

HOMO ERECTUS: ORIGEN Y MIGRACION A ASIA

Ricardo Vázquez L.

Resumen

Hallazgos adscritos a la especie *H. erectus* están distribuidos en diferentes partes de Africa y Asia. Aunque en general hay acuerdo en que representan una sola taxa, los fósiles muestran diferencias principalmente en la robustez craneodental. Hay dataciones que ubican a los especímenes más tempranos de ambos continentes en el Plioceno Tardío o Pleistoceno Temprano. El origen del *H. erectus* es, por lo tanto, tema de controversia. Algunos investigadores creen que esta paleoespecie surgió en Africa, otros piensan que surgió en el sureste de Asia. Una teoría alternativa plantea que la forma *H. erectus* se desarrolló como resultado de una evolución paralela a partir de diferentes ancestros en Africa y Asia.

En el presente trabajo se articulan datos paleoantropológicos y paleoecológicos para llegar a las siguientes conclusiones sobre la evolución del *H. erectus*: (1) tuvo origen en Africa desde 1,6 millones de años o un poco antes, (2) los datos cronostratigráficos no apoyan las teorías sobre el origen asiático, (3) su presencia en Asia se debió a una migración desde Africa durante el Pleistoceno Temprano y (4) la robustez craneodental de los fósiles

hallados en Java indica adaptaciones al bosque tropical húmedo imperante en el sureste de Asia durante el Pleistoceno. Además, se plantea un esquema hipotético sobre las condiciones adaptativas y ambientales que motivaron la primera dispersión intercontinental de un homínido.

Introducción

La evidencia fósil indica que la historia biológica de los primates se caracteriza por repetidos episodios de dispersión. A lo largo de los períodos geológicos, diferentes *linajes taxonómicos**¹ de primates emigraron de sus lugares de origen hacia otras regiones geográficas. Los datos paleontológicos nos pueden ayudar a definir el lugar donde un linaje surgió, así como el momento de inicio y la trayectoria de su dispersión.

Ya para el Pleistoceno Medio, territorios en Africa y Asia estaban ocupados por *poblaciones polimórficas** de lo que fue, probablemente, una sola especie ancestral de los seres humanos actuales: *Homo erectus*. Si estas poblaciones fueron en realidad de una sola especie biológica,

su presencia en ambos continentes, en regiones separadas por miles de kilómetros, fue necesariamente el producto de una migración. Potencialmente, este flujo migratorio pudo haberse dado en cualquiera de las dos direcciones (i.e. de África a Asia o de Asia a África).

La secuencia paleontológica de la evolución de los *homínidos** ha sido mejor documentada en África que en cualquier otra parte del mundo. No obstante, se ha postulado que la especie *H. erectus* tuvo origen en Asia (Stringer 1984:64). Dos líneas de evidencia sirven de sustento a esta teoría: (1) supuestas fechas de hasta 2,0 millones de años para fósiles de *H. erectus* hallados en Java, Indonesia y (2) la robustez craneodental de esos especímenes, que los acerca más a las características morfológicas típicas de la muestra de Zhoukoudian, China. Una teoría alternativa sobre el origen de la forma *H. erectus* es que se desarrolló como resultado de una *evolución paralela** a partir de diferentes ancestros en África y Asia. No obstante, también podría ser que dicha robustez craneodental se debiera a adaptaciones al ambiente de bosque tropical húmedo imperante en el sureste de Asia durante el Pleistoceno.

El objetivo inicial de este artículo es dilucidar, con base en la evidencia disponible, en qué continente y cuándo tuvo origen la especie *H. erectus*. El segundo objetivo es plantear un esquema hipotético de la primera migración intercontinental de un homínido. La discusión se centra en las condiciones ambientales y adaptativas por las cuales ocurrió la dispersión. En este trabajo se articulan datos paleoantropológicos y paleoecológicos entre la evolución del *H. erectus*.

El Registro Fósil del *Homo Erectus*: distribución geográfica y características

La paleoespecie *H. erectus* fue definida de acuerdo a rasgos morfológicos de los descubrimientos iniciales hechos en Trinil, Java, y Zhoukoudian, China. Descubrimientos más recientes incluyen restos fósiles hallados en el domo de Sangiran, Java, y en Latian, China. Hallazgos hechos en el norte de África, hace tres décadas o más, incluyen los de Ternifine y Sidi Abderrahman, y más recientemente los de Thomas Quarry y Salé. Fósiles del sur y el este de África incluyen los de Swartkrans, Olduvai, Koobi Fora y Turkana oriental. Los pocos restos hallados en Ubeidiyah, Israel, han sido citados en la literatura como también correspondientes a *H. erectus*. La figura 1 muestra la distribución geográfica de los hallazgos.

