

- Mellars, P. 1992. Technological change in the Mousterian of Southwest France, en H. Dibble y P. Mellars (comps.), *The Middle Paleolithic Adaptation, Behavior and Variability*. Filadelfia, University Museum of Pennsylvania Press, pp. 29-44.
- Rolland, N. y Dibble, H. 1990. A new synthesis of Middle Paleolithic variability, *American Antiquity*, núm. 55, pp. 480-490.
- Stiner, M. 2001. Thirty years on the «Broad Spectrum Revolution» and paleolithic demography, *Proceedings of the National Academy of Science*, núm. 98, pp. 6993-6996.
- Stiner, M. y Kuhn, S. 1992. Subsistence technology and adaptative variation in Middle Paleolithic Italy, *American Anthropologist*, núm. 94, pp. 306-339.
- Stringer, C. 2002. New perspectives on the Neanderthals, *Evolutionary Anthropology*, núm. 11, Supl. 1, pp. 58-59.
- Stringer, C. y Gamble, C. 1996. *En busca de los Neanderthales*. Barcelona, Crítica.
- Trinkaus, E. 1993. *The Neanderthales. Changing the Image of Mankind*. Nueva York, Knopf.
- Villa, P. 1990. Torralba and Aridos: Elephant exploitation in Middle Pleistocene Spain, *Journal of Human Evolution*, núm. 19, pp. 299-309.

7

Modelar el origen de los humanos modernos*José Luis Lanata*

El debate acerca del origen de nuestra especie no es un tema nuevo, ni dentro de la arqueología ni de la antropología, así como tampoco en otras ciencias. No por ello deja de estar vigente, ya sea por el modo como los hallazgos realizados durante las últimas décadas han cambiado la perspectiva general de nuestra evolución, o por el desarrollo y la incorporación de nuevas técnicas y metodologías en su investigación. Es muy frecuente pensar que este tema es patrimonio casi exclusivo de la paleoantropología, y en especial de especialistas que trabajen en África. Nuestro origen y proceso de cambio hasta llegar a la diversidad –social, cultural, genética, espacial– actual es un tema antropológico por excelencia. En este sentido, excede las fronteras de un continente para ser relevante a escala global. En esta escala es posible contribuir a su estudio desde diferentes lugares de nuestro planeta y desde distintas ciencias. Para entendernos, parafraseando a Foley, como «otra única especie»: ¿Qué es lo que nos diferencia como especie? ¿Desde cuándo y bajo qué circunstancias podemos comenzar a considerarnos humanos? ¿Por qué se inicia este proceso en África? ¿Cuál es la naturaleza de la adaptación biológica y cultural humana? ¿En qué medida nuestra evolución es diferente de la de otras especies, y entre nosotros a lo largo del tiempo y del espacio? ¿Cuáles fueron las condiciones, causas y contingencias que hicieron posibles nuestros mayores cambios? ¿Por qué se dan determinadas convergencias en nuestra evolución, por ejemplo la agricultura, el Estado, los imperios?

Nuestra disciplina ha enfrentado estos interrogantes mediante la formulación de modelos. Presentaremos una breve descripción de los principales modelos antropológicos que se han propuesto a lo largo del siglo XX para explicar las posibles relaciones con otras especie de homínidos.

1. De Darwin a la primera mitad del siglo xx

Sin duda la obra de Charles Darwin, tanto *El origen de las especies* como *La descendencia del hombre*, inició el arduo camino de los estudios científicos que cambiaron la percepción de la diversidad humana. Respecto de lo que aquí nos ocupa, el mérito principal de Darwin fue colocar en un nuevo contexto de discusión la proximidad o distancia entre los homínidos fósiles, los primates no humanos y los humanos actuales. La primera mitad del siglo XX mostró en la Academia un gran impulso en aplicar la perspectiva de la Teoría de la Evolución como marco científico exploratorio del origen del hombre. Bajo este nuevo paradigma general se dan los primeros modelos explicativos del surgimiento del *Homo sapiens*. Dentro de los diferentes esquemas que se presentaron a partir de ese momento, podemos diferenciar dos tendencias generales. Una es la que destaca las discontinuidades temporales y espaciales entre los homínidos, en tanto que la otra se caracteriza por enfatizar los linajes directos, con continuidad, y la estabilidad regional. Estas dos perspectivas marcan a las investigaciones durante todo el siglo.

Los primeros modelos interpretativos, como fueron los de Manouvrier, Haeckel, Cunningham y Schwalbe, se caracterizan por tener una perspectiva evolutiva unilineal progresiva (i.e. *Pithecanthropus* → Neanderthales → hombre moderno). Se basaron sobre todo en la concepción antropológica spenceriana de la evolución imperante en esos momentos. Esta postulaba que los organismos cambian progresivamente de lo simple a lo complejo, y en un

tempo lento. En general, los modelos no fueron elaborados tomando en cuenta la naturaleza de posibles relaciones filogenéticas, sino que su finalidad fue incluirlas dentro del espectro general de la familia humana. Uno de los puntos centrales en la discusión entre los diferentes científicos de la época, como Virchow y Turner, fue la inclusión o no de los Neanderthales como una especie homínida. Finalmente esta fue aceptada, mientras siguieron dominando en los esquemas las ideas de continuidad y progreso.

Más tarde, y dentro de la Academia Europea, comenzó a cuestionarse la posibilidad de que el *Homo sapiens* descendiera directamente de los Neanderthales. Los principales investigadores que sostuvieron esta postura fueron Boule, Keith, Breuil y Elliot Smith. Ellos defienden esquemas en los que la interpretación del cambio de las especies de homínidos es concebida como un árbol en el que los diferentes tipos fósiles ocupaban cada rama. Aquí, los Neanderthales son un linaje extinto de la humanidad. Esta corriente de pensamiento se centra principalmente en la idea de paralelismo evolutivo entre las especies y concibe la evolución humana como un árbol, donde cada rama representa una especie particular. A diferencia de los esquemas evolutivos unilineales progresistas mencionados, aquí la idea de continuidad no se considera como parte fundamental del modelo. En cambio, se ve que algunas especies coexistieron y tuvieron procesos de evolución paralela.

