no invasivos. Es este un campo enorme, en el que la ingeniería biomédica, combinada con un conocimiento cada vez más preciso del funcionamiento del sistema nervioso, abre posibilidades amplísimas. En la medida en que estas tecnologías incidan en la reproducción de los individuos, provocando que ciertos rasgos heredables confieran mayor capacidad de dejar descendencia viable, sus efectos tendrán consecuencias en términos evolutivos.

Por otro lado, está la aplicación de técnicas de edición genómica para modificar rasgos humanos. Ya se han utilizado algunas de sus posibilidades para curar enfermedades de otra forma intratables. Esto es algo que, seguramente, cada vez será más frecuente y que se incorporará, en los casos en que sea de aplicación, a las prácticas biomédicas habituales. Al limitar sus efectos a células o tejidos somáticos, no plantea problemas fundamentales siempre que se garantice la seguridad de su aplicación, porque las modificaciones que puedan hacerse no se transmitirían a la descendencia. Lo

que verdaderamente puede acarrear un cambio profundo en nuestra incidencia sobre la propia evolución de la especie humana es la posible aplicación de la edición genética para modificar la línea germinal. En este caso, las consecuencias sí serían, o podrían ser, de carácter evolutivo, puesto que las características modificadas podrían transmitirse a las siguientes generaciones. Pero esta vía plantea, al menos, dos problemas muy serios.

El primero es el de la seguridad. Dado el modo en que funcionan el genoma y su expresión, en la actualidad no es posible delimitar el alcance de una intervención al tejido diana preestablecido. Los efectos de una modificación del genoma parental (materno o paterno) no se limitarían necesariamente a un rasgo buscado; podrían provocar efectos diversos y en muchos casos imprevisibles, sobre otros tejidos, con consecuencias potencialmente dramáticas. El segundo problema es independiente del daño imprevisto que pueda producirse a la descendencia y tiene más que ver con la legitimidad para actuar sobre un patrimonio, el genético, que no pertenece — o no debería pertenecer— a los individuos, sino que debería ser considerado patrimonio del linaje humano, porque las consecuencias de los cambios que se puedan realizar en el genoma transmisible a otras generaciones las experimentarían seres humanos del futuro, ajenos, completamente, a la decisión que en su momento pudo tomar otra persona en circunstancias absolutamente diferentes. Estoy hablando de eugenesia, por supuesto, de la posible voluntad de «mejorar» seres humanos. Me refiero a la creación de supuestos «*Homo plus*» de diseño humano. Hoy en día, en nuestro mundo al menos, no es previsible que las instituciones estén dispuestas a adentrarse por caminos tan inciertos, pero no es descartable que lo hagan instituciones de esferas culturales diferentes. Y menos descartable aún es que futuros progenitores, con los medios económicos necesarios para ello, lo hagan o, incluso, lo estén haciendo ya. Esta es una posibilidad que no deberíamos descartar.

Riesgos existenciales

Y tenemos, por último, la posibilidad de que la cultura y tecnología humanas provoquen eso que el filósofo australiano Toby Ord denomina «riesgos existenciales» para referirse a la extinción de nuestra especie y a algo que sería equivalente, la desaparición de su potencial de desarrollo. De acuerdo con sus estimaciones, la probabilidad de que la humanidad se extinga por causas naturales es extraordinariamente baja, de 0,01 % en los próximos 100 años. Sin embargo, el riesgo existencial por causas antropogénicas no sería

tan bajo. Según las estimaciones de su equipo, en los próximos cien años habría una probabilidad de 0,1 % de desaparición por cada una de estas causas: guerra nuclear^[71], cambio climático y otros deterioros ambientales. Ahora bien, los riesgos existenciales serían de un 3,33 % para una pandemia provocada por la fuga al ambiente exterior de un microorganismo con características especiales producido en un laboratorio, el mismo (3,33 %) para un riesgo antropogénico no previsto, y de 10 % a causa de una inteligencia artificial muy avanzada y no alineada con los intereses y valores de la humanidad. En conjunto, el riesgo debido a factores antropogénicos sería de 16,7 %.

El interés de estos ejercicios es que deberían servir para evitar que se materialicen los riesgos previsibles. Y la razón por la que he decidido dedicar un apartado a considerarlos aquí es que los riesgos antropogénicos lo son como consecuencia, precisamente, del desarrollo científico y tecnológico —en otras palabras, cultural— que ha protagonizado nuestra especie durante los tres últimos siglos. La cultura, en forma de productos tecnológicos, ha proporcionado a gran parte de los seres humanos unas condiciones de vida infinitamente mejores que las que tenían nuestros ancestros hace tan solo tres siglos. Pero también ha proporcionado herramientas para nuestra autodestrucción y esto es algo que no debemos obviar al tratar su potencial como motor evolutivo, porque, en este caso, habría que hablar del final de la evolución de nuestra especie.

FINALE

A lo largo de las páginas que han quedado atrás he recorrido, con mejor o peor fortuna, los últimos millones de años de nuestro linaje. Aunque me he remontado muy atrás, en realidad la mayor parte de lo que he tratado concierne a nuestro género, a los seres humanos. No he pretendido relatar la evolución humana tal y como, con toda solvencia, han hecho los paleoantropólogos que se han prodigado en estos menesteres en los últimos años. En España, además, hay excelentes comunicadores en ese campo. Mi recorrido ha tratado de fijarse en el funcionamiento de los sistemas orgánicos, en procesos tales como la alimentación, la digestión, el metabolismo, la actividad física, y en los rasgos que caracterizan la estrategia vital, todas ellas materias relacionadas con la adquisición, procesamiento, uso y destino que se da a los recursos energéticos. La aptitud biológica —el *fitness* darwiniano— depende de lo finamente ajustados que se encuentren esas funciones y rasgos

en función de las condiciones ambientales en que se desenvuelven los individuos y las poblaciones.

A diferencia de la configuración corporal, la composición de la dieta, el modo de locomoción, las posibles limitaciones para el parto o el grado de desarrollo cognitivo, la mayoría de las funciones biológicas que he analizado apenas dejan restos perdurables sobre los que basar los argumentos. En ese sentido, justo es reconocer que hay una limitación intrínseca para alcanzar conclusiones firmes. Debemos razonar e inferir, pero también especular. Y eso debilita las conclusiones a las que puede llegarse. Está claro que esas limitaciones, sin embargo, no han sido tan severas como para detener la investigación sobre estos aspectos de la biología de nuestra especie. Pero debemos aceptarlas con humildad, así como la debilidad de las conclusiones que podemos llegar a alcanzar.

La ciencia tiene carácter narrativo, intrínseca y esencialmente narrativo. La mayor parte (pero no todas) de las grandes teorías científicas pueden considerarse como una colección de historias en las que se trenzan relaciones de naturaleza causal. Son modelos que elaboramos a partir de la observación de la realidad mediante los que pretendemos dar cuenta de los fenómenos y regularidades que observamos al estudiar la naturaleza. Los modelos nos explican los aspectos o parcelas de la realidad que representan y, de forma conjunta, contribuyen a dar forma a muchas de las teorías científicas con las que damos sentido a las observaciones de la naturaleza. La evolución por selección natural es una de esas grandes teorías, y está conformada por un amplio conjunto de modelos o historias que son coherentes entre sí. En la medida en que esa coherencia pueda ser salvaguardada, la teoría y sus modelos nos servirán a ese fin antedicho de otorgar sentido a las observaciones de la naturaleza. Pues bien, las historias que configuran el esqueleto de este libro son una pequeña parte de esa gran teoría científica que es la evolución. Ofrecen explicaciones verosímiles —y en mi opinión convincentes, porque cuentan con suficientes datos a su favor— de aspectos clave de nuestro pasado y de las características que tenemos los seres humanos del presente. Mi intención, al escribir estas páginas, ha sido transmitir la idea de que no somos como somos solo por casualidad. El azar juega un papel importantísimo en el devenir de las especies, por supuesto, pero junto con las mutaciones —fruto del azar— y la deriva genética —fruto del azar—, la selección natural ha sido el cedazo que ha permitido los cambios que han configurado el organismo humano tal y como es hoy. Y las características ambientales bajo las que vivieron nuestros ancestros, incluido

el grupo social del que formaban parte, han sido los factores que han actuado a su través. Esas características ambientales han sido las presiones selectivas a las que en numerosas ocasiones me he referido a lo largo del texto, aunque adquisiciones culturales tales como las herramientas líticas, el fuego y las normas de que nos hemos ido dotando también han ejercido una influencia decisiva en nuestro devenir como género.

La de los homínidos es la historia de una transición. Del entorno boscoso, cálido y húmedo en que vivía el antepasado común de los homínidos africanos, nuestros ancestros transitaron a otro, al que llamamos bioma de sabana, en el que se alternan boscajes, zonas semidesérticas y, sobre todo, extensas praderas cuya vegetación experimenta amplios cambios estacionales. Esa transición, provocada por la desecación, el enfriamiento y las fluctuaciones climáticas intensas de los últimos millones de años, ha conllevado un cambio muy importante en el tipo de recursos alimenticios a los que han tenido acceso los homínidos y, sobre todo, en su distribución temporal y espacial. Las especies de nuestro linaje que se han sucedido fueron adaptándose a unos recursos más ricos y abundantes, pero más dispersos, variables e inciertos. Han modificado el repertorio locomotor (bipedismo obligado), desarrollado una fisiología digestiva propia de animales omnívoros (sistema digestivo más corto y simple, y dotación enzimática adecuada), adquirido una capacidad portentosa para desplazarse bajo condiciones de intenso calor (anatomía y fisiología idóneas para correr largas distancias y evitar golpes de calor) y elevado su metabolismo desarrollando así mayores niveles de actividad. El mayor gasto de energía inherente a esa actividad más intensa se ha compensado con más y mejores recursos alimenticios. Nuestra especie ha superado, de hecho, las limitaciones que, en teoría, imponían sobre su potencial reproductor los *trade-offs* definidos por la competencia entre diferentes subsistemas —entre órganos, entre la línea somática y la germinal, y otros—. Y el riesgo de incurrir en déficits ocasionales de energía se ha conjurado adoptando salvaguardas o amortiguadores tales como las reservas corporales de grasa, unas capacidades cognitivas muy sofisticadas y la reproducción cooperativa. De esa forma, ha sido posible elevar el potencial reproductor por encima del de los demás homínidos.

La reproducción cooperativa no es una novedad inventada por el género humano, pero en nuestra especie ha alcanzado un desarrollo especialmente intenso. La cooperación, junto con la adquisición del lenguaje, ha hecho posible la transmisión cultural acumulativa. Gracias a ella nos hemos expandido por todo el planeta y ejercemos un dominio casi total sobre el resto

de los seres vivos. La reproducción cooperativa ha contribuido, seguramente, a que la colaboración sea un elemento fundamental del funcionamiento de los grupos humanos. Esto sigue siendo cierto en las sociedades contemporáneas, solo que la cooperación informal —aunque efectiva— en el seno de los grupos pequeños y las aldeas ha sido sustituida por los sistemas de protección social de que nos hemos dotado en el siglo xx. No hemos inventado nada. Cada época tiene sus particularidades. Si estoy en lo cierto, esos sistemas de cooperación y protección mutua tienen raíces muy hondas; todo lo que hemos visto en estas páginas las tiene. Ignorarlo o no actuar colectivamente en consecuencia puede tener —y perdonen la redundancia— muy malas consecuencias.

Las huellas del pasado, sus efectos, perduran en nuestros organismos y también en nuestro carácter. Podemos por eso afirmar, con William Faulkner, que «el pasado nunca muere, ni siquiera es pasado».

Aquí termina esta historia.

CODA

El paleontólogo Sergio Almécija y colaboradores escribieron en un artículo en la revista *Science*:

Los seres humanos son narradores de historias: las teorías de la evolución humana a menudo se asemejan a «narrativas antropogénicas» que toman prestada la estructura del viaje de un héroe para explicar aspectos esenciales como los orígenes de la postura erguida, la liberación de las manos o el agrandamiento del encéfalo. Curiosamente, esas narraciones no han cambiado demasiado desde Darwin. Hemos de ser conscientes de los sesgos de confirmación y las interpretaciones ad hoc por parte de los investigadores que buscan otorgar a su nuevo fósil el papel principal dentro de una narrativa preexistente. Los escenarios evolutivos son atractivos porque brindan explicaciones plausibles basadas en el conocimiento actual, pero a menos que se basen en hipótesis comprobables, no son más que «sencillas historias».

Anexo I

Nociones básicas sobre evolución

Todos los seres vivos que existen y han existido proceden de un organismo al que, por sus siglas en inglés —*last universal common ancestor* (último ancestro universal común)—, llamamos LUCA. Todos procedemos de ese organismo que vivió en el pasado remoto. Así pues, los animales que vivimos hoy somos los, hasta ahora, últimos representantes de linajes cuyo origen se remonta a ese ancestro común. Unas poblaciones o especies sustituyen a las anteriores; unas desaparecen, otras se diversifican, ramificándose el árbol de la vida y dando lugar a nuevas genealogías; la gran mayoría de las que han existido se han extinguido ya.

En el seno de una misma línea genealógica, una misma población o una misma familia, hay variantes genéticas; esto es, no todos los individuos son iguales. Hay rasgos codificados en su genoma que difieren entre unos y otros. Esa diversidad es el resultado, en primer lugar, de las mutaciones, que son alteraciones que se producen en la secuencia de ácidos nucleicos del genoma. Y, en segundo lugar, de la recombinación entre los genomas de los gametos que se unen para dar lugar a un nuevo individuo. Las mutaciones pueden producir cambios en las características observables de los organismos —es decir, en su fenotipo— y son, en última instancia, la fuente originaria de variación genética sobre la que actúan los factores evolutivos.

En ocasiones las frecuencias génicas fluctúan al azar, fenómeno al que denominamos deriva genética. Como consecuencia de tales fluctuaciones se pueden perder ciertas variantes, normalmente las menos frecuentes. Pero también puede ocurrir lo contrario. Esto es, cuando un pequeño grupo de individuos queda aislado de la mayoría de los miembros de su especie, rasgos que por azar se encontraban bien representados en ese pequeño grupo pueden acabar siendo los más frecuentes en un gran número de individuos y llegar a caracterizar, de hecho, a toda una especie. En tal caso, los efectos de la deriva génica pueden ser muy importantes y no necesariamente favorables. Es decir, no tienen por qué proporcionar ninguna ventaja, pueden ser neutrales o, incluso, deletéreos. Hay abundantes ejemplos de deriva genética que han propiciado la presencia en poblaciones humanas de variantes patogénicas; desde un punto de vista evolutivo, estos individuos acabarán desapareciendo

por su baja aptitud, salvo que la variante patogénica proporcione una ventaja secundaria.

En las poblaciones hay individuos que tienen mayor descendencia que otros, por lo que dejarán tras de sí más copias de sus propios genes. De esos individuos decimos que son más aptos; tienen mayor aptitud biológica (*fitness*, en lenguaje darwiniano). Cuando la aptitud obedece a caracteres heredables, normalmente por estar codificados en el genoma, su frecuencia en la población aumentará en generaciones sucesivas. En eso consiste la selección natural; es la consecuencia de la reproducción diferencial de unos y otros individuos. Es muy importante cuando las características del entorno cambian y a causa de ese cambio puede darse una pérdida de aptitud para muchos de los miembros de la población o especie afectadas y una ganancia, quizá, para otros, normalmente unos pocos.

Lo anterior es, en principio, de aplicación universal, pero conviene valorar la pertinencia de estas consideraciones en el caso de especies sociales, como la humana. Cuando se forma parte de un grupo de individuos que colaboran de forma intensa, la aptitud individual no tiene por qué alcanzar niveles muy altos, pues el grupo puede atenuar y, de hecho, atenúa el efecto de los factores ambientales mediante la colaboración entre sus miembros. La idoneidad o aptitud biológica habría que valorarla también en lo relativo a los grupos, tanto o más que a los individuos. En el seno de un grupo, «puede bastar con ser suficientemente bueno para salir adelante». Todo ello, por supuesto, dentro de unos límites, porque un grupo formado por individuos con un nivel de desempeño mediocre tendría un futuro muy oscuro, a decir verdad. De hecho, la selección natural, en casos como estos, puede actuar sobre los extremos de los rasgos relevantes, no permitiendo la reproducción de los individuos que los portan. Llamamos a esto «selección estabilizante» y su efecto es crítico a la hora de garantizar la viabilidad de linajes enteros.

Además de la selección natural, también puede producirse selección sexual, que engloba dos mecanismos diferentes. Darwin los denominó «ley del combate» y «gusto por lo bello». El primero consiste en la lucha entre individuos del mismo sexo —normalmente machos— para controlar sexualmente a los del otro sexo. El segundo, el «gusto por lo bello», hace referencia al proceso mediante el que los miembros de un sexo —hembras, normalmente— escogen sus parejas sobre la base de preferencias innatas. Los rasgos que sirven de criterio se acentúan así de generación en generación por efecto de esa elección recurrente.

Evolución es el cambio de generación en generación que provocan la deriva genética, la selección natural y la selección sexual en la frecuencia de variantes genéticas en las poblaciones. Adaptaciones son los cambios en la biología —anatomía, fisiología o comportamiento— que ocurren como consecuencia de la acción de la selección natural. Una presión selectiva (o evolutiva) es un factor que reduce el éxito reproductivo de una población en una medida significativa; como consecuencia de su actuación se seleccionan (aumenta la frecuencia de) las variantes que experimentan sus efectos en una menor medida.

Anexo II

Clima y paisaje en el este de África

LA GEOLOGÍA Y EL CLIMA

En el Mioceno y Plioceno

A lo largo de la historia de la Tierra y debido al movimiento de las placas tectónicas que forman la litosfera, se han ido formando y fragmentando supercontinentes de forma cíclica. El último que ha existido antes del presente ha sido Pangea. Se empezó a formar hace unos 355 Ma y se empezó a fragmentar hace aproximadamente 200 Ma. En el curso de su fragmentación, Gondwana, uno de los grandes continentes que había contribuido a la formación de Pangea, se dividió a su vez hace unos 150-140 Ma. Lo que más tarde sería África ocupaba una posición central en Gondwana, de manera que cuando se fragmentó este gran continente, la mayor parte de África se encontraba a bastante altura, con una superficie muy erosionada formada por llanuras ondulantes. Además, su interior se elevó más aún por efecto de movimientos tectónicos durante el Mioceno y el Plioceno, sobre todo en el este y sur, mientras el oeste permaneció predominantemente bajo.

Creemos saber cómo fue el clima en el pasado gracias a la información extraída de diferentes fuentes: las masas de hielo —polares o glaciares— formadas a lo largo del tiempo, los sedimentos acumulados en los mares, las características del suelo y el registro del nivel alcanzado por las aguas en océanos, mares y lagos interiores. Durante los últimos 35 Ma el planeta en su conjunto se ha enfriado (enfriamiento del Cenozoico), en parte al menos por el efecto de los movimientos de las masas continentales. La unión de América del Norte y del Sur, mediante la formación hace 2,8 Ma del istmo de Panamá, suprimió la circulación de agua caliente del océano Pacífico al Atlántico, lo que provocó un impulso adicional al enfriamiento. Como tuvo carácter mundial, el denominado enfriamiento del Cenozoico también afectó al continente africano. La tendencia al descenso global de temperaturas se prolongó hasta hace 1,6 Ma, aproximadamente. Tras el cierre del istmo de Panamá no solo se intensificó el enfriamiento del planeta, sino que entonces

comenzó un periodo en el que al descenso térmico global se superpuso una secuencia de cambios de temperatura cíclicos y de gran magnitud, que dieron lugar a la alternancia de periodos glaciares e interglaciares. Las oscilaciones térmicas se siguieron produciendo con más amplitud si cabe en los últimos 1,6 Ma, a pesar de que el enfriamiento global intenso que empezó hace 2,8 Ma parece haber cesado. Las consecuencias de estos fenómenos no se limitan, lógicamente, a las zonas cubiertas por los hielos, sino que se manifiestan en todas las latitudes.

Además de los cambios de clima que afectan a todo el planeta, otros fenómenos han ejercido su influencia sobre el de la región africana en la que evolucionaron los seres humanos. En las fotografías de África tomadas desde el espacio se observa con claridad que la franja de bosques y selvas que se extiende por gran parte del centro del continente al norte y al sur del ecuador se desvanece antes de llegar a la costa oriental. Esa región se muestra desértica en algunas zonas y, si acaso, refleja también la existencia de praderas semiáridas y sabanas en otras. Es como si las selvas propias del centro y el oeste del continente se hubiesen desvanecido o hubieran sido sustituidas por otras formaciones vegetales.

El enfriamiento del Cenozoico no es el único cambio que experimentó la región. Durante ese periodo también disminuyó la humedad en esa parte de África. La razón de esa desecación hay que buscarla en la geología y la forma en que esta condiciona el clima. En las épocas cálidas del año el interior de los continentes está más caliente que los mares. Al calentarse tierra adentro, el aire se eleva, generando una corriente que en última instancia procede del mar, donde la temperatura es más baja. Este fenómeno, que da lugar a las modestas brisas marinas estivales en las zonas costeras, también está en la base de los vientos y lluvias monzónicas, solo que a una escala inmensamente mayor. A los efectos de lo que aquí tratamos, los monzones que nos interesan son los que afectan al subcontinente indio y al continente africano.

La colisión entre las placas tectónicas india y euroasiática provocó la elevación del Himalaya. En verano, el aire sobre el desierto de Thar se calienta mucho y se eleva hacia las grandes cordilleras del norte. Debido a su gran altura y, por ello, a la gran diferencia de temperatura entre el aire en la base y las cumbres, ese sistema montañoso ejerce un efecto muy fuerte de succión, lo que provoca una circulación atmosférica muy intensa desde el mar de Arabia y el resto del océano Índico. Surge así un régimen de vientos cálidos y cargados de humedad que da lugar a una secuencia estacional de lluvias estivales fuertes —los monzones del suroeste— sobre el subcontinente

indio. El flujo atmosférico es tan intenso que en los meses de nuestro verano apenas circulan vientos hacia occidente desde el mar de Arabia u otras zonas más al sur. Los monzones del suroeste indio son, por esa razón, un potente desecador de la zona oriental del continente africano, pues la mayor parte de la humedad es desplazada hacia el norte y el noreste del océano Índico. Además, hace entre 4 y 3 Ma, Australia y Nueva Guinea también se desplazaron hacia el norte, de manera que cerraron el llamado canal marítimo indonesio, un brazo de mar oceánico que aportaba agua caliente procedente del Pacífico meridional. En su lugar, se produjo un flujo de agua fría desde el Pacífico septentrional hacia el Índico, por lo que la evaporación en este se redujo. El resultado de todo ello fue una disminución en la pluviosidad en África oriental, y su progresiva desecación. Pero hay más.

Hace unos 30 Ma, la parte oriental del continente se empezó a quebrar. La fractura tiene dos ramas. La más larga —de 4.500 km de longitud— discurre a lo largo de una línea que, de norte a sur, va desde el Corredor Levantino, en el valle del río Jordán, en Palestina, y llega hasta el actual Mozambique, pasando por el fondo del mar Rojo, Yibuti, Eritrea, Etiopía, Kenia, Tanzania y Malawi. La rama de menor longitud, al oeste, corta a través del Congo, y continúa por la frontera con Tanzania hasta unirse con la rama oriental.

La fractura se produce porque la placa somalí, que corresponde a la parte más oriental de África, se va separando poco a poco de la placa africana. Ese movimiento de separación viene acompañado por un adelgazamiento de la corteza terrestre y la subida de materiales magmáticos subyacentes, de forma que el terreno se eleva hasta unos 1.000 m de altura. Ese proceso, denominado «tectónico extensional», provoca la fractura de grandes bloques rocosos a lo largo de fallas que se producen en los bordes del espacio que queda entre las dos placas que se separan. Los bloques que son empujados hacia arriba forman montañas en los flancos y en ciertas zonas los materiales calientes afloran y dan lugar a volcanes, como el Kilimanjaro, que es la cumbre más alta de África. En las zonas más bajas del valle que resulta de ese proceso se han formado lagos, algunos de gran tamaño, cuyo volumen ha experimentado grandes fluctuaciones en virtud de los cambios en la pluviosidad de la región. La sedimentación producida en esos lagos, y especialmente en sus bordes, ha guardado información importante sobre la evolución humana en forma de fósiles.

