

MEDIO E SELECCIÓN NATURAL NOS HOMINOIDEOS: LOCOMOCIÓN, ALIMENTACIÓN E VIDA SOCIAL NO PROCESO DE HOMINIZACIÓN

Por Alfredo IGLESIAS DIÉGUEZ (1)

Francesc RIBOT TRAFI (2)

Josep GIBERT CLOLS (2)

(1) Departamento de Historia I. Universidade de Santiago de Compostela

(2) Institut Paleontològic «Miquel Crusafont». Sabadell

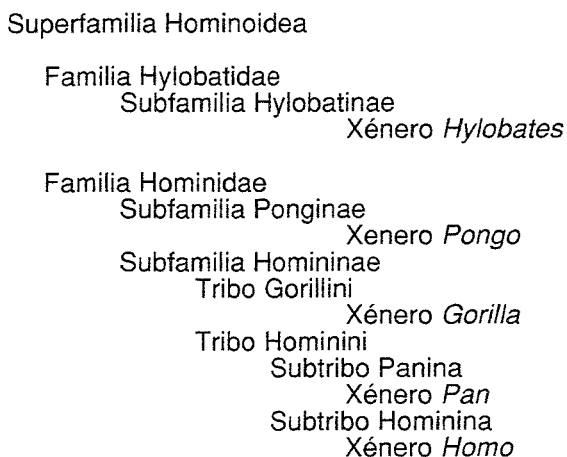
Abstract: Locomotion and feeding cause different adaptabilities that are revealed by hominoids, what is cause of their diversity. However, because of hominoids are social beings, reversive effect of evolution performs a basic function.

Key words: Reversive effect of evolution, perception, intervention, conception, mind.

I. OS HOMINOIDEA SEGUNDO A SISTEMÁTICA MODERNA

A sistemática biolóxica establece como membros da superfamilia Hominoidea (v. Táboa 1) os xibóns e siamangos (*Hylobates*), os orangutáns (*Pongo*), os gorilas (*Gorilla*), os chimpancés e bonobos (*Pan*) e os humanos (*Homo*); ademais, forman parte desta mesma superfamilia todos os seus antepasados fósiles ata o primeiro antepasado común: *Limnopithecus*, *Dendropithecus*, *Micropithecus*, *Kalepithecus*, *Nyanzapithecus*, *Rangwapithecus*, *Proconsul*, *Simiolus*, *Turkanapithecus*, *Afropithecus*, *Morotopithecus*, *Heliopithecus*, *Dionysopithecus*, *Platodontopithecus*, *Mabokopithecus*, *Kenyapithecus*, *Otavipithecus*, *Griphopithecus*, *Austriacopithecus*, *Dryopithecus*, *Graecopithecus* (= *Ouranopithecus*), *Oreopithecus*, *Ankarapithecus*, *Lufengpithecus*, *Sivapithecus* (= *Ramapithecus*), *Gigantopithecus*, *Orrorin*, *Ardipithecus*, *Kenyanthropus* e *Australopithecus sensu lato*, incluíndo *Paranthropus*.

TÁBOA 1. Sistemática dos Hominoidea actuais



Tradicionalmente, os humanos formaban un grupo biolóxico propio e autónomo, afastado do resto dos primates e integrado exclusivamente por *Homo* e os seus antepasados fósiles que se formou moi remotamente no tempo. As razóns desta clasificación eran as seguintes:

- A clasificación proposta en 1941 por Simpson, na que agrupaba os xibóns na familia Hylobatidae; os orangutáns, gorilas e chimpancés na Pongidae; e ós humanos na Hominidae.
- A posición filoxenética do *Oreopithecus bambolii*, un hominoideo fósil do Mioceno de Toscana (Italia) que, logo das investigacións realizadas por Hürzeler na década dos cincuenta sobre o seu esqueleto poscraneal (que inducían a pensar nun certo bipedismo) e a súa serie dentaria, se considerou un antepasado remoto de *Homo*.
- A posición filoxenética de *Ramapithecus*, un hominoideo fósil do Mioceno indo-paquistaní que, debido ás conclusións expostas por Simons e Pilbeam na década dos sesenta e setenta sobre as similitudes dentais deste taxón con *Australopithecus*, se considerou na liña humana. Ademais, propúxose que *Ramapithecus* era o fósil asiático que equivalía ó africano *Kenyapithecus*.
- A posición filoxenética de *Proconsul*, un hominoideo fósil do Mioceno de África oriental, *Dryopithecus*, un hominoideo fósil do Mioceno de Europa, e *Sivapithecus*, un hominoideo do Mioceno de Asia, que chegaron a ser sinonimizados diacronicamente como antepasados dos Pongidae no seu conxunto (*Proconsul*), dos gorilas e chimpancés (*Dryopithecus*) e dos orangutáns (*Sivapithecus*).

Estes argumentos científicos, sen embargo, contiñan implícito un discurso ideolóxico que se pode resumir na seguinte proposición: o *phylum* humano é singular, peculiar e ancestral, que se demostraba cos seguintes argumentos:

- A presenza do *Oreopithecus* e *Ramapithecus* como pólas diverxentes do tronco homínido no Mioceno confirmaba a antigüidade da liñaxe humana.
- Fronte a gran diversidade acadada polos Pongidae no Mioceno (*Sivapithecus*, *Dryopithecus*, *Hispanopithecus*, *Proconsul*, *Hungaropithecus*, *Udabnopithecus*, *Ouranopithecus*, *Bodwapithecus*, etc.), os Hominidae eran un grupo centrado, converxente e de gran homoxeneidade (*Oreopithecus*, *Ramapithecus*, *Australopithecus* e *Homo*), conceptos de gran carga ideolóxica que foron profusamente empregados por Teilhard de Chardin e Crusafont.

Nas últimas décadas, os resultados das investigacións en bioloxía molecular, anatomía comparada e paleoantropoloxía permitiron establecer unha nova sistématica baseada nas relacións filoxenéticas existentes entre os hominoideos actuais.