Hrdli_ka, en Estados Unidos, y Weidenreich, en Alemania, se oponen a esta perspectiva. Hrdli_ka analizó los restos de Neanderthales europeos y africanos. Tras ello propuso en 1930 un modelo unilineal en el que había una fase de Neanderthal en la evolución de los humanos. Por su parte, Weidenreich estudió los restos de *Sinanthropus* y, tras compararlos con los de *Pithecanthropus*, propuso en 1943 lo que es el primer modelo multirregional. Este es semejante al de Hrdli_ka, pero no sólo incluye a los Neanderthales como una rama lateral haciendo descender a los europeos actuales específicamente de la región del Levante, sino que explíci-

tamente sostiene que las poblaciones asiáticas descienden de los *Sinanthropus* y las poblaciones australianas de los *Pithecanthropus*. El modelo multirregional de Weidenreich será empleado por Wolpoff y colaboradores como base de los modelos evolutivos anagenéticos a partir de 1980.

Una de las consecuencias de estos enfoques fue que destacaron y exacerbaron las diferencias regionales y/o geográficas entre las poblaciones humanas actuales. La mayor crítica que le podemos hacer –hoy– es su falta de énfasis en los diferentes mecanismos evolutivos involucrados en los distintos procesos que se discutían. Esto es más incomprensible aún por el hecho de que casi en el mismo momento se desarrollaba la Síntesis Moderna de la mano de Dobzhansky, Mayr y Simpson, que significó el resurgimiento de las ideas de Darwin unido al boom de los estudios genéticos.

Durante la primera mitad del siglo XX, estas posturas repercutieron en las interpretaciones relacionadas con la diversidad humana, especialmente en aspectos tales como cuáles fueron sus herencias evolutivas diferenciales. Esto llevó a pensar en la posibilidad de encontrar en el registro fósil la demostración de la existencia de tipos regionales puros (o razas). Lamentablemente, esto sirvió como argumento para los movimientos eugenésicos y racistas de Europa y Estados Unidos. Los últimos adoptaron estas posturas como «banderas pseudocientíficas» de la investigación antropológica, lo que tuvo un profundo efecto en el desarrollo futuro de la disciplina. Tras la Segunda Guerra Mundial, la investigación antropológica debió demostrar al mundo académico que no tenía ninguna tendencia eugenésica y racista. No obstante, la discusión sigue en la actualidad dentro de algunos reducidos sectores del ámbito académico, en especial en los antropológicos más conservadores.

2. De la posguerra al final del siglo

Entre 1950 y 1980, los antropólogos comienzan a enfatizar más las similitudes genéticas entre los grupos humanos, la plasticidad del fenotipo humano y su relación con los factores medioambientales y la adaptación local.¹ Esto, que se da tanto en bioantropología como en arqueología, hizo olvidar –y sacó de la discusión científica– diferentes temas de estudio que se relacionaban con las posturas previas a la guerra (i.e. la migración como fuente de variación). Es interesante observar que mientras la investigación de los homínidos tempranos recibió un gran empuje durante este período –por ejemplo el de los australopitecinos– no hubo un avance semejante en el estudio de la evolución de los humanos modernos y su diversidad.

El tema del origen del hombre moderno renace en la década de 1980, pero aún dentro de un paradigma dominante que enfatiza el carácter evolutivo local de poblaciones humanas y su variación como un producto de la adaptación al ambiente, como dijimos antes. La historia, los distintos procesos evolutivos de las poblaciones no tienen cabida como tema central dentro de estos estudios. Tal perspectiva vio la adaptación a los cambios ambientales como el mecanismo evolutivo más importante generador de variabilidad, dejando de lado, o rechazando, otros mecanismos –i.e. procesos no darwinianos– como una fuente de diversidad.

Entre 1984 y 1989, Wolpoff y colaboradores retoman el modelo multirregional de Weidenreich y agregan un elemento faltante: el mecanismo teórico para el mantenimiento de los paralelismos mundiales que permitiera sustentar la evolución regional. Wolpoff reelabora el modelo de Weidenreich en uno más coherente de evolución clinal en el que el flujo génico homogeneiza las poblaciones

¹ Esto se relaciona con el surgimiento de las nuevas corrientes teóricas a partir de 1960 (véase Parte I), que tienen su raíz en Leslie White, entre otros.

humanas, haciendo así graduales los cambios y más semejantes sus patrones resultantes. Este modelo, conocido como multirregional –o de continuidad regional– propone que hace aproximadamente 1 Ma, el *Homo erectus* se dispersó desde África hacia Asia y Europa y que, evolucionando progresiva, regional y continuamente, dio origen al *Homo sapiens*. De esta manera, el flujo génico llevó a todas las poblaciones en las diferentes regiones y casi sincrónicamente hacia los humanos modernos.²

En 1987, R. Cann y su equipo publican su análisis filogenético de ADN mitocondrial humano –mtDNA– en el que exploran a través de la genética molecular el origen de los humanos modernos. Lo destacable de esta investigación es que su acercamiento es independiente de los restos fósiles, empleando para ello muestras genéticas de las poblaciones actuales. Los estudios se basan en el análisis de la variación interna de secuencias de mtDNA en humanos modernos. Los presupuestos para determinar la coalescencia –punto de unión del mtDNA humano moderno– fueron:

- a) el mtDNA se conserva de generación en generación sin ningún tipo de recombinación,
- b) pasa de madre a hija sin herencia paterna y
- c) las mutaciones en el mtDNA aumentan rápidamente en una proporción relativamente estable a lo largo del tiempo, efecto conocido como «reloj molecular».