El espacio abierto por el alejamiento de las dos placas tectónicas es lo que se conoce como Gran Valle del Rift y su actual configuración data de 5,5 a 3,7 Ma atrás. Se trata de un valle amplio, flanqueado por cadenas de

montañas. La consecuencia que más nos interesa de ese fenómeno geológico es que la cordillera que delimita el Rift por su margen oriental se erige como barrera frente al viento húmedo que, procedente del océano Índico, llega a sus estribaciones en las épocas del año —entre marzo y mayo, principalmente, aunque también en noviembre y diciembre— en que no soplan los monzones en el subcontinente indio. Ese viento húmedo es al que la escritora Karen Blixen (Isak Dinesen) llama «caballo del rey Salomón» en su novela *Out of África (Memorias de África)*. La circulación atmosférica se invierte en esos meses, y vientos más secos y fríos procedentes de Asia central atraviesan la India hacia el mar de Arabia. Es a lo que se conoce como el monzón de invierno. El aire húmedo asciende, se enfría, la humedad se condensa y precipita en la zona comprendida entre la cordillera y la costa, limitando de forma notable las precipitaciones en el valle. A los vientos húmedos procedentes de la selva al oeste les ocurre algo similar con la cadena de montañas que delimita el Rift por su lado occidental.

La consecuencia de todo lo expuesto es que durante los últimos 4 o 5 Ma, el Gran Valle se ha ido secando. Lo que antes era una selva tropical, como las del África occidental y central, fue perdiendo arbolado hasta convertirse en una sabana con una presencia de árboles y arbustos cada vez menor. Las selvas quedaron al oeste. La actividad volcánica en la zona, prolongada y extensa, ha aumentado la fertilidad de sus suelos si los comparamos con los de la mayor parte del resto del continente. Ese entorno propició también la proliferación de grandes herbívoros, ungulados como cebras y antílopes.

En el Pleistoceno

Los cambios intensos y frecuentes en el clima del planeta de los últimos 2,8 Ma han tenido también su reflejo en el continente africano y más en concreto en el este y el sur. Tenemos, por un lado, la tendencia progresiva al enfriamiento y desecación que se había iniciado 35 Ma antes, se acentuó hace 2,8 Ma —con la formación del istmo de Panamá y el cambio en la circulación oceánica en el Atlántico norte— y culminó hace 1,6 Ma, aproximadamente. Y, por otro lado, están los ciclos de Milankovitch (en honor al investigador que los describió). Estos ciclos interactúan y dan lugar a patrones de variación muy complejos de las condiciones del clima. Por un lado, la excentricidad de la órbita terrestre oscila con un periodo de unos 100 ka, lo que afecta a la intensidad de la radiación solar que recibe la Tierra. Por otro lado, la inclinación u oblicuidad del eje de rotación de nuestro planeta varía con carácter cíclico entre 21,8° y 24,4°, con un periodo de 41 ka, lo que influye en

la intensidad de la radiación solar que recibe cada hemisferio en las diferentes estaciones del año. Ese fenómeno incide en la magnitud de los contrastes estacionales, que es mayor cuanto más inclinado está el eje de rotación. Y, en tercer lugar, está la denominada precesión axial o de los equinoccios, que consiste en un bamboleo o cambio en la orientación del eje de rotación terrestre como el que experimenta una peonza que al girar sobre su eje va alterando su orientación también de forma circular. El eje de la Tierra, al bambolearse de esta forma, describe un cono cuya circunferencia se completa cada 25,8 ka. La combinación de estos fenómenos, con sus respectivos ciclos, determina una variación de la pluviosidad en los trópicos y áreas subtropicales con arreglo a un periodo de entre 19 ka y 23 ka.

Los fenómenos citados han dado lugar a fuertes variaciones cíclicas en la temperatura del planeta durante los últimos 2,8 Ma que han provocado la alternancia de periodos glaciares e interglaciares. Esas variaciones climáticas experimentaron un aumento de intensidad hace 1,6 Ma, con su consiguiente efecto sobre los ecosistemas africanos. Durante los periodos glaciares, los casquetes polares de hielo aumentaban en grosor y extensión, y ocupaban así gran parte del planeta, sobre todo en el hemisferio norte; también bajaba el nivel del mar, que ha llegado a estar 120 m por debajo del actual en los momentos más fríos de los últimos millones de años. Y durante los periodos interglaciares, como el que vivimos en el momento presente, los hielos se retraen, los glaciares de montaña retroceden y el nivel del mar se vuelve a elevar, anegando grandes extensiones de terrenos costeros.

Considerado en su conjunto, el valle del Rift y las cadenas montañosas que lo flanquean se convirtieron en un ambiente muy diverso, con bosques, praderas, escarpaduras, cordilleras, mesetas, lagos de agua dulce y otras formaciones.

LA SABANA

Técnicamente, la sabana es un bioma. Se denomina así una unidad biogeográfica diferenciada que consiste en una comunidad biológica que se ha formado por compartir un mismo clima y similares condiciones orográficas. Los biomas son las comunidades biológicas mayores que existen. De forma simple, una sabana se puede definir como un espacio en el que coexisten las praderas y los árboles. En la actualidad cubren cerca de la mitad de la superficie africana al sur del Sahara.

Con la excepción de Australia, África es el continente más seco del planeta. Solo en las regiones bajas del centro-oeste, cerca de la costa, y en algunas regiones de la cuenca del Congo se producen lluvias anuales medias superiores a 2.000 mm, que son las que permiten la existencia de selvas. Fuera de esas áreas, solo en algunas faldas montañosas de otras zonas se registran ocasionalmente lluvias semejantes. Sobre la mayor parte de las tierras altas de África la pluviosidad se encuentra entre 500 y 1.000 mm anuales. La lluvia es muy importante, porque el factor que limita el crecimiento de las plantas en la sabana no es la radiación solar sino la humedad. El agua en el suelo depende de la lluvia que, por un lado, varía con el curso estacional; por el otro, también lo hace de forma errática dentro de cada estación y de unos años a otros; por último, puede ser redistribuida a través de las corrientes fluviales. La pluviometría en las sabanas tropicales varía desde los 200 mm característicos de las zonas más secas del Kalahari (hacia el sur del continente) y las zonas en las que el Sahel se convierte en desierto del Sahara, hasta los 1.750 mm de las zonas adyacentes a las selvas tropicales. La pluviosidad total está, a su vez, determinada por la duración e intensidad de la estación seca. La sabana prevalece allí donde esta dura cinco meses o más, incluyendo en ese periodo los más frescos del año. Por debajo de 650 mm, la cobertura arbórea, formada por árboles de hojas estrechas, está limitada por las lluvias. A las formaciones resultantes de esas condiciones se las considera «sabanas secas». Cuando la pluviometría no llega a los 200 mm, apenas el 10 % del terreno aparece cubierto por las copas de los árboles. El 80 % de la cobertura, formada por árboles de hoja ancha, solo se puede alcanzar cuando las lluvias superan los 650 mm («sabanas húmedas»), aunque el porcentaje real de superficie cubierta por arbolado depende también de otros factores, como son el tipo de vegetación de pradera, los materiales que forman el suelo, la incidencia de fuegos recurrentes, etc.

En efecto, también el fuego cumple un rol importante en la sabana. En zonas cuya pluviometría se encuentra entre 700 y 1.200 mm, hay fuegos cada dos o tres años debido a la abundancia de hierba seca. En las zonas donde llueve menos crece menos hierba —esto es, se produce menos combustible— y solo hay incendios tras años excepcionalmente húmedos. Este bioma se caracteriza por la presencia de una capa de hierba densa, lo suficientemente densa para soportar fuegos recurrentes en la mayor parte del territorio. La cubierta de arbolado, por su parte, puede verse favorecida en periodos secos, de baja o mínima pluviosidad, porque de esa forma el crecimiento de las plantas, en general, y el de la hierba, en especial, cesa o se reduce mucho.

La geología del terreno y, más concretamente, la composición mineral del lecho de roca y la actividad volcánica influyen mucho en la fertilidad del suelo, porque esos factores determinan el aporte de nutrientes minerales y, por ende, en la vegetación enraizada en aquel. Pero esa fertilidad se ve también modificada por la lluvia. Así, se distinguen las sabanas secas y ricas en nutrientes minerales (eutróficas), en las que las precipitaciones, por escasas, no lavan el suelo, de las húmedas y pobres (distróficas), en las que la lluvia se lleva los nutrientes disueltos y lo empobrece. Las secas y eutróficas se caracterizan por la preponderancia de la *Acacia nilotica*, el árbol del que se extrae la goma arábica. En las húmedas y distróficas predominan otros árboles leguminosos. Hay también espacios sin arbolado que son los que se encuentran en zonas altas y frías, y en lugares en los que el suelo limita la profundidad de enraizamiento. Las zonas adyacentes a las selvas se caracterizan por albergar un mosaico de bosques y pastizales. La humedad del suelo se puede ver afectada por el flujo superficial de agua debido a la escorrentía, los regatos y los ríos. Esa redistribución, a través del espacio y a lo largo del tiempo, de la humedad contribuye a que la cobertura de las copas de los árboles sea muy heterogénea a lo largo y ancho del terreno.

Por otro lado, los fuegos recurrentes de periodicidad variable modifican aún más la cobertura de hierba y de arbolado. También inciden en la cantidad de nutrientes que quedan disponibles para ser reutilizados por las plantas. Los fuegos hacen que se pierda nitrógeno porque, al arder la hierba, ya no pueden reciclarlo los herbívoros o los microorganismos que degradan el material que permanece en el suelo. La pérdida de nitrógeno por esa causa limita la productividad del ecosistema, pero esa deficiencia se puede ver compensada gracias al nitrógeno atmosférico que fijan las plantas leguminosas y lo convierten en su propia biomasa.

La hierba limita la presencia de árboles porque compite con éxito con ellos por la humedad del suelo, retardando su crecimiento y haciendo que permanezcan más tiempo con una altura y envergadura que los hace vulnerables a la acción del fuego. Las plantas herbáceas características de la sabana pueden crecer rápidamente en ambientes periódicamente cálidos y secos siempre que, considerado todo el periodo anual, haya agua disponible. Bajo esas circunstancias, los árboles solo pueden coexistir con esas plantas si tienen acceso a masas de agua que se encuentran a mayor profundidad; de esa forma pueden extender su periodo de crecimiento y facilitar su huida de la «trampa del fuego». Por todo ello, la mayor o menor presencia de árboles puede estar condicionada por la profundidad del suelo y su capacidad para

albergar humedad. Por esa razón, en zonas altas y frías, en las que el lecho de roca está muy cerca de la superficie, el suelo poco profundo no permite el enraizamiento de árboles y se forman praderas sin arbolado. El crecimiento estacional de los árboles suele empezar justo antes de que empiece la estación de lluvias, gracias a los recursos nutricionales almacenados en el periodo anterior. Ese inicio temprano del crecimiento los faculta para capturar el pulso de nutrientes minerales que liberan las primeras lluvias antes de que las hierbas empiecen a crecer. Por esa razón, los árboles caducifolios producen la cosecha de hojas de cada año antes de que empiece a llover, por lo que los efectos de la pluviosidad de una estación húmeda se manifiestan normalmente al año siguiente. De hecho, las poblaciones de árboles varían a un ritmo lento, ya que son más dependientes de tendencias climáticas a largo plazo. Los árboles jóvenes necesitan tiempo para extender las raíces de profundidad y hacerse un hueco en la superficie entre la mata de raíces de la hierba.

A la vista de los elementos que intervienen y de la forma en que interactúan, se comprueba con facilidad que la sabana es un bioma complejo, con múltiples dependencias cruzadas. Sus poblaciones de árboles pueden expandirse o contraerse en respuesta a condiciones climáticas cambiantes o a otras influencias. La progresión de los plantones (retoños) está condicionada sobre todo por la duración de los intervalos entre fuegos, que son variables. Por su parte, la producción de hierba es estrictamente proporcional a la precipitación, de manera que, si la pluviosidad se reduce a la mitad, también la producción de pasto se reducirá en un 50 %, y esto afectará necesariamente a los herbívoros que se alimentan de dicho pasto. Por su parte, la distribución de estas plantas y su biomasa en cada momento se ven, lógicamente, muy afectadas por la acción de esos herbívoros, que son diversos y abundantes. Y también por las termitas, que son poderosos agentes biogeoquímicos ya que reciclan materiales vegetales de forma intensa. En el caso de los árboles, sin embargo, solo los elefantes ejercen un efecto (negativo) sobre su abundancia, dado que los derriban con relativa facilidad. Además, como utilizan la corteza como fuente de alimento, eso hace que sean más vulnerables a los efectos de las enfermedades y también al fuego.

UNA MIRADA AL PASADO

Echemos ahora la vista atrás para hacernos una idea de cómo ha evolucionado el bioma de sabana. En las líneas que siguen haré referencia al uso de isótopos estables de carbono y oxígeno para disponer de información acerca del

pasado. Veamos, antes de proseguir, en qué se basa su uso. El carbono y el oxígeno existen en la naturaleza en diferentes formas, a las que llamamos isótopos. Unos son inestables, o radiactivos; algunos de estos pueden utilizarse para determinar la antigüedad de fósiles. Y también los hay estables. La mayoría de los átomos de carbono que hay en la naturaleza tienen seis protones y seis neutrones. Lo representamos mediante el símbolo ^{12}C , porque 12 es su masa atómica. Pero hay también ^{13}C , que es estable y tiene un protón más que el ^{12}C . Al respirar, algunas plantas eliminan preferentemente el CO_2 con el isótopo más pesado (^{13}C) e incorporan el isótopo ligero (^{12}C) a los tejidos. Estas plantas son características de selvas y bosques frondosos, propios de lugares húmedos y ambientes exuberantes. Por el contrario, las plantas que crecen en entornos más abiertos y secos, como sabanas, tienden a retener más ^{13}C , no lo eliminan preferentemente al respirar.

Cuando los animales comen esas plantas, incorporan el carbono consumido a sus tejidos, incluidos huesos y piezas dentales. Los isótopos estables no desaparecen ni se desintegran con el tiempo, incluso aunque los fósiles duren millones de años. La proporción entre las dos formas estables de carbono en las piezas dentales o los huesos de un animal nos informa acerca del tipo de plantas que consumió, si eran de selva, de sabana, o de ambas.

El oxígeno (^{16}O) también tiene su isótopo pesado (estable), el ^{18}O , con dos neutrones más. Ambos están presentes en el agua. Dado que el ^{16}O es más ligero, las moléculas con ese isótopo se evaporan más fácilmente y forman nubes. Cuando hace frío, el oxígeno ligero precipita como nieve y se incorpora a masas de hielo que van ganando grosor, quedando atrapado a niveles más profundos cuanto más antiguas son. De esa forma, el oxígeno pesado se concentra en el océano. Por otra parte, cuando una zona se hace más árida, el agua en los lagos se evapora y el isótopo pesado del oxígeno se concentra en ellos. El cociente entre las dos formas de oxígeno también queda reflejado en los fósiles de los animales que abrevaron en esos lagos, y de esa forma se puede estimar la aridez y temperatura del periodo y la zona en que vivieron.

La hierba, el componente vegetal más importante en la sabana, hizo su aparición en África durante el Mioceno Superior, hace alrededor de 10 Ma, e incluía especies con fotosíntesis C4 (plantas C4), tal y como ha quedado registrado mediante biomarcadores —sustancias procedentes de ceras de plantas— en los sedimentos marinos. Las plantas C4 fijan el CO_2 atmosférico a través de la vía de Hatch-Slack (sus descubridores) y lo hacen de forma más eficaz que las plantas con fotosíntesis C3 (plantas C3), que es la vía más

común. Por esa razón no necesitan que estén abiertos los estomas de forma permanente para mantener el intercambio de O₂ y de CO₂ activo, lo que les permite minimizar la pérdida de agua por transpiración. Gracias a ello las plantas C₄ están mejor adaptadas que las C₃ a la escasez de agua y el calor. Hace aproximadamente 8 Ma esas especies o similares se expandieron por las zonas tropicales y subtropicales bajo el efecto de un clima que se hizo más seco. Se da la circunstancia de que la proporción entre las dos formas estables de carbono isotópico (¹²C y ¹³C) es diferente en plantas C₃ y C₄. En estas últimas, la proporción de la forma pesada (¹³C) tiende a ser más alta que en las C₃. Por esa razón, la proporción creciente de ¹³C en los suelos a lo largo del periodo que va del Plioceno al Pleistoceno Inferior documenta la expansión de hierba C₄, que ocurrió entre 5 y 2 Ma atrás. Hacia el Plioceno Medio, hace 3,5 Ma, las sabanas, dominadas por plantas C₄, estaban ya firmemente establecidas en la mayor parte del continente. Y hace 2,7 Ma, cuando comenzaron las glaciaciones del Pleistoceno, descendió mucho la producción de polen de árboles y, a la vez, aumentó el de las herbáceas C₄, tal y como indican, al menos, los depósitos marinos al este de África. Del dato se infiere que los pastizales se expandieron entonces a costa del arbolado. En esa expansión es muy probable que el fuego jugara un papel importante, porque es sabido que los fuegos que se alimentan de praderas de plantas C₄ —muy productivas y muy inflamables— contribuyen a abrir brechas en los bosques y, de esa forma, extender más esas praderas a costa de los árboles. En conjunto, durante los últimos 4 Ma, se ha estimado que menos del 40 % de la superficie de la sabana estaba cubierta por arbolado, por lo que los ambientes abiertos eran relativamente comunes al menos desde la aparición de *Australopithecus*. Ese 40 % es un valor que promedia los registros correspondientes a todo el periodo, pero a lo largo del mismo ha habido variaciones importantes, en uno y otro sentido, muy probablemente ligadas a los cambios en el régimen de lluvias. Las bajas concentraciones de CO₂ atmosférico prevalentes durante la mayor parte del Pleistoceno limitaron el crecimiento de los árboles y arbustos y, por tanto, sus posibilidades de crecer más allá de la «trampa del fuego» a la que he hecho referencia antes. Ese factor, junto con el cambio de clima, contribuyó a que se redujese la cubierta de árboles en ese periodo.

En conjunto, durante el Plioceno y Pleistoceno, aumentó mucho en el continente africano la extensión ocupada por herbáceas, se produjeron importantes oscilaciones en la presencia de diferentes formaciones vegetales, especialmente hacia el final del Plioceno, y durante los periodos glaciares,

que fueron tan predominantes durante esa etapa, aumentó la presencia de intercalaciones praderas-bosques, junto con matorrales propios de lugares secos. El ecólogo surafricano Norman Owen-Smith se refiere a las sabanas africanas como ecosistemas en desequilibrio que persisten en forma de mosaicos de terrenos que varían a diferentes escalas.

LA FAUNA

La fauna de grandes herbívoros de África es el producto de los ambientes que también alimentaron los orígenes humanos. Además, estos animales contribuyeron a las transiciones evolutivas en nuestro pasado homínido. El gran grupo de rumiantes se originó hacia el final del Mioceno, hace unos 5 o 6 Ma, cuando se extendieron las formaciones de vegetación de sabana dominadas por las plantas C4. Otros grandes herbívoros transitaron hacia el consumo de gramíneas C4 durante ese mismo periodo. Cuando la sabana se abrió aún más hace unos 2,7 Ma —en la transición del Plioceno al Pleistoceno— y, en menor medida, hace unos 1,8 Ma, los herbívoros que pastan se diversificaron todavía más, sobre todo los ñus, topis y damaliscos. Esa gran diversidad se mantuvo durante el Pleistoceno Inferior, aunque durante el final del Pleistoceno también se hicieron notar en África las extinciones de grandes mamíferos que ocurrieron en todo el planeta. Las extinciones, provocadas en gran medida, seguramente, por los extremos de aridez a que condujo la extensión de los glaciares de ese periodo, afectaron a algunas especies que eran las de mayor tamaño en su tipo.

De las aproximadamente noventa especies de grandes herbívoros que se pueden censar en el continente africano en la actualidad, más o menos la mitad están asociadas al bioma de sabana. Todas las especies, con la excepción de los elefantes, son ungulados. Casi la mitad de estos herbívoros obtienen su alimento principalmente de los pastos, mientras que el resto se alimenta de las hojas de los árboles, arbustos y otros tipos de plantas. Los herbívoros influyen de modo decisivo en la cubierta vegetal a través del consumo de hierba y hojas, de manera que inciden en la propensión a que se produzcan o extiendan fuegos y, por lo tanto, en la cantidad de hierba disponible y en el reciclaje de los nutrientes minerales.

La supervivencia de estos animales no solo depende del alimento y agua de que disponen (aunque no en todos los casos en la misma medida); también depende de la depredación por los grandes carnívoros. Además, la disponibilidad de agua y el riesgo de depredación están muy relacionados, ya

que en las épocas de escasez los herbívoros se arriesgan más para beber. Se entiende, por esa razón, que para los carnívoros la estación seca puede ser más productiva que la húmeda, ya que es cuando sus presas toman más riesgos, se encuentran en condiciones de mayor debilidad y tienden a concentrarse en los pocos lugares en los que hay suficiente agua para que los grandes rebaños puedan abrevar.

Los leones son los mayores depredadores de la sabana africana; ellos dan cuenta de la mayor biomasa de presas, por estar, mediante su estructura grupal, muy bien adaptados a la caza de los herbívoros de los pastizales abiertos. El recurso al apelativo monárquico con el que suele denominarse a esta especie está bien justificado, desde luego. Son prácticamente los únicos depredadores de ungulados de más de 150 kg en la mayor parte de los lugares. Las hienas moteadas transitan con flexibilidad entre la caza y el carroñeo, valiéndose de su capacidad para fragmentar los huesos de grandes ungulados allí donde dominan los leones. Los leopardos, guepardos y perros salvajes suelen cazar presas de menor tamaño que los leones, aunque su impacto agregado es menor al de estos debido a su menor número. Los cazadores capaces de correr largas distancias están especializados en las presas que son más jóvenes o más viejas, probablemente porque desfallecen antes.

A pesar de que los depredadores ejercen un cierto control sobre el número de herbívoros, el principal factor que condiciona la abundancia de estos es la cantidad de alimento disponible y, en última instancia, la pluviosidad. Las sequías, a través de sus efectos negativos sobre la cantidad de pasto, pueden provocar variaciones por un factor de dos en la densidad de herbívoros. La depredación, aunque, como se ha dicho, no ejerce un efecto directo demasiado importante, sí restringe la ocupación de ciertos hábitats en algunas especies. La actividad de los herbívoros que pacen ayuda a controlar los fuegos, al evitar el crecimiento de hierbas altas. Y los ramoneadores contribuyen a limitar la expansión de los arbustos, en especial cuando no se producen fuegos. Los elefantes, como ya se ha dicho, tienen un efecto muy significativo sobre la mortalidad de árboles y arbustos. De hecho, están considerados verdaderos ingenieros de ecosistemas por los efectos que causan sobre los hábitats, paisajes, otras especies y, en último término, sobre los ecosistemas en su conjunto.

El consumo de hierba por los herbívoros que pacen, añadido a la actividad de los elefantes de derribo de árboles, acelera las tasas de reciclaje de nutrientes. Esas actividades, en interacción con la humedad del suelo, la geología del lecho rocoso y la intensidad del fuego en cada zona, acentúan la

heterogeneidad del paisaje de la sabana. Por lo tanto, los herbívoros contribuyen significativamente a esa heterogeneidad. La excepción a esa contribución se produce en aquellas áreas en las que abundan árboles de hoja ancha, propios de suelos distróficos y húmedos, en los que los nutrientes minerales y, en especial, el sodio, limitan la producción vegetal que les sirve de alimento y, por lo tanto, limitan su abundancia.