No se sabe con claridad si la especie *H. erectus* existió en Europa. Especímenes europeos adscritos a esta taxa* incluyen la mandíbula de Heidelberg y los restos hallados en Montmaurin, Petralona, Arago, Vertesszollo y Bilzingsleben. Se ha argumentado que sería más apropiado asignar la gran mayoría de éstos fósiles a la especie *Homo sapiens*. Más aún, algunos investigadores (e.g. Howells 1981; Turner 1984: 196-197) no están de acuerdo con ninguna de las afirmaciones sobre la existencia de poblaciones de *H. erectus* en Europa.

La mayoría de la evidencia fósil de *H. erectus* consiste en cráneos, mandíbulas y dientes. Se han recuperado muy pocas partes del esqueleto no craneal atribuidas a esta taxa. Entre los restos no craneales se encuentran fragmentos de una pelvis y un fémur provenientes de Olduvai (OH* 28),

Tanzania, y parte de una pelvis hallada en Koobi Fora (KNM-ER* 3228), Kenia (Rightmire 1980:76; Stringer 1984:62). Además, hay restos no craneales en la muestra de Zhoukoudian. Solamente un espécimen tiene asociadas partes del esqueleto craneal y no craneal. Se trata de un esqueleto particularmente bien preservado, casi completo, correspondiente a un individuo joven (KNM-WT* 15000); el cual fue descubierto en la margen oriental del Lago Turkana, Kenia (Leakey y Walker 1985).

El *Homo Erectus* Temprano: contexto cronológico y morfología

En Africa los fósiles tempranos de *H. erectus* aparecen en estratos del Plioceno Tardío y el Pleistoceno Temprano. Los especímenes identificados por restos craneales casi completos fueron encontrados en Olduvai (OH 9) y Koobi Fora (KNM-ER 3733, 3883), con una antigüedad igual o un poco mayor a 1,5 millones de años (Howells 1980:11; Stringer 1984:62). El importante espécimen KNM-WT 15000 de Turkana oriental data también de aproximadamente el mismo período con 1,6 millones de años antes del presente (Leakey y Walker 1985). Por simple coincidencia, los restos no craneales (i.e. OH 28 y KNM-ER 3228) parecen ser más antiguos; se ubican en el Plioceno Tardío entre 1,8 y 1,9 millones de años (Stringer 1984:62).

Los fósiles de Olduvai no tienen problemas en cuanto a su ubicación cronológica, pues provienen de estratos claramente definidos, denominados "lechos"; los cuales están separados unos de otros por

capas de ceniza volcánica. El lapso que comprende cada estrato ha sido establecido fechando, mediante *técnicas isotópicas**, las cenizas. Por el contrario, los homínidos fósiles de Koobi Fora y Turkana oriental no pueden ser fechados con tanta precisión. Como Walker comenta en la cita siguiente, estos fósiles son hallazgos de superficie, recogidos en las áreas este (i.e. Koobi Fora) y oeste (i.e. Turkana oriental) del Lago Turkana:

"Esto es, fueron sacados de los sedimentos por el agua. En tales casos debe plantearse la interrogante sobre la proveniencia de los restos, porque no se cuenta con evidencia estratigráfica directa. En casi todos los casos, se puede demostrar que los fósiles provienen de un horizonte cercano. Los sedimentos son casi horizontales y la profundidad de las hondonadas producidas por la erosión donde los fósiles aparecen no es mucha. Las probabilidades de cometer errores en la correlación estratigráfica, por lo tanto, son pocas y los márgenes de duda pueden registrarse" (1981:199-200).²

Aunque yacían en la superficie, con estas condiciones sedimentológicas los hallazgos se pueden relacionar con la secuencia de *tobas volcánicas** distribuidas en la cuenca del lago. En el caso de los fósiles tempranos de *H. erectus*, los restos quedaron depositados entre los complejos de tobas KBS y Okote (Walker 1981:199). Según dotaciones isotópicas, la sección media-inferior del complejo de tobas Okote tiene entre 1,5 y 1,6 millones de años de antigüedad y las tobas KBS ya sea 2,4 millones de años, o entre 1,6 y 1,8 millones de años (Walker 1981:197).

Tanto los restos no craneales como el esqueleto completo KNM-WT 5000 sugieren que los individuos *H. erectus* eran más altos en talla de lo que anteriormente se pensaba. El KNM-WT 1500 era un indivi-

duo masculino de no más de 12 años y 1,6 metros de estatura al momento de su muerte (Leakey y Walker 1985). Las dimensiones generales de los otros restos no craneales tempranos de *H. erectus* indican también que eran individuos de talla semejante a la de algunas poblaciones humanas actuales.