1.1. Probas derivadas da bioloxía molecular e da citoxenética

Nos anos sesenta Goodman demostrou, a través do estudio das proteínas dos gorilas, chimpancés, orangutáns e humanos, que os gorilas e os chimpancés estaban máis relacionados cos humanos que co orangután. Posteriormente, Sarich e Wilson, coa aplicación do «reloxo molecular», rebaixaron substancialmente as idades da deriva parental dos diferentes hominoideos actuais. Xa nos setenta, Lowenstein fixo reaccionar proteínas fósiles de *Ramapithecus* coas de hominoideos actuais e atopou que este fósil estaba relacionado co orangután e non cos humanos.

Segundo se desprende das análises xenéticas, a maior distancia xenética existente entre dous primates superiores é a que separa ós *Pongo* dos *Gorilla* e *Homo* (2,4%), e a menor é a que separa ós *Pan* dos *Gorilla* e *Homo* (1,2%). Así mesmo, demostrouse que é maior a distancia xenética entre *Pan* e *Pongo* (1,8%) ca entre *Homo* e *Gorilla* (1,4%).

Tamén do estudio cromosomático se desprenden importantes consecuencias para comprender a evolución dos hominoideos. Como herdanza do *Afropithecus*, o antepasado común dos homínidos (*Pongo*, *Gorilla*, *Pan* e *Homo*), compartimos cinco cromosomas comúns (6, 19, 21, 22 e X); así mesmo, debido a un descoñecido antepasado común, os *Gorilla*, *Pan* e *Homo* coincidimos en once cromosomas comúns (1, 4, 5, 8, 9, 12, 13, 14, 15, 16 e 18) e en sete cromosomas mutados. Para os xéneros actuais está constatada a existencia de seis mutacións únicas entre os gorilas, o mesmo número que entre os chimpancés, e catro mutacións únicas entre os humanos. Así mesmo, os gorilas e chimpancés comparten dúas mutacións comúns, tres os chimpancés e os humanos e ningunha os gorilas e os humanos.

1.2. Probas derivadas da anatomía comparada

Malia as grandes diferencias anatómicas que se poden observar entre os hominoideos, que xustificaron no pasado abondosos argumentos á súa sistematización en grupos biolóxicos case opostos, caracterízanse por unha serie de trazos anatómicos que os distinguen dos cercopitecoideos (v. Táboa 2) e do resto dos primates, entre os que cómpre salientar os seguintes:

- Dentición conservadora, con ausencia de lofos e lófidios.
- Complexo ombreiro-tórax.
- Extremidades anteriores máis longas que as posteriores, agás en *Homo*.
- Estructura modificada do ombreiro, cóbado e pulso, que lles permite unha maior mobilidade e flexibilidade.
- Tórax ensanchado.
- Redución da lonxitude da columna vertebral no treito que vai dende as costelas ata a pelve.
- Ausencia de cola.

TÁBOA 2. Diferencias máis significativas entre os cercopitecoideos e os hominoideos

Cercopithecoidea	Hominoidea
Presencia de cola	Ausencia de cola
Cuadrúpedos	Brazo columpiador
Tórax estreito	Tórax amplo
Calosidades isquiáticas	Ausencia de calosidades isquiáticas, agás nos xibóns e nos chimpancés, que son sumamente reducidas
Molares con cúspides altas e puntiagudas, conectadas mediante crestas cortantes transversais (bilofodontia)	Molares con cúspides baixas e arredondeadas (sen bilofodontia)
P ₃ altamente sectorial	Redución da sectorialidade do P ₃
O suco lonxitudinal mesial do canino esténdese pola raíz, especialmente nos machos	O suco lonxitudinal mesial dos caninos superiores non se estende pola raíz
Nariz estreito	Nariz ancho
Padal estreito	Padal ancho
Tronco longo, a lonxitude da columna entre as costelas e a pelve é longa	Tronco curto, a lonxitude da columna entre as costelas e a pelve é curta
Cerebros relativamente máis pequenos	Cerebros relativamente máis grandes

- Incremento volumétrico do cerebro acompañado dunha predominio cada vez maior das áreas asociativas propias de cada lóbulo destinadas a integrar as actividades de todas as partes do cerebro, a actuar como unidades de almacenamento e a exercer un papel coordinador entre a percepción dun estímulo e a resposta voluntaria.

1.3. Probas derivadas da paleoantropoloxía

Os maiores avances paleontropolóxicos dos últimos anos foron:

- A clarificación da enorme variedade de taxóns sincrónicos. Neste sentido, cómpre lembrar que no Vallés occidental chegaron a describirse tres hominoideos (*Dryopithecus*, *Hispanopithecus* e *Sivapithecus*) nun mesmo ecosistema; na actualidade considérase que a única especie presente no Vallés foi o *Dryopithecus laietani*.
- O abandono da sinonimización entre xéneros diacrónicos e afastados xeograficamente, como se propusera en ocasións entre *Proconsul-Dryopithecus-Sivapithecus* ou *Kenyapithecus-Ramapithecus*.
- A delimitación do hábitat de cada especie a espazos xeográficos definidos por barreiras naturais. Neste sentido, a investigación moderna considera que o *Sivapithecus* se desenvolveu na formación de Siwalik, no borde meridional do Himalaia antes do seu levantamento. Así mesmo, considérase que o *Dryopithecus* prosperou nas terras emerxidas no borde setentrional e occidental do mar de Paratethys logo da retracción do mar de Tethys, que permitiu o contacto entre África e Eurasia.

Ademais, realizáronse novas interpretacións do rexistro fósil que permitiron clarificar a filoxenia dos Hominoidea, aínda que as máis contundentes foron as relativas á posición de *Oreopithecus* e *Ramapithecus*.