Anexo III

Breve historia de los homínidos

El orden Primates surgió a partir de un grupo de mamíferos de pequeño tamaño hace unos 70 Ma. Hace unos 30 Ma aparecieron los catarrinos, grupo que incluye a los llamados monos del Viejo Mundo —superfamilia *Cercopithecoidea*— y a los hominoideos —superfamilia *Hominoidea*—, que probablemente divergieron hace algo más de 25 Ma. En la segunda superfamilia, *Hominoidea*, conviven dos familias, *Hylobatidae* (gibones) —que solo se encuentran en Asia— y *Hominidae*. A tenor de lo que indican los datos genéticos y los fósiles de hominoideos más antiguos, estos surgieron en el Mioceno Inferior, hace aproximadamente 20 Ma, y llegaron a ser muy abundantes en África. Se parecían a los actuales, por ejemplo, en que carecían de cola. La dentición indica que consumían fruta. Pero la mayoría no podían desplazarse descolgándose de rama en rama como hacen los orangutanes o los chimpancés en la actualidad, sino que andaban de un lado para otro sobre sus cuatro extremidades, como los grandes monos sin cola.

Hace unos 16 Ma, dentro de la familia *Hominidae* se diversificaron dos subfamilias, la de los orangutanes —*Ponginae*— en el Sureste Asiático, y la de los otros homínidos —*Homininae*— en África. A partir de entonces, los homínidos empezaron a desaparecer del registro fósil en África y empezaron a aparecer en localidades más septentrionales (península arábiga, península de Anatolia, y el sur de Europa), debido a una expansión hacia el norte de los grandes bosques del África ecuatorial. En esas zonas, por las que se diversificaron, abundaba la fruta, su alimento preferido: se trataba de bosques cálidos y húmedos, pero a causa de la inclinación del eje de rotación de la Tierra también eran ambientes estacionales. La fruta, abundante en verano y otoño, no lo era tanto en los meses más oscuros del año. Los orangutanes, habitantes de las selvas del Sureste Asiático, no sufrieron esa limitación. Pero los homínidos europeos, sí.

En el Mioceno Superior —de 11,6 a 5,3 Ma atrás— el mundo volvió a enfriarse y se hizo más seco. El cambio transformó el ambiente en el que habían surgido muchas especies de homínidos. Los bosques dejaron de producir la fruta que consumían y muchos de ellos se extinguieron, aunque antes surgieron los ancestros comunes de gorilas, chimpancés y seres

humanos, el grupo de primates que conforman la subfamilia *Homininae*. Los ancestros de esos primates se desplazaron hacia el sur, conforme los límites de los bosques iban retirándose hacia el continente africano, y hace unos 9 Ma se diferenciaron en dos tribus, *Gorillini* (gorilas y sus ancestros) y *Hominini* (chimpancés, bonobos y seres humanos, y sus ancestros). Llamamos homininos a los miembros de los géneros que integran la subtribu *Hominina* (géneros extintos *Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Kenyanthropus*, *Paranthropus*, y género *Homo*) de la tribu *Hominini*. A esta tribu pertenece también la subtribu Panina (género *Pan*: chimpancés y bonobos). Los géneros *Sahelanthropus* y *Orrorin* tienen una adscripción discutida; hay quienes los atribuyen a la subtribu *Panina* y quienes lo hacen a *Hominina*.

En las líneas que siguen trataré de relatar la historia, hasta donde me ha sido dado conocer, de los homininos, es decir, de los miembros de la subtribu *Hominina* (con la excepción de *Kenyanthropus*). He incluido a *Sahelanthropus* y *Orrorin* porque, aunque no haya acuerdo entre los especialistas al respecto, son candidatos a formar parte de nuestra genealogía.

«SAHELANTHROPUS» Y «ORRORIN»

En 2001, en el desierto de Djurab, actual República del Chad, muy al oeste del Valle del Rift se hallaron los restos de *Sahelanthropus tchadensis*, un homínido africano extinto que vivió hace unos 7 Ma (final del Mioceno), en fechas próximas a las de la divergencia entre los linajes de chimpancés y seres humanos. Su capacidad craneana es muy similar a la de los chimpancés, unos 370 cm³. Fósiles de otras especies animales hallados en los mismos depósitos sugieren que vivía en una zona con agua abundante y muy próxima a un entorno boscoso. Hay división de pareceres entre los especialistas con respecto a si *Sahelanthropus* era bípedo o no lo era.

Orrorin tugenensis, de entre 6,1 y 5,7 Ma, cuyos restos fueron hallados en las colinas de Tugen, en Kenia, a finales de 2000, era probablemente bípedo, aunque estaba también bien dotado para trepar a los árboles. Los fósiles de *Orrorin* apoyan la idea de que ya hace 6 Ma había homininos bípedos en el este de África, cuando los bosques fueron aclarándose cada vez más. La presencia en el mismo estrato de restos de monos colobos y de impalas junto a estos especímenes indica que se trataba de un enclave mixto donde confluían el bosque y la sabana. Algunos especialistas sostienen que *Orrorin* es antepasado directo de nuestra especie, aunque en la actualidad esa es una opinión minoritaria.

«ARDIPITHECUS»

En 2001, solo unos meses después del hallazgo de *Orrorin*, se anunció el descubrimiento en Etiopía de *Ardipithecus kadabba* en sedimentos datados entre 5,7 y 5,2 Ma atrás, un homínido que, como los anteriores, también podría haber estado capacitado para caminar sobre dos extremidades. Ese conjunto de fósiles de entre 7 y 5 Ma corresponden a primates con la facultad aparente de poder desplazarse sobre sus dos extremidades posteriores, a la vez que conservaban la de trepar a los árboles. En los tres casos se trata de fósiles fragmentarios y deformados. Y todos presentan una combinación de rasgos anatómicos humanos y caracteres primitivos, algo lógico si se considera que se hallan, precisamente, en la base de nuestro árbol de familia, próximos al ancestro común de chimpancés y seres humanos.

En 1994 se hallaron los primeros restos de una especie que inicialmente fue denominada *Australopithecus ramidus*. Al año siguiente se publicó la creación de un nuevo género para ella, pasando a llamarse *Ardipithecus ramidus*. En 2009 se dio a conocer el hallazgo de un esqueleto parcial de esta misma especie —de hace entre 4,4 y 4,1 Ma—, que recibió el sobrenombre de *Ardi*. Este hallazgo amplió de forma notable la información sobre su especie. *Ardi* era una hembra de unos 120 cm de altura y una masa estimada de 50 kg, con un volumen encefálico de 300 cm³, similar al de los chimpancés; y era omnívora. Se trataba de un homínido de bosque, que combinaba la capacidad para desplazarse por el suelo sobre las extremidades inferiores con la de trepar con agilidad por las ramas, en las que, seguramente, pasaba buena parte del tiempo. Dado su tamaño, relativamente grande, lo más probable es que sus movimientos no fueran muy rápidos. El pulgar le permitía ejercer la pinza de presión, de manera que podía sujetarse a las ramas con fuerza. Por otro lado, los dedos de sus pies también se podían aferrar a las ramas, por lo que podía desplazarse sobre ellas con seguridad. Compartía con los demás homínidos africanos un tronco y un esqueleto apendicular^[72] más evolucionado que el de los cuadrúpedos pronógrados^[73] arbóreos, pero no estaba tan bien adaptada al ascenso vertical o la suspensión como lo están los homínidos no humanos actuales. *Ardipithecus ramidus* no estaba capacitada para la carrera sobre las cuatro extremidades, ni podía dar los saltos típicos de los monos pronógrados más pequeños ni hacer las piruetas propias de los chimpancés. Sobre el suelo, la falta de las especializaciones pélvicas y lumbares propias de los chimpancés le permitían desplazarse con un bipedismo más efectivo que el de cualquier homínido actual, excepto los humanos, aunque no llegaba a tener

la capacidad para hacer desplazamientos largos que sí tuvieron más tarde las especies de *Australopithecus*. En definitiva, *Ar. ramidus* combinaba una capacidad para trepar de forma versátil, desplegando posturas tanto pronógradas como ortógradas, con una forma de bipedismo singular, desconocido hasta entonces, pero no tan eficiente como el de los homínidos posteriores.

«AUSTRALOPITHECUS»

El género *Australopithecus* apareció en algún momento hace algo más de 4 Ma. El primer espécimen de este género fue hallado por el anatomista australiano Raymond Dart en 1924, cuando trabajaba en Suráfrica. Era el cráneo fósil de un primate bípedo de tres años de edad, al que denominó *Australopithecus africanus*. Por orden de aparición en el registro fósil, la relación (quizá no exhaustiva) de las especies de *Australopithecus* descritas hasta el momento es la siguiente: *Au. anamensis* (hace 4,2-3,9 Ma; Kanapoi y Allia Bay, Kenia), *Au. afarensis* (hace 3,6-3,0 Ma; Hadar, Etiopía y Laetoli, Tanzania), *Au. bahrelghazali* (3,6 Ma; desierto de Djourab, Chad), *Au. deyiremeda* (3,5-3,3 Ma, Woranso-Mille, Afar, Etiopía), *Au. africanus* (3,0-2,0 Ma; Taung, Sterkfontein y Makapansgat, Suráfrica), *Au. garhi* (2,5 Ma; Afar, Etiopía), *Au. sediba* (1,95-1,75 Ma; Malapa, Suráfrica).

Los australopitecos eran primates de entre 23 y 55 kg (media: 35 kg), con un cráneo de volumen inferior a 500 cc. Así descritos, tenían el tamaño de un chimpancé y un encéfalo algo mayor que el de este. Pero, a diferencia de los chimpancés, eran claramente bípedos, aunque algunos de sus rasgos anatómicos también les permitían trepar a los árboles y colgarse o desplazarse por las ramas. Parece lógico pensar que esa capacidad, más acusada cuanto más atrás nos remontemos, se habría ido perdiendo conforme la densidad arbórea se reducía y los bosques eran reemplazados por praderas con presencia variable de arbolado.

A diferencia de otros homínidos y de *Ardipithecus*, *Australopithecus afarensis* y *Au. africanus* tenían pulgares en los pies como los humanos, cortos, gruesos y en línea con el resto de los dedos, aunque algo separados de ellos. También tenían en el pie un arco longitudinal parcial, lo que permitía tensarlo al caminar. Podían usar los pies de forma eficiente para empujar el cuerpo hacia delante y hacia arriba al final de cada zancada, tal y como hacemos nosotros, recuperando la energía almacenada por el impacto sobre el suelo en la fase de caída. Además, algunas especies, como *Au. afarensis*,

tenían un hueso grande y plano en el talón, adecuado para soportar los fuertes impactos que provoca el caminar sobre los talones. Este rasgo indica que *Au. afarensis*, al andar, extendía la pierna que da el paso como hacemos nosotros, dando una zancada larga. Por otro lado, los fémures estaban orientados hacia dentro, por lo que podían caminar sin balancearse hacia los lados. El tamaño y grosor de las articulaciones en las caderas y rodillas les permitían resistir las fuerzas que actúan cuando, al andar, queda una sola pierna apoyada en el suelo al dar el paso. Los tobillos tenían una orientación muy parecida a la nuestra y habían perdido ya la capacidad de rotación propia de los primates que se desplazan por las ramas, de manera que ganaban estabilidad para la marcha. Una pierna larga y extendida, a la vez que un pie firme y una pelvis más parecida a la humana, son rasgos coherentes con una locomoción similar a la humana en economía, aunque algo más costosa, porque la longitud de las piernas también era en proporción un 20 % menor.

No sabemos cómo estaba configurada la columna vertebral en los primeros homínidos. Sin embargo, algunos individuos de *Australopithecus* preservan una columna vertebral relativamente completa que muestra una región lumbar curvada de manera similar a nuestra especie (lo que, técnicamente, se llama lordosis lumbar); de ese modo, al extender las articulaciones de las rodillas y la cadera, el centro de gravedad del cuerpo se encuentra próximo a la línea media, pasa por la cabeza del fémur, por la articulación de la rodilla y por encima de los pies. En los chimpancés, sin embargo, cuando se ponen de pie, el centro de gravedad queda muy por delante de la articulación de la cadera y de las rodillas, por lo que tienen que hacer mucho esfuerzo para no caer hacia delante. La pelvis de los australopitecos era ancha y curvada hacia los laterales; de esa forma, los músculos del lado de la cadera estabilizan el cuerpo cuando solo hay una pierna sobre el suelo. Esto evita movimientos bamboleantes y caídas hacia los lados al caminar.

«PARANTHROPUS»

Hace 2,6 Ma aproximadamente apareció una nueva forma a cuyos especímenes se les dio el nombre genérico de *Paranthropus* y se les asignó categoría de género, aunque hay especialistas que lo consideran sinónimo del género *Australopithecus* y, de hecho, a menudo se hace referencia a ellos como «australopitecos robustos». Esa es la razón por la que, a pesar de

haber surgido en la misma época que *Homo*, he incluido este género en el anexo dedicado a los primeros homínidos.

Dentro de *Paranthropus* se han descrito, con debate y dudas acerca de alguna de ellas, tres especies que, por orden de aparición en el registro fósil, son *Paranthropus aethiopicus* (hace 2,6-2,2 Ma; río Omo, Etiopía), *Paranthropus robustus* (hace 2,0-1,2 Ma; varias localidades en Suráfrica) y *Paranthropus boisei* (1,75 Ma; Olduvai, Tanzania). El género perduró desde el final del Plioceno hasta el Pleistoceno Medio, durante cerca de millón y medio de años antes de desaparecer, un recorrido importante si tenemos en cuenta que se trata de un linaje al que se le ha dado consideración de vía muerta. La visión tradicional de este linaje es que, al igual que *Homo*, provenía de alguna especie de *Australopithecus*, de acuerdo con muchos especialistas *Au. afarensis*. Según un análisis reciente, sin embargo, podrían derivar directamente de *Sahelanthropus*. Sea como fuere, el de *Paranthropus* se extinguió hace 1,2 Ma, cuando el género *Homo* florecía y contaba ya con más de una especie.

PRIMEROS REPRESENTANTES DEL GÉNERO «HOMO»

En 2013 fue hallada en el yacimiento de Ledi-Geraru, en la depresión de Afar, al noreste de Etiopía, la mitad izquierda de una mandíbula datada en 2,8 Ma que conservaba la mayoría de los dientes. Sus características han sido consideradas de transición entre *Australopithecus afarensis* y especímenes posteriores, de hace unos 2,4 Ma, atribuidos al género *Homo*. Hay por esa razón discrepancias acerca de la asignación del espécimen de Ledi-Geraru al género *Homo* o al género *Australopithecus*.

En 1964 fueron hallados en la garganta de Olduvai, Tanzania, los restos de *Homo habilis*, datados con una antigüedad de entre 1,9 y 1,7 Ma. Se le asignó ese nombre porque sus restos, que incluían un cráneo completo, aparecieron asociados a las herramientas de piedra que sirvieron para definir la cultura olduvayense. Un cráneo hallado en 1972, datado con una antigüedad de 1,9 Ma, y cuya capacidad se estimó en unos 770 cm³, fue asignado más tarde (1986) a una especie a la que se denominó *Homo rudolfensis*, pero el cráneo bien podría pertenecer a la anterior. *H. habilis* tenía una altura máxima de 130 cm y una masa estimada de 40 kg, algo más pequeño que *H. rudolfensis*. Se diferenciaban de sus antecesores *Australopithecus* por su mayor tamaño, su capacidad craneal también mayor —un encéfalo de entre 500 y 650 cm³—, una cara no tan prognata,

mandíbulas menores y molares de menor tamaño y con un esmalte no tan grueso. Por su estatura, capacidad craneal y otros rasgos anatómicos, el estatus de *H. habilis* ha sido objeto de controversia y todavía hay especialistas que creen que no debería encontrarse dentro del género *Homo*, sino que debería ser considerado un australopiteco o, si acaso, ubicado en un género propio.

A finales de la década de los ochenta se hallaron restos humanos en la localidad medieval de Dmanisi, Georgia, a los que se ha atribuido una antigüedad de 1,7 Ma o superior. Son los restos humanos más antiguos encontrados hasta ahora fuera de África. Se han hallado cinco cráneos —con grandes diferencias entre algunos de ellos—, varias mandíbulas y algunos restos poscraneales, y hay controversia con respecto a su asignación específica. Hay autores que los asignan a una especie, aunque no hay acuerdo acerca de su identidad. Se han barajado, entre otras posibilidades, asignar estos especímenes a *Homo erectus*, especie de la que me ocuparé más adelante, y a una especie nueva creada *ad hoc*, *H. georgicus*, que incluiría por el momento solo a estos individuos. Pero estas no son las únicas; el menú de posibilidades para dar acomodo a los homínidos de Dmanisi es muy nutrido. Otros estiman que los restos hallados corresponden a dos especies. Y también hay quienes sostienen que pertenecen a dos poblaciones de la misma especie. Los homínidos de Dmanisi tenían 150 cm de altura, su encéfalo tenía un volumen de entre 600 y 700 cm³, muy parecido a los de *Homo habilis* y *Homo rudolfensis*, aunque el último cráneo hallado (publicado en 2013) tiene tan solo 450 cm³. En el yacimiento también han encontrado herramientas líticas de la industria olduvayense, del mismo nivel tecnológico que las halladas en la garganta de Olduvai.

Tanto en *H. habilis* como en *H. rudolfensis* hay coincidencia de rasgos anatómicos modernos y antiguos, y algo similar cabe decir de los homínidos de Dmanisi. Las tres (o cuatro) especies (o formas) exhiben rasgos a medio camino de los de los anteriores *Australopithecus*, que facilitaban el trepar a los árboles y son propios de un hábitat boscoso o mixto, y los de las especies de *Homo* que aparecerían algo más tarde. De hecho, los de Dmanisi siguen teniendo brazos relativamente largos —como *H. habilis*, por ejemplo—, pero los miembros inferiores ya tienen caracteres que los diferencian de esta especie y que quizá les proporcionaron las características necesarias para una marcha bípeda más eficiente, con las ventajas que conllevó ese hecho, también en lo relativo a las posibilidades de expandirse fuera del continente africano.

Los primeros restos conocidos de una especie a la que ahora denominamos *Homo erectus* fueron hallados en la isla de Java por el médico y anatomista Eugène Dubois y dados a conocer en 1894. Después de aquellos, se han hallado otros fósiles humanos en islas del Sureste Asiático y otras localidades de Extremo Oriente, como los de Zhoukoudian, junto a Pekín, uno de los yacimientos de fósiles humanos más ricos del mundo. Y aunque muchos especímenes de esas distintas procedencias presentaban una diversidad considerable, el biólogo evolutivo Ernst Mayr, queriendo simplificar el panorama de la evolución humana durante el Pleistoceno, propuso incluir a todos ellos en la especie *Homo erectus*. La propuesta de Mayr fue seguida con entusiasmo por numerosos especialistas, de manera que muchos especímenes hallados en África, Asia y Europa fueron asignados a la misma especie. Los neandertales quedaron al margen y, de esa forma, la evolución del género quedó descrita como una sucesión de tres especies, *H. habilis*, *H. erectus* y *H. sapiens*.

No parece haber acuerdo entre los especialistas en paleoantropología en lo relativo a la edad de los restos más antiguos de esta especie hallados en Asia. No obstante, la zona de Sangiran Dome, de la que proceden la gran mayoría de los restos de *H. erectus* hallados en Java, fue ocupada por homínidos hace 1,3 Ma, y los últimos fósiles en esa área datan de 0,7 Ma atrás. Por otra parte, la última población conocida que habitase la isla de Java pertenece a la subespecie *H. erectus soloensis*, donde permaneció hasta hace 117-109 ka, cuando los seres humanos modernos (*Homo sapiens*) ya deambulaban por África y Eurasia desde unos 200 ka antes. Así pues, *H. erectus* ha existido durante, al menos, 1,2 Ma. Ha sido la especie humana más longeva y también la que alcanzó una mayor difusión por Eurasia hasta la llegada de *H. sapiens*.

En 1975 se propuso asignar a una especie, a la que se denominó *Homo ergaster*, una colección un tanto heterogénea de fósiles hallados en África, y a partir de la década de los ochenta del siglo pasado se empezó a reconsiderar la decisión de agrupar en la especie *H. erectus* muchos de los restos hallados, sobre todo, fuera de Asia. El espécimen más antiguo de *H. ergaster* hallado hasta la fecha es un cráneo de la cueva de Drimolen, Suráfrica, y ha sido datado en unos 2 Ma, lo que implica que los géneros *Australopithecus*, *Paranthropus* y *Homo* fueron coetáneos en el sur de África en un periodo de entre 1,94 y 2,04 Ma. Hasta el hallazgo del cráneo de Drimolen, los restos más antiguos atribuidos tradicionalmente a *H. ergaster*, datados en 1,9 Ma, se habían hallado en la cuenca del río Omo y lago Turkana, en Kenia. Otros restos, hallados en Koobi Fora, también en Kenia, de una antigüedad entre 1,5

y 1,8 Ma, tienen una apariencia más moderna que la de *H. erectus* (asiático). Los cráneos eran más delicados, con el hueso de menor grosor que el de aquellos. De acuerdo con los especialistas que propusieron la asignación a *H. ergaster* de esos ejemplares africanos, esta especie habría evolucionado en África y *H. erectus* habría sido su descendiente asiática. La evolución posterior de ambas habría sido paralela en cada uno de los continentes.

Este sigue siendo, no obstante, un asunto debatido. Hay especialistas que, siguiendo la estela de Ernst Mayr, optan por considerar que se trata de la misma especie. Pero cada vez son más los que se inclinan por considerarlas diferentes. Es más, *H. ergaster* —o, para el caso, *H. erectus* africano— presenta una gran diversidad de formas en los restos hallados en el este de África desde los años ochenta del siglo pasado que se le han atribuido. Una variedad tal indica que los primeros *Homo* se diversificaron mucho, dando lugar a nuevas especies (o formas) que exploraron las posibilidades que les ofrecían su arquitectura corporal, su fisiología y su comportamiento.

Homo ergaster es, de entre los primeros representantes de nuestro género, la especie con rasgos más claramente diferenciados con respecto a los australopitecos. A diferencia de estos, más bajos y fornidos, en los que el tronco se ensanchaba hacia la pelvis para albergar y sostener un aparato digestivo más voluminoso que el nuestro, los ejemplares de *H. ergaster* han sido considerados delgados, altos (como los seres humanos actuales), de tórax no muy ancho y una pelvis más estrecha, aunque una reconstrucción reciente del torso del chico de Nariokotome ha arrojado dudas serias acerca de la validez de esa descripción del tronco. Sus piernas eran largas y delgadas. La transición de *Australopithecus* a *Homo*, y, de forma más clara, a *H. ergaster*, vino acompañada por un aumento significativo del tamaño encefálico, cuyo rango de variación para la mayoría de los restos hallados se encuentra entre 600 y 900 cm³. En las formas africanas, el cráneo era más alto y más redondeado que el de las asiáticas del complejo de especies. No está claro, sin embargo, si ese mayor encéfalo conllevaba un mayor índice de encefalización que el de *H. habilis* o era simplemente una consecuencia del aumento de tamaño corporal.

LA HUMANIDAD MODERNA (EL EMBROLLO EN EL MEDIO)

Hace casi dos siglos se hallaron los primeros restos fósiles de una especie que, no mucho después, recibiría el nombre de *Homo neanderthalensis*. Los primeros neandertales de cuya existencia se tiene constancia datan de hace

unos 200 ka y fueron hallados en Alemania. La gran mayoría de los restos conocidos hasta la fecha corresponde al periodo posterior a hace 130 ka hasta su desaparición hace unos 40 ka. No obstante, no sabemos en realidad a qué momento del pasado debemos remontarnos para situar su aparición. Es muy posible que los restos más antiguos correspondan a formas tempranas de esta especie. De hecho, los fósiles de 29 individuos hallados en la Sima de los Huesos, sierra de Atapuerca, cuya antigüedad ha sido datada en aproximadamente 430 ka, podrían ser los primeros ejemplos del linaje neandertal (pre-neandertales).