Según análisis comparativos, los restos craneales tempranos de *H. erectus* encontrados en Africa presentan rasgos morfológicos que se proyectan a formas más tardías de la misma especie; como es el caso de fósiles africanos (e.g. OH 9) y otros hallados en yacimientos asiáticos (i.e. Zhoukoudian). Por ejemplo, refiriéndose al espécimen temprano KNM-ER 3733, Howells señala lo siguiente:

"Leakey y Walker (1976) han diagnosticado este cráneo como *H. erectus* por sus similitudes morfológicas específicas con los cráneos de Pekín Zhoukoudian. Es más pequeño y menos robusto que el OH 9 (con una capacidad estimada de 830 cc). Sin embargo, Rightmire (1979a) encuentra los dos muy similares en muchos de sus rasgos, varios de los cuales constituyen puntos de partida para el tipo pekinense de *H. erectus*" (1980:11).

En cuanto a los especímenes tempranos de Asia, fósiles de *H. erectus* hallados en Sangiran, Java, y Yuanmou, China, han sido asociados a depósitos del Plioceno Tardío (Howells, 1980:8, Stringer 1984:63). Dicha ubicación cronológica se ha usado como base para postular que esta especie tuvo origen en Asia. Los datos cronométricos de Asia, sin embargo, son objeto de gran polémica. La mayoría de las datacio-

nes están fundamentadas en **correlaciones faunales*** y muchas de las obtenidas mediante técnicas isotópicas no son contextualmente confiables. La credibilidad de la única fecha temprana con que se cuenta para los especímenes de Java es puesta en duda por Bilsborough y Wood:

"...la fecha potasio-argón ampliamente citada de 1,9 + 0,4 millones de años de los depósitos de Modjokerto .. tienen un gran margen de error asociado, y solo una fecha aislada es de poco valor. De cualquier manera, estas estimaciones no fechan ninguna de las especies homínidas, pues se derivan de materiales recobrados 50 metros bajo el sitio de uno de los hallazgos fósiles, en una ubicación apartada de la mayoría de los especímenes los cuales fueron encontrados en el domo principal de Sangiran" (1986:305).

Por lo tanto, la fecha de 1,9 millones de años no se puede asociar a los homínidos fósiles de Sangiran. Estudios recientes sugieren que la antigüedad de los mismos no es superior a 1,2 millones de años; la cual es considerablemente menor que la otorgada a los fósiles tempranos de *H. erectus* de Africa (Bilsborough y Wood 1986:305).

Los especímenes hallados en Java presentan rasgos robustos en el cráneo y la dentición. Tales rasgos aparecen también en formas más tardías de *H. erectus* como las de Zhoukoudian. Debido a que los fósiles de Africa son menos robustos, se ha postulado que las variedades asiáticas y africanas de *H. erectus* se desprenden de diferentes ancestros. Stringer sustenta esta teoría de la siguiente manera:

"...todos los homínidos que están más satisfactoriamente asociados a los depósitos de Modjokerto en Java son robustos, y estos incluyen los descubrimientos recientes de partes craneales y faciales asignados a *Megantropus*": Sangiran 27 (Jacob 1980) y 31

La *calota** OH 9 proviene de la sección superior del Lecho II de Olduvai, con una ubicación cronológica de 1,2 millones de años (Howells 1980:11).

(Sartano 1982). Este último espécimen es robusto y, aunque deformado, muestra ya sea un gran desarrollo de la prominencia sagital, o hasta de hecho una cresta sagital. Así, mientras especímenes probables de *H. erectus* de Africa (como los KNM-ER 992, 3733 y 3883) exhiben cráneos menos robustos que fósiles tardíos de *H. erectus*, los de Indonesia son marcadamente robustos. Esto podría deberse a que los fósiles indonesios son, en realidad, de fecha tardía, pero otra posibilidad es que evolucionaran de un ancestro del Plioceno o el Pleistoceno Temprano más robusto que los "hominidos avanzados" conocidos de sitios africanos" (1984:63).

Este planteamiento de base para proponer que las variedades africanas y asiáticas de *H. erectus* se originaron mediante un fenómeno de evolución paralela. Si la teoría de evolución paralela fuera cierta, sería necesario usar dos géneros taxonómicos diferentes para designar cada variedad (Jacob 1980:171). Sin embargo, podría ser que la robustez de las proporciones craneodentales de los restos de *H. erectus* de Asia indique diferencias adaptativas y no ancestros diferentes. Esta última posibilidad será explorada con mayor profundidad más adelante en este artículo.