- Despois de 1973, as investigacións desenvolvidas nos Siwalik proporcionaron un novo material fósil que lles permitiu a Kay e Greenfield, de xeito independente, demostrar que *Ramapithecus* non é un xénero coetáneo de *Sivapithecus* (que ademais vivía nos mesmos lugares), senón que son conxenéricos. Na actualidade, considérase que *Ramapithecus* é a femia de *Sivapithecus*.
- Novas revisións do material poscraneal e facial de *Oreopithecus* levaron á consideración de que se trataba dun cercopitecoideo; sen embargo, na actualidade considérase un hominoideo cun deseño facial primitivo con respecto a *Dryopithecus*, posiblemente o seu antepasado máis próximo.

As anteriores evidencias permiten establecer un cladograma dos hominoideos que, en liñas xerais e a partir dos datos moleculares dos xéneros actuais, se pode establecer do seguinte xeito. A primeira división se produciu hai 18/16 M.a. e deu lugar ó actual xibón; os taxóns da familia Hominidae permaneceron unidos ata a aparición dun novo clado, o que integra o actual orangután e os seus antepasados,

que xurdiu hai 14/12 M.a.; o gorila evolucionou a partir de formas que xurdiron hai 9/7 M.a.; e os chimpances e bonobos e os humanos descendem dun antepasado común datado hai 6/5 M.a.

II. O MEDIO DUNHA ESPECIE ENTENDIDO COMO ESCENARIO DA SELECCIÓN NATURAL

Gracias ás investigacións de Lewontin sabemos que o foco primario da evolución por selección natural é o individuo; sen embargo, os individuos desenvólvense nun medio. A selección natural non actúa sobre individuos illados do seu contorno; neste sentido, a principal contribución de Darwin reside na explicación do ser vivo en relación co seu medio. É no medio onde actúan as accións selectivas, tanto as intraespecíficas como as do conxunto integrado de especies (animais e vexetais) que coexisten no medio, que conducen á evolución dunha especie.

As accións selectivas que determinan a integración dos hominoideos no seu medio son as seguintes:

- A procura de alimento.
- A mobilidade.
- Os coidados recibidos pola descendencia.
- A atracción sexual.
- A defensa fronte posibles agresións.

O conxunto destas accións determinaron unha serie de estratexias adaptativas no ámbito da alimentación, a locomoción e a territorialidade, que son fundamentais para comprender a diversidade morfolóxica (tamaño corporal, peso, estrutura facial, craneal e poscraneal, desenvolvemento do encéfalo, etc.) e social (grupos biparentais, grupos plurimascullinos ordenados por idade, grupos complexos abertos, etc.) que se pode observar entre os hominoideos actuais.

A diversidade de xéneros (e especies) hominoideos débese relacionar coas estratexias adaptativas desenvolvidas nos diferentes medios nos que se integraron. Así mesmo, esta diversidade é froito da remodelación da superficie terrestre (elevación de barreiras orográficas, abertura de pasos intercontinentais debido á retracción dos mares, afundimento da codia terrestre por movementos tectónicos, etc.) e das consecuentes crises ecolóxicas, que implican novas adaptacións e dispersións.

II.1. Crises ecolóxicas e especiación

Hai 25 M.a., nun momento anterior á formación dos primeiros hominoideos, o ambiente xeneralizado para toda África era o da pluviselva tropical e a topografía era bastante uniforme e homoxénea e relativamente baixa. Neste contexto, sen embargo, comezaron abrirse paso pequenas áreas locais máis abertas.

Hai 18 M.a., trala oroxenia alpina, que provocou a colisión de África con Eurasia pola Península Arábiga e un proceso de *rifting* (abertura dunha falla que separa ás terras orientais de África dos terreos occidentais, que se elevaron), produciuse un cambio climático que levou á estacionalidade e á redución da pluviselva.

Unha vez establecido un corredoiro entre África e Eurasia pola Península Arábiga, as especies sometidas á presión da crise ecolóxica africana atoparon un saída que lles permitía dispersarse na busca de novos espazos. Este corredoiro foi utilizado polos hilobátidos hai 16 M.a., os grifopitécidos hai 14 M.a. e os driopitécidos hai 13,5/13 M.a.

Unha nova crise, hai 6/5 M.a., provocou o illamento e a formación de dúas novas subtribos (Panina e Hominina) a partir do que fora un único xénero que vivía na África. Con respecto á subtribo hominina, como consecuencia desta nova crise xorden os *Ardipithecus*, *Australopithecus* (incluído *Paranthropus*) e *Kenyanthropus*.

Ó redor de hai 2,8/2,4 M.a. produciuse un importante cambio climático a nivel global que orixinou numerosas áreas abertas e áridas. Este feito tivo dúas consecuencias importantes: o cambio do medio físico coa aparición de novos biotopos e a adaptación consecvente das especies ou a súa extinción. Sen dúbida, o cambio máis importante foi a ampliación da sabana e, como consecuencia, a prosperidade dos taxóns que viven nela. Esta nova situación supuxo a diversificación dos taxóns de *Australopithecus* (*Australopithecus* en sentido estricto e *Paranthropus*) e a formación do xénero *Homo*.

II.2. Estratexias adaptativas derivadas da locomoción nos hominoideos

En xeral, nos primates recoñécense varias estratexias adaptativas á locomoción, aínda que o modelo básico e orixinario dos hominoideos é o cuadrupedismo arborícola. Nos hominoideos actuais, sen embargo, atopamos unha gran diversidade de estratexias que derivan da interrelación dos individuos co medio.

- Os xibóns (*Hylobates*) e os siamangos (*Hylobates* (*Symphalangus*)) desprázanse por suspensión combinada coa trepa lenta; ademais, no sustrato arbóreo manteñen un modelo de bipedestación modificada e ocasionalmente poden camiñar erguidos polo chan empregando os brazos como balance.
- Os orangutáns (*Pongo*) desprázanse por suspensión combinada coa trepa lenta; ademais, son cuadrúmanos que empregan as palmas dos pés e mans e poden baixar ó chan e andar erguidos.
- Os gorilas (*Gorilla*) son predominantemente cuadrúmanos terrestres que camiñan semi erguidos e apoian só os cotenos das extremidades anteriores e as plantas das posteriores; ademais, modificaron o modelo de braquiación e practican a trepa. O bipedismo queda reservado para situacións de ameaza.
- Os chimpancés (*Pan troglodytes*) son predominantemente cuadrúmanos terrestres que camiñan semi erguidos e apoian só os cotenos das extremidades anteriores e as plantas das posteriores; ademais, modificaron o modelo

de braquiación, practican a trepa e manteñen posturas bípedas ocasionalmente.