En 1994 se descubrieron en la sierra de Atapuerca, Burgos, los restos de una especie ya extinguida del género *Homo* que fue bautizada con el nombre *Homo antecessor*. Los restos han sido datados en 800 ka, Pleistoceno Medio. Aunque se han hallado vestigios fósiles y algunos restos de industrias líticas de más antigüedad, *H. antecessor* se considera la especie humana más antigua de Europa occidental y central. Era de buen tamaño (al menos 160 cm de altura y quizá de hasta 170 cm) y de complejión fuerte, torso ancho y con una morfología facial sorprendente para ese periodo, por su modernidad, aunque las piezas dentales eran más «primitivas» y su encéfalo era de menor tamaño que el de *H. sapiens*. Sus descubridores, los investigadores del equipo de Atapuerca, propusieron inicialmente que *H. antecessor* podía ser el último ancestro común de *H. neanderthalensis*, que habría evolucionado en Europa, y de *H. sapiens*, en África, pero posteriormente matizaron esa propuesta. La recuperación y el análisis de proteínas del esmalte de un diente del yacimiento de la Gran Dolina, sierra de Atapuerca, y su comparación con las de otros homínidos pusieron de manifiesto que *H. antecessor* es un linaje hermano próximo a los humanos modernos, los neandertales y los denisovanos.

Cuando en 2010 el equipo del paleogenetista Svante Pääbo publicó el genoma nuclear neandertal se comprobó que era, efectivamente, muy similar al de *Homo sapiens*. De la comparación entre los dos genomas han estimado que la separación entre los dos linajes se produjo entre 300 y 700 ka atrás, aunque para la fecha precisa se han ofrecido datos distintos durante los últimos años. La similitud genética explica, por otro lado, que en varias ocasiones se hayan producido hibridaciones entre las dos especies, de manera que entre un 1,5 y un 2,1 % de nuestro genoma actual es herencia neandertal. En 2010 se publicó la secuencia de ADN mitocondrial extraído de la falange distal de un individuo juvenil, de unos 75-50 ka de antigüedad, hallada en la cueva de Denisova, Altai, Siberia, dos años antes. Las diferencias observadas entre este ADN y el correspondiente a neandertales y seres humanos

modernos eran de la suficiente entidad como para atribuírselas a una especie diferente, desconocida para la ciencia hasta entonces, aunque emparentada con los anteriores. Conocemos a sus integrantes con la denominación «denisovanos». Se ha estimado que la divergencia entre estos y los neandertales se produjo hace aproximadamente 300 ka y que comparten un antepasado común hace unos 700 ka, aunque buena parte de su herencia genética, hasta un 17 %, es compartida. Los denisovanos han dejado una huella genética muy importante en algunos grupos humanos; entre un 7 y un 8 % del genoma de los habitantes actuales de Papúa-Nueva Guinea es herencia denisovana.

No hay acuerdo en la comunidad antropológica con relación al origen y evolución de estos homínidos. Algunos autores consideran que una especie, denominada *Homo heidelbergensis*, habitó África y Europa en el Pleistoceno Medio y que de esa especie habrían surgido *Homo neanderthalensis*, en Europa, y *Homo sapiens*, en África. *H. heidelbergensis* había sido propuesta como especie a partir del hallazgo de una mandíbula en Mauer, Heidelberg, Alemania, en 1908. Ian Tattersall y otros paleoantropólogos propusieron a finales del siglo XX recuperar ese taxón y reconceptualizarlo como ancestro común de los neandertales en Europa y *H. sapiens* en África. Según esos autores, la especie *H. ergaster* fue sustituida en África y Europa por *H. heidelbergensis* hace unos 800 ka, aunque se hace muy difícil fijar fechas precisas para la transición. La sustitución se habría producido aproximadamente cuando el periodo entre los extremos glaciares se alargó hasta los 100 ka, momento en que se intensificaron los extremos estacionales de aridez en África. Aunque no se conserva ningún esqueleto completo y la mayor parte de los fósiles de la especie son cráneos, la apariencia general es la de un homínido de huesos pesados, con una dentición de tamaño relativamente pequeño y un encéfalo de entre 1,166 y 1,325 cm³, un volumen muy próximo al de los actuales seres humanos. Eran de cara maciza, coronada por arcos superciliares muy altos, con una torsión lateral característica. Los huesos son de constitución robusta, con una pelvis moderadamente ancha y extremidades de proporciones modernas. No obstante, los fósiles que se atribuyen a esta especie presentan una variabilidad muy grande y tienen una distribución muy amplia en el tiempo y, sobre todo, el espacio.

José María Bermúdez de Castro, uno de los miembros del equipo que describió la especie *Homo antecessor* y que ha hecho los hallazgos de la Sima de los Huesos, ha sugerido que la hipótesis más sencilla para explicar el complicado puzle de la evolución humana durante el Pleistoceno Medio y

Superior consiste en ubicar el origen de la humanidad moderna (emergente, según su expresión) en el suroeste de Asia. *H. ergaster* desapareció del registro fósil hace unos 600 ka y en diferentes localidades aparecieron formas nuevas, como la correspondiente al cráneo de Bodo de 600 ka de antigüedad hallado en el río Awash, Etiopía, muy diferente del de *H. ergaster* y con rasgos más próximos a los europeos de Arago (unos 500 ka) y Petralona (de datación incierta). Esas formas nuevas procederían, según la propuesta citada, del enclave a que he hecho mención, el Corredor Levantino, parte de lo que hoy conocemos como Oriente Próximo. De allí pudieron salir en momentos diferentes los hallados en la Gran Dolina, Atapuerca, hacia el oeste; los de las cuevas de Zhoukoudian, China, antes citados, hacia el este; o los de Arago, Francia. La población asentada allí habría empezado a evolucionar hace 1 Ma y de ella habrían surgido, de forma secuencial, *Homo antecessor*, en primer lugar, más tarde los *Homo erectus* hallados en China, después *Homo heidelbergensis* y posteriormente los neandertales, de los que, a su vez, derivarían los denisovanos.

Los paleoantropólogos Matt Cartmill y Fred Smith han subrayado el desacuerdo existente sobre la especie *H. heidelbergensis*, incluso acerca de su misma existencia. Y el paleoantropólogo Jean-Jacques Hublin, por su parte, ha propuesto sustituir *H. heidelbergensis* por la especie *H. rhodesiensis* para acoger a los homínidos del Pleistoceno Medio de encéfalo grande (en comparación con el de *H. ergaster/ H. erectus*) que anteceden a *H. sapiens* y están en la raíz de los neandertales europeos. La especie *Homo rhodesiensis* había sido creada en 1921, a partir del cráneo de Kabwe, de hace 300 ka. El cráneo, de unos 1.300 cm³, fue hallado en Kabwe, Zambia, y a la especie se le atribuye una existencia entre hace 600 y 160 ka. El cráneo de Bodo (Etiopía) de hace 630 ka y de una capacidad de 1.250 cm³ podría también pertenecer a esta especie, así como otros hallados en África. Hublin considera a los homínidos de la Sima de los Huesos como representantes tempranos de *H. neanderthalensis*, y piensa que no es conveniente englobar las diversas y escasas formas humanas del Pleistoceno Medio anteriores a *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* bajo una especie cuyo ejemplar de referencia (lo que se denomina holotipo en jerga taxonómica) no es sino una mandíbula.

La taxonomía de los homínidos del Pleistoceno Medio presenta un panorama muy complejo. Además, con la excepción de la Sima de los Huesos, en Atapuerca, se han hallado muy pocos restos fósiles correspondientes a ese periodo, lo que dificulta aún más las cosas. *H. ergaster* perduró desde hace 2 Ma hasta hace 600 ka aproximadamente. Conforme

desapareció del registro fósil aparecieron formas nuevas, pero hay pocos fósiles y no es fácil atribuir esas formas a una o varias especies en concreto. Finalmente, aparecen los especímenes de la Sima de los Huesos de hace 430 ka que pueden considerarse preneandertales, y hace 200 ka los primeros neandertales. En paralelo, hace algo más de 300 ka aparecieron los primeros homínidos (en el norte de Marruecos) cuyos rasgos los asemejaban claramente a *H. sapiens*, y aproximadamente 100 ka después (en Kenia), los primeros *H. sapiens* anatómicamente modernos. Creemos saber, por tanto, qué ocurrió durante el Pleistoceno Inferior y cómo quedó el panorama de la humanidad en el Pleistoceno Superior. Pero el Pleistoceno Medio es un verdadero embrollo, *the muddle in the middle*.

PEQUEÑOS SERES HUMANOS

Aunque las especies que presento a continuación no han aparecido en las páginas de este libro hasta ahora, me ha parecido conveniente incluirlas aquí. Son tres especies que han sido descubiertas en las dos últimas décadas y cuyas características, de verdaderos *outsiders*, son tan especiales que merecen, simplemente, que se tenga presente su existencia. Sirven al propósito de eliminar cualquier idea de progreso necesario hacia una configuración humana concreta, como la nuestra, por ejemplo. Las presento en el orden en que han sido descubiertas.

Homo floresiensis habitó la isla de Flores, Indonesia, hasta la llegada de los seres humanos modernos hace unos 50.000 años, aproximadamente. En 2003 se descubrieron en Liang Bua (Isla de Flores, Indonesia) los restos de un individuo que habría medido algo más de 1 m de altura. Se han recuperado esqueletos parciales de al menos nueve individuos, incluido un cráneo completo de 380 cm³. Al principio se pensó que había permanecido hasta hace 12 ka. Sin embargo, un trabajo estratigráfico y cronológico más amplio ha llevado la datación de las pruebas más recientes de su existencia a hace 50 ka. Los restos óseos de *H. floresiensis* están ahora datados en 60-100 ka atrás. Las herramientas de piedra recuperadas junto con los restos óseos procedían de un periodo que oscila entre los 50 y los 190 ka de antigüedad.

Homo luzonensis es una especie, quizá de pequeño tamaño, del Pleistoceno Superior. Sus restos fueron hallados en 2010 en la cueva Callao de la isla de Luzón, Filipinas. Consisten en dientes y falanges, y datan de hace 50 ka. Al principio fueron considerados miembros de nuestra especie, pero se les atribuyó carácter de especie nueva en 2019, tras el descubrimiento de más

especímenes. Sus antepasados fueron tal vez *H. erectus*. Lo más reseñable de este hallazgo, aparte de identificar una especie humana nueva, es que para llegar a la isla de Luzón un número indeterminado de individuos hubieron de hacer una travesía marítima de varias millas. La presencia humana en Luzón data de hace entre 771 y 631 ka como máximo. Se sabe que acarrearon cadáveres de ciervos y otros animales a la cueva y que utilizaron herramientas de piedra para descuartizarlos.

Homo naledi fue descubierta en 2013 en la cueva Rising Star, Suráfrica. Data del Pleistoceno Medio, de hace entre 335 y 236 ka; es coetánea, por tanto, de los primeros *H. sapiens*. Muestra semejanzas con los *Homo* contemporáneos, y comparte características con *Australopithecus* y los primeros *Homo* también. Son de capacidad craneal pequeña (465-610 cm³) y baja estatura (143,6 cm en promedio) y peso (40 kg en promedio). Su anatomía encefálica parece haber sido similar a la de *Homo sapiens*. Su anatomía poscraneal indica que eran capaces de viajar largas distancias, con zancadas y forma de andar similares a las de los actuales seres humanos. Pero eran de hábitos más arborícolas que otros miembros del género *Homo*, y estaban mejor adaptados a trepar y desplazarse por las ramas que a correr largas distancias.

«HOMO SAPIENS»

Homo sapiens se caracteriza por tener un cráneo voluminoso y de forma globular, con una frente amplia y vertical por su zona encefálica. En el lado facial del cráneo, la cara es retraída, sin proyección hacia adelante (sin apenas prognatismo), y ocupa mucha menos superficie relativa que la de cualquiera de los demás homínidos. En pocas palabras, de nosotros no cabría decir que tenemos mucho rostro. La cara termina, en su parte inferior, con un mentón prominente. Al parecer, el carácter globular del cráneo y la cara retraída no son rasgos independientes. Esto es así porque, tal y como resume Antonio Rosas, «el desarrollo de las diferentes áreas del encéfalo y sus interacciones recíprocas con su soporte esquelético —primero cartilaginoso en el embrión y después óseo— está detrás de la evolución de la cabeza de *H. sapiens*». Y en lo relativo al esqueleto poscraneal, añade que «la adquisición de la singular arquitectura de nuestro cuerpo es un carácter propio de *H. sapiens*. A diferencia de *H. erectus*, neandertales y otros homínidos arcaicos, que presentaban cuerpos anchos, la especie humana actual es relativamente esbelta, con una pelvis estrecha y un tórax en forma de tonel que se estrecha

en sus extremos superior e inferior. Y, además, entre pelvis y tórax media una larga y estrecha cintura».

En el último cuarto del siglo pasado había dos hipótesis principales para explicar el origen de nuestra especie. Según el modelo multirregional, *H. sapiens* habría evolucionado, a partir de *H. erectus*, a lo largo y ancho de África y Eurasia, y las diferentes variedades de nuestros antepasados habrían sido el germen de las actuales razas humanas^[74]. Eso sí, sin dejar de pertenecer todos ellos a la misma especie.

Según el modelo alternativo, de origen único y denominado «*Out of Africa*», sin embargo, la especie habría surgido en algún lugar de África en un periodo muy reciente —hace alrededor de 200 ka— y, a partir de ese punto, se habría dispersado por todo el planeta salvo la Antártida. El debate se decantó, gracias a la confluencia de datos paleontológicos y genéticos (el llamado «reloj molecular»), hacia el lado del origen único. Y desde entonces se ha pensado que el origen geográfico de la especie debía ubicarse en el este o sur de África, quizá en el Gran Valle del Rift. Esta hipótesis postulaba que los seres humanos anatómicamente modernos tuvieron su origen en una población aislada geográfica y, por tanto, reproductivamente del resto de las poblaciones humanas. Ese aislamiento habría propiciado la génesis de caracteres propios de nuestra especie, bien por deriva genética, bien por la acción selectiva de algún factor ambiental propio de la zona, o bien por ambos procesos a la vez o secuencialmente. De esa forma, una especiación rápida habría dado lugar a una nueva especie humana con los rasgos presentados al comienzo de esta sección. Hasta hace relativamente muy poco tiempo, esta era la visión dominante; los datos genéticos sugerían que la especie tenía alrededor de 200 ka y los restos fósiles más antiguos atribuidos a ella eran los de Omo Kibish (Etiopía), datados recientemente en 233 ka.

El descubrimiento de restos humanos fósiles en el yacimiento marroquí de Jebel Irhoud, de algo más de 300 ka de antigüedad, ha modificado la visión de la evolución de nuestra especie. A la luz de ese descubrimiento, es posible que ya no quepa hablar de un origen localizado en algún lugar del este de África ni, menos aún, tampoco cabe recuperar la hipótesis multirregional. Aunque el cráneo de los individuos de Jebel Irhoud combina caracteres propios de seres humanos modernos (mandíbula y dentición) con otros más arcaicos (bóveda craneana larga y baja), la opinión mayoritaria es que se trata de formas primigenias de *H. sapiens*. Si se considerasen criterios más estrictos, la condición de primer espécimen netamente moderno podría atribuirse a un cráneo fragmentario, ya citado, hallado por Richard Leakey en

la cuenca del Omo, sur de Etiopía, en 1967. Las herramientas líticas asociadas a los yacimientos de *Homo sapiens* africanos corresponden tanto al Modo 2 como al Modo 3, siendo este un equivalente de la industria musteriense desarrollada por los neandertales en Europa.

Las especies características de la modernidad humana —al menos *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*— parece que evolucionaron de forma paralela, pues su presencia en el registro fósil se solapa en gran medida, hasta la desaparición de la primera hace unos 35 ka. En la actualidad y dado que los rasgos que caracterizan a nuestra especie se han hallado de forma separada en diferentes yacimientos distribuidos por diferentes lugares de África, gana fuerza una hipótesis que puede denominarse de «multirregionalismo africano». En virtud de esta hipótesis, los diferentes caracteres que acabarían configurando los rasgos comunes a todos los seres humanos modernos tendrían su origen en diferentes poblaciones y habrían surgido de forma más o menos independiente unos de otros, en diferentes momentos y localizaciones. La especie *H. sapiens* se habría configurado finalmente en virtud de un proceso de coalescencia resultante de la agregación de pequeños cambios.

Recientemente, los miembros del equipo de Atapuerca José María Bermúdez de Castro y María Martín-Torres han propuesto que no se descarten alternativas al origen de *H. sapiens* en África. En línea con lo que he apuntado en la sección anterior en relación con el origen de las diferentes especies de homínidos que han aparecido en el último millón de años, creen que, sin dejar de seguir explorando el continente africano, el último ancestro común de *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* debería buscarse en el suroeste de Asia y en particular en el Corredor Levantino. Por un lado, es un cruce de caminos entre África y Eurasia y, por el otro, sus condiciones ambientales estables han podido permitir la existencia de una población madre residente de la que habrían surgido diferentes linajes, incluidos los considerados aquí, por lo que a su juicio sería un enclave idóneo para la aparición de formas nuevas.

Esta cuestión seguramente se irá dirimiendo conforme se hagan nuevos hallazgos en África y este de Eurasia que arrojen más luz. Sea como fuere, lo que los descubrimientos de los últimos años indican es que, frente a lo que se pensaba hasta hace muy poco tiempo, no hay razones de especial mérito para pensar que la especie humana surgió en el este de África, en ese espacio tan singular desde el punto de vista geológico y climático como es el Valle del Rift. Y por lo mismo, y dada la velocidad a la que se suceden hallazgos importantes en este campo, tampoco cabe descartar que la idea de Bermúdez

de Castro y Martín-Torres acabe recibiendo soporte en forma de nuevos restos fósiles. La evolución de nuestra especie ha dado demasiadas sorpresas como para pensar que no guarda unas pocas más.

CODA: LAS FRONTERAS DE ESPECIE

Hemos visto que tanto neandertales como denisovanos, y seguramente otras formas antiguas de *Homo* también, hibridaron unos con otros y dejaron descendencia fértil. Estas cosas, a un biólogo a la antigua usanza, como quien escribe estas líneas, le habrían escandalizado hace unas décadas. No hubiera asimilado con facilidad la noción de que especies diferentes hibridan y dejan descendencia fértil. Pero, aunque nos pudiera extrañar en su día y aunque esos episodios de cruzamiento hayan alterado la percepción que tenemos los biólogos del concepto de especie, lo cierto es que la clasificación de los seres vivos y su asignación a una u otra entidad taxonómica —sea especie, género u otra de superior jerarquía— no deja de tener una cierta componente arbitraria. Esto es algo que se acaba aprendiendo con el tiempo. La naturaleza no eleva fronteras, no necesariamente al menos, y la pulsión por clasificar y meter en cajones bien delimitados los objetos de la naturaleza que estudiamos no deja de ser una propensión humana a ordenar el mundo y a elaborar patrones y modelos que nos ayuden a entenderlo y darle un sentido. ¿Cuándo y en virtud de qué criterios podemos delimitar dos especies que comparten un antepasado común? ¿Cuánta divergencia entre ambas debe haber para que las empecemos a considerar diferentes? ¿Justo desde la generación en que no pudiesen tener descendencia fértil? Eso no tiene demasiado sentido. Raymond y Lorna Coppinger, especialistas en biología del comportamiento de perros, no aceptaban que perros y lobos fueran de la misma especie a pesar de que su cruzamiento deje descendencia fértil. Según su criterio, su comportamiento y biología reproductiva son tan diferentes que deben ser considerados miembros de dos especies distintas. Lo que sostenían los Coppinger es que no hay un único concepto válido de especie y que los criterios de demarcación podían ser diferentes dependiendo del objeto de estudio. Relativicemos, por tanto, el valor y significado de esas categorías. Pero hay más: ¿qué hay de la sucesión de especies en el tiempo? ¿Cuándo podemos decir que unos restos fósiles pertenecen a una especie y otros que se le parecen mucho pertenecen a otra especie posterior? ¿Qué criterio debemos utilizar? ¿Cuál es la distancia que autoriza a hablar de especies distintas? Todo esto es complicado. En realidad, creo que siempre hay una dosis de arbitrariedad a la hora de demarcar o

delimitar, ya sea en el tiempo o en el espacio, ciertas categorías, también en ciencia. ¿Cuándo dejó una especie de ser *H. heidelbergensis* —o, si fuese el caso, *Homo rhodesiensis*— y empezó a ser *H. neanderthalensis*? (Si es que tal cosa ocurrió alguna vez, claro está). Es posible que no pudiésemos objetivar esto ni aunque viajásemos en una máquina del tiempo 400 o 800 ka años atrás y fuésemos lo más directamente posible testigos de ese proceso. Lo bueno del asunto es que da igual. Si necesitamos tomar una decisión a ese respecto, lo mejor es atenerse al criterio de quienes saben; para eso llevan media vida dedicándose a ello.

Anexo IV

Síntesis del metabolismo energético humano

Las principales vías del metabolismo energético en el organismo humano y, en general, en los mamíferos son la glucólisis y la fosforilación oxidativa. Los principales sustratos energéticos son la glucosa y los ácidos grasos, aunque ocasionalmente pueden utilizarse ciertos aminoácidos y el alcohol. La glucosa, dependiendo del tejido, puede catabolizarse directamente o puede proceder del glucógeno, polímero de reserva formado por cadenas ramificadas de aquella. El glucógeno es la reserva glucídica animal por excelencia.

La glucólisis es la vía metabólica que convierte la glucosa en piruvato (dos moléculas de piruvato por molécula de glucosa). La energía libre liberada en este proceso se utiliza para formar moléculas de trifosfato de adenosina (ATP) y dinucleótido de nicotinamida y adenina reducido (NADH). El rendimiento neto es de dos moles de ATP por mol de glucosa utilizada; produce, además, dos moles de NADH y dos protones (H^+). El ATP contiene mucha energía en dos de sus enlaces fosfato; se utiliza como almacén celular de energía (de muy alta velocidad de renovación) y moneda energética. El dinucleótido de nicotinamida y adenina —también conocido como nicotín adenín dinucleótido (NAD^+)— es una coenzima cuya función principal es el intercambio de electrones y protones en diferentes rutas metabólicas y, por ende, la producción de energía en las células. NAD^+ es su forma oxidada y NADH es su forma reducida.

El piruvato es la molécula de tres átomos de carbono con que culmina la glucólisis. Cuando el O_2 es limitante, sin entrar en la mitocondria, se transforma en ácido láctico, lo que permite regenerar (oxidar) las moléculas de NAD^+ que se han consumido en las reacciones anteriores. En estas condiciones (fermentación láctica), la cantidad de energía que se produce es la que genera la glucólisis, mucho menos de la que rinde la oxidación completa que tiene lugar en la mitocondria y que veremos a continuación. La fermentación láctica se produce en los glóbulos rojos, porque en los mamíferos estas células carecen de mitocondrias y no pueden, por tanto, oxidar completamente el piruvato. También se produce en las células

musculares, cuando el sistema cardiovascular no es capaz de proporcionar la cantidad de O₂ necesaria para completar la oxidación de la glucosa.

En condiciones aerobias, cuando el O₂ no resulta limitante, el piruvato penetra en la mitocondria, donde pierde un átomo de carbono (se convierte en ácido acético) y se combina con la coenzima A (CoA), generando acetil-CoA. Este se incorpora al ciclo de Krebs (también llamado ciclo de los ácidos tricarboxílicos) y la llamada «cadena respiratoria mitocondrial», donde es oxidado completamente en una secuencia de reacciones de óxido-reducción en la que el O₂ es el aceptor final de electrones que se van transportando a lo largo de un proceso denominado fosforilación oxidativa. Ese proceso culmina con la generación —merced a la energía liberada en las reacciones de óxido-reducción citadas— de un gradiente electroquímico de protones entre el espacio entre membranas de la mitocondria y su matriz, que se utiliza para sintetizar ATP. La oxidación completa de un mol de glucosa mediante esta vía rinde alrededor de 32 moles de ATP.