Resumiendo se puede decir que en el este de Africa los restos más antiguos de *H. erectus* hasta ahora descubiertos fechan, con seguridad, en el Pleistoceno Temprano (i.e. 1,6 millones de años). El excepcional espécimen KNM-WT 15000 de Turkana oriental, evidencia que al menos algunos *H. erectus* tenían estaturas parecidas a las de los seres humanos contemporáneos (Leakey y Walker, 1985). Los especímenes del este de Africa presentan rasgos de la morfología craneal que se encuentran luego en especímenes del Pleistoceno Medio de China (Howells 1980:11). Además, **comparaciones directas*** de los fósiles de Olduvai y Java

indican que algunos de ellos representan el mismo tipo de homínidos (Stringer 1986:268). Por el contrario, son pobres los datos sobre la existencia de homínidos en Asia durante el Plioceno o el Pleistoceno Temprano. La única fecha temprana tiene una desviación estándar muy amplia y su asociación contextual la invalida (Bilsborough y Wood 1986:305). Los fósiles adscritos a la especie *H. erectus* hallados en Asia tienen configuraciones craneodentales más robustas que las de los encontrados en Africa (Stringer 1984:63), pero esos rasgos pueden deberse a diferencias adaptativas. Estos hechos dejan la teoría sobre el origen asiático del *H. erectus* sobre una base poco concreta.

El origen del *Homo Erectus*: prosapia africana y tiempo de especiación

Una buena cantidad de especímenes encontrados en estratos del Plioceno y Pleistoceno Temprano de Africa han sido adscritos por diferentes investigadores a la especie *H. habilis*, la cual ha sido reconocida como la forma que da origen al *H. erectus*. La mayoría de éstos restos provienen de Olduvai y Koobi Fora. Con base en criterios cronocronostratigráficos es posible dividir la muestra de *H. habilis* de ambos yacimientos en dos grupos (Stringer 1986:287-289). El grupo 1 contiene fósiles más tempranos hallados en el Lecho I de Olduvai y bajo el complejo de tobas KBS en Koobi Fora (e.g. OH 7, 24; KNM-ER 1470, 1590, 1802, 3732). El grupo 2 presenta fósiles encontrados en el Lecho II y en los niveles superimpuestos a las tobas KBS (e.g. OH 13, 16; KNM-ER 1813). La información cronométrica indica que algunos de los especímenes de *H. habilis* del

grupo 2 fueron sincrónicos con especímenes tempranos de *H. erectus* (Stringer 1986:209; Bilborough y Wood 1986:306).

En el grupo 1 hay fósiles que presentan volúmenes endocraneales altos; mientras especímenes como el OH 13 y el KNM-ER 1813 del grupo 2 registran volúmenes menores (Bilborough y Wood 1986:307). En cuanto a morfología craneal, los fósiles del grupo temprano retienen más características australopitecinas; los del grupo tardío tienen rasgos más parecidos a los de la taxa *H. erectus* (Stringer 1986:290; Bilborough y Wood 1986:306). Stringer apunta lo siguiente en relación a las estimaciones sobre tamaño corporal:

"...según las dimensiones craneales generales resulta evidente que especímenes como el KNM-ER 1470 (posiblemente masculino) debió tal vez ser similar en tamaño corporal a individuos pequeños de *H. erectus*, y conclusiones comparables pueden lograrse a partir del tamaño del material no craneal asignado al Homo temprano hallado bajo las tobas KBS. Así, individuos masculinos del grupo 1 probablemente fueron similares al *H. cf. erectus* (y algunos humanos contemporáneos) en cuanto a tamaño corporal, mientras especímenes como el OH 24 (grupo 1) y KNM-ER 1813 (grupo 2) (posiblemente femenino) fueron probablemente pequeños en compleción, en el rango de tamaño del *Australopithecus africanus*" (1984:288).

El único aspecto contradictorio en la comparación de los grupos temprano y tardío de *H. habilis* es la falta de correlación positiva, en especímenes de ambos grupos, entre las variables cronestratigrafía y morfología craneal, por un lado, y la variable capacidad craneana, por el otro. Con los datos disponibles no es posible aclarar por qué fósiles de mayor antigüedad y con más rasgos morfocraneales ancestrales, muestran volú-

menes endocraneales más altos y viceversa. Existe la posibilidad, sin embargo, de que éstos patrones endocraneales estén sesgados por diferencias debidas a *dimorfismo sexual** o sea, que el grupo 2 esté constituido mayoritariamente por individuos del sexo femenino.

En síntesis, el registro fósil de Africa evidencia al menos un homínido (i.e. *H. habilis*) que califica como ancestro directo de la paleoespecie *H. erectus*. Los datos indican una tendencia clara en cuanto a aumento en tamaño corporal y capacidad craneal en la transición *H. habilis* - *H. erectus*, en ruta hacia las dimensiones anatómicas del *H. sapiens*. En este contexto, *estudios alométricos** de diferentes especies de mamíferos, incluyendo primates, muestran una relación muy fuerte entre el aumento en tamaño corporal y el incremento en masa cefálica. En contraste, la evidencia paleontológica es nebulosa en cuanto a la existencia de posibles formas homínidas precursoras del *H. erectus* en Asia.