- Os bonobos (*Pan paniscus*) son predominantemente cuadrúmanos terrestres que camiñan semierguidos e apoian só os cotenos das extremidades anteriores e as plantas das posteriores, aínda que manteñen posturas bípedas de xeito habitual durante períodos de tempó relativamente grandes.
- Os humanos (*Homo*) son bípedos plenos e as extremidades anteriores non participan en ningún momento da locomoción; así mesmo, secundariamente, empregan outros métodos de locomoción, entre eles a trepa.

Neste sentido, pódese dicir que a variación non reside na exclusividade dunha estratexia en relación a unha especie concreta; o que realmente varía é a proporción entre cada un destes métodos de locomoción. Así, os humanos empregan o bipedismo o 95% das veces que se desprazan e a outros métodos (entre eles a trepa) dedícanlle o 5%. Os chimpancés utilizan o cuadrumanismo nun 40% ou 50% dos seus desprazamentos, a trepa o 40% e o bipedismo do 5% ó 10%. Os gorilas, que só empregan o bipedismo como xeito de intimidación, empregan o cuadrumanismo no 70% dos seus desprazamentos, en tanto que a trepa supón o 30%.

A. Filoxenia da locomoción

Debido á ausencia de ósos poscraneais precisos (pelve, húmero, fémur, falanxes, etc.) de numerosas especies fósiles, as estratexias locomotoras que mellor se coñecen son as relacionadas co

Oreopithecus, sobre todo trala revisión do material realizada por Köhler e Moyà-Solà, e co bipedismo entre os *Australopithecus* e os *Homo*.

A hipótese tradicionalmente aceptada supuña que o bipedismo era unha adaptación fundamental que, unha vez adquirida, permitiría unha maior encefalización e, gracias á liberación da man, a fabricación de utensilios líticos, dúas características que nos definen como humanos fronte ó resto dos primates.

Os argumentos achegados para soste esta hipótese eran, fundamentalmente, os seguintes:

- As 52 pezas óseas conservadas do fósil AL 288 (*Lucy*) atribuídos a *Australopithecus afarensis*. Para o estudo da locomoción deste espécime son fundamentais os restantes restos óseos: sete vértebras torácicas, dúas vértebras lombares, un sacro, unha pelve, un fémur, unha tibia, un talus, un omóplato, dous húmeros, dous cúbitos e un radio.
- Varios ósos illados (fémures, tibias, calcañais, cuneiformes, metatarsos, húmeros, cúbitos e falanxes) procedentes do mesmo xacemento (Afar) e atribuíbles á mesma especie (*Australopithecus afarensis*).
- As 34 pegadas de pasos fosilizadas en Laetoli, que debido á súa antigüidade foron atribuídas a *Australopithecus afarensis*.

Esta hipótese, defendida por Johanson, White, Leakey, Lovejoy, etc., argumentaba que o *Australopithecus afarensis* estaba adaptado anatomicamente ó bipedismo e a proba eran as pegadas de pasos de Laetoli. Unha vez adquirido o bipedismo polo *Australopithecus afarensis*, o resto das especies posteriores manterían esa adquisición ata o actual *Homo sapiens*. Descubrimentos posteriores, como o *Australopithecus anamensis* (que inclúe varios fragmentos de húmero e tibia) ou o de *Ardipithecus ramidus* (que inclúe fragmentos dunha pelve e dun fémur), permitiron constatar a antigüidade desta adaptación no *phylum* humano.

Sen embargo, a escola de París, dirixida por Coppens, opúxose a esa interpretación trala análise dos restos óseos de AL 288 e dos restantes *Australopithecus afarensis*, de *Australopithecus anamensis* (húmero de Kanapoi atopado en 1965), de *Ardipithecus ramidus* e das pegadas fósiles de Laetoli.

Así, o *Australopithecus afarensis* realizara un compromiso anatómico e funcional orixinal para practicar as dúas locomocións (trepa e bipedismo) en función do medio e das circunstancias.

A adaptación á trepa do *Australopithecus afarensis* confírmase polos trazos anatómicos, observados sobre todo nas falanxes, o cóbado e o xeonllo.

Por outra banda, as pegadas de Laetoli revelan polo trazado e polas zonas de presión que o seu executor era un ser bípedo como os humanos actuais.

A hipótese formulada pola escola de París indica que os australopitecos non son os nosos verdadeiros antepasados, debido precisamente a súa estratexia adaptativa; sen embargo, na época en que se formaron as pegadas de Laetoli coexistiron dous xéneros: *Australopithecus*, adaptado á trepa e a un bipedismo non humano, e outro innominado, responsable das pegadas fosilizadas e adaptado a un bipedismo afastado completamente da trepa. Antes de 1995 Coppens atribuíña a ese xénero innominado o húmero de Kanapoi atopado en 1965; na actualidade ese resto óseo atribúese a *Australopithecus anamensis*, feito que demostra que é necesaria unha revisión a fondo deste xénero.

A descuberta en 1995 de catro ósos dun pé esquerdo de *Australopithecus*, con adaptacións á trepa evidentes, confirman a hipótese elaborada pola escola de París. Así mesmo, a descuberta do *Orrorin tugenensis*, que aparentemente tiña un bipedismo máis humano ca australopitecino, introduce novos datos nun debate que xa se iniciara ó analizar o bipedismo do *Ardipithecus*. Contrariamente ó que se ten afirmado, o bipedismo ten unha historia. Ademais, como demostran os estudos anatómicos, non se iniciou como consecuencia da liberación da man: o bipedismo comezou pola adaptación da pelve, que ten implicacións fundamentais na reprodución (na que son parte decisiva as relacións sociais).