Otras fuentes posibles de acetil-CoA son el alcohol (tras su deshidrogenación y conversión en acetaldehído en el citoplasma), algunos aminoácidos (tras ser desprovistos del grupo amino en el citoplasma) y los ácidos grasos, merced al concurso de la carnitina para su introducción en las mitocondrias. Una vez en su interior, a los ácidos grasos se les van retirando los carbonos de dos en dos de forma secuencial para formar las correspondientes moléculas de acetil-CoA. La oxidación completa de un mol de un aminoácido mediante esta vía rinde alrededor de 32 moles de ATP. Y la del ácido palmítico, un ácido graso saturado de 16 átomos de carbono, 104 moléculas de ATP. Los textos antiguos de bioquímica y fisiología daban rendimientos mayores —38 moles de ATP por mol de glucosa oxidada, y 129 moles de ATP por mol de palmítico oxidado—, pero las ideas en ese ámbito han cambiado debido a una mejor comprensión del funcionamiento de la ATP sintetasa, la enzima que cataliza la síntesis de ATP.

Dado que la glucosa tiene una masa molecular de 180, y puesto que una molécula de glucosa conduce a la producción de 32 moléculas de ATP (masa molecular de 507), la oxidación de un gramo de glucosa conduce a la generación de 2,15 kcal de energía en forma de ATP. Si esa glucosa se quemase, se liberarían 4,06 kcal en forma de calor. Por lo tanto, de la oxidación completa de la glucosa se obtiene en forma de ATP la mitad de la energía química contenida en aquella. La otra mitad se pierde en forma de calor.

La hidrólisis de un mol de ATP para formar ADP y Pi libera 12 kcal de energía. El resultado final de la oxidación de sustratos carbonados es, además de energía, H₂O y CO₂. El CO₂ se traslada de los tejidos a los pulmones, donde es expulsado, mientras que el H₂O se integra en el balance hídrico del organismo.

FUENTES

CAPÍTULO 1. EL ANIMAL HUMANO

- Agustí, J., *Genes, cerebros y símbolos. Las raíces de la naturaleza humana*. Tusquets, 2021.
- Boyd, R., Silk, J. B., *How Humans Evolved* (9.^a ed.). Norton, 2021.
- De Menocal, P. B., «Climate and human evolution». *Science* 2011, 331 (6017): 540-542.
- Hrdy, S. B., *Mothers and Others. The Evolutionary Origins of Mutual Understanding*. Harvard University Press, 2009.
- Martinón-Torres, M., *Homo imperfectus. ¿Por qué seguimos enfermando a pesar de la evolución?* Ediciones Destino, 2022.
- McNab, B. K., *The Physiological Ecology of Vertebrates. A View from Energetics*. Cornell University Press, 2002.
- Owen-Smith, N., *Only in Africa. The Ecology of Human Evolution*. Cambridge University Press, 2021.
- Sender, R., Fuchs, S., Milo, R., «Revised Estimates for the Number of Human and Bacteria Cells in the Body». *PLoS Biol.* 2016, 14 (8): e1002533.

CAPÍTULO 2. CON LOS PIES EN EL SUELO

- Ames, B. N., Cathcart, R., Schwiers, E., Hochstein, P., «Uric acid provides an antioxidant defense in humans against oxidant- and radical-caused aging and cancer: a hypothesis». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 1981; 78 (11): 6858-6862.
- Arsuaga, J. L., *Nuestro cuerpo. Siete millones de años de evolución*. Ediciones Destino, 2023.
- Bermúdez de Castro, J. M., *Dioses y mendigos. La gran odisea de la evolución humana*. Crítica, 2021.
- Carrigan, M. A., Uryasev, O., Frye, C. B., Eckman, B. L., Myers, C. R., Hurley, T. D., Benner, S. A., «Hominids adapted to metabolize ethanol long before human-directed fermentation». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2014; 112 (2): 458-463.
- Cerling, T. E., Wynn, J. G., Andanje, S. A., *et al.*, «Woody cover and hominin environments in the past 6 million years». *Nature* 2011; 476 (7358): 51-

56.

- Darwin, C., *The Descent of Man*. John Murray, 1871, 140-142 [hay trad. cast.: *El origen del hombre*, Crítica, 2009].
- Daver, G., Guy, F., Mackaye, H. T., *et al.*, «Postcranial evidence of late Miocene hominin bipedalism in Chad». *Nature* 2022; 609 (7925): 94-100.
- Dávid-Barrett, T., Dunbar, R. I. M., «Bipedality and hair loss in human evolution revisited: The impact of altitude and activity scheduling». *Journal of Human Evolution* 2016; 94: 72-82.
- Dawkins, R. (en colaboración con Yan Wong), *The Ancestor's Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Life*. Houghton Mifflin, 2004 [hay trad. cast.: *El cuento del antepasado. Un viaje a los albores de la evolución*, Antoni Bosch editor, 2008].
- , <https://twitter.com/RichardDawkins/status/1101905656137822208> (2019).
- DeSilva, J., *First Steps: How Walking Upright Made Us Human*. William Collins, 2021.
- Drouin, G., Godin, J. R., Pagé, B., «The genetics of vitamin C loss in vertebrates». *Current Genomics* 2011; 12 (5): 371-378.
- Jasanoff, A., *The Biological Mind: How Brain, Body, and Environment Collaborate to Make Us Who We Are*. Basic Books, 2018.
- Johnson, R. J., Andrews, P., «Fructose, Uricase, and the Back-to-Africa Hypothesis». *Evolutionary Anthropology* 2010; 19: 250-257.
- Kratzer, J. T., Lanaspa, M. A., Murphy, M. N., *et al.*, «Evolutionary history and metabolic insights of ancient mammalian uricases». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2014; 111 (10): 3763-3768.
- Manfreda, E., Mitteroecker, P., Bookstein, F. L., Schaefer, K., «Functional morphology of the first cervical vertebra in humans and nonhuman primates». *The Anatomical Record (Part B: The New Anatomist)* 2006; 289B: 184-194.
- Martínez-Íñigo, L., Baas, P., Klein, H., Pika, S., Deschner, T., «Home range size in central chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) from Loango National Park, Gabon». *Primates* 2021; 62 (5): 723-734.
- O'Neill, M. C., Umberger, B. R., Holowka, N. B., Larson, S. G., Reiser, P. J., «Chimpanzee super strength and human skeletal muscle evolution». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2017; 114: 7343-7348.
- Owen-Smith, N., *Only in Africa. The Ecology of Human Evolution*. Cambridge University Press, 2021.

- Pontzer, H., Raichlen, D. A., Rodman, P. S., «Bipedal and quadrupedal locomotion in chimpanzees». *Journal of Human Evolution* 2014; 66: 64e82.
- Pontzer, H. D., Wrangham, R. W., «The ontogeny of ranging in wild chimpanzees». *International Journal of Primatology* 2006; 27: 295-309.
- Preuschoft, H., «Mechanisms for the acquisition of habitual bipedality: are there biomechanical reasons for the acquisition of upright bipedal posture?». *Journal of Anatomy* 2004; 204: 363-384.
- Raichlen, D. A., Pontzer, H., «Energetic and endurance constraints on great ape quadrupedalism and the benefits of hominin bipedalism». *Evolutionary Anthropology* 2021; 30: 253-261.
- Sokol, M. D., Raichlen, D., Pontzer, H. D., «Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2007; 104: 12265-12269.
- Tattersall, I., *Masters of the Planet. The Search for Our Human Origins*. St. Martin's Press, 2012.
- , *Understanding Human Evolution*. Cambridge University Press, 2022.
- Wheeler, P. E., «The evolution of bipedality and loss of functional body hair in hominids». *Journal of Human Evolution* 1984; 13 (1): 91-98.
- , «The influence of the loss of functional body hair on the water budgets of early hominids». *Journal of Human Evolution* 1992; 23 (5): 379-388.
- White, T. D., Lovejoy, C. O., Asfaw, B., Carlson, J. P., Suwa, G., «Neither chimpanzee nor human, *Ardipithecus* reveals the surprising ancestry of both». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2015; 112 (16): 4877-4884.

CAPÍTULO 3. EL PRIMER DESAHUCIO

- Agustí, J., *Genes, cerebros y símbolos. Las raíces de la naturaleza humana*. Tusquets, 2021.
- Ben-Dor, M., Sirtoli, R., Barkai, R., «The evolution of the human trophic level during the Pleistocene». *Yearbook of Physical Anthropology* 2021; 175 (Suppl. 72): 27-56.
- Bermúdez de Castro, J. M., *Dioses y mendigos. La gran odisea de la evolución humana*. Crítica, 2021.
- , «Los humanos», en Briones, C., Fernández Soto, A., Bermúdez de Castro, J. M.: *Orígenes. El universo, la vida, los humanos*. Crítica, 2015.
- , Martínón-Torres, M., Sier, M. J., Martín-Francés, L., «On the variability of the Dmanisi mandibles». *PLoS One* 2014; 9 (2): e88212.

- Braun, D. R., Aldeias, V., Archer, W., *et al.*, «Earliest known Oldowan artifacts at >2.58 Ma from Ledi-Geraru, Ethiopia, highlight early technological diversity». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2019; 116 (24): 11712-11717.
- Cerling, T. E., Mbuta, E., Kirera, F. M., *et al.*, «Diet of *Paranthropus boisei* in the early Pleistocene of East Africa». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2011; 108 (23): 9337-9341.
- D’Anastasio, R., Zipfel, B., Moggi-Cecchi, J., Stanyon, R., Capasso, L., «Possible Brucellosis in an Early Hominin Skeleton from Sterkfontein, South Africa». *PLoS One* 2009; 4 (7): e6439.
- Dávid-Barrett, T., Dunbar, R. I. M., «Bipedality and hair loss in human evolution revisited: The impact of altitude and activity scheduling». *Journal of Human Evolution* 2016; 94: 72-82.
- De Menocal, P. B., «Climate and human evolution». *Science* 2011; 331 (6017): 540-542.
- Domínguez-Rodrigo, M., Pickering, T. R., Bunn, H. T., «Configurational approach to identifying the earliest hominin butchers». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2010; 107 (49): 20929-20934.
- Harmand, S., Lewis, J., Feibel, C., *et al.*, «3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya». *Nature* 2015; 521: 310-315.
- Laden, G., Wrangham, R., «The rise of the hominids as an adaptive shift in fallback foods: plant underground storage organs (USOs) and australopith origins». *Journal of Human Evolution* 2005; 49 (4): 482-498.
- Owen-Smith, N., «Woody plants, browsers and tannins in southern African savannas». *South African Journal of Science* 1993; 89: 505-510.
- , *Only in Africa. The Ecology of Human Evolution*. Cambridge University Press, 2021.
- Plummer, T. W., Oliver, J. S., Finestone, E. M., *et al.*, «Expanded geographic distribution and dietary strategies of the earliest Oldowan hominins and *Paranthropus*». *Science* 2023; 379 (6632): 561-566.
- Pobiner, B. L., «The zooarchaeology and paleoecology of early hominin scavenging». *Evolutionary Anthropology* 2020; 29 (2): 68-82.
- Pontzer, H., «Economy and endurance in human evolution». *Current Biology* 2017; 27, R613-R621.
- , Scott, J. R., Lordkipanidze, D., Ungar, P. S., «Dental microwear texture analysis and diet in the Dmanisi hominins». *Journal of Human Evolution* 2011; 61 (6): 683-687.

- , Wood, B. M., «Effects of Evolution, Ecology, and Economy on Human Diet: Insights from Hunter-Gatherers and Other Small-Scale Societies». *Annual Review of Nutrition* 2021; 41 (1): 363-385.
- Sayers, K., Lovejoy, C. O., «Blood, bulbs, and bunodonts: On Evolutionary Ecology and the diets of *Ardipithecus*, *Australopithecus*, and early *Homo*». *Quarterly Review of Biology* 2014; 89 (4): 319-357.
- Tattersall, I., *Masters of the Planet. The Search for Our Human Origins*. St. Martin's Press, 2012.
- , *Understanding Human Evolution*. Cambridge University Press, 2022.
- Thompson, J. C., Carvalho, S., Marean, C. W., Alemseged, Z., «Origins of the Human Predatory Pattern. The Transition to Large-Animal Exploitation by Early Hominins». *Current Anthropology* 2019; 60 (1): 1-23.
- Ungar, P., *Evolution's bite. A Story of Teeth, Diet and Human Origins*. Princeton University Press, 2017.
- , Grine, F. E., Teaford, M. F., «Dental microwear and diet of the Plio-Pleistocene hominin *Paranthropus boisei*». *PLoS One* 2008; 3 (4): e2044. Erratum in: *PLoS One*. 2008; 3 (5).
- Will, M., Pablos, A., Stock, J. T., «Long-term patterns of body mass and stature evolution within the hominin lineage». *Royal Society Open Science* 2017; 4, 171339.
- Wood, B., Constantino, P., «*Paranthropus boisei*: fifty years of evidence and analysis». *American Journal of Physical Anthropology* 2007; 134 (Suppl. S45): 106-132.

CAPÍTULO 4. GENUINAMENTE HUMANOS

- Agustí, J., *Genes, cerebros y símbolos. Las raíces de la naturaleza humana*. Tusquets, 2021.
- Aiello, L. C., Wheeler, P., «The Expensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution». *Current Anthropology* 1995; 36 (2): 199-221.
- Anderson, A., Chilczuk, S., Nelson, K., Ruther, R., Wall-Scheffler, C., «The Myth of Man the Hunter: Women's contribution to the hunt across ethnographic contexts». *PLOS One* 2023; 18 (6): e0287101.
- Arsuaga, J. L., *Nuestro cuerpo. Siete millones de años de evolución*. Ediciones Destino, 2023.
- Barr, W. A., Pobiner, B., Rowan, J., Du, A., Faith, J. T., «No sustained increase in zooarchaeological evidence for carnivory after the appearance

- of *Homo erectus*». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2022; 119 (5) e2115540119.
- Bastir, M., García-Martínez, D., Torres-Tamayo, N., *et al.*, «Rib cage anatomy in *Homo erectus* suggests a recent evolutionary origin of modern human body shape». *Nature Ecology & Evolution* 2020; 4 (9): 1178-1187.
- Ben-Dor, M., Sirtoli, R., Barkai, R., «The evolution of the human trophic level during the Pleistocene». *Yearbook of Physical Anthropology* 2021; 175 (Suppl. 72): 27-56.
- Bermúdez de Castro, J.M., *Dioses y mendigos. La gran odisea de la evolución humana*. Crítica, 2021.
- Boyd, R., Silk, J., *How humans evolved*, novena ed. W.W. Norton & Company, 2021.
- Carretero, J. M., Arsuaga, J. L., Martínez, I., *et al.*, «Los humanos de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) y la evolución del cuerpo en el género *Homo*». En: Baquedano Pérez, E., Rubio Jara, S., Aguirre, E., coords. y hom.: *Miscelánea de homenaje a Emiliano Aguirre, Vol 3. Paleoantropología* 2004; 120-135.
- Cartmill, M., Smith, F. H., *The Human Lineage*, segunda ed. (Foundation of Human Biology). Wiley-Blackwell, 2022.
- Chivers, D. J., Hladik, C. M., «Morphology of the gastrointestinal tract in primates: Comparisons with other mammals in relation to diet». *Journal of Morphology* 1980; 166 (3): 337-386.
- De Chevalier, G., Bouret, S., Bardo, A., Simmen, B., García, C., Prat, S., «Cost-Benefit Trade-Offs of Aquatic Resource Exploitation in the Context of Hominin Evolution». *Frontiers in Ecology and Evolution* 2022; 10 | Article 812804.
- De Menocal, P. B., «Climate and human evolution». *Science* 2011; 331 (6017): 540-542.
- Domínguez-Rodrigo, M., Baquedano, E., Organista, E., *et al.*, «Early Pleistocene faunivorous hominins were not kleptoparasitic, and this impacted the evolution of human anatomy and socio-ecology». *Scientific Reports* 2021; 11, 16135.
- Foster, F., Collard, M., «A Reassessment of Bergmann's Rule in Modern Humans». *PLoS One* 2013; 8 (8): e72269.
- Fricke, R. A., Green, E. L., Jenkins, S. I., Griffin, S. M., «The Influence of Nicotinamide on Health and Disease in the Central Nervous System». *International Journal of Tryptophan Research* 2018; 11.

- Haas, R., Watson, J., Buonasera, T., *et al.*, «Female hunters of the early Americas». *Scientific Advances* 2020; 6 (45): eabd0310.
- Henneberg, M., Sarafis, V., Mathersy, K., «Human adaptations to meat eating». *Human Evolution* 1998; 13 (3-4): 229-234.
- Hladik, C. M., Pasquet, P., «The human adaptations to meat eating: a reappraisal». *Human Evolution* 2002; 17: 199-206.
- Janiak, M. C., «Digestive Enzymes of Human and Nonhuman Primates». *Evolutionary Anthropology* 2016; 25: 253-266.
- Joordens, J. C., d'Errico, F., Wesselingh, F. P., Munro, S., *et al.*, «*Homo erectus* at Trinil on Java used shells for tool production and engraving». *Nature* 2015; 518 (7538): 228-231.
- Leonard, W., Robertson M. L., «Evolutionary perspectives on human nutrition: the influence of brain and body size on diet and metabolism». *American Journal of Human Biology* 1994; 6: 77-88.
- , Snodgrass, J. J., Robertson, M. L., «Effects of brain evolution on human nutrition and metabolism». *Annual Review of Nutrition* 2007; 27: 311-327.
- Lieberman, D. E., *The Story of the Human Body. Evolution, Health and Disease*. Pantheon Books, 2013 [hay trad. cast.: *La historia del cuerpo humano: evolución, salud y enfermedad*. Pasado y Presente, 2014].
- Matsu'ura, S., Kondo, M., Danhara, T., *et al.*, «Age control of the first appearance datum for Javanese *Homo erectus* in the Sangiran area». *Science* 2020; 376 (6474): 210-214.
- Narita, Y., Oda, S.-I., Takenaka, O., *et al.*, «Lineage-specific duplication and loss of pepsinogen genes in hominoid evolution». *Journal of Molecular Evolution* 2010; 70 (4): 313-324.
- O'Connell, J. F., Hawkes, K., Lupo, K. D., Blurton Jones, N. G., «Male strategies and Plio-Pleistocene archaeology». *Journal of Human Evolution* 2002; 43 (6): 831-872.
- Owen-Smith, N., «Woody plants, browsers and tannins in southern African savannas». *South African Journal of Science* 1993; 89: 505-510.
- , *Only in Africa. The Ecology of Human Evolution*. Cambridge University Press, 2021.
- Passey, B. H., Levin, N. E., Cerling, T. E., Brown, F. H., Eiler, J. M., «High-temperature environments of human evolution in East Africa based on bond ordering in paleosol carbonates». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2010; 107 (25): 11245-11249.

- Perry, G., Dominy, N., Claw, K., *et al.*, «Diet and the evolution of human amylase gene copy number variation». *Nature Genetics* 2007; 39 (10): 1256-1260.
- , Kistler, L., Kelaita, M. A., Sams, A. J., «Insights into hominin phenotypic and dietary evolution from ancient DNA sequence data». *Journal of Human Evolution* 2015; 79: 55-63.
- Pontzer, H., Wood, B. M., «Effects of Evolution, Ecology, and Economy on Human Diet: Insights from Hunter-Gatherers and Other Small-Scale Societies». *Annual Review of Nutrition* 2021; 41 (1): 363-385.
- Tattersall, I., *Understanding Human Evolution*. Cambridge University Press, 2022.
- Thompson, J. C., Carvalho, S., Marean, C. W., Alemseged, Z., «Origins of the Human Predatory Pattern. The Transition to Large-Animal Exploitation by Early Hominins». *Current Anthropology* 2019; 60 (1): 1-23.
- Ungar P., *Evolution's bite. A Story of Teeth, Diet and Human Origins*. Princeton University Press, 2017.
- Vining, A. Q., Nunn, C. L., «Evolutionary change in physiological phenotypes along the human lineage». *Evolution, Medicine, and Public Health*, 2016 (1): 312-324.
- Walker, A., Zimmerman, M. R., Leakey, R. E., «A possible case of hypervitaminosis A in *Homo erectus*». *Nature* 1982; 296 (5854): 248-250.
- Will, M., Kandel, A. W., Conard, N. J., «Midden or Molehill: The Role of Coastal Adaptations in Human Evolution and Dispersal». *Journal of World Prehistory* 2019; 32: 33-72.
- Williams, A. C., Dunbar, R. I. M., «Big Brains, Meat, Tuberculosis, and the Nicotinamide Switches: Co-Evolutionary Relationships with Modern Repercussions?». *International Journal of Tryptophan Research* 2013; 6: 73-88.
- Withers, P. C., Cooper, C. E., Maloney, S. K., Bozinovic, F., Cruz-Nieto, A. P., *Ecological and Environmental Physiology of Mammals*. Oxford University Press, 2016.

CAPÍTULO 5. NACIDOS PARA CORRER

- Bastir, M., García-Martínez, D., Torres-Tamayo, N., *et al.*, «Rib cage anatomy in *Homo erectus* suggests a recent evolutionary origin of modern human body shape». *Nature Ecology and Evolution* 2020; 4 (9): 1178-1187.

- Bramble, D., Lieberman, D., «Endurance running and the evolution of Homo». *Nature* 2004; 432 (7015): 345-352.
- Cerling, T. E., Wynn, J. G., Andanje, S. A., Bird, M. I., *et al.*, «Woody cover and hominin environments in the past 6 million years». *Nature* 2011; 476: 51-56.
- Coyle, E. F., «Physiological regulation of marathon performance». *Sports Medicine* 2007; 37: 306-311
- Hora, M., Pontzer, H., Struška, M., Entin, P., Sládek V., «Comparing walking and running in persistence hunting». *Journal of Human Evolution* 2022; 172, 103247.
- Liebenberg, L., «The relevance of persistence hunting to human evolution». *Journal of Human Evolution* 2008; 55 (6): 1156-1159.
- Lieberman, D. E., *The Story of the Human Body: Evolution, Health, and Disease*. Pantheon Books, 2013 [hay trad. cast.: *La historia del cuerpo humano: evolución, salud y enfermedad*. Pasado y Presente, 2014].
- , *Exercised: The Science of Physical Activity, Rest and Health*. Allen Lane, 2020.
- , Bramble, D. M., «The evolution of marathon running capabilities in Humans». *Sports Medicine* 2007; 37: 288-290
- Mariño, X., «Los caballos ríen mal». *Mètode* 2021, 108. Ciencia ciudadana - Volumen 1.
- O'Neill, M. C., Umberger, B. R., Holowka, N. B., Larson, S. G., Reiser, P. J., «Chimpanzee super strength and human skeletal muscle evolution». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2017; 114 (28): 7343-7348.
- Ruxton, G. D., Wilkinson, D. M., «Thermoregulation and endurance running in extinct hominins: Wheeler's models revisited». *Journal of Human Evolution* 2011; 61: 169-175
- Sockol, M. D., Raichlen, D., Pontzer, H. D., «Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2007; 104 (30): 12265-12269.
- Studel-Numbers, K. L., Wall-Scheffler, C. M., «Optimal running speed and the evolution of hominin hunting strategies». *Journal of Human Evolution* 2009; 56: 355-360
- Vining, A. Q., Nunn, Ch. L., «Evolutionary change in physiological phenotypes along the human lineage Evolution». *Medicine and Public Health* 2016; 2016 (1): 312-324.

Yegian, A. K., Tucker, Y., Gillinov, S., Lieberman, D. E., «Shorter distal forelimbs benefit bipedal walking and running mechanics: Implications for hominin forelimb evolution». *American Journal of Physical Anthropology* 2021; 175 (3): 589-598.

CAPÍTULO 6. EL PRIMATE DESNUDO

Adelman, S., Taylor, C. R., Heglund, N. C., «Sweating on paws and palms: what is its function?». *The American Journal of Physiology* 1975; 229 (5): 1400-1402.

Aldea, D., Atsuta, Y., Kokalari, B., *et al.*, «Repeated mutation of a developmental enhancer contributed to human thermoregulatory evolution». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2021; 118 (16): e2021722118.

—, Kamberov, Y. G., «En1 sweat we trust: How the evolution of an Engrailed 1 enhancer made humans the sweatiest ape». *Temperature (Austin)* 2022; 9 (4): 303-305.

Best, A., Kamilar, J. M. «The evolution of eccrine sweat glands in human and nonhuman primates». *Journal of Human Evolution* 2018; 117: 33-43.