De acuerdo con la información discutida en los dos últimos apartados del presente artículo, es posible concluir lo siguiente:

1. la especie *H. erectus* surge en Africa, a partir de la especie *H. habilis*, hace aproximadamente 1.6 millones de años;
2. los homínidos fósiles hallados en Asia son más tempranos que 1,2 millones de años;
3. la existencia de la especie *H. erectus* en Asia se debió a una migración desde Africa ocurrida durante el Pleistoceno Temprano.

La Migración del Homo Erectus: factores ambientales y estrategias adaptativas

Información geológica y bioestratigráfica (e.g. fluctuaciones del nivel de lagos, registros de polen) indica que el Plioceno y el Pleistoceno fueron períodos de cambios climáticos constantes, con fases de estabilidad que raramente duraron, cada una, más de 10 mil años (Roberts 1984:44). Se sabe con seguridad que entre 1,0 y 5,0 millones de años antes del presente ocurrieron variaciones en el clima y la vegetación tropical de Africa y Asia. Las zonas tropicales de Africa y Asia no fueron afectadas directamente por las glaciaciones pleistocénicas. Sin embargo, éstas y otras regiones tropicales sufrieron grandes cambios ecológicos por influencia de los sistemas climáticos glaciales que operaron en otras partes del planeta. Fluctuaciones en el nivel del agua de los lagos ubicados en el oeste de Africa y la India indican que estas regiones se vieron afectadas, de manera intermitente, por períodos secos y lluviosos. Registros de polen evidencian cambios cíclicos en el tamaño de los bosques, los cuales se redujeron durante los ciclos secos, dando espacio a sabanas, y se expandieron en los lluviosos. Según Roberts la única región tropical del Viejo Mundo que escapó a estos ciclos naturales fue el sureste de Asia:

*Esto parcialmente se debió al hecho de que ésta área experimentó cambios dramáticos de diferente índole: aquellos asociados a la fluctuación de los niveles oceánicos, la reducción glacial en el nivel del mar creó el subcontinente de Sunda a partir del archipiélago indonesio (Tjia 1980). Nutrido por la humedad de los océanos adyacentes, el bosque tro-

pical de melanesia fue capaz de expandirse hacia nuevas tierras e impedir su destrucción. ...Es interesante como una cantidad de mamíferos de ambiente de sabana que están presentes en Asia continental, como el caballo y algunos bóvidos, no habitan en las partes secas de Indonesia a pesar de la existencia e un puente terrestre en los tiempos en que los niveles oceánicos estaban bajos (Medway 1972). Esto sugiere que otra barrera, presumiblemente el bosque húmedo premontano, impidió la migración de fauna durante esas épocas* (1984:39).

De acuerdo con reconstrucciones paleoecológicas, en el este de Africa los homínidos del Plioceno y el Pleistoceno habitaban en ambientes de mosaico, compuestos por sabanas extensas dentro de las cuales había pequeñas áreas de bosque (Foley 1984:99). Las sabanas mantenían una gran **biomasa*** de animales herbívoros, pero ofrecían limitaciones en cuanto a la provisión de agua y plantas comestibles. Tales condiciones ecológicas se supone que llevaron a los homínidos a incrementar el consumo de carne, por medio de la depredación y la carroñería. Foley propone un modelo según el cual los problemas adaptativos de los homínidos que habitaban en las sabanas funcionaron como fuentes generadoras de proceso evolutivos:

Las soluciones de tales problemas -i.e. el resultado de la selección natural- se esperaba que fuera una adaptación que involucrara la necesidad de agua y comportamientos deambulatorios sobre una gran área; una base amplia de recursos incluyendo la dedicación de muchas horas al día a actividades de subsistencia y una estrategia extractiva compleja a partir de recursos dispersos en el ambiente; y la incorporación de carne en la dieta como una manera de hacerle frente a períodos y lugares con escasez de plantas comestibles. Entre otras especies (e.g. lobos, leones, tigres) estas características están asociadas a cocientes altos de encefalización y al agrandamiento del cerebro (Eisenberg, 1981) (1984:100).

Un problema adicional en la adaptación a las sabanas es la sobresaturación de los hábitat situados alrededor de fuentes permanentes de agua (e.g. nacientes, ríos, lagos). Los homínidos compartieron estos hábitat con toda una comunidad faunística que incluía animales carnívoros.