B. Transformacións derivadas das diferentes estratexias adaptativas á locomoción

As diferentes estratexias locomotrices implican unha profunda transformación corporal; neste sentido, é preciso salientar os seguintes cambios:

- A estrutura da pelve varía en relación co modelo de locomoción adoptado. Longa e estreita nos cuadrúmanos; curta, ancha (aínda que se vai ensanchando máis cara a parte superior) e extremadamente curvada nos bípedos.
- Curvaturas da columna vertebral, que entre os cuadrúmanos son menores que entre os bípedos: os gorilas posúen dúas e os humanos catro.
- A posición da cabeza en relación á columna vertebral implica modificacións na rexión basal do cráneo (articulación do atlas cos cóndilos occipitais): o *foramen magnum* ocupa unha posición posterior nos cuadrúmanos e inferior nos bípedos.
- A marcha bípeda obriga a que os dedos de pé sexan paralelos entre sí, o que non ocorre entre os cuadrúmanos.
- Modificación da relación húmero femural, que entre os cuadrúmanos implica un alongamento das extremidades superiores e nos bípedos, polo contrario, das inferiores.
- A estrutura da man adáptase ás diferentes modalidades de locomoción, polo que non só se trata da liberación da man (un mito historiográfico da paleoantropoloxía), senón da súa modificación morfolóxica.
- A modificación da pelve, da columna vertebral, da articulación do ombreiro (clavícula, omóplato e húmero) e do basicraneo, supón un cambio estrutural da caixa torácica e do abdome que a súa vez determina modificacións no aparello dixestivo, nos órganos de fonación, no aparello respiratorio e no aparello reproductivo.

Todas estas profundas transformacións corporais, relacionadas de xeito inmediato coa locomoción, son ademais causa de profundos cambios sensoriais.

II.3. Estratexias adaptativas derivadas da alimentación nos hominoideos

Aínda que o patrón básico dos hominoideos é o vexetariano, están adaptados a diferentes dietas. Neste sentido, cómpre salientar que só *Gorilla* (entre os hominoideos actuais) é vexetariano estrito; os restantes membros da superfamilia incorporan a súa dieta ovos, insectos ou pequenos mamíferos, sen mencionar *Homo*, que é plenamente omnívoro.

- Os xibóns (*Hylobates*) e os siamangos (*Hylobates (Symphalangus)*) son fruxívoros (comedores de froitas), aínda que complementan a dieta con algúns insectos e con ovos.
- Os orangutáns (*Pongo*) son fruxívoros, aínda que complementan a súa dieta con follas, gromos, raíces, ovos, vermes e pequenos crustáceos.
- Os gorilas (*Gorilla*) son filófagos (comedores de follas) e escasamente inclúen froita na súa dieta.
- Os chimpancés (*Pan troglodytes*) son fruxívoros e introducen pouco as follas na súa dieta; sen embargo, a necesidade de proteínas cóbrena comendo pequenos mamíferos, insectos e ovos.

- Os bonobos (*Pan paniscus*) son fruxívoros e introducen pouco as follas na súa dieta; sen embargo, a necesidade de proteínas cóbrena comendo pequenos mamíferos, insectos e ovos.
- Os humanos (*Homo*) son omnívoros (comedores de vexetais e carne), aínda que dependendo da especie foi máis importante o elemento vexetal co cárnico.

A. Filoxenia da alimentación

A dieta dos hominoideos fósiles unicamente pode ser coñecida a partir do estudio das series dentarias e da análise de oligoelementos que sexan o resultado do patrón dietético. Segundo se desprende da observación das series dentarias, o patrón máis extendido dos hominoideos é o vexetariano.

Entre os taxóns atribuídos á subtribo hominina coñécense diferentes estratexias adaptativas, estreitamente relacionadas co medio basicamente arbóreo no que vivían.

- O *Orrorin tugenensis* foi un omnívoro que se alimentaba sobre todo de froitas, algúns insectos e pequenos animais.
- O *Ardipithecus ramidus* non inxería vexetais duros e conserva o esmalte dental delgado (como a maioría dos hominoideos, agás os australopitecinos e os humanos).
- Entre as formas australopitecinas gráciles (*Australopithecus*) existe unha tendencia dominante á inxesta masiva de froita, acompañada de xeito poco importante por algúns alimentos duros. A tendencia maioritaria entre as formas australopitecinas robustas (*Paranthropus*) é a inxesta masiva de froitos de codia dura (noces) e sementes duras de gramíneas, legumes (novas ou secas) e tubérculos.

B. Transformacións derivadas das diferentes estratexias adaptativas á alimentación

As diferentes estratexias alimenticias implican unha profunda transformación das series dentarias; neste sentido, é preciso salientar os seguintes cambios:

- Modificación do tamaño dos dentes debido ó cambio de dieta, que afecta directamente á morfoloxía dental e mandibular. As adaptacións derivadas dunha dieta filófaga configuran unha dentadura voluminosa e unha mandíbula potente; sen embargo, as dietas vexetarianas con inclusión de ovos, vermes, etc. permite reducir o tamaño dos dentes e consecuentemente da mandíbula. Por último, entre os humanos, caracterizados por unha incorporación progresivamente maior de carne na alimentación, modificouse de xeito fundamental o tamaño dos dentes, así como a súa disposición e a morfoloxía mandibular; o feito cultural da cocción de alimentos (moi tardío na

evolución biolóxica de *Homo*) introduciu alteracións menores, como a diminución do tamaño dos premolares e molares.