—, Lieberman, D. E., Kamilar, J. M., «Diversity and evolution of human eccrine sweat gland density». *Journal of Thermal Biology* 2019; 84: 331-338.

Cerling, T. E., Wynn, J. G., Andanje, S. A., Bird, M. I., *et al.*, «Woody cover and hominin environments in the past 6 million years». *Nature* 2011; 476: 51-56.

Darwin, C., *The Descent of Man*. John Murray, 1871; 375-377 [hay trad. cast.: *El origen del hombre*, Crítica, 2009].

Dávid-Barrett, T., Dunbar, R. I. M., «Bipedality and hair loss in human evolution revisited: The impact of altitude and activity scheduling». *Journal of Human Evolution* 2016; 94: 72-82.

Fox, R. L., *El mundo clásico*. Crítica, 2007. [*The Classical World. An Epic History of Greece and Rome*, Penguin Books, 2005].

González, R. R., Cheuvront, S. N., Ely, B. R., *et al.*, «Sweat rate prediction equations for outdoor exercise with transient solar radiation». *Journal of Applied Physiology* 2012; 112 (8): 1300-1310.

Hardy, A., «Was Man More Aquatic in the Past?». *New Scientist* 1960; 7 (174): 642-645.

Hora, M., Pontzer, H., Wall-Scheffler, C. M., Sládek, V., «Dehydration and persistence hunting in *Homo erectus*». *Journal of Human Evolution* 2020;

138, 102682.

- Jablonski, N. G., «Origen de la piel desnuda». *Investigación y Ciencia* 2010; abril 2010: 22-29.
- , Chaplin, G., «The colours of humanity: the evolution of pigmentation in the human lineage». *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 2017; 372: 20160349.
- Kamberov, Y. G., Guhan, S. M., DeMarchis, A., Jiang, J., *et al.*, «Comparative evidence for the independent evolution of hair and sweat gland traits in primates». *Journal of Human Evolution* 2018 (125): 99-105.
- , Karlson, E. K., Kamberova, G. L., *et al.*, «A genetic basis of variation in eccrine sweat gland and hair follicle density». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2015, 112 (32): 9932-9937.
- Lieberman, D. E., *The Story of the Human Body: Evolution, Health, and Disease*. Pantheon Books, 2013 [hay trad. cast.: *La historia del cuerpo humano: evolución, salud y enfermedad*. Pasado y Presente, 2014].
- Morgan, E., *The Aquatic Ape Hypothesis*. Souvenir Press, 1997.
- Morris, D., *The Naked Ape*. Jonathan Cape Publishing, 1967 [hay trad. cast.: *El mono desnudo*, Plaza & Janés, Barcelona, 1996].
- Passey, B. H., Levin, N. E., Cerling, T. E., Brown, F. H., Eiler, J. M., «High-temperature environments of human evolution in East Africa based on bond ordering in paleosol carbonates». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2010; 107 (25): 11245-11249.
- Pontzer, H., Brown, M. H., Wood, B. M., *et al.*, «Evolution of water conservation in humans». *Current Biology* 2021; 31 (8): 1804-1810.e5.
- Reed, D. L., Light, J. E., Allen, J. M., Kirchman, J. J., «Pair of lice lost or parasites regained: the evolutionary history of anthropoid primate lice». *BMC Biology* 2007; 5:7.
- Rosinger, A. Y., «Biobehavioral variation in human water needs: How adaptations, early life environments, and the life course affect body water homeostasis». *American Journal of Human Biology* 2020; 32: e23338.
- Ruxton, G. D., Wilkinson, D. M., «Avoidance of overheating and selection for both hair loss and bipedality in hominins». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2011; 108 (52): 20965-20969.
- Wheeler, P. E., «The evolution of bipedality and loss of functional body hair in hominids». *Journal of Human Evolution* 1984; 13: 91-98.

- Bermúdez de Castro, J. M., *Dioses y mendigos. La gran odisea de la evolución humana*. Crítica, 2021.
- Brittingham, A., Hren, M. T., Hartman, G., *et al.*, «Geochemical Evidence for the Control of Fire by Middle Palaeolithic Hominins». *Scientific Reports* 2019; 9, 15368.
- Carmody, R. N., Weintraub, G. S., Wrangham, R. W., «Energetic consequences of thermal and nonthermal food processing». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2011; 108 (48): 19199-19203.
- Carrancho, Á., *El fuego nos hizo humanos*. Origen, Cuadernos de Atapuerca, n.º 2; 2018.
- Fonseca-Azevedo, K., Herculano-Houzel, S., «Metabolic constraint imposes tradeoff between body size and number of brain neurons in human evolution». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2012; 109 (45): 18571-18576.
- Gao, X., Zhang, S., Yue Zhang, Y., Chen, F., «Evidence of Hominin Use and Maintenance of Fire at Zhoukoudian». *Current Anthropology* 2017; 58: S16, S267-S277
- Goñi, F., «La cocina como predigestión». Cuaderno de Cultura Científica, 3 de noviembre de 2011. <https://culturacientifica.com/2011/11/03/la-cocina-como-predigestion/>
- Goren-Inbar, N., Alperson, N., Kislev, M. E., *et al.*, «Evidence of Hominin Control of Fire at Gesher Benot Ya'aqov, Israel». *Science* 2004, 304 (5671): 725-727.
- Groopman, E. E., Carmody, R. N., Wrangham, R. W., «Cooking increases net energy gain from a lipid-rich food». *American Journal of Physical Anthropology* 2015; 156: 11-18.
- Hardy, K., Brand-Miller, J., Brown, K. D., Thomas, M. G., Copeland, L., «The importance of dietary carbohydrate in human evolution». *Quarterly Review of Biology* 2015; 90 (3): 251-268.
- Hlubik, S., Cutts, R., Braun, D. R., Berna, F., Feibel, C. S., Harris, J. W. K., «Hominin fire use in the Okote member at Koobi Fora, Kenya: New evidence for the old debate». *Journal of Human Evolution* 2019; 133: 214-229.
- Janiak, M. C., «Digestive Enzymes of Human and Nonhuman Primates». *Evolutionary Anthropology* 2016; 25 (5): 253-266.
- Koebnick, C., Strassner, C., Hoffmann, I., Leitzmann, C., «Consequences of a long-term raw food diet on body weight and menstruation: results of a

- questionnaire survey». *Annals of Nutrition and Metabolism* 1999; 43 (2): 69-79.
- Larbey, C., Mentzer, S. M., Ligouis, B., Wurz, S., Jones, M. K., «Cooked starchy food in hearths ca. 120 kya and 65 kya (MIS 5e and MIS 4) from Klasies River Cave, South Africa». *Journal of Human Evolution* 2019; 131: 210-227.
- Organ, Ch., Nunn, Ch. L., Machanda, Z., Wrangham, R. W., «Phylogenetic rate shifts in feeding time during the evolution of *Homo*». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2011; 108 (35): 14555-14559.
- Perry, G. H., Kistler, L., Kelaita, M. A., Sams, A. J., «Insights into hominin phenotypic and dietary evolution from ancient DNA sequence data». *Journal of Human Evolution* 2015; 79: 55-63.
- Scott, A. C., *Burning Planet. The Story of Fire Through Time*. Oxford University Press, 2018 [hay trad. cast.: *Planeta en llamas. La historia del fuego a través del tiempo*. Galaxia Gutenberg, 2020].
- Stedman, H. H., Kozyak, B. W., Nelson, A., *et al.*, «Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the human lineage». *Nature* 2004; 428 (6981): 415-418.
- Stepka, Z., Azuri, I., Horwitz, L. K., Chazan, M., Natalio, F., «Hidden signatures of early fire at Evron Quarry (1.0 to 0.8 Mya)». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2022; 119 (25): e2123439119.
- Ungar, P. S., «Dental evidence for the reconstruction of diet in African early *Homo*». *Current Anthropology* 2012; 53 (suppl. 6): S318-S329.
- Van Casteren, A., Codd, J. R., Kupczik, K., *et al.*, «The cost of chewing: The energetics and evolutionary significance of mastication in humans». *Science Advances* 2022; 8, eabn8351.
- Wadley, L., Backwell, L., D'Errico, F., Sievers, C., «Cooked starchy rhizomes in Africa 170 thousand years ago». *Science* 2020; 367 (8791): 87-91.
- Walker, M. J., Van der Made, J., «A view from a cave: Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar (Caravaca de la Cruz, Murcia, southeastern Spain). Reflections on fire, technological diversity, environmental exploitation, and palaeoanthropological approaches». *Human Evolution* 2016; 31: 1-67.
- Wrangham, R. W., *Catching Fire: How Cooking Made Us Human*. Basic Books, 2009.
- , «Control of Fire in the Paleolithic: Evaluating the Cooking Hypothesis». *Current Anthropology* 2017; 58 (S16): S303-S313

Zohar, I., Alpersón-Afil, N., Goren-Inbar, N., *et al.*, «Evidence for the cooking of fish 780,000 years ago at Gesher Benot Ya'aqov, Israel». *Nature Ecology & Evolution* 2022; 6 (12): 2016-2028.

CAPÍTULO 8. EL FUEGO INTERIOR

Bartsiokas, A., Arsuaga, J. L., «Hibernation in hominins from Atapuerca, Spain half a million years ago». *L'Anthropologie* 2020; 124 (5) 102797.

Bermúdez de Castro, J. M., Bermúdez de Castro, E., *Pequeños pasos. Creciendo desde la Prehistoria*. Crítica, 2017.

Bier, D. M., «5, The Energy Costs of Protein Metabolism: Lean and Mean on Uncle Sam's Team». En: *Institute of Medicine (US) Committee on Military Nutrition Research. The Role of Protein and Amino Acids in Sustaining and Enhancing Performance*. Washington (DC): National Academies Press (US), 1999.

Butte, N. F., «Fat intake of children in relation to energy requirements». *American Journal of Clinical Nutrition* 2000; 72 (5 Suppl): 1246S-1252S.

Frayn, K. N., *Understanding Human Metabolism*. Harvard University Press, 2022.

Gurven, M. D., Trumble, B. C., Stieglitz, J., *et al.*, «High resting metabolic rate among Amazonian forager-horticulturalists experiencing high pathogen burden». *American Journal of Physical Anthropology* 2016; 161: 414-425.

Isler, K., Van Schaik, C. P., «How our ancestors broke through the grey ceiling: Comparative evidence for cooperative breeding in early *Homo*». *Current Anthropology* 2012; 53 (Suppl 6): S453-S465.

Kuzawa, C. W., Chugani, H. T., Grossman, L. I., *et al.*, «Metabolic costs and evolutionary implications of human brain development». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2014; 111 (36): 13010-13015.

McNab, B. K., *Extreme Measures. The Ecological Energetics of Birds and Mammals*. The University of Chicago Press, 2012.

Petanjek, Z., Judaš, M., Šimic, G., *et al.*, «Extraordinary neoteny of synaptic spines in the human prefrontal cortex». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2011; 108 (32): 13281-6.

Pontzer, H., «Energy expenditure in humans and other primates; a new synthesis». *Annual Review of Anthropology* 2015. 44: 169-187.

—, *Burn. The Misunderstood Science of Metabolism*. Allen Lane, 2011.

—, Brown, M., Raichlen, D., *et al.*, «Metabolic acceleration and the evolution of human brain size and life history». *Nature* 2016; 533 (7603): 390-392.

- , Raichlen, D. A., Gordon, A. D., *et al.*, «Primate energy expenditure and life history». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2014; 111 (4): 1433-1437.
- Protsiv, M., Ley, C., Lankester, J., Hastie, T., Parsonnet, J., «Decreasing human body temperature in the United States since the industrial revolution». *ELife* 2020; 9: e49555.
- Ríos, L., Sleeper, M. M., Danforth, M. D., *et al.*, «The aorta in humans and African great apes, and cardiac output and metabolic levels in human evolution». *Scientific Reports* 2023; 13 (1): 6841.
- Thurber, C., Dugas, L. R., Ocobock, C., *et al.*, «Extreme events reveal an alimentary limit on sustained maximal human energy expenditure». *Science Advances* 2019; 5 (6) eaaw0341.
- Wang, Z. M., Ying, Z., Bosy-Westphal, A., *et al.*, «Specific metabolic rates of major organs and tissues across adulthood: evaluation by mechanistic model of resting energy expenditure». *American Journal of Clinical Nutrition* 2010; 92 (6): 1369-1377.

CAPÍTULO 9. LEJOS DEL PARAÍSO

- Agustí, J., *Genes, cerebros y símbolos. Las raíces de la naturaleza humana*. Tusquets, 2021.
- Arsuaga, J. L., *Nuestro cuerpo. Siete millones de años de evolución*. Ediciones Destino, 2023.
- Bermúdez de Castro, J. M., *Dioses y mendigos. La gran odisea de la evolución humana*. Crítica, 2021.
- , «Los humanos», en Briones, C., Fernández Soto, A. y Bermúdez de Castro, J. M.: *Orígenes. El universo, la vida, los humanos*. Crítica, 2015.
- , Martínón-Torres, M., «The origin of the *Homo sapiens* lineage: When and where?». *Quaternary International* 2022; 634: 1-13.
- Bilsborough, S., Mann, N., «A review of issues of dietary protein intake in humans». *International Journal of Sport Nutrition and Exercise Metabolism* 2006; 16 (2): 129-152.
- Boyd, R., Silk, J., *How Humans Evolved* (9.^a ed.). W. W. Norton & Company, 2021.
- Cartmill, M., Smith, F. H., *The Human Lineage* (2.^a ed.). (Foundation of Human Biology). Wiley-Blackwell, 2022.
- Détroit, F., Mijares, A. S., Corny, J., *et al.*, «A new species of *Homo* from the Late Pleistocene of the Philippines». *Nature* 2019; 568 (7751): 181-186.

- Fiorenza, L., Benazzi, S., Henry, A. G., *et al.*, «To meat or not to meat? New perspectives on Neanderthal ecology». *American Journal of Physical Anthropology* 2015; 156 (suppl 59): 43-71.
- Gómez-Olivencia, A., Sala, N., Núñez-Lahuerta, C., *et al.*, «First data of Neanderthal bird and carnivore exploitation in the Cantabrian Region (Axlor; Barandiaran excavations; Dima, Biscay, Northern Iberian Peninsula)». *Scientific Reports* 2018; 8, 10551.
- Jaouen, K., Richards, M. P., Le Cabec, A., *et al.*, «Exceptionally high ¹⁵N values in collagen single amino acids confirm Neandertals as high-trophic level carnivores». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2019; 116 (11): 4928-4933.
- Johnson, R. E., Kark, R. M., «Environment and food intake in man». *Science* 1947; 105 (2728): 378-379.
- Lahtinen, M., Clinnick, D., Mannermaa, K., *et al.*, «Excess protein enabled dog domestication during severe Ice Age winters». *Scientific Reports* 2021; 11 (1): 7.
- Lalueza-Fox, C., Römpler, H., Caramelli, D., *et al.*, «A Melanocortin 1 Receptor Allele Suggests Varying Pigmentation Among Neanderthals». *Science* 2007; 318 (5855): 1453-1455.
- Montoliu, L., *Genes de colores*. Next Door Publishers, 2022.
- Ocobock, C., Lacy, S., Niclou, A., «Between a rock and a cold place: Neanderthal biocultural cold adaptations». *Evolutionary Anthropology* 2021; 30 (4): 262-279.
- Pearce, E., Dunbar, R., «Latitudinal variation in light levels drives human visual system size». *Biology Letters* 2012; 8 (1): 90-93.
- Rizal, Y., Westaway, K. E., Zaim, Y., *et al.*, «Last appearance of *Homo erectus* at Ngandong, Java, 117,000–108,000 years ago». *Nature* 2020; 577 (7790): 381-385.
- Stegmann, A. T. Jr., «Human cold adaptation: An unfinished agenda». *American Journal of Human Biology* 2007; 19 (2): 218-227.
- , Cerny, F. J., Holliday, T. W., «Neanderthal Cold Adaptation: Physiological and Energetic Factors». *American Journal of Human Biology* 2002; 14: 566-583.
- Sutikna, T., Tocheri, M., Morwood, M., *et al.*, «Revised stratigraphy and chronology for *Homo floresiensis* at Liang Bua in Indonesia». *Nature* 2016; 532 (7599): 366-369.
- Sykes, R. W., *Kindred: Neanderthal Life, Love, Death and Art*. Bloomsbury Sigma, 2020.

- Tattersall, I., *Understanding Human Evolution*. Cambridge University Press, 2021.
- Vallverdú, J., Alonso, S., Bargalló, A. *et al.*, «Combustion structures of archaeological level O and mousterian activity areas with use of fire at the Abric Romaní rockshelter (NE Iberian Peninsula)». *Quaternary International* 2012; 247: 313-324.

CAPÍTULO 10. GRANDES CABEZAS

- Agustí, J., *Genes, cerebros y símbolos. Las raíces de la naturaleza humana*. Tusquets, 2021.
- Aiello, L. C., Wheeler, P., «The expensive-tissue hypothesis—the brain and the digestive system in human and primate evolution». *Current Anthropology* 1995; 36: 199-221.
- Attwell, D., Laughlin, S. B., «An Energy Budget for Signaling in the Grey Matter of the Brain». *Journal of Cerebral Blood Flow & Metabolism* 2001; 21 (10): 1133-1145.
- Bailey, D. H., Geary, D. C., «Hominid Brain Evolution. Testing Climatic, Ecological and Social Competition Models». *Human Nature* 2009; 20: 67-79.
- Barros, L. F., Brown, A., Swanson, R. A., «Glia in brain energy metabolism: A perspective». *Glia* 2018; 66 (6): 1134-1137.
- Boyd, R., Silk J., *How Humans Evolved* (9.^a ed.). W. W. Norton & Company, 2021.
- DeCasien, A., Williams, S., Higham, J., «Primate brain size is predicted by diet but not sociality». *Nature Ecology and Evolution* 2017; 1, 0112.
- DeSilva, J., *First Steps: How Walking Upright Made Us Human*. Harper, 2021.
- Dunbar, R. I., «The social brain hypothesis and its implications for social evolution». *Annals of Human Biology* 2009; 36 (5): 562-572.
- , Shultz, S., «Why are there so many explanations for primate brain evolution?». *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 2017; 37220160244.
- Fonseca-Azevedo, K., Herculano-Houzel, S., «Metabolic constraint imposes tradeoff between body size and number of brain neurons in human evolution». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2012; 109 (45): 18571-18576.
- Fu, X., Giavalisco, P., Liu, X., *et al.*, «Rapid metabolic evolution in human prefrontal cortex». *Proceedings of the National Academy of Sciences*

- 2011; 108 (15): 6181-6186.
- Haile-Selassie, Y., Melillo, S. M., Vazzana, A., Benazzi, S., Ryan, T. M., «A 3.8-million-year-old hominin cranium from Woranso-Mille, Ethiopia». *Nature* 2019; 573 (7773): 214-219.
- Harris, J. J., Jolivet, R., Attwell, D., «Synaptic energy use and supply». *Neuron* 2012; 75 (5): 762-777.
- Herculano-Houzel, S., *The Human Advantage. How our Brains Became Remarkable*. MIT Press, 2016.
- Hoxha, E., Tempia, F., Lippiello, P., Miniaci, M. C., «Modulation, Plasticity and Pathophysiology of the Parallel Fiber-Purkinje Cell Synapse». *Frontiers in Synaptic Neuroscience* 2016; 8: 35.
- Isler, K., Van Schaik, C. P., «Metabolic costs of brain size evolution». *Biology Letters* 2006; 2 (4): 557-560.
- , «The Expensive Brain: a framework for explaining evolutionary changes in brain size». *Journal of Human Evolution* 2009; (4): 392-400.
- Jasanoff, A., *The Biological Mind. How Brain, Body and Environment Collaborate to Make us Who We Are*. Basic Books, 2018.
- Karbowski, J., «Global and regional brain metabolic scaling and its functional consequences». *BMC Biol* 2007; 5, 18.
- Kuzawa, C. W., Chugani, H. T., Grossman, L. I., *et al.*, «Metabolic costs and evolutionary implications of human brain development». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2014; 111 (36): 13010-13015.
- Petanjek, Z., Judaš, M., Šimic, G., *et al.*, «Kostovic I., Extraordinary neoteny of synaptic spines in the human prefrontal cortex». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2011; 108 (32): 13281-13286.
- Pontzer, H., Brown, M., Raichlen, D., *et al.*, «Metabolic acceleration and the evolution of human brain size and life history». *Nature* 2016; 533: 390-392.
- Potts, R., «Evolution: Big brains explained». *Nature* 2011; 480: 43-44.
- Powell, J., Lewis, P. A., Roberts, N., García-Fiñana, M., Dunbar, R. I. M., «Orbital prefrontal cortex volume predicts social network size: an imaging study of individual differences in humans». *Proceedings of the Royal Society B* 2012; 279: 2157-2162.
- Reardon, P. K., Seidlitz, J., Vandekar, S., *et al.*, «Normative brain size variation and brain shape diversity in humans». *Science* 2018; 360 (6394): 1222-1227.
- Richerson, P. J., Boyd, R., «The human life history is adapted to exploit the adaptive advantages of culture». *Philosophical Transactions of the Royal*

- Society of London B* 2020; 375 (1803): 20190498.
- Seymour, R. S., Bosiocic, V., Snelling, E. P., «Fossil skulls reveal that blood flow rate to the brain increased faster than brain volume during human evolution». *Royal Society Open Science* 2016; 3: 160305.
- Sherwood, C. C., Gómez-Robles, A., «Brain Plasticity and Human Evolution». *Annual Review of Anthropology* 2017; 46: 399-419.
- Shultz, S., Nelson, E., Dunbar, R. I. M., «Hominin cognitive evolution: identifying patterns and processes in the fossil and archaeological record». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 2012; 367: 2130-2140.
- Suwa, G., Asfaw, B., Kono, R. T., Kubo, D., Lovejoy, C. O., White, T. D., «The *Ardipithecus ramidus* skull and its implications for Hominid Origins». *Science* 2009; 326 (5949): 68-68e7.
- Von Bartheld, C. S., Bahney, J., Herculano-Houzel, S., «The search for true numbers of neurons and glial cells in the human brain: A review of 150 years of cell counting». *Journal of Comparative Neurology* 2016; 524 (18): 3865-3895.

CAPÍTULO 11. NOCIONES DE ECONOMÍA DOMÉSTICA

- Aiello, L. C., Wheeler, P., «The Expensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution». *Current Anthropology* 1995; 36 (2): 199-221.
- Barrickman, N. L., Bastian, M. L., Isler, K., Van Schaik, C. P., «Life history costs and benefits of encephalization: a comparative test using data from long-term studies of primates in the wild». *Journal of Human Evolution* 2008; 54 (5): 568-590.
- Boyd, R., Silk, J., *How Humans Evolved* (9.^a ed.). W. W. Norton & Company, 2021.
- Burkart, J. M., Hrdy, S. B., Van Schaik, C. P., «Cooperative breeding and human cognitive evolution». *Evolutionary Anthropology* 2009; 18: 175-186.
- Heim, N. A., Knope, M. L., Schaal, E. K., Wang, S. C., Payne, J. L., «Cope's rule in the evolution of marine animals». *Science* 2015; 347 (3224): 867-870.
- Heldstab, S. A., Van Schaik, C. P., Isler, K., «Being fat and smart: A comparative analysis of the fat-brain trade-off in mammals». *Journal of Human Evolution* 2016; 100: 25-34.