El resultado de la investigación de Cann fue que todas las poblaciones modernas descienden de una pequeña población que vi-

² Nuevas evidencias de fósiles de *Homo erectus* en Java, sur de China, y tal vez de *Homo habilis* –Dmanisi– en Georgia, sugieren que la dispersión homínida ocurrió aproximadamente 1,8 Ma. Los conjuntos artefactuales más antiguos y conocidos recientemente (Zhu et al., 2001) provienen de Xiaochangliang, en la cuenca del Nihewan, en el norte de China.

vió en África.³ Esto se basó en que: a) dentro del linaje mtDNA humano, las poblaciones africanas actuales eran significativamente más diversas que aquellas ubicadas hoy en otras regiones del globo y b) que todos los linajes del mtDNA humanos se unieron en algún momento entre 200 y 150 Ka. Esto es lo que se conoce como *Teoría de la Eva Africana* o *de la Eva Mitocondrial*.

Hoy en día sabemos de algunos problemas referidos a estos presupuestos. En primer lugar, *es posible* que el mtDNA se recombine tal como sugieren Awadalla y colaboradores, por lo que cualquier fecha de coalescencia puede ser no totalmente correcta, sino que debe considerarse como marco de referencia. Segundo, el mtDNA *no siempre* parece heredarse sólo de la madre. Si bien hay evidencia de que el mtDNA heredado vía paterna se destruye luego de la fertilización, estudios recientes de Gyllensten y su equipo señalan que de cada 10.000 mitocondrias maternas que pasan, una mitocondria paterna es heredada y sobrevive. Esto haría que cualquier fecha de coalescencia debería tener en cuenta el efecto geométrico que esta cantidad pequeña de mitocondrias paternas podría tener a través de múltiples generaciones. Es por esto que actualmente comenzó a estudiarse el mtDNA paterno (Bertranpetit, 2000), conocido coloquialmente como Cromosoma Y.

En 1992 surgen dos variantes del modelo multirregional o de continuidad regional. Una de ellas es la de Bräuer y sugiere que las poblaciones africanas migrantes desempeñaron un papel mucho más importante en el origen de los humanos modernos fuera de África, particularmente en Eurasia occidental. Esta variante, conocida como *El sapiens afro-europeo* o modelo de *hibridación* postula que esa mayor contribución se produjo a través de procesos de hibridación con poblaciones africanas en Europa y Asia occidental.

³ Estudios posteriores estimaron que el rango del tamaño posible de esta población tendría que haber sido entre un mínimo de 5000 a un máximo de 10.000 individuos (Lahr y Foley, 1998).

La otra variante es presentada por F. Smith y se la conoce como *modelo de asimilación africano*. F. Smith propone que hubo una menor contribución genética de las poblaciones africanas en Europa y el oeste de Asia, por la asimilación de un número menor de genes pertenecientes a los inmigrantes africanos.

Bajo la denominación general de *reemplazo*—aunque también conocida como *Out of Africa*— se agrupan una serie de modelos postulados desde fines de la década de 1970, siendo el primero el de Protsch von Zieten en 1975. Estos son *El Arca del Noé*, por Howells, de 1976; *Fuera de África* de Giles y Ambrose, de 1986; *Eva Africana* (*Teoría de Eva* o *de la Eva Mitocondrial* u *Original*), ya

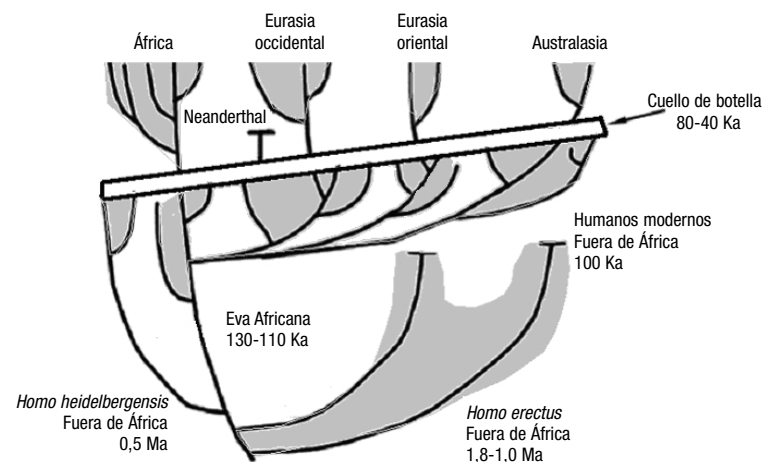


Figura 7.1. *Modelo del Jardín del Edén* (modificado de Harpending et al., 1993). Humanos anatómicamente modernos evolucionan a partir de una población pequeña durante el final del Pleistoceno Medio. Luego se dispersan del área de origen, subdividiéndose en poblaciones más pequeñas y reemplazan a las poblaciones arcaicas durante la primera parte del Pleistoceno Tardío. Cada población atravesó un cuello de botella después de la subdivisión y/o dispersión. Posteriormente, aumentan en densidad y número tras las innovaciones tecnológicas de finales del Paleolítico medio e inicio del superior.

mencionado de Cann y colaboradores; el de *Reemplazo*, por Stringer y Andrews de 1988 y *Jardín del Edén*, por Harpending y colaboradores, de 1993 (fig. 7.1). Fundamentalmente, estos modelos sugieren que poblaciones anatómicamente modernas se originaron en algún momento hace 140-200 Ka en África y se dispersaron fuera de este continente alrededor de unos 100 Ka, reemplazando por completo a las poblaciones existentes. El momento de la dispersión es importante ya que sugiere que los humanos modernos