- No desenvolvemento da serie dentaria, a diferenza entre molares e premolares tende a eliminarse nos *Homo* debido á molarización (formación de novas cúspides) dos premolares.
- A presenza ou non de diastemas na serie dentaria é outro dos cambios morfolóxicos derivados da dieta; así, só os *Homo* presentan unha serie dentaria continua, mentres que os restantes hominoideos presentan diastemas entre o premolar e o canino.
- A disposición da serie dentaria, que pode variar dende o modelo converxente cara a diante ata o modelo paralelo. Así, nalgúns hominoideos (*Gorilla*) a forma da arcada dentaria é ipsiloide e noutros, como os humanos, a arcada dentaria é arredondeada por diante e paralela ou diverxente nos premolares e molares.
- A mecánica masticatoria, ademais, ten profundas implicacións no desenvolvemento mandibular; neste sentido, cómpre salientar que é a póla mandibular a encargada de executar os movementos masticatorios. Así, unha serie dentaria voluminosa acurta a póla e aumenta a resistencia da articulación da mandíbula; sen embargo, unha serie dentaria reducida achega os molares e premolares á póla da mandíbula, o que fai diminuír a súa resistencia. Ademais, debido a unha adaptación colateral (a posición do esplacnocráneo, que pode ser retraída ou adiantada), prodúcese unha nova modificación debido a que o masetero adianta o seu punto de orixe e baixa o seu punto de inserción debido á alongamento da cara, o que incide directamente na potencia da mandíbula.

Así mesmo, como consecuencia destes cambios e das diferentes estratexias alimenticias, introdúcense modificacións na estrutura facial e cranial, así como na morfoloxía corporal en xeral:

- A morfoloxía da cara (agnata ou prognata) está estreitamente relacionada coas estratexias alimenticias, aínda que indirectamente teñan incidencia tamén as estratexias locomotrices.
- Na morfoloxía craneal interveñen a un tempo as adaptacións alimenticias e as locomotrices, aínda que as primeiras son directamente responsables da existencia ou non de cresta saxital, que se relaciona coa potencia mandibular. É na cresta saxital, notoria entre os machos de *Gorilla* e *Paranthropus*, onde se insertan os músculos mastoideos, fundamentais na mecánica masticatoria debido a que son os que fan mover a mandíbula.
- O aparello dixestivo modifica, de acordo coa dieta, a súa extensión e volume: unha dieta con abundante consumo de carne reduce a lonxitude do intestino e o volume do estómago. Así mesmo, existe unha relación directa entre consumo de vexetais ou carne coa función dixestiva, que require un maior gasto enerxético cunha dieta vexetariana debido á configuración do aparello

dixestivo. Cómpre salientar, ademais, que o consumo enerxético na dixestión incide directamente no consumo enerxético cerebral, pois, como demostraron Aiello e Wheeler, ó ser o cerebro un dos órganos máis costosos do metabolismo humano (xunto co conxunto formado polo tubo dixestivo e o fígado, os rís e o corazón), un aumento da actividade cerebral só sería posible como consecuencia da redución doutro órgano con similar consumo de enerxía.

- Así mesmo, aínda que non é un elemento da alimentación en sentido estricto, cómpre salientar que ningunha das especies de hominoideos empregan a boca exclusivamente para obter alimentos; a función da man na alimentación é fundamental en todos os hominoideos (nos chimpancés para capturar termitas, nos parantropos para obter tubérculos do subsolo, nos gorilas para apañar follas tenras das árbores, etc.), polo que o famoso mito da liberación da man debido só á locomoción bípeda queda en entredito.

Todas estas profundas transformacións corporais, relacionadas de xeito inmediato coa alimentación, son ademais causa de profundos cambios sensoriais.

III. SOCIALIZACIÓN E ADAPTACIÓN Ó MEDIO: O EFECTO REVERSIVO DA EVOLUCIÓN

Darwin, nas conclusións do *Descent* (1871) manifestaba que «o fundamento primitivo ou orixe do sentido moral descansa nos instintos sociais, incluíndo a simpatía, que sen dúbida se acadaron nun principio, así como nos animais inferiores, gracias á selección natural». (DARWIN, 1991: 515). Destas palabras dedúcense dúas consecuencias fundamentais:

- A importancia dos instintos sociais na evolución, que non son unha consecuencia colateral, senón parte activa dela.
- O comportamento social humano, e dos hominoideos en xeral, é froito da selección natural.

Isto implicaba un paradoxo evolutivo (e unhas consecuencias morais) difíciles de asimilar, polo que quedaron relegadas ó esquecemento; sen embargo, a comezos da década dos oitenta, Tort recuperou ese efecto paradóxico da evolución por selección natural e lle deu un nome: o efecto reversivo da evolución, que define do seguinte xeito:

«A selección natural, principio rector da evolución que implica a eliminación dos menos aptos na loita pola vida, selecciona na humanidade un xeito de vida social na que a marcha cara a civilización¹ tende a excluír cada vez máis, debido ó papel

¹ Téñase en conta que o autor é francés, polo que o concepto civilización ten un significado máis amplo que na tradición cultural española.

exercido pola ética e as institucións, os comportamentos eliminatorios. En termos simplificados, a selección natural selecciona a civilización, que se opón á selección natural». (TORT, 1997: 68; o subliñado é do autor).

Neste sentido, cómpre salientar que a selección natural actúa tanto sobre bioloxía dos hominoideos (transformacións corporacións derivadas da adaptación á locomoción e á alimentación) como sobre os seus comportamentos sociais, dos que quizais os máis evidentes sexan a territorialidade e a estrutura social. Así mesmo, ambos comportamentos están relacionados coa locomoción e a alimentación, dos que algúns están condicionados (extensión do territorio) e outros determinados, en tanto que son consecuencia de cambios corporais.

III.1. Territorialidade e estrutura social nos hominoideos

A territorialidade e a estrutura social (referida ó tipo de agrupacións establecidas entre os membros dun grupo), varían no conxunto dos hominoideos de acordo coas súas estratexias de adaptación ó medio.

A. Territorialidade e estrutura social nos xibóns (*Hylobates*) e siamangos (*Hylobates (Symphalangus)*)

A súa distribución polo sueste asiático comprende as selvas tropicais perennes nas illas e as selvas monzónicas caducifolias no continente.