- Jones, J. H., «Primates and the evolution of long, slow life histories». *Current Biology* 2011; 21 (18): R708-R717.
- Kaplan, H., Hill, K., Lancaster, J., Hurtado, A. M., «A theory of human life history evolution: Diet, intelligence, and longevity». *Evolutionary Anthropology* 2000; 9 (4): 156-185.
- Kraft, T. S., Venkataraman, V. V., Wallace, I. J., *et al.*, «The energetics of uniquely human subsistence strategies». *Science* 2021; 374 (6575): eabf0130.
- Kuzawa, C. W., Chugani, H. T., Grossman, L. I., *et al.*, «Metabolic costs and evolutionary implications of human brain development». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2014; 111 (36): 13010-13015.
- Leonard, W., Robertson, M. L., «Evolutionary perspectives on human nutrition: the influence of brain and body size on diet and metabolism». *American Journal of Human Biology* 1994; 6: 77-88.
- Miller, I. F., Churchill, S. E., Nunn, C. L., «Speeding in the slow lane: Phylogenetic comparative analyses reveal that not all human life history traits are exceptional». *Journal of Human Evolution* 2019; 130: 36-44.
- Navarrete, A., Van Schaik, C. P., Isler, K., «Energetics and the evolution of human brain size». *Nature* 2011; 480: 91-94.
- Pontzer, H., *Burn. The Misunderstood Science of Metabolism*. Allen Lane, 2021.
- , Brown, M., Raichlen D., *et al.*, «Metabolic acceleration and the evolution of human brain size and life history». *Nature* 2016; 533: 390-392.
- , McGrosky, A., «Balancing growth, reproduction, maintenance, and activity in evolved energy economies». *Current Biology* 2022; 32 (12): R709-R719.
- Redman, L. M., Smith, S. R., Burton, J. H., *et al.*, «Metabolic Slowing and Reduced Oxidative Damage with Sustained Caloric Restriction Support the Rate of Living and Oxidative Damage Theories of Aging». *Cell Metabolism* 2018; 27 (4): 805-815.
- Sadhir, S., Pontzer, H., «Impact of energy availability and physical activity on variation in fertility across human populations». *Journal of Physiological Anthropology* 2023; 42 (1): 1.
- Shattuck, M. R., Williams, S. A., «Arboreality has allowed for the evolution of increased longevity in mammals». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2010; 107: 4635-4639.
- Wells, C. K., «The Capital Economy in Hominin Evolution: How Adipose Tissue and Social Relationships Confer Phenotypic Flexibility and

Resilience in Stochastic Environments». *Current Anthropology* 2012; 53: S6, S466-S478.

CAPÍTULO 12. CRECED

- Aronoff, J. E., Ragin, A., Wu, C., *et al.*, «Why do humans undergo an adiposity rebound? Exploring links with the energetic costs of brain development in childhood using MRI-based 4D measures of total cerebral blood flow». *International Journal of Obesity* 2022; 46: 1044-1050.
- Bermúdez de Castro, J. M., Bermúdez de Castro, E., *Pequeños pasos. Creciendo desde la Prehistoria*. Crítica, 2017.
- Blakemore, S.-J., *Inventing Ourselves: The Secret Life of the Teenage Brain*. Public Affairs, 2018.
- Boyd, R., Silk, J., *How Humans Evolved* (9.^a ed.). W. W. Norton & Company, 2021.
- Butte, N., King, J., «Energy requirements during pregnancy and lactation». *Public Health Nutrition* 2005; 8 (7a): 1010-1027.
- DeSilva, J., *First Steps: How Walking Upright Made Us Human*. Harper, 2021.
- Dunsworth, H. M., Warrener, A. G., Deacon, T., Ellison, P. T., Pontzer, H., «Metabolic hypothesis for human altriciality». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2012; 109 (38): 15212-15216.
- Foulkes, L., Blakemore, S. J., «Studying individual differences in human adolescent brain development». *Nature Neuroscience* 2018; 21, 315-323.
- Frisch, R. E., McArthur, J. W., «Menstrual cycles: fatness as a determinant of minimum weight for height necessary for their maintenance or onset». *Science* 1974; 185 (4155): 949-951.
- Gurven, M., Walker, R., «Energetic demand of multiple dependents and the evolution of slow human growth». *Proceedings of the Royal Society B*, 2006; 273 (1588): 835-841.
- Isler, K., Van Schaik, C. P., «The Expensive Brain: a framework for explaining evolutionary changes in brain size». *Journal of Human Evolution* 2009; 57 (4): 392-400.
- Kaplan, H., «Evolutionary and Wealth Flows Theories of Fertility: Empirical Tests and New Models». *Population and Development Review* 1994; 20 (4): 753-791.
- Kuzawa, C. W., Chugani, H. T., Grossman, L. I., *et al.*, «Metabolic costs and evolutionary implications of human brain development». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2014; 111 (36): 13010-13015.

- Lieberman, D. E., *The Story of the Human Body. Evolution, Health and Disease*. Pantheon Books, 2013 [hay trad. cast.: *La historia del cuerpo humano: evolución, salud y enfermedad*. Pasado y Presente, 2014].
- Martin, R., *How We Do It. The Evolution and Future of Human Reproduction*. Basic Books, 2013.
- Miller, D. J., Duka, T., Stimpson, C. D., *et al.*, «Prolonged myelination in human neocortical evolution». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2012; 109 (41): 16480-16485.
- Oatridge, A., Holdcroft, A., Saeed, N., Hajnal, J., Puri, B., Fusi, L., Bydder, G., «Change in brain size during and after pregnancy: Study in healthy women and women with preeclampsia». *American Journal of Neuroradiology* 2002; 23: 19-26.
- Petanjek, Z., Judaš, M., Šimic, G., *et al.*, «Extraordinary neoteny of synaptic spines in the human prefrontal cortex». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2011; 108 (32): 13281-13286.
- Pontzer, H., Yamada, Y., Sagayama, H., *et al.*, «Daily energy expenditure through the human life course». *Science* 2021; 373 (6556): 808-812.
- Roberts, S. B., Young, V. R., «Energy costs of fat and protein deposition in the human infant». *American Journal of Clinical Nutrition* 1988; 48 (4): 951-955.
- Rosenberg, K. R., «The Evolution of Human Infancy: Why It Helps to Be Helpless». *Annual Review of Anthropology* 2021; 50: 423-440.
- Sherwood, C. C., Gómez-Robles, A., «Brain Plasticity and Human Evolution». *Annual Review of Anthropology* 2017; 46: 399-419.
- Tattersall, I., *Understanding Human Evolution*. Cambridge University Press, 2022.
- Thurber, C., Dugas, L. R., Ocobock, C., *et al.*, «Extreme events reveal an alimentary limit on sustained maximal human energy expenditure». *Science Advances* 2019; 5 (6) eaaw0341.
- Van Raaij, J. M., Schonk, C. M., Vermaat-Miedema, S. H., Peek, M. E., Hautvast, J. G., «Energy cost of lactation, and energy balances of well-nourished Dutch lactating women: reappraisal of the extra energy requirements of lactation». *The American Journal of Clinical Nutrition* 1991; 53 (3): 612-619.
- Walhovd, K. B., Johansen-Berg, H., Káradóttir, R. T., «Unraveling the secrets of white matter--bridging the gap between cellular, animal and human imaging studies». *Neuroscience* 2014; 276: 2-13.

CAPÍTULO 13. MULTIPLICAO S

- Arsuaga, J. L., *Nuestro cuerpo. Siete millones de años de evolución*. Ediciones Destino, 2023.
- Bermúdez de Castro, J. M., Bermúdez de Castro, E., *Pequeños pasos. Creciendo desde la Prehistoria*. Crítica, 2017.
- Bloom, P., *Psych: The Story of the Human Mind*. Harper Collins, 2023.
- Boehm, C., *Moral Origins: Social Selection and the Evolution of Virtue, Altruism, and Shame*. Basic Books, 2012.
- Burkart, J. M., Hrdy, S. B., Van Schaik, C. P., «Cooperative breeding and human cognitive evolution». *Evolutionary Anthropology* 2009; 18: 175-186.
- De Waal, F. B., Gavrilets, S., «Monogamy with a purpose». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2013; 110 (38): 15167-15168.
- Dunsworth, H., Buchanan, A., «Sex makes babies». Aeon, 9/Agosto/2017 <https://aeon.co/essays/i-think-i-know-where-babies-come-from-therefore-i-am-human>
- Emery Thompson, M., Georgiev, A. V. «The High Price of Success: Costs of Mating Effort in Male Primates». *International Journal of Primatology* 2014; 35: 609-627.
- García Leal, A., *La conjura de los machos. La visión evolucionista de la sexualidad humana*. Tusquets, 2005.
- Gavrilets, S., «Human origins and the transition from promiscuity to pair-bonding». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2012; 109 (25): 9923-9928.
- , «On the evolutionary origins of the egalitarian syndrome». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2012; 109 (35): 14069-14074.
- Gettler, L. T., McDade, T. W., Feranil, A. B., Kuzawa, C. W., «Longitudinal evidence that fatherhood decreases testosterone in human males». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2011, 108 (39): 16194-16199.
- Hassett, B., *Growing Up Human: The Evolution of Childhood*. Bloomsbury Sigma, 2022.
- Hrdy, S. B., *Mothers and Others. The Evolutionary Origins of Mutual Understanding*. Harvard University Press, 2009.
- Isler, K., Van Schaik, C. P., «How Our Ancestors Broke through the Gray Ceiling: Comparative Evidence for Cooperative Breeding in Early Homo». *Current Anthropology* 2012; 53 (S6): S453-S465.

- Konrad, C. M., Frasier, T. R., Whitehead, H., Gero S., «Kin selection and allocare in sperm whales». *Behavioral Ecology*, 2019; 30 (1): 194-201.
- Labuda, D., Lefebvre, J. F., Nadeau, P., Roy-Gagnon, M. H., «Female-to-male breeding ratio in modern humans-an analysis based on historical recombinations». *American Journal of Human Genetics* 2010; 86 (3): 353-363.
- Lieberman, D. E., *The Story of the Human Body. Evolution, Health and Disease*. Pantheon Books, 2013 [hay trad. cast.: *La historia del cuerpo humano: evolución, salud y enfermedad*. Pasado y Presente, 2014].
- Lukas, D., Clutton-Brock, T. H., «The evolution of social monogamy in mammals». *Science* 2013; 341: 526-530.
- Martin, R., *How We Do It. The Evolution and Future of Human Reproduction*. Basic Books, 2013.
- Miller, G., *The Mating Mind: How Sexual Choice Shaped the Evolution of Human Nature*. Heinemann, 2000.
- Morris, D., *The Naked Ape*. Delta, 1967 (reimpreso en 1999).
- Nattnass, S., Croft, D. P., Ellis, S., *et al.*, «Postreproductive killer whale grandmothers improve the survival of their grandoffspring». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2019; 116 (52): 26669-26673.
- O'Connell, J., Hawkes, F. K., Blurton Jones, N. G., «Grand-mothering and the evolution of *Homo erectus*». *Journal of Human Evolution* 1999; 36: 561-585.
- Opie, C., Atkinson, Q. D., Dunbar, R. I., Shultz, S., «Male infanticide leads to social monogamy in primates». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2013; 110: 13328-13332.
- Pontzer, H., Brown, M., Raichlen, D., *et al.*, «Metabolic acceleration and the evolution of human brain size and life history». *Nature* 2016; 533: 390-392.
- Prum, R. O., *The Evolution of Beauty: How Darwin's Forgotten Theory of Mate Choice Shapes the Animal World – and Us*. Doubleday, 2017.
- Rosenberg, K. R., «The evolution of human infancy: Why it helps to be helpless». *Annual Review of Anthropology*, 2021; 50: 423-440.
- Schmitt, D. P., «Universal sex differences in the desire for sexual variety: Tests from 52 nations, 6 continents and 13 islands». *Journal of Personality and Social Psychology* 2003; 85 (1): 85.
- Suwa, G., Sasaki, T., Semaw, S., *et al.*, «Canine sexual dimorphism in *Ardipithecus ramidus* was nearly human-like». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2021; 118 (49): e2116630118.

- Tomasello, M., *Becoming Human. A Theory of Ontogeny*. Belknap Press, Harvard University Press, 2019.
- Williams, G. C., «Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence». *Evolution* 1957; 11: 398-411.
- Ziegler, T. E., Prudom, S. L., Schultz-Darken, N. J., Kurian, A. V., Snowdon, Ch. T., «Pregnancy weight gain: marmoset and tamarin dads show it too». *Biology Letters* 2006, 2: 181-183.

CAPÍTULO 14. HITOS EN EL TIEMPO

- Agustí, J., *Genes, cerebros y símbolos. Las raíces de la naturaleza humana*. Tusquets, 2021.
- Alemseged, Z., Spoor, F., Kimbel, W., *et al.*, «A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia». *Nature* 2006; 443, 296-301.
- Antón, S. C., Potts, R., Aiello, L. C., «Human evolution. Evolution of early Homo: an integrated biological perspective». *Science* 2014; 345 (6192): 1236828.
- Bermúdez de Castro, J. M., Bermúdez de Castro, E., *Pequeños pasos. Creciendo desde la Prehistoria*. Crítica, 2017.
- , Modesto-Mata, M., Martínón-Torres, M., «Brains, teeth and life histories in hominins: a review». *Journal of Anthropological Sciences* 2015; 93: 21-42.
- Briviescas, R. G., «Aging, Life History, and Human Evolution». *Annual Review of Anthropology* 2020; 49: 101-121.
- Burkart, J. M., Hrdy, S. B., Van Schaik, C. P., «Cooperative breeding and human cognitive evolution». *Evolutionary Anthropology* 2009; 18: 175-186.
- Cartmill, M., Smith, F. H., *The Human Lineage* (2.^a ed.). (Foundation of Human Biology). Wiley-Blackwell, 2022.
- Cofran, Z., DeSilva, J. M., «A neonatal perspective on Homo erectus brain growth», *Journal of Human Evolution* 2015; 81: 41-47.
- DeSilva, J., «A shift toward birthing relatively large infants early in human evolution». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2011; 108 (3): 1022-1027.
- , *First steps*. Harper-Collins, 2021.
- , Lesnik, J., «Chimpanzee neonatal brain size: Implications for brain growth in *Homo erectus*». *Journal of Human Evolution* 2006; 51 (2): 207-212.

- , Lesnik, J., «Brain size at birth throughout human evolution: A new method for estimating neonatal brain size in hominins». *Journal of Human Evolution*, 2008; 55 (6): 1064-1074.
- García-Martínez, D., Green, D. J., Bermúdez de Castro, J. M., «Evolutionary development of the Homo antecessor scapulae (Gran Dolina site, Atapuerca) suggests a modern-like development for Lower Pleistocene Homo». *Scientific Report* 2021; 11 (1): 4102.
- Gunz, P., Neubauer, S., Falk, D., *et al.*, «*Australopithecus afarensis* endocasts suggest ape-like brain organization and prolonged brain growth». *Scientific Advances* 2020; 6 (14): eaaz4729.
- Hrdy, S. B., *Mothers and Others. The Evolutionary Origins of Mutual Understanding*. Harvard University Press, 2009.
- Hublin, J.-J., Neubauer, S., Gunz, P., «Brain ontogeny and life history in Pleistocene hominins». *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 2015; 370: 20140062.
- Isler, K., Van Schaik, C. P., «How Our Ancestors Broke through the Gray Ceiling: Comparative Evidence for Cooperative Breeding in Early Homo». *Current Anthropology* 2012; 53 (S6): S453-S465.
- Lieberman, D. E., *The Story of the Human Body. Evolution, Health and Disease*. Pantheon Books, 2013 [hay trad. cast.: *La historia del cuerpo humano: evolución, salud y enfermedad*. Pasado y Presente, 2014].
- Martin, R. D., «Human Brain Evolution in an Ecological Context». *52nd James Arthur Lecture on the Evolution of the Human Brain*, 58. American Museum of Natural History, Nueva York, 1983.
- Modesto-Mata, M., *et al.*, «Early and Middle Pleistocene hominins from Atapuerca (Spain) show differences in dental developmental patterns». *American Journal of Biological Anthropology* 2022; 178 (2): 273-285.
- Monson, T. A., Weitz, A. P., Brasil, M. F., Hlusko, L. J., «Teeth, prenatal growth rates, and the evolution of human-like pregnancy in later *Homo*». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2022; 119 (41): e2200689119.
- Robson, S. L., Wood, B., «Hominin life history: reconstruction and evolution». *Journal of Anatomy* 2008; 212: 394-425.
- Rosenberg, K. R., «The evolution of human infancy: Why it helps to be helpless». *Annual Review of Anthropology* 2021; 50: 423-440.
- Schwartz, G. T., «Growth Development, and Life History throughout the Evolution of *Homo*». *Current Anthropology* 2012; 53 (S6): S395-S408.

Smith, T. M., Tafforeau, P., Reid, D. J., *et al.*, «Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2010; 107 (49): 20923-20928.

CAPÍTULO 15. LLENAD LA TIERRA

Almécija, S., *et al.*, «Fossil apes and human evolution». *Science* 2021; 372 (587): eabb4363.

Ardelean, C. F., Becerra-Valdivia, L., Pedersen, M. W., *et al.*, «Evidence of human occupation in Mexico around the Last Glacial Maximum». *Nature* 2020; 584: 87-92.

Bergström, A., Stringer, C., Hajdinjak, M., *et al.*, «Origins of modern human ancestry». *Nature* 2021; 590: 229-237.

Brutsaert, T. D., Kiyamu, M., Elias Revollendo, G., *et al.*, «Association of *EGLN1* gene with high aerobic capacity of Peruvian Quechua at high altitude». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2019; 116 (48): 24006-24011.

Byars, S. G., Ewbank, D., Govindaraju, D. R., Stearns, S. C., «Colloquium papers: Natural selection in a contemporary human population». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2010; 107 (Suppl 1): 1787-1792.

Chekalin, E., Rubanovich, A., Tatarinova, T. V., *et al.*, «Changes in Biological Pathways During 6,000 Years of Civilization in Europe». *Molecular Biology and Evolution*, 2019; 36 (1): 127-140.

Chen, F., Welker, F., Shen, C. C., *et al.*, «A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau». *Nature* 2019; 569 (7756): 409-412.

Couto-Silva, C. M., Nunes, K., Venturini, G., *et al.*, «Indigenous people from Amazon show genetic signatures of pathogen-driven selection». *Scientific Advances* 2023; 9 (10): eabo0234.

Fehren-Schmitz, L., Llamas, B., Lindauer, S., *et al.*, «A Re-Appraisal of the Early Andean Human Remains from Lauricocha in Peru». *PLoS One* 2015; 10 (6): e0127141.

Henrich, J., *The Secret of Our Success: How Culture Is Driving Human Evolution, Domesticating Our Species, and Making Us Smarter*. Princeton University Press, 2017.

Higham, T., *The World Before Us: How Science is Revealing a New Story of Our Human Origins*. Viking, 2021.

- Huerta-Sánchez, E., Jin, X., Asan, Bianba, Z., *et al.*, «Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA». *Nature* 2014; 512 (7513): 194-7.
- Ilardo, M. A., Moltke, I., Korneliussen, T. S., *et al.*, «Physiological and Genetic Adaptations to Diving in Sea Nomads». *Cell* 2018; 173 (3): 569-580. e15.
- Jacovas, V. C., Couto-Silva, C. M., Nunes, K., *et al.*, «Selection scan reveals three new loci related to high altitude adaptation in Native Andeans». *Scientific Reports* 2018; 8 (1): 12733.
- Klunk, J., Vilgalys, T. P., Demeure, C. E., *et al.*, «Evolution of immune genes is associated with the Black Death». *Nature* 2022; 611 (7935): 312-319.
- Laland, K., Brown, G., *Sense and Nonsense: Evolutionary Perspectives on Human Behaviour* (2.^a ed.). Oxford University Press, 2011.
- Milot, E., Mayer, F. M., Nussey, D. H., *et al.*, «Evidence for evolution in response to natural selection in a contemporary human population». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2011; 108 (41): 17040-17045.
- Ord, T., *The Precipice: Existential Risk and the Future of Humanity*. Hachette Books, 2020.
- Richerson, P., Boyd, R., *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*. The University of Chicago Press, 2004.
- Rodríguez Palenzuela, P., *¿Cómo entender a los humanos? Las bases biológicas del lenguaje, la cultura, la moral y el estatus*. Next Door Publishers, 2022.
- Rosas, A., *Origen y evolución de Homo sapiens*. CSIC-Catarata, 2022.
- Snyder-Beattie, A. E., Ord, T., Bonsall, M. B., «An upper bound for the background rate of human extinction». *Scientific Reports* 2019; 9: 11054.
- Solomon, S., *Future Humans. Inside the Science of Our Continuing Evolution*. Yale University Press, 2016.
- Tremblay, J. C., Ainslie, P. N., «Global and country-level estimates of human population at high altitude». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2021; 118 (18): e2102463118.
- Vidal, C. M., Lane, C. S., Asrat, A., *et al.*, «Age of the oldest known *Homo sapiens* from eastern Africa». *Nature* 2022; 601: 579-583.
- Zhang, X. L., Ha, B. B., Wang, S. J., *et al.*, «The earliest human occupation of the high-altitude Tibetan Plateau 40 thousand to 30 thousand years ago». *Science* 2018; 362 (6418): 1049-1051.

ANEXO II. CLIMA Y PAISAJE EN EL ESTE DE ÁFRICA

- Bond, W. J., Keeley, J. E., «Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems». *Trends in Ecology and Evolution* 2005, 20 (7): 387-394.
- Cerling, T. E., Wynn, J. G., Andanje, S. A., Bird, M. I., *et al.*, «Woody cover and hominin environments in the past 6 million years». *Nature* 2011, 476: 51-56.
- Dartnell, L., *Origins. How the Earth Made Us*. Vintage, 2019.
- De Menocal, P. B., «Climate and human evolution». *Science* 2011; 331 (6017): 540-542.
- Fritz, H., «Long-term field studies of elephants: understanding the ecology and conservation of a long-lived ecosystem engineer». *Journal of Mammalogy* 2017, 98 (3): 603-611.
- Owen-Smith, N., *Only in Africa. The Ecology of Human Evolution*. Cambridge University Press, 2021.

ANEXO III. BREVE HISTORIA DE LOS HOMININOS

- Bastir, M., García-Martínez, D., Torres-Tamayo, N., *et al.*, «Rib cage anatomy in *Homo erectus* suggests a recent evolutionary origin of modern human body shape». *Nature Ecology & Evolution* 2020; 4 (9): 1178-1187.
- Berger, L. R., Hawks, J., De Ruiter, D. J., *et al.*, «*Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa». *eLife* 2015; 4: e09560.
- Bergström, A., Stringer, C., Hajdinjak, M., *et al.*, «Origins of modern human ancestry». *Nature* 2021; 590, 229-237.
- Bermúdez de Castro, J. M., *Dioses y mendigos. La gran odisea de la evolución humana*. Crítica, 2021.
- , «Los humanos», en Briones, C., Fernández Soto, A., y Bermúdez de Castro, J. M., *Orígenes. El universo, la vida, los humanos*. Crítica, 2015.
- , Martínón-Torres, M., «The origin of the *Homo sapiens* lineage: When and where?». *Quaternary International* 2022; 634: 1-13.
- , Martínón-Torres, M., Sier, M. J., Martín-Francés, L., «On the variability of the Dmanisi mandibles». *PLoS One* 2014; 9 (2): e88212.
- Braun, D. R., Aldeias, V., Archer, W., *et al.*, «Earliest known Oldowan artifacts at >2.58 Ma from Ledi-Geraru, Ethiopia, highlight early technological diversity». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2019; 116 (24): 11712-11717.