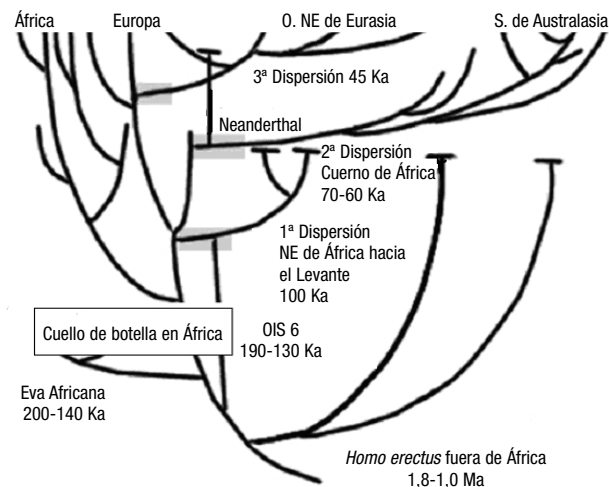


Figura 7.2. *Modelo de Dispersiones Múltiples* (sobre la base de Lahr y Foley, 1994 y 1998). Poblaciones humanas modernas experimentaron diferentes cuellos de botella demográficos dentro de África durante la penúltima glaciación—OIS 6 190-130 Ka—, y comenzaron a dispersarse por los puentes terrestres, estrechos y costas. La primera dispersión, por el sudoeste asiático, ocurrió alrededor de 100 Ka y no produjo reemplazo permanente de Neanderthales. La segunda dispersión, a Australasia tropical, tiene lugar durante la primera mitad del último glaciación, y la tercera dispersión, por el Sinaí al Levante, alrededor de 45 Ka produjo el reemplazo permanente de homínidos arcaicos fuera de África.

dejaron África durante un período mucho más húmedo y cálido, durante el último interglaciar –OIS 5– que se extendería entre 130 y 74 Ka.

En los últimos años del siglo XX se han formulado una serie de variaciones de los modelos de reemplazo. En 1994 y 1998, Lahr y Foley proponen el modelo de *Dispersiones Múltiples* (fig. 7.2). Estos autores sostienen que: a) una de las características de nuestra especie es la dispersión global y b) la diversidad de humanos modernos es, en parte, producto de las diferentes dispersiones. La primera dispersión de poblaciones de humanos modernos fuera de África se realiza a través de la Península del Sinaí y del estrecho de Bab el Mandeb hace 100 Ka. La segunda dispersión ocurre a través del Cuerno de África –Somalia, Etiopía, Yibuti y Eritrea– hacia la actual Península Arábiga, tras el aislamiento y diferenciación de poblaciones en África con posterioridad a las condiciones ambientales y climáticas del OIS 6 –mucho más frío y seco–, y aprovechando el descenso de los mares. La tercera dispersión tendría lugar aproximadamente hace 45 Ka, por el nordeste africano –vía la Península del Sinaí al Levante– coincidiendo con la transición del Paleolítico Medio al Superior en Asia occidental, Europa y Siberia del sur (fig. 7.3). Esta última dispersión, que fue llevada a cabo por poblaciones humanas africanas con un conocimiento tecnológico muy semejante al moderno, reemplazará a los Neanderthales y otras poblaciones humanas arcaicas en Europa y de Asia occidental (véanse caps. 6 y 8). Este modelo integra datos genéticos, fósiles y la evidencia arqueológica disponible dentro de una perspectiva paleobiogeográfica y paleoclimatológica.

También en 1998, Ambrose propone un modelo basado en los efectos de los cuellos de botella (*bottlenecks*) en las poblaciones –tema que ya había sido enunciado por otros modelos– para analizar el importante crecimiento demográfico que se produce alrededor del 50 Ka y que es mencionado en el modelo del *Jardín del Edén* de Harpending y colaboradores. Estos últimos autores habían conjeturado que, si bien el crecimiento de las poblaciones empezó temprana-

mente en África y después en Eurasia, el aumento poblacional del 50 Ka fue consecuencia del desarrollo y la expansión de las tecnologías del tipo Paleolítico Superior que se dieron en África ecuatorial. Basándose en la evidencia climática y geológica, Ambrose propone una alternativa para entender los cuellos de botella que sufrieron las poblaciones humanas pleistocénicas, proceso que él considera importante como generador de la diversidad humana (fig. 7.4). Los cuellos de botella son disminuciones importantes en el tamaño de

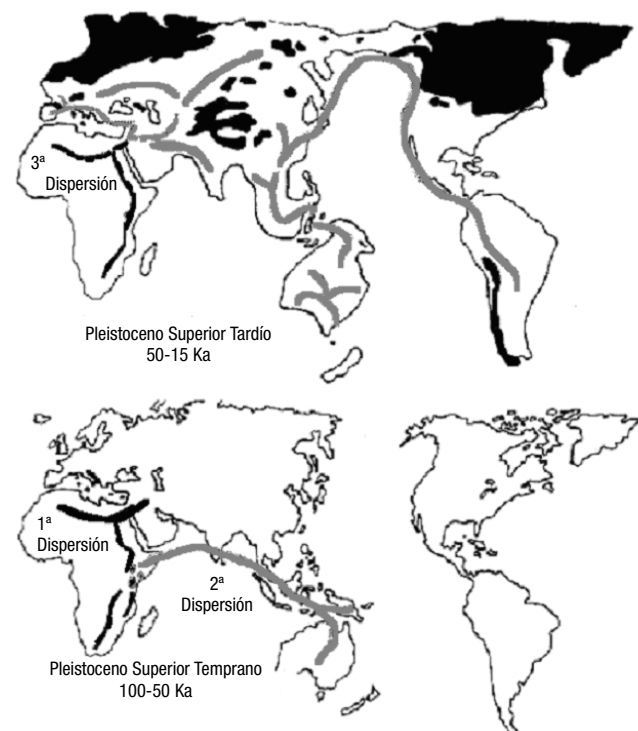


Figura 7.3. Dispersiones propuestas por Lahr y Foley (1994). Las zonas en negro indican regiones cubiertas por hielo durante la glaciación.