Estrúctúranse en pequenas familias monógamas establecidas por unha parella (aínda que o

Hylobates concolor concolor chinés vive en grandes grupos polixínicos) e as súas crías dependentes (menores de catro anos). Cando as crías acadan a madurez sexual son expulsadas do grupo ou ben o abandonan de forma espontánea; este feito implica que a estrutura social dos xibóns inclúa a presenza de xoves illados, que permanecen temporalmente nesta situación mentres non atopan unha parella coa que establecerse. A existencia de unións temporais non obriga a exclusividade sexual, xa que tamén manteñen relacións sexuais á marxe da parella.

Ademais, cómpre salientar que os machos e femias, que presentan un dimorfismo sexual monomórfico (baixo), son equidominantes na iniciativa sexual, nos xogos sociais e no coidado das crías. Así mesmo, as actividades grupais se coordinan por medio de mímicas faciais, xestos e vocalismos.

Os grupos defenden un territorio mínimo de 16 Ha. e máximo de 120 Ha. (menor no siamango menos fruxívoro que no xibón de mans brancas, máis fruxívoro), do que o 10 ou 20% é compartido con outros grupos; sen embargo, este feito non implica conflitos intregrupais xa que a defensa do territorio se realiza por medio de agudos berros que abundan para afastar ós intrusos.

B. Territorialidade e estrutura social nos orangutáns (*Pongo*)

Distribúense polas selvas tropicais, tanto das chairas como da montaña, e os bosques pantanosos das illas de Borneo e Sumatra.

A estrutura social predominante establécese en pequenos grupos, que polo xeral comprenden entre dous e seis individuos. O grupo máis común é o integrado por unha femia e as súas crías inmaduras. O macho adulto, que presenta un dimorfismo sexual extremo con respecto á femia, permanece afastado do grupo, aínda que se mantén a certa distancia do grupo materno e se achega a femia só para copular. Sen embargo, este comportamento pode derivarse da situación crítica pola que pasa o xénero (en vías de extinción), xa que debido á poboación total e a extensión das áreas polas que se distribúen, é relativamente difícil establecer contactos con outros individuos da mesma especie.

Polo que se sabe, pero tamén pode ser unha consecuencia desa situación crítica, non teñen conductas territoriais nin estruturas xerárquicas.

C. Territorialidade e estrutura social nos gorilas (*Gorilla*)

A súa distribución pola selva tropical secundaria comprende diferentes áreas xeográficas: nas terras baixas de África occidental, dende o sur de Nixeria ata o Congo, habita o gorila da costa (*Gorilla gorilla gorilla*); nas chairas elevadas de Kivu, o gorila das chairas (*Gorilla gorilla graueri*); e nas montañas de Ruwenzori, Virunga, etc., que superan os 3.500 m de altura, o gorila de montaña (*Gorilla gorilla beringei*).

Os gorilas viven en grupos relativamente estables, integrado por un número de individuos que oscila entre os dous e os trinta. Existen catro modelos grupais, o primeiro, máis numeroso, é o integrado por un macho adulto de dorso prateado, un ou máis machos adultos de dorso negro, un número de femias sempre superior ó de machos e un número variable de crías menores de seis anos.

No seo deste grupo, no que o macho adulto presenta un dimorfismo sexual extremo con respecto á femia, existe unha xerarquía moi marcada que depende da idade: o macho dominante sempre é o gorila de dorso prateado (maior de 10 anos) que está encargado de levar a iniciativa do grupo, dirixir a marcha e protexer o grupo en caso de perigo; eventualmente, pode existir outro macho de dorso prateado, aínda que ocuparía unha posición xerarquicamente inferior con respecto ó que se considere macho dominante. Entre as femias e os machos de dorso negro, sen embargo, a penas existe subordinación xerárquica e cando se dá é independente do sexo.

Malia esta estrutura social tan xerárquica a loita polo rango é incruenta. Ademais, o coidado das crías, aínda que recae maioritariamente na femia, é compartido polo macho. As relacións sexuais no seo do grupo son bastante permisivas; aínda que os machos dominantes teñen prioridade sexual sobre as femias do grupo, as relacións sexuais entre os machos de dorso negro e as femias do grupo son habituais.

O territorio dos gorilas pode abranguer dende unha superficie de 10 km² ata un máximo de 40 km², aínda que o comportamento territorial dos gorilas non está moi marcado: existe moita tolerancia entre os grupos que comparten territorio nun mesmo ecosistema e os machos senlleiros poden entrar e saír no territorio dos grupos sen problema.

Outros tipos de agrupación, aínda que máis escasos, son a constituída por un número variable de machos de dorso negro, os grupos formados por un macho senlleiro e, de xeito esporádico, grupos onde a proporción entre femias e adultos é inversa á norma común.

D. Territorialidade e estrutura social nos chimpancés (*Pan troglodytes*)

A súa distribución pola selva tropical, o bosque caducifolio ou a sabana mixta comprende diferentes áreas do oeste e centro da África ecuatorial, dende Senegal ata Tanzania ó norte do río Congo, que marca unha fronteira natural fronte o seu conxénere o bonobo.

A estrutura social dos chimpancés é moi variable e complexa. A formación grupal maioritaria é a formada por vinte ou trinta individuos, nos que os dous sexos están representados na mesma proporción, acompañados das súas crías menores nalgunhas ocasións de doce anos.

Tamén se identificaron outros tipos de agrupación. Os maioritarios entre estas formas alternativas son os formados exclusivamente polas femias e as súas crías, ós que en ocasións pode engadirse un macho adulto. Existen tamén grupos constituídos exclusivamente por machos e poden atoparse machos e femias solitarios.

En todos estes casos existen fenómenos de fusión e fisión que determinan o contacto intergrupar dentro dunha mesma rexión; neste sentido, os grupos maternos e os grupos masculinos semellan ser a fisión dun grupo homoxeneo maior que se atopa esporadicamente. Así, existe unha certa tolerancia que tende a eliminar os compartamentos agresivos, aínda que non se exclúen.