- Brown, P., Sutikna, T., Morwood, M. J., *et al.*, «A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia». *Nature* 2004; 431 (7012): 1055-1061.
- Cartmill, M., Smith, F. H., *The Human Lineage* (2.^a ed.). (Foundation of Human Biology). Wiley-Blackwell, 2022.
- Coppinger, R., Coppinger, L., *What Is a Dog?* University of Chicago Press, 2016.
- De Ruiter, D. J., Churchill, S. E., Hawks, J., Berger, L. R., «Late Australopiths and the Emergence of *Homo*». *Annual Review of Anthropology* 2017; 46: 99-115.
- Détroit, F., Mijares, A. S., Corny, J., *et al.*, «A new species of *Homo* from the Late Pleistocene of the Philippines». *Nature* 2019; 568 (7751): 181-186.
- Dirks, P. H., Roberts, E. M., Hilbert-Wolf, H., *et al.*, «The age of *Homo naledi* and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa». *eLife* 2017; 6: e24231.
- Herries, A. I. R., Martin, J. M., Leece, A. B. *et al.*, «Contemporaneity of *Australopithecus*, *Paranthropus*, and early *Homo erectus* in South Africa». *Science* 2020; 368 (6486): eaaw7293.
- Hublin, J. J., «Out of Africa: modern human origins special feature: the origin of Neandertals». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2009; 106 (38): 16022-16027.
- Manfreda, E., Mitteroecker, P., Bookstein, F. L., Schaefer, K., «Functional morphology of the first cervical vertebra in humans and nonhuman primates». *The Anatomical Record (Part B: The New Anatomist)* 2006; 289B: 184-194.
- Parins-Fukuchi, C., Greiner, E., MacLatchy, L., Fisher, D., «Phylogeny, ancestors, and anagenesis in the hominin fossil record». *Paleobiology* 2019; 45 (2): 378-393.
- Rizal, Y., Westaway, K. E., Zaim, Y., *et al.*, «Last appearance of *Homo erectus* at Ngandong, Java, 117,000-108,000 years ago». *Nature* 2020; 577 (7790): 381-385.
- Rosas, A., *Los primeros homínidos. Paleontología humana*. CSIC-Catarata, 2015.
- , *Origen y evolución de Homo sapiens*. CSIC-Catarata, 2022.
- Sutikna, T., Tocheri, M. W., Morwood, M. J., *et al.*, «Revised stratigraphy and chronology for *Homo floresiensis* at Liang Bua in Indonesia». *Nature* 2016; 532 (7599): 366-369.

- Tattersall, I., *Understanding Human Evolution*. Cambridge University Press, 2022.
- Vidal, C. M., Lane, C. S., Asrat, A., *et al.*, «Age of the oldest known *Homo sapiens* from eastern Africa». *Nature* 2022; 601, 579-583.
- Villmoare, B., *et al.*, «Early Homo at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia». *Science* 2015; 347 (6228): 1352-1355.
- Will, M., Pablos, A., Stock, J. T., «Long-term patterns of body mass and stature evolution within the hominin lineage». *Royal Society Open Science* 2017; 4, 171339.

ANEXO IV. SÍNTESIS DEL METABOLISMO ENERGÉTICO HUMANO

- Frayn, K. N., *Understanding Human Metabolism*. Harvard University Press, 2022.



JUAN IGNACIO PÉREZ IGLESIAS (Salamanca, España, 1960). Doctor en Biología, catedrático de fisiología en la Universidad del País Vasco (UPV/EHU), de la que fue rector entre 2004 y 2009. Dirige la Cátedra de Cultura Científica de esta universidad desde su creación en 2010. Desde 2012 es miembro de la Academia de las Ciencias, las Artes y las Letras de Vasconia, de la que es su actual presidente.

Notas

[1] Cita extraída de Ramón Andrés, *Caminos de intemperie*, Galaxia Gutenberg, Barcelona, 2022. <<

[2] Traducción de José Ferrer Aleu, *El mono desnudo*, Plaza & Janés, Barcelona, 1996. <<

[3] Los homínidos somos una familia (*Hominidae*) de primates sin cola que incluye a nuestra especie y a nuestros parientes más próximos de los géneros *Pongo* (orangutanes), *Gorilla* (gorilas) y *Pan* (chimpancés y bonobos). Conformamos, junto a la familia *Hylobatidae*, la superfamilia *Hominoidea*. A los demás miembros de esta superfamilia los llamamos primates antropomorfos o antropoides, por aquello del parentesco y el parecido. A los otros homínidos también se les suele denominar «grandes simios» (traduciendo de esta forma el inglés *great apes*), pero el nombre simio debería reservarse para nombrar a los primates miembros del infraorden *Simiiformes* (véase anexo III). <<

[4] El Cenozoico se subdivide en épocas. Nos interesan el Mioceno (comenzó hace 23,3 Ma), Plioceno (comenzó hace 5,3 Ma), Pleistoceno (comenzó hace 2,6 Ma), y Holoceno (comenzó hace 11,7 ka al finalizar el episodio frío conocido como Dryas Reciente), en el que nos encontramos hoy. El Cenozoico es la tercera de las eras geológicas en que se divide el eón fanerozoico. Empezó hace 66 Ma y se extiende hasta hoy. Las dos eras anteriores al Cenozoico fueron el Paleozoico (empezó hace 542 Ma) y el Mesozoico (empezó hace 251 Ma). <<

[5] La vaina de mielina es un envoltorio rico en lípidos que rodea a los axones; mejora la velocidad y la fidelidad de la transmisión de información codificada en potenciales de acción, un proceso que es esencial para sincronizar la actividad neuronal implicada en el procesamiento sensorial y la cognición. <<

[6] Traducción de Vicente de Artadi, *Al este del Edén*, Tusquets, Barcelona, 2015. <<

[7] La denominación «monos» suele usarse para nombrar a los primates platirinos, o monos del Nuevo Mundo, y a los cercopitécidos, o monos del Viejo Mundo. Quedan fuera los hominoideos. En el siguiente apartado se presenta un panorama general de los primates y podremos ubicar cada una de estas categorías en el lugar que le corresponde. <<

[8] Traducción de Joandomènec Ros, *El origen del hombre*, Crítica, Barcelona, 2021. <<

[9] Por las siglas de *Last Common Ancestor*. <<

[10] La fecha de la divergencia es un asunto controvertido, pero a los efectos de lo que aquí nos interesa, la precisión no tiene demasiada importancia. <<

[11] La palabra «evidencia» tiene, en nuestro contexto, un significado difícil en castellano. Evidencia es lo que es evidente, algo de cuya certeza no cabe dudar. También se designa así una prueba concluyente en un proceso. En inglés y en lenguaje científico, sin embargo, evidencia se utiliza de otra forma, para referirse a datos que avalan una hipótesis, no que se dispone de pruebas irrefutables. <<

[12] Los nombres de las especies entre paréntesis los he incluido yo. <<

[13] Las enzimas son proteínas que facilitan o aceleran una reacción química. Contamos con una batería enorme de ellas para que las reacciones que configuran el metabolismo y, en general, todos los procesos químicos, cursen a la velocidad adecuada. Los nombres de las enzimas terminan en *-asa*, y para formar el adjetivo, en el sufijo *-ásica*. A veces, no obstante, también utilizamos el sufijo *-asa* para adjetivar, denotando así que se trata de una actividad enzimática. Por eso, podemos decir actividad uricásica o actividad uricasa. Significan lo mismo. <<

[14] La celulosa es un polímero formado exclusivamente por moléculas de β -glucosa; es el polímero orgánico más abundante del planeta. Las ligninas son una clase de polímeros orgánicos complejos, también muy abundantes, aunque menos que las celulosas. Ambas sustancias cumplen funciones estructurales en muchas plantas y para muchos animales son indigeribles. <<

[15] Cita extraída de Ramón Andrés, *Caminos de intemperie*, Galaxia Gutenberg, Barcelona, 2022. <<

[16] Algunos arqueólogos clasifican las herramientas de piedra en industrias —también conocidas como complejos o tecnocomplejos— que comparten características tecnológicas o morfológicas distintivas. En 1969, en la segunda edición de *World Prehistory* de Grahame Clark, se propuso una progresión evolutiva de la talla de pedernal en la que las tecnologías líticas dominantes se sucedían de acuerdo con una secuencia fija desde el Modo 1 hasta el Modo 5. Les asignó fechas relativas: Modos 1 y 2 al Paleolítico Inferior, 3 al Paleolítico Medio, 4 al Paleolítico Superior y 5 al Mesolítico. <<

[17] *Homo georgicus* es el nombre con que algunos autores denominan a los homínidos de Dmanisi. <<

[18] Se da la curiosa circunstancia de que los indicadores están capacitados para digerir cera y lo hacen, además, sin ayuda de microorganismos simbioses ni estructuras digestivas especializadas. Que se sepa, son los únicos animales capaces de alimentarse (si bien no de forma exclusiva) de un producto tan difícil de digerir. <<

[19] Traducción de Silvina Ocampo, *Poemas*, Austral, Barcelona, 2019. <<

[20] En los organismos pluricelulares las células troncales son células indiferenciadas o parcialmente diferenciadas que pueden diferenciarse en varios tipos celulares y proliferar indefinidamente para producir más unidades de la misma célula troncal. Son el tipo de célula más antiguo de un linaje celular. <<

[21] Thompson y colaboradores basan esa valoración en la «Teoría del Comportamiento Alimenticio Óptimo». Simplificando mucho, esta teoría postula que los animales adoptan una estrategia alimenticia que proporciona el beneficio máximo al menor coste posible, tratando de maximizar el resultado neto del balance energético total; solo así pueden maximizar la aptitud, entendida esta en términos darwinianos. <<

[22] Aunque las limitaciones de un pequeño tamaño corporal pueden superarse a esos efectos si tuviesen las capacidades organizativas (es decir, cognitivas) que permitiesen formar grupos lo suficientemente grandes y bien organizados como para ahuyentar a los otros carroñeros. <<

[23] Curiosamente, los seres humanos tenemos un pH estomacal de 1,5, característico de carroñeros, precisamente, y más bajo que el de omnívoros, carnívoros y, por supuesto, herbívoros. Este dato estaría en consonancia con un modo de alimentación, presente o pasado, basado en carcasas que han desarrollado una fuerte carga de parásitos. Y sin embargo, es cierto lo que afirma Bermúdez de Castro, no estamos capacitados fisiológica ni inmunológicamente para comer carroña. <<

[24] Sin ánimo de adelantar la discusión, pero para evitar confusiones, conviene advertir de que las pruebas sólidas más antiguas de uso continuado y controlado del fuego se han hallado en un yacimiento en Israel datado en 790 Ka. <<

[25] En lo fundamental, los ácidos grasos son cadenas de átomos de carbono que pueden estar unidos entre sí por enlaces dobles o sencillos. Los ácidos grasos saturados carecen de dobles enlaces; tienden a formar cadenas extendidas y a ser sólidos a temperatura ambiente, excepto los de cadena corta. Los insaturados tienen algún doble enlace entre carbonos; suelen ser líquidos a temperatura ambiente. <<

[26] La kilocaloría (kcal) utilizada en este texto es real. Es la energía que hay que aportar a 1 l de agua para elevar su temperatura 1 °C. Equivale a la caloría alimentaria (Cal) que figura en numerosos envases de alimentos y en la gran mayoría de los libros norteamericanos. <<

[27] Una hidrólisis es una reacción química en la que una molécula de agua rompe un enlace o más de otra molécula provocando que esta se divida. La palabra «hidrólisis» contiene toda la información: *lisis* significa rotura y el prefijo *hidro-* alude a la molécula ajena que se inmiscuye para provocarla. *Hidrolizar* es el verbo que expresa la acción. <<

[28] Enzimas proteolíticas (o proteasas) son las que fragmentan proteínas para acabar dando lugar a péptidos (pequeñas cadenas de aminoácidos) y aminoácidos. La palabra contiene ambos elementos, *proteo-* (relativo a las proteínas) y *lisis* (por rotura). <<

[29] Si hace frío o mucho frío, creo que no hay corredores con tanta resistencia física y tan buen rendimiento como los perros de trineo, pero no hay que olvidar que los perros, en general, y los de trineo en particular, son el resultado de un proceso de selección artificial. <<

[30] No obstante, recuérdese lo dicho en el capítulo 2 sobre los chimpancés de sabana, que se desplazan diariamente por distancias mucho más largas. <<

[31] Un triglicérido es un éster derivado de glicerol y tres ácidos grasos. Son los principales constituyentes de la grasa. <<

[32] El adjetivo «autoecológico» hace referencia a las interacciones de los organismos individuales con su ambiente. <<

[33] Traducción de Julio Pallí Bonet, *Investigación sobre los animales*, Editorial Gredos, Barcelona, 1992. <<

[34] Traducción de Joandomènec Ros, *El origen del hombre*, Crítica, Barcelona, 2021. <<

[35] En esa estimación no se ha considerado la posible contribución de la sudoración, a la que me referiré más adelante, pero por razones que se expondrán, esa contribución habría sido muy limitada. <<

[36] El aire a la altura de los pies está caliente porque recibe el calor del suelo que, a su vez, lo ha recibido del sol por radiación. A la altura de la cabeza no está tan caliente como el que está junto al suelo, por lo que se genera una corriente convectiva de abajo hacia arriba. Esa corriente refresca porque el aire que asciende, aunque está caliente, lo está menos que la piel junto a la que circula. <<

[37] La humedad relativa (expresada en porcentaje) es la relación entre la presión parcial de vapor de agua en la atmósfera y la presión de vapor de agua a la que este se encuentra en equilibrio con el agua líquida. <<

[38] El hipotálamo es una estructura encefálica que contiene un conjunto de pequeños núcleos con diferentes funciones. Una de las funciones más importantes que lleva a cabo es vincular el sistema nervioso con el sistema endocrino a través de la glándula pituitaria. También es responsable del control de ciertos procesos metabólicos y otras actividades del sistema nervioso autónomo. <<

[39] En genética, un *enhancer* (potenciador) o «amplificador» es una región de ADN que puede unirse a proteínas (que cumplen una función activadora) para elevar la probabilidad de que tenga lugar la transcripción de un gen en concreto. A estas proteínas se las suele denominar «factores de transcripción». <<

[40] La entalpía de vaporización (ΔH_{vap}) de una sustancia es la cantidad de energía necesaria para que la unidad de cantidad (mol) o masa (kg) de la misma pase del estado líquido al estado gaseoso. ΔH_{vap} disminuye conforme aumenta la temperatura. A 100 °C la ΔH_{vap} del agua es 540 cal/g y a 37 °C, 576 cal/g. A los efectos que nos interesan aquí, entalpía y calor de vaporización pueden considerarse sinónimos. <<

[41] Se refiere a la Atenas clásica, cuando era la cabeza del imperio ultramarino que llegó a ser en la Antigüedad. <<

[42] Traducción de Teófilo de Lozoya y Joan Rabasseda, *El mundo clásico*, Crítica, Barcelona, 2007. Los entrecomillados, tomados de J. S. Morrison, J. F. Coates y N. B. Rankov, *The Athenian Trireme*, Cambridge University Press, 2001. <<

[43] El índice de masa corporal (kg/m^2) es el cociente entre la masa de una persona (kg) y su estatura (m) elevada al cuadrado ($\text{IMC} = \text{masa}/\text{talla}^2$). Es una forma de expresar el grado en que el peso de una persona (a las que clasifica como de peso inferior al normal, de peso normal o con sobrepeso u obesas) se aleja del que sería de esperar en virtud de su talla. <<

[44] Cita extraída de Eduardo Galeano, *El libro de los abrazos*, Siglo XXI, Madrid, 1993. <<

[45] En rigor, toda la energía que gastan los seres vivos se acaba disipando en forma de calor, salvo, si acaso, aquella que tenga como consecuencia un aumento en la energía potencial, como ocurre, por ejemplo, cuando un ave construye un nido utilizando objetos tomados del suelo. La energía que se destina a alimentar las contracciones musculares, y, más si cabe, la utilizada para mantener gradientes electroquímicos u osmóticos, antes o después, se disipa en forma de calor. Y los nidos acaban cayendo. <<

[46] Equivalen a un gasto energético de 120 J s^{-1} o, lo que es lo mismo, una potencia de 120 W . Por lo tanto, dado que estamos tratando la disipación de calor, esto quiere decir que el organismo humano es, a los efectos, una estufa de 120 W . No es nada del otro mundo, pero cuando un número de personas llenan un recinto cerrado, las consecuencias se hacen evidentes. Las cifras dadas son valores promedio diarios aunque se expresen por segundo. <<

[47] Es un valor muy aproximado (en la literatura científica se ofrecen diferentes valores). En el capítulo 12 («Lo que cuesta un bebé») se dan los detalles del cálculo a partir de los contenidos calóricos de proteínas y lípidos, y de los costes de síntesis de las primeras y de deposición de los segundos. <<

[48] Traducción de Luis Jorge Boone, *Los herederos*, Fondo de Cultura Económica, México, 2021. <<

[49] En lo que a la especie humana se refiere, dice Lluís Montoliu en *Genes de colores* que «aunque esta explicación pudo haber jugado algún papel en la evolución humana, hoy en día sabemos que otras mutaciones en otros genes también podrían haber contribuido a aumentar la producción de vitamina D. Probablemente aparecieron múltiples mutaciones de forma independiente que acabaron siendo seleccionadas con un mismo fin». <<

[50] El anexo III incluye información de interés sobre el estatus de *Homo heidelbergensis*, un taxón muy controvertido. <<

[51] Cita extraída de Santiago Ramón y Cajal, *Reglas y consejos sobre investigación científica. Los tónicos de la voluntad*, Austral, Barcelona, 2008.
<<

[52] El rorcual azul, el animal más grande del que haya registros en la historia de la vida, tiene un encéfalo de 7 l; el cachalote, de 9 l; y el elefante, de 4,5 l.
<<

[53] Alométrico es un neologismo formado por el prefijo *alo-*, del griego clásico *állos*, ‘otro’ y *-métrico*, del latín *metricus*, ‘medida’. Significa otra medida, diferente medida o proporción. Cuando entre dos variables (X e Y) hay una relación alométrica, al variar una también lo hace la otra, pero la magnitud relativa de la variación es diferente en ambas. Estas relaciones suelen expresarse mediante ecuaciones potenciales del tipo $Y = a X^b$, en las que el valor de b es mayor o menor que 1. Cuando $b = 1$, se dice que la relación es isométrica ($Y = a X$) y entre ambas variables hay una proporcionalidad estricta. Cuando $b > 1$, la relación es alométrica, y al aumentar X lo hace también Y en una medida relativa mayor. Cuando $b < 1$, al aumentar X, Y también se eleva, pero en una menor medida que X. De igual forma, en las ecuaciones alométricas b puede tomar valores negativos; la lógica a aplicar es la misma, solo que en este caso, en vez de subir o bajar ambas variables a la vez, cuando X baja Y sube y viceversa. <<

[54] Cuando utilizamos términos como «cortical» o «subcortical» hacemos referencia a la ubicación de la estructura a la que aludimos. El primero indica que se encuentra en la corteza, y el segundo, que está por debajo de aquella. La corteza cerebral es, como su propio nombre indica, una capa de tejido nervioso que envuelve el encéfalo, llena de hendiduras, pliegues y surcos, donde radican las consideradas funciones superiores. <<

[55] Hay una discrepancia notable entre el número de neuronas en la corteza humana medido por el equipo de Suzana Herculano-Houzel (16×10^9) y la estimación hecha haciendo uso de una ecuación obtenida con seis especies de primates, a partir de los correspondientes volúmenes encefálicos ($23-24 \times 10^9$). Estas estimaciones resultan particularmente imprecisas cuando se hacen a partir de valores extremos de la variable independiente. Solo tienen valor a efectos comparativos. <<

[56] Aunque el número de sinapsis que reciben las células de Purkinje de las fibras paralelas del cerebelo son los más altos conocidos. Una única célula de Purkinje del cerebelo recibe más de 100.000 sinapsis de las fibras paralelas.
<<

[57] La diferenciación padres vs. madres es relevante en este contexto, porque parte de lo que se aprende de ellos son habilidades o capacidades propias del género. <<

[58] En este contexto la palabra «decisión» no implica decisión consciente, resultado de una deliberación por parte de los individuos a tenor del análisis de los factores que inciden en ella. En tanto que biológicas, se trata de «decisiones» solo en sentido metafórico. Lo que ocurre, en realidad, es que operan lo que se denominan «normas de reacción», patrones de expresión fenotípica de un solo genotipo en una variedad de condiciones ambientales o, lo que es lo mismo, la batería de respuestas posibles que tiene una especie o población frente a diferentes condiciones ambientales. <<

[59] En inglés se utiliza la expresión *life-cycle*, pero en español la palabra «ciclo» tiene otras connotaciones. Creo que la fórmula «estrategia vital» expresa correctamente la noción. Es una estrategia en la medida en que resulta de la combinación de diferentes rasgos que pueden, a su vez, ser considerados «tácticas». <<

[60] Preferiría utilizar la palabra «precoz», pero se ha consagrado «precocial», porque la alternativa es «altricial». Aunque en mi opinión también deberíamos usar la palabra «altriz» (pl. altrices). <<

[61] Las citas de Portmann y de Montagu las he tomado del libro de Robert Martin que figura en la lista de fuentes. <<

[62] Aunque se suele identificar materia blanca con axones neuronales recubiertos de mielina, esta identificación solo es válida a nivel macroestructural. A nivel celular hay importantes variaciones en el grado de cobertura mielínica de los axones. De ahí la referencia a materia blanca amielínica. <<

[63] El neocórtex, también llamado neocorteza o neopallio, es un conjunto de capas de la corteza cerebral de los mamíferos implicadas en funciones cerebrales de orden superior, como la percepción sensorial, la cognición, la generación de órdenes motoras, el razonamiento y el lenguaje. En el cerebro humano, la neocorteza es la parte más grande y exterior de la corteza cerebral. Se encuentra desarrollada en los primates y muy desarrollada en el género *Homo*. <<

[64] Las edades de referencia que se dan a continuación corresponden a sociedades occidentales. Hay diferencias entre culturas, de donde se infiere que el fenómeno de la adolescencia tiene una componente cultural importante. Probablemente también ha cambiado a lo largo de la historia. <<

[65] *Omwana takulila nju emoi*. La misma idea se suele expresar en el mundo anglosajón con la expresión *It takes a village to raise a child* («Se necesita una aldea para criar a un muchacho»). <<

[66] Miller basaba esta propuesta, en parte, en argumentos esgrimidos por Hrdy en su *Mother Nature* (Pantheon, 1999), un libro que no he tenido ocasión de consultar. <<

[67] «Aloparental» es un neologismo tomado del inglés *alloparental*. Está formado por el prefijo *allo-*, del griego clásico *állos*, ‘otro’, y por *parental*, del latín *parentem*, acusativo de *parens*, participio presente de *parere* (‘criar’, ‘dar a luz’). ‘*Parens*’ denomina a cualquiera de los dos, padre o madre. Aloparental es, por tanto, el adjetivo relativo a ‘otro padre’/‘otra madre’/‘otros padres’. En la nota 3 del capítulo 10 presenté el término «alométrico» (relación alométrica), que, etimológicamente, significa otra medida, diferente medida, diferente proporción. Ambos *alo-* expresan la misma condición de otredad o diferencia. <<

[68] Cita extraída de Octavio Paz, *Árbol adentro*, Seix Barral, Barcelona, 1990. <<

[69] En realidad, hoy día habría que decir que «nos podemos reproducir» más rápidamente, porque lo cierto es que, con muy escasas excepciones, en la mayor parte del mundo nos reproducimos mucho más lentamente que casi cualquier especie, no ya de primate, sino de mamífero incluso. <<

[70] Traducción de Ely Leonetti Jungl, *Metamorfosis*, 1-4, Austral, Barcelona, 2011. <<

[71] Creo que si la estimación se hubiese hecho tras el comienzo de la invasión de Ucrania habría sido bastante más alta. <<

[72] El esqueleto apendicular (relativo a los apéndices o extremidades) está formado por los 126 huesos que forman los miembros inferiores y superiores, así como las cinturas óseas (huesos de los hombros, de la cintura escapular y de las caderas o cintura pelviana). Es la parte del esqueleto responsable de los movimientos de las extremidades. <<

[73] Pronógrado indica que la posición del tronco es horizontal (como el de un caballo o un perro), y ortógrado, que la posición es vertical (como el de un ser humano). <<

[74] En pleno siglo XXI esta nota debería ser innecesaria, porque desde el punto de vista biológico las razas humanas no existen. Existen las de perros o las de caballos, y otras especies domésticas, por la sencilla razón de que las hemos seleccionado para que sean diferentes y tengan determinados rasgos. Pero no hay nada parecido a eso en la naturaleza. Es un constructo humano. Por otro lado, la diversidad genética dentro de nuestra especie bajo ningún concepto permitiría la definición de subespecies, que es la categoría inferior a especie. Aunque pueda parecer que somos muy diferentes unos de otros, no lo somos. Nos parecemos mucho. La raza es un concepto social, si acaso. <<



Juan Ignacio Pérez Iglesias

PRIMATES *al* ESTE *del* EDÉN

El organismo humano a la luz de su evolución



Lectulandia