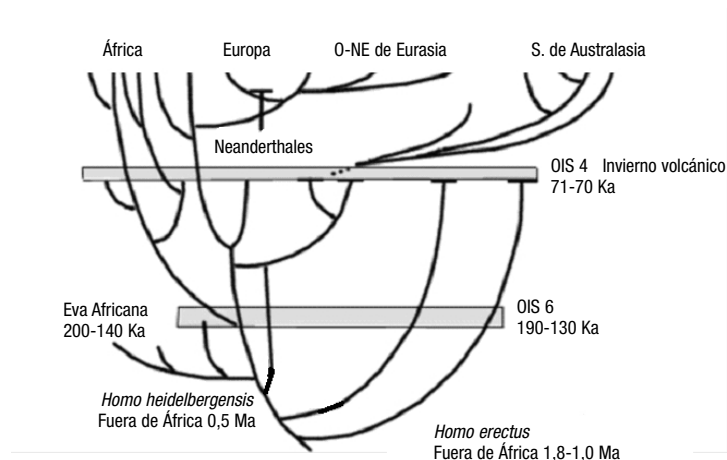


Figura 7.4. *Modelo del Invierno Volcánico* (modificado de Ambrose, 1998).

La división de la población, a causa de la dispersión tanto dentro de África como en otros continentes durante el comienzo del Pleistoceno Tardío, es seguida por un cuello de botella causado por el invierno volcánico producto de la erupción del Toba (71 Ka). El cuello de botella puede haberse extendido unos 1.000 años, durante el período estadal hiperfrío entre los eventos de Dansgaard-Oeschlger 19 y 20, del OIS 4.

las poblaciones que dan como resultado que los sobrevivientes presenten sólo una pequeña parte del *pool* genético original.⁴ El último período glaciario fue precedido por unos mil años –aproximadamente entre 71 a 70 Ka– de temperaturas más frías que el Pleistoceno Tardío, al parecer causado por la erupción del volcán Toba, en la actual Sumatra, la erupción explosiva más grande conocida durante

⁴ Aun cuando la población aumente a su tamaño original con el tiempo, parte de la diversidad genética original se habrá perdido, con una merma dramática de la variabilidad. Un cuello de botella, por otra parte, puede hacer también que estén excesivamente representados ciertos rasgos dentro de una población.

Cuaternario. Esta trajo como consecuencia lo que se conoce como *invierno volcánico*, y uno de sus efectos colaterales parece haber sido el de diezmar en gran medida a las poblaciones humanas modernas, sobre todo aquellas que se encontraban fuera de zonas tropicales relativamente aisladas. El sobreponerse a este cuello de botella demográfico podría haber ocurrido al final del mencionado episodio hiperfrío, o bien 10.000 años después de la transición entre OIS 4 y OIS 3 –*circa* 60 Ka–, transición que fue más calurosa. Las poblaciones que sobrevivieron a este cuello de botella habrían estado en un refugio tropical más grande, por ejemplo en el África ecuatorial. La mayor diversidad genética en los africanos modernos –ya determinada por Cann y colaboradores– puede reflejar un cuello de botella no tan severo –por condiciones generales menos adversas en el África ecuatorial– en lugar de un crecimiento demográfico más temprano, como postulan Harpending y colaboradores. El invierno volcánico pudo haber producido un efecto fundador en las poblaciones sobrevivientes. Esto ocurre cuando una población se origina a partir de pocos individuos que se separan por alguna razón de una población mayor. De esta manera se pueden producir la aparición de ciertas diferencias en relación con la población original y adaptaciones locales que permiten una diferenciación rápida de la población. Finalmente, Ambrose propone que, si el invierno volcánico causó los cuellos de botella, entonces las razas humanas modernas pueden haberse diferenciado abruptamente hace 70 Ka. Un mayor número de individuos sobrevivieron en África, ya que allí los refugios tropicales eran más grandes, produciendo así la mayor la diversidad genética que se observa en ese continente, en los estudios de mtDNA.

3. El panorama actual

Recientemente, Aiello (1993) y Stringer (2001) han presentado los principales puntos de convergencia entre los diferentes modelos mencionados anteriormente y que son los dominantes en la ac-

tualidad. Siguiendo a estos autores, podemos sintetizarlos de acuerdo con cuatro modelos principales más generales, a saber:

(A) *Modelos de Reemplazo*. Los primeros humanos modernos tuvieron su origen en África alrededor de 100 Ka atrás y se dispersaron desde allí al resto del mundo. Como consecuencia de ello, las poblaciones premodernas nativas fueron reemplazadas en distintas áreas del mundo por las poblaciones que salieron de África, con muy poca de mezcla entre los grupos, si es que la hubo (fig. 7.5A).

(B) *Modelos de Hibridación y Reemplazo*. Si bien son similares a los anteriores, estos tienen en cuenta un mayor o menor grado de hibridación entre las poblaciones que salieron de África y aquellas premodernas nativas que se encontraban en las regiones antes de su arribo (fig. 7.5B).

(C) *Modelos de Asimilación*. Estos modelos aceptan un origen africano de los humanos modernos pero, a diferencia de los anteriores, niegan la posibilidad de existencia de eventos de reemplazo, así como también que la dispersión de poblaciones fuera de África desempeñara un papel significativo en la aparición de los humanos modernos. Por el contrario, estos modelos tienen un punto central en la importancia del flujo génico, en cómo este se combinó y cuáles fueron las presiones selectivas cambiantes que actuaron sobre las diferentes poblaciones humanas, lo que derivaría en una direccionalidad en los cambios morfológicos de estas poblaciones (fig. 7.5C).