El registro paleontológico de Eurasia muestra que la llegada a esas área de mamíferos provenientes de Africa (i.e. ungulados y carnívoros) ocurrió en el Pleistoceno medio (Turner 1984: 198). Dado que durante el Plioceno y el Pleistoceno el mismo tipo de sabanas y bosques se extendieron, de manera cambiante, a lo largo del cinturón tropical del Viejo Mundo (Roberts 1984:39), es probable que el flujo migratorio de comunidades faunales de Africa a Asia se hubiera ya iniciado en el Pleistoceno Temprano.

Entre las comunidades migrantes habían poblaciones de *H. erectus*. Con base en un razonamiento meramente geográficos, la ruta que usaron dichas poblaciones en su camino hacia el sureste de Asia se puede trazar a lo largo de las siguientes regiones: (1) el Istmo de Suez, (2) el Golfo Pérsico, (3) Pakistán y (4) el corredor formado por los Himalayas y la Bahía de Bengala. Se debe tener en cuenta que varias veces durante el Pleistoceno quedó expuesta la plataforma continental del Golfo Pérsico. En Indochina, la dispersión se bifurcó hacia China e Indonesia.

El subcontinente de Sunda fue el puente terrestre a través del cual el *H. erectus* llegó a Indonesia (Turner 1984: 1950). Una vez establecidas en esta área, las poblaciones de homínidos se vieron ante un ambiente perenne de bosque tropical húmedo. la colonización de Indonesia, por lo tanto, debió conllevar

cambios adaptativos importantes. Entre éstos cambios debió estar la adopción de patrones dietarios fuertemente basados en el consumo de semillas y tubérculos. Los rasgos craneodentales robustos de los especímenes de *H. erectus* encontrados en Java pudieron ser parte de un complejo de respuestas adaptativas a esos requerimientos dietarios. Serían adaptativos los cambios genéticos relacionados con el aumento en potencia de los sistemas musculoesqueléticos involucrados en la prensión y el masticado de comida dura. consecuentemente, por selección natural, se incrementaría la supervivencia de individuos con áreas robustas de anclaje para los músculos del aparato masticatorio, así como, con superficies de oclusión amplias, cúspides masivas y capas gruesa de esmalte en los dientes.

A manera de síntesis, se puede mencionar como la supervivencia en las sabanas, las ventajas del consumo de carne y la continuidad geográfica de los trópicos enfrentaron a algunas poblaciones de *H. erectus* del Pleistoceno Temprano de Africa ante dos estrategias adaptativas:

1. responder a las presiones de su hábitat migrando a lo largo del cinturón tropical, al igual que otros mamíferos de las sabanas, y
2. adaptarse a los nuevos ambientes poniendo el énfasis dietario en el consumo de plantas.

Parece que el *H. erectus* empleó ambas estrategias. La primera en la dispersión a Asia y la segunda en el caos de la adaptación al bosque tropical húmedo en Indonesia.

Sumario y conclusiones

Fechas confiables para especímenes tempranos y fósiles de un ancestro directo (i.e. *H. habilis*) indican que el *H. erectus* tuvo origen en África hace 1,6 millones de años o un poco antes. Las teorías sobre el origen de ésta especie en Asia no encuentran bases sólida en los datos cronoestratigráficos. Se ha sugerido 1,2 millones de años antes del presente como una fecha razonable para la aparición del *H. erectus* en Asia (Bilsborough y Wood 1984:305). Por lo tanto, la explicación más plausible es que la dispersión fue de África a Asia.

De acuerdo a evidencia geológica y bioestratigráfica el cinturón tropical afroasiático fue un ecosistema muy cambiante entre 1,0 y 5,0 millones de años antes del presente. Con excepción de las selvas de Sunda, los ambientes de bosque y sabana en dicho cinturón se encogieron y expandieron en ciclos; los períodos de estabilidad raramente duraron más de 10 mil años (Roberts 1984:44).

Con base en los datos del este de África, se piensa que fue en hábitat de sabana donde ocurrieron las fases iniciales de la evolución de los homínidos, entre ellas el surgimiento del *H. erectus*. Los problemas de subsistencia propios de éstos ambientes demandaron aumentos en la cantidad y complejidad de las estrategias de supervivencia. Esto influyó positivamente en el desarrollo neurológico de los homínidos. El consumo de carne ha sido sugerido como un factor clave. La persecución de manadas de ungulados migratorios pudo ser una causa importante en la dispersión del *H. erectus*.

En su migración a lo largo de las zonas tropicales las poblaciones de *H. erectus* ocuparon tanto sabanas como bos-

ques; lo cual generó **cambios microevolutivos***. En este artículo se refuta la teoría que propone **causas filagnéticas*** para la robustez craneodental de los especímenes de *H. erectus* encontrados en Java. Un ambiente perenne de bosque tropical húmedo existió en el subcontinente Sunda (i.e. Indonesia) durante todo el Pleistoceno. La masividad de los rasgos craneodentales puede ser evidencia de adaptaciones genéticas de carácter biomecánico, relacionadas con una alimentación basada en semillas y tubérculos.