(D) *Modelos Multirregionales*. A diferencia de los anteriores, no comparten el origen reciente de los humanos modernos en África. Se caracteriza por acentuar el papel que habría tenido la continuidad genética a lo largo del tiempo y el papel que tuvo el flujo génico entre las poblaciones que coexistieron. Por

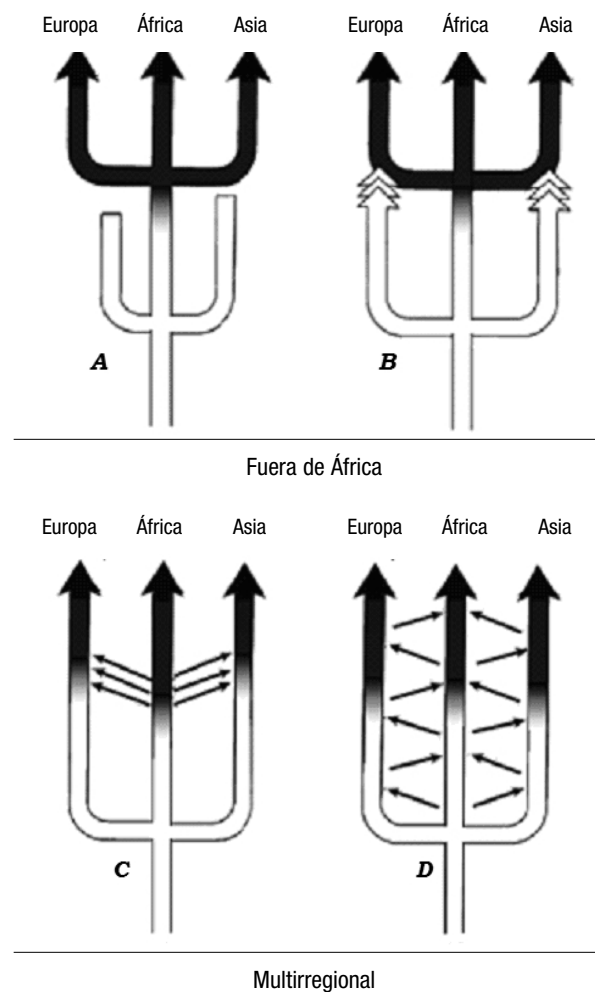


Figura 7.5. Representación de los esquemas y modelos de origen de los humanos modernos, sobre la base de Aiello, 1993 y Stringer, 2001.

Fuera de África: A = Reemplazo, B = Hibridación;

Multirregional: C = Asimilación y D = Evolución Multirregional.

lo tanto, para este modelo los humanos modernos no sólo se originaron en África sino también en Europa y Asia, a partir de los cambios en linajes anteriores y desde el Pleistoceno Medio⁵ (fig. 7.5 D).

Los cuatro tipos de modelos pueden distinguirse por tres factores diferentes que son importantes para entenderlos: geografía, escala temporal y procesos evolutivos involucrados. Stringer (2001) los reagrupa en dos grandes esquemas. El primero sería el de los modelos «Fuera de África» e incluye a (A) y (B), en tanto que el segundo gran esquema sería el de los modelos «Multirregionales» en los que se agrupan (C) y (D).

Dentro del primer esquema, los modelos de Reemplazo e Hibridación comparten algunos conceptos básicos. Los mismos son: 1) un origen africano reciente de los humanos modernos en términos de su escala geológica, 2) tras él se dan una o más expansiones durante los últimos 100 Ka, lo que 3) motivó un alto nivel de sustitución en poblaciones que se encontraban fuera de África. Por su parte, la diferencia entre ellos es que, para los modelos de Reemplazo, el flujo génico entre las poblaciones que se encontraban fuera de África y aquellas que fueron dispersándose en esos continentes fue insignificante. En otras palabras, el *pool* genético de los humanos de hoy en día deriva en su totalidad de poblaciones que vivieron en África hace 150 Ka. En tanto en los modelos de Hibridación podemos decir que potencialmente todos los genes de las poblaciones humanas actuales tienen ese origen. Vemos que la diferencia es sutil, aun cuando representa situaciones de dinámica poblacional diferentes.

Por su parte, los modelos incluidos en el segundo esquema sostienen que el reemplazo de las poblaciones localizadas fuera de

África no existió, o fue mínimo. En ellos desempeñan un papel muy importante la continuidad genética de las poblaciones en diferentes espacio-tiempos, así como también la relación que tuvieron entre ellas. Aquí, la dinámica del flujo génico entre las diferentes poblaciones que coexistieron es, en gran medida, lo que daría como resultado la diversidad de nuestra especie hoy en día. La diferencia central entre los modelos de Asimilación y de Evolución Multirregional radica en que los primeros reconocen un origen africano de nuestra especie, no así los segundos. En este sentido, en los modelos de Asimilación es importante el grado inferido de entradas génicas que pudieron tener lugar fuera de África. Sin embargo, son numerosos los diferentes procesos que pueden resultar de ello, siendo muy difícil detectarlos arqueológicamente.

Para los modelos Multirregionales la continuidad en el espacio, la base de su fundamentación, estaría demostrada por el registro osteológico humano de distintas regiones del Viejo Mundo a lo largo del último millón de años. En ellos, África no desempeña ningún papel especial o particular, ya que tampoco tendría influencia alguna durante el proceso del origen de los humanos modernos. Las versiones más recientes y renovadas de estos modelos elaboradas por Relethford, Jorde y Wolpoff sostienen que es posible que África haya desempeñado algún papel a lo largo del Pleistoceno. Esto obedecería sobre todo a haber tenido mayor densidad poblacional que otras regiones, donde parecen registrarse eventos de cuellos de botella y extinciones.

Sintetizando, podemos decir que la esencia del esquema Fuera de África es que los genes de las poblaciones humanas actuales derivan de poblaciones que vivieron sólo en África hace 150 Ka. Por su parte, en el caso del esquema Multirregional, los genes de las poblaciones humanas actuales derivan de poblaciones que vivieron en diferentes continentes hace 150 Ka.

⁵ Este es también conocido como Modelo de Continuidad Regional (Ambrose, 1998).

4. Un nuevo milenio en el estudio de nuestra evolución

Las investigaciones actuales muestran nuevas líneas y modificaciones de los modelos antes mencionados. Sin embargo, la discusión continúa. Por ejemplo, Sally McBrearty y Alison S. Brooks (2000) han propuesto que durante el Pleistoceno Medio y el inicio del Pleistoceno Tardío hay numerosas especies de homínidos en África que pueden haber sido antecesoras del *Homo sapiens*. Sostienen que el surgimiento de la tecnología de la *Middle Stone Age* y de las primeras señales de conductas modernas coinciden con la aparición de restos fósiles atribuidos a *Homo helmei*. Esto les hace pensar que, al ser las conductas del *Homo helmei* distintas de las de otras especies de *Homo* anteriores, y bastante similares a las de los humanos modernos, el origen de nuestra especie –anatómica y conductualmente– estaría conectado y relacionado con el *Homo helmei*.⁶ De ser así, su profundidad temporal debería llevarse a los 250-300 Ka, cuando esas morfologías de tecnologías líticas comienzan a aparecer en África ecuatorial.

Relethford (2001) presenta un análisis basado en los recientes estudios de mtDNA en los restos fósiles de Neanderthales de la Cueva de Feldhofer y de los especímenes de las Cuevas de Mezmaiskaya y Vindica. En principio, los resultados parecen apoyar que los Neanderthales fueron una especie separada (*Homo neanderthalensis* y no *Homo sapiens neanderthalensis*) del *Homo sapiens*. Pero si los Neanderthales se extinguieron aproximadamente hace 28 Ka, el autor se pregunta qué posibilidades de hibridación tuvieron con el *Homo sapiens*. Tras analizar distintas secuencias de mtDNA modernas presentadas por otros autores, Relethford sostiene que aún no está clara la separación o no de los Neanderthales del linaje huma-

⁶ Si bien no mencionamos este tema antes, gran parte del consenso actual postula que el *Homo heidelbergensis* sería nuestro ancestro más directo, al menos por el momento (véanse figs. 7.1 y 7.3).

no moderno. El autor nos alerta acerca de que, si hablamos de *Homo neanderthalensis* como una especie separada, los estudios de mtDNA evidenciarían el momento en que los humanos modernos nos separamos de ellos, en otras palabras, la base de los modelos de reemplazo. Si, en cambio, el *Homo sapiens neanderthalensis* es una subespecie del género *Homo*, entonces los estudios de mtDNA mostrarán el momento de la divergencia y tendrán un significado distinto, aportando datos sobre el tamaño posible de la población y del flujo génico y acercándose a las nuevas variantes de los modelos multirregionales. Finalmente, al comentar la evidencia de muchos casos de extinciones locales, Relethford señala que, si bien los estudios genéticos en fósiles de Neanderthales parecen inclinarse más hacia la posición de una especie separada (*Homo neanderthalensis*), la evidencia aún no es concluyente y es mucho más complicada de lo que se creía.

Recientemente, Templeton (2002) presentó los resultados de su estudio que incluye diferentes regiones del ADN humano (mitocondrial, cromosoma Y y otras regiones cromosómicas vinculadas). Del mismo surgen dos puntos importantes. En el primero de ellos se rescata y refuerza el papel dominante que África ha tenido en la conformación del *pool* genético humano, al menos a través de dos –y no una– expansión del *Homo erectus* fuera de África. El segundo es la generalidad del intercambio genético entre las poblaciones humanas, en lo que se refiere al recurrente flujo génico. En el primer caso, la evidencia de dos expansiones fuera de África del *Homo erectus* sería consistente con el registro arqueológico achelense en el Pleistoceno Medio. Esto implicaría expansiones culturales, las que involucrarían no únicamente artefactos, sino también ideas e interacción con las poblaciones locales euroasiáticas. Asimismo estas dispersiones son compatibles con los datos fósiles. Por ejemplo, tras la expansión inicial del *Homo erectus* fuera de África –circa 1,7 Ma–, hubo pocos cambios en el tamaño del cerebro hasta el 700 Ka; a partir de allí comienza a verse un aumento en el promedio de la capacidad craneal que se hace más evi-

dente hacia el 500-400 Ka. La evidencia fósil más reciente de la expansión fuera de África sería la presencia de cráneos altos, redondeados, con frentes más pequeñas y mentón, que se registra *circa* 130 Ka en África, y es seguida por otra dispersión en el 90 Ka. Esto coincide con las evidencias genéticas en las distribuciones de ADN. En otras palabras, los rasgos craneales mencionados parece ser caracteres que se originan en África y se expanden. Hay otros rasgos que no presentan cambios, haciendo más difícil sostener la idea de reemplazo.

Por otra parte, la evidencia genética analizada por Templeton indica que el flujo génico entre las poblaciones ha sido muy importante a pesar de las distancias geográficas y de los diferentes e importantes sucesos de expansión poblacional, lo que refuerza de alguna manera más la idea de hibridación que la de reemplazo. Templeton considera que las poblaciones africanas y eurasiáticas están vinculadas por esta recurrencia del flujo génico, al menos durante los últimos 500 Ka. Esto sería una consecuencia de la serie de expansiones tanto fuera de África como fuera de Asia, con las consiguientes consecuencias genéticas. Con el paso del tiempo, y a través de las distintas expansiones, las poblaciones humanas extendieron su rango geográfico, aumentando el flujo génico. El modelo de Templeton muestra que el intercambio genético, a través del gran rango de las expansiones y el flujo génico –con hibridación– ha sido una de las mayores fuerzas en la conformación de las especies de *Homo* y su diversidad genética espacial.