Notas

1. Para ayudar al lector, todos los términos técnicos escritos en negritas y marcados con un asterisco aparecen, en orden alfabético, en un glosario al final del artículo.
2. La traducción de las citas textuales fue realizada por Ricardo Vázquez L. para este artículo.

Glosario de Terminología Técnica

biomasa: cantidad de materia viviente de algún tipo.

calota: partes craneales que no incluyen los huesos de la cara.

cambios microevolutivos: variaciones genéticas ocurridos dentro de una misma especie.

causas filagnéticas: relacionadas con algún punto en la línea de descendencia de un grupo de organismos, este punto refleja un episodio en la historia biológica de una especie.

comparaciones directas: en paleontología, son aquellas donde dos o más colecciones o seres de fósiles se traen a un mismo laboratorio para ser comparadas.

correlaciones faunales: método según el cual se establece la antigüedad de un espécimen con base en otros fósiles de animales de antigüedad conocida, hallados en el mismo estrato geológico.

dimorfismo sexual: diferencias de forma y tamaño asociadas al sexo.

estudios alométricos: análisis del crecimiento de una parte anatómica en relación al tamaño total del cuerpo.

evolución paralela: evolución independiente a partir de diferentes ancestros, pero dando origen a formas muy parecidas en sus rasgos morfológicos.

homínidos: miembros del linaje de los seres humanos, se caracterizan principalmente por ser bípedos.

horizonte: capa o estrato de sedimentos sueltos, cuya continuidad puede ser detectada por toda una región geográfica.

KNM: clave que identifica los especímenes del Museo Nacional de Kenia. Los afijos WT y ER significan Turkana oriental y Rodolfo occidental respectivamente (Rodolfo es el nombre dado por los ingleses al Lago Turkana).

linajes taxonómicos: grandes líneas de descendencia a varios niveles de la clasificación jerárquica de los organismos; en el caso del orden primate algunos ejemplos son los simios, los antropoides, los póngidos o los homínidos.

OH: clave o código que identifica los especímenes hallados en Olduvai, Tanzania.

poblaciones polimórficas: grupos de organismos de una misma especie que difieren en algunos rasgos morfológicos, e.g. las poblaciones humanas actuales son polimórficas.

taxa: cualquier grupo taxonómico a cualquier nivel en la clasificación jerárquica de los organismos.

técnicas isotópicas: técnicas de datación basadas en el nacimiento de una partícula radiactiva (i.e. isótopo).

tobas volcánicas: cenizas consolidadas que han adquirido consistencia de roca.

ungulados: mamíferos casi todos herbívoros y con cuernos (e.g. gacelas, jirafas, cabras, caballos).

Bibliografía

Bilsborough, A. y Wood, B. A.
1986 The nature, origin and fate of *Homo erectus*. En: Wood, B. A., Martin, L., y Andrews, P. (eds.) *Major Topics in Primate and Human Evolution*. Cambridge: Cambridge University, p. 295-316.

Foley, R.
1984 Early Man and the Red Queen: Tropical African Community Evolution and Hominid Adaptation. En: Foley, R. (ed.) *Human Evolution and Community Ecology. Studies in Archaeology* (serie). London: Academic Press, p. 85-110.

Howells, W. W.

1980 *Homo erectus* - who, when and where: a survey. *Yearbook of Physical Anthropology*, 23: 1-23.

Howells, W. W.

1981 *Homo erectus* in human descent: ideas and problems. En: Sigmon, B. A. y Cybulski, J. S. (eds.) *Homo erectus: Papers in Honor of Davidson Black*. Toronto: University of Toronto Press, p. 63-85.

Jacob, T.

1980 The *Pithecanthropus* of Indonesia: phenotype, genetics and ecology. En: Königsson, Lars-Konig (ed.). *Current Arguments in Early Man*. Oxford: Pergamon Press, p. 170-179.

Leakey, R. y Walker, A.

1985 *Homo erectus* Unearthed. *National Geographic* 168(50): 624-629.

Rightmire, G. P.

1980 *Homo erectus* and Human Evolution in the African Middle Pleistocene. En: Königsson, Lars-Konig (ed.) *Current Arguments on Early Man*. Oxford: Pergamon Press, p. 70-85.

Roberts, N.

1984 Pleistocene Environments in Time and Space. En: Foley, R. (ed.) *Human Evolution and Community Ecology*. *Studies in Archaeology*

(serie). London: Academic Press, p. 25-53.

Stringer, C. B.

1984 Human Evolution and Biological Adaptation in the Pleistocene. En: Foley, R. (ed.) *Human Evolution and Community Ecology*. *Studies in Archaeology* (serie). London: Academic Press, p. 55-83.

1986 The credibility of *Homo erectus*. En: Wood, B., Martin, L., y Andrews, P. (eds.) *Major Topics in Primate and Human Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 266-294.

Turner, A.

1984 Hominids and Fellow Travelers Human Migration to High Latitudes as Part of a Large Mammal Community. En: Foley, R. (ed.) *Human Evolution and Community Ecology*. *Studies in Archaeology* (serie). London: Academic Press, p. 212-217.

Walker, A.

1981 The Koobi Fora Hominids and their bearing on the origins of the genus *Homo*. En: Sigmon, B. A. y Cybuski, J. S. (eds.). *Homo erectus: Papers in Honor of Davidson Black*. Toronto: University of Toronto Press, p. 193-215.

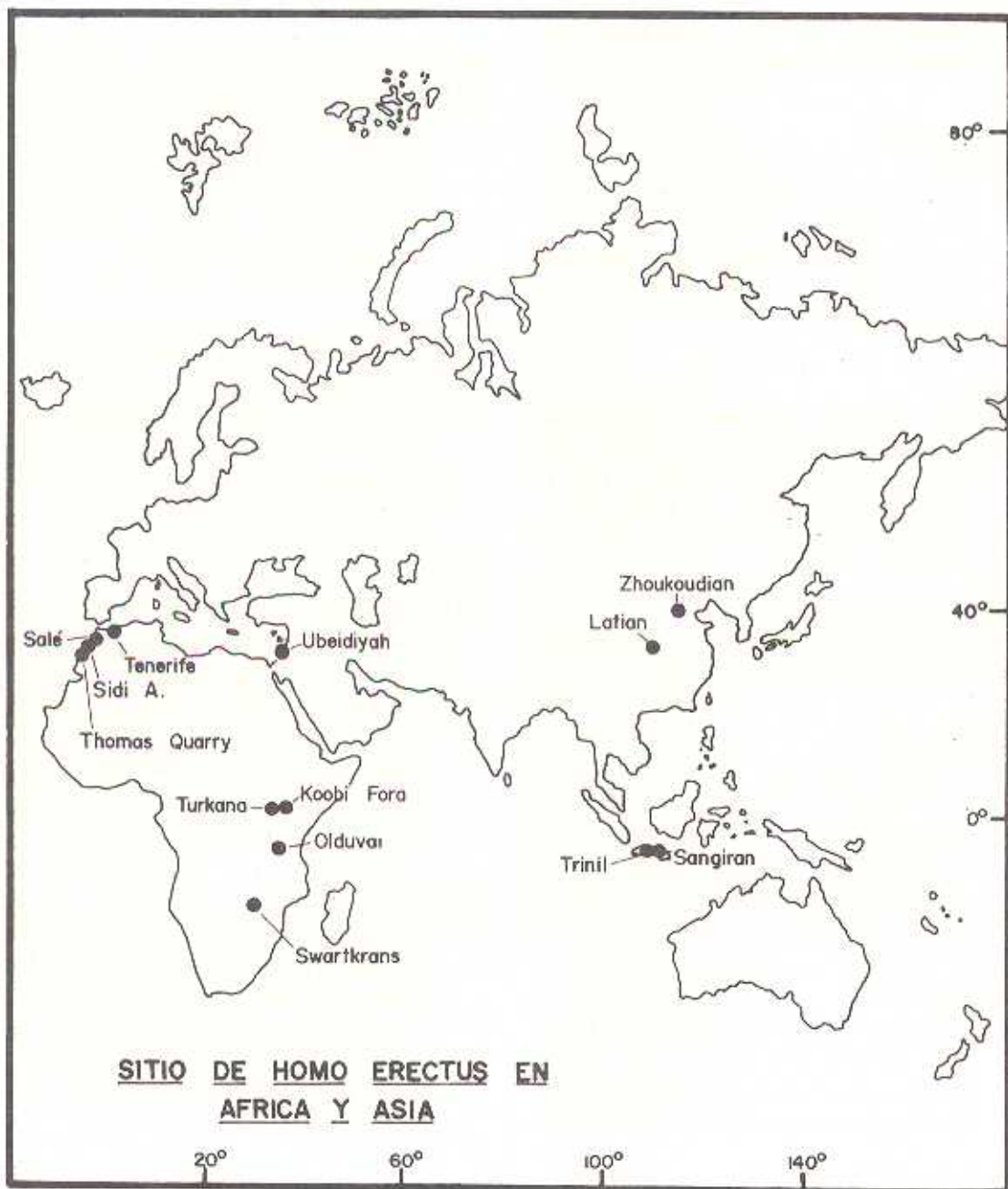


Fig. 1