Tras el trabajo de Templeton, una nueva pieza se suma al rompecabezas. Vekua et al. (2002) presentan los resultados del estudio pormenorizado de los fósiles del sitio Dmanisi, encontrados en la República de Georgia, en la confluencia de los ríos Masavera y Pinezouri, casi equidistante entre los mares Caspio y Negro. Si bien en un primer momento estos fueron adscritos a *Homo erectus* (Gabunia et al., 2000 y 2001), Vekua y colaboradores sostienen ahora que deberían ser adscritos a una especie que se relacionaría más

con el *Homo habilis*. Estos resultados no cambian sustancialmente la propuesta de Templeton. Pero si esto es así, la dispersión fuera de África ya sería una característica importante en otras especies *Homo*, y no solamente en *Homo erectus* y *sapiens*.

Los hallazgos de Atapuerca (Carbonell et al., 1999) en Burgos, España, están mostrando nuevas alternativas al problema del origen del hombre moderno. Este complejo de sitios presenta hallazgos excepcionales, no sólo por la cantidad de restos de *Homo antecessor* –32 individuos– y por su profundidad temporal –*circa* 700 Ka– sino también por la presencia de arte y tecnología líticas antes no registradas en Europa, y el posible canibalismo.

Finalmente, y viajando un poco más hacia atrás en el tiempo, Brunet et al. (2002) han dado a conocer lo que parece ser la evidencia fósil más temprana del linaje humano. Hasta el momento, las evidencias de las diferentes especies de homínidos anteriores a los *Homo* se localizaban en África oriental. El descubrimiento del *Sabelanthropus tchadensis*, en Chad, África central, parece mostrar una alternativa diferente de las conocidas. Localizados a más de 2.500 km del valle del Rift –región de donde provienen la mayoría de los fósiles conocidos– los restos del *Sabelanthropus tchadensis* incluyen un cráneo casi completo y fragmentos de mandíbulas. De acuerdo con la fauna es posible datar la antigüedad de estos fósiles entre 6 y 7 Ma. Estas características –distancia al valle del Rift y 2 millones de años más antiguo que los *A. ramidus*– parecerían indicar que los miembros más tempranos del clade homínido estuvieron más ampliamente distribuidos en África de lo que se pensaba. Y principalmente que el momento de divergencia entre la rama que dará lugar al género *Homo* y la que llevará a los chimpancés modernos es anterior a lo que mostraban estudios precedentes. Los resultados preliminares de los estudios paleoambientales indican que los mismos fueron diferentes de los que caracterizaban las ocupaciones de australopitecos en África oriental. Esto estaría indicando quizás un nicho ecológico diferente del *Sabelanthropus tchadensis*.

Estos ejemplos son sólo una muestra del dinamismo del tema y de los desafíos que, como investigadores de la diversidad humana, aún nos quedan por enfrentar.

Bibliografía

- Aiello, L. 1993. The fossil evidence for modern human origins in Africa; a revised view, *American Anthropologist*, núm. 95, pp. 73-96.
- Ambrose, S. 1998. Late Pleistocene human population bottlenecks, volcanic winter, and differentiation of modern humans, *Journal of Human Evolution*, núm. 34, pp. 623-651.
- Bertranpetit, J. 2000. Genome, diversity, and origins: The Y chromosome as a storyteller, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, núm. 97, pp. 6927-6929.
- Brunet, M. et al. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central África, *Nature*, núm. 418, pp. 146-151.
- Carbonell, E., Mosquera, M., Rodríguez, X. P., Sala, R., y van der Made, J. 1999. Out of Africa: The dispersal of the earliest technical systems reconsidered, *Journal of Anthropological Archaeology*, núm. 18, pp. 119-136.
- Gabunia L., Vekua, A. y Lordkipanidze, D. 2000. The environmental contexts of early human occupation of Georgia (Transcaucasia), *Journal of Human Evolution*, núm. 38, pp. 785-802.
- Gabunia, L., Antón, S. C., Lordkipanidze, D., Vekua, A., Justus, A. y Swisher, C. C. 2001. Dmanisi and dispersal, *Evolutionary Anthropology*, núm. 10, pp. 158-170.
- Harpending, H., Sherry, S., Rogers, A. y Stoneking, M. 1993. The genetic structure of ancient human populations, *Current Anthropology*, núm. 34, pp. 483-496.
- Lahr, M. M. y Foley, R. A. 1994. Multiple dispersals and modern human origins, *Evolutionary Anthropology*, núm. 3, pp. 48-60.
- 1998. Towards a theory of Modern Human origins: Geography, demography, and diversity in recent human evolution, *Yearbook of Physical Anthropology*, núm. 41, pp. 137-176.
- McBrearty, S. y Brooks, A. S. 2000. The revolution that wasn't: A new interpretation of the origin of modern human behavior, *Journal of Human Evolution*, núm. 39, pp. 453-563.
- Relethford, J. 2001. *Genetics and the Search for Modern Human Origins*. Nueva York, Willey & Son.

- Stringer, C. B. 2001. Modern human origins. Distinguishing the models, *African Archaeological Review*, núm. 18, pp. 67-75.
- Templeton, A. R. 2002. Out of Africa again and again, *Nature*, núm. 416, pp. 45-51.
- Vekua, A., et al. 2002. A new skull of Early *Homo* from Dmanisi, Georgia, *Science*, núm. 297, pp. 85-89.
- Zhu, R. X., et al. 2001. Earliest presence of humans in northeast Asia, *Nature*, núm. 413, pp. 413-417.