Malia a inestabilidade dos grupos (derivada destas relacións de fusión-fisión), o grupo materno é tremendamente estable; cómpre salientar que o chimpancé recoñece tres xeracións consecutivas dese mesmo grupo. Este feito baséase na necesidade de aprendizaxe dos diferentes comportamentos sociais: exploración do medio, procura de alimentos, as 'danzas da choiva' ou os 'carnavais', etc.

A caza constitúe un comportamento social moi regulado, tanto se a caza é individual (onde participan as femias dos grupos maternos e as que viven senlleiras) como colectiva. Así mesmo, os chimpancés presentan comportamentos sociais moi organizados na defensa fronte os predadores, aínda que aquí é máis marcada nos grupos que habitan na sabana que nos grupos que habitan na selva.

En todas as manifestacións sociais os chimpancés adoptan empregar elementos extracorpóreos, tanto na súa defensa (onde erguen pólas cunha intención intimidatoria) como na atracción sexual (nos xogos amorosos preliminares) ou na obtención de alimentos (pólas para obter termitas, pedras para esmagar alimentos duros ou romper ósos, etc.).

Os chimpancés, que presentan un dimorfismo sexual moderado, manteñen unha importante actividade sexual na que a iniciativa pode partir tanto dos machos como das femias.

Debido ó seu réxime alimenticio, o chimpancé precisa dun territorio moi amplo no que desprazarse na procura de alimento; sen embargo, debido a eses fenómenos de fusión-fisión intergrupais, a territorialidade non está moi marcada entre os chimpancés.

E. Territorialidade e estrutura social nos bonobos (*Pan paniscus*)

A súa distribución pola selva húmida redúcese á unha área establecida entre o río Congo, que marca unha fronteira natural fronte o seu conxénere o chimpancé, e o río Kasai.

As semellanzas cos chimpancés son numerosas; sen embargo, o equilibrio entre ambos sexos é maior que nos chimpancés e a cohesión social é máis duradeira.

Existe, sen embargo, un punto onde a diferenza é moi notable: a femia dos bonobos ten os xenitais externos moi desprazados cara a zona ventral, feito que incide directamente na tipo de relacións sexuais establecidas: fronte a fronte e non de costas, como é natural no resto dos hominoideos agás os humanos.

F. Territorialidade e estrutura social nos humanos (*Homo*)

A súa distribución, orixinariamente na sabana africanooriental, ocupa toda a superficie terrestre, logo dun proceso de evolución non exento de extincións e sucesivas ondas migratorias que se foron superpoñendo en África primeiro e en Eurasia despois.

A estrutura social é complexa e moi aberta, o que permite formas de agrupación, na actualidade moi diversas; aínda que en esencia son as mesmas que se manifestaban entre os chimpancés e os bonobos.

O seu comportamento social é fundamental para calquera tipo de actividade, tanto alimenticia como sexual ou defensiva.

III.2. Natureza e sociedade na evolución dos hominoideos

A adaptación ó medio é unha constante nos hominoideos; sen embargo, sería un erro pensar que esta se debe só a factores biolóxicos.

Tradicionalmente, tense presentado o peso como o factor que condiciona as estratexias adaptativas adoptadas por cada especie. Así, o peso ponse en relación coa dieta (os de pouco peso son insectívoros, os de peso medio son fruxívoros e os de gran peso son filófagos), a locomoción (os hominoideos de pouco peso son arborícolas fronte ós de gran peso que son cuadrúmanos terrestres) e mesmo co dimorfismo sexual (positivo entre as especies máis pesadas e negativo nas menos).

Sen embargo, o peso é o resultado das adaptacións dos hominoideos ó medio, xa que é a selección natural o mecanismo que adecúa o peso a unha dieta e a unha locomoción. Se non fose así, o feito de que os descendentes dun antepasado común teñan pesos diferentes (maiores e menores) non tería sentido. Basicamente, o peso depende do tipo de dieta e do tipo de locomoción, que son o resultado dun proceso evolutivo e están condicionados por uns comportamentos sociais.

O discurso antropolóxico occidental a penas mostrou interese polo comportamento social dos hominoideos ó longo do seu proceso evolutivo; sen embargo, a súa importancia foi fundamental, como se pode deducir do estudio da pelve.

As implicacións derivadas da pelve son numerosas xa que a estrutura da pelve é determinante na estruturación corporal, xa que todo o esqueleto se articula ó redor dela, comezando polo tronco e as extremidades inferiores. A pelve, indirectamente, vai incidir tamén na morfoloxía cranial (a través do *foramen magnum*) e nas extremidades superiores (debido á relación húmero-femoral). A pelve, xa que logo, é o órgano locomotriz básico.

Sen embargo, a pelve non se reduce só a esa función: a morfoloxía pelviana determina, ademais, a canle obstetricia e a posición da vaxina, ambos os dous feitos de indubidables consecuencias sociais:

- A canle obstetricia incide directamente no parto, provocando no caso dos humanos o nacemento de crías inmaduras; esta consecuencia do parto só pode ser corrixida cos coidados que recibirá a cría durante a súa inmadurez.
- A posición da vaxina, pola súa banda, incide directamente no coito (en moitos hominoideos o único acto sexual coñecido), concretamente na postura (anal ou frontal); esta consecuencia da posición da vaxina determina todas as relacións sexuais e, en última instancia, o comportamento grupal (que tamén depende da relación entre machos e femias, do número de descendentes posibles nunha parella, etc.).

A pelve, pois, non se reduce a un trazo anatómico seleccionado pola súa relación coa locomoción: *toda novidade na estrutura pelviana perdura en tanto que haxa un comportamento social que favoreza a súa reprodución.*

Logo dun período da historia da antropoloxía dominado pola encefalización, estableceuse o novo paradigma no que o factor crítico da evolución humana era o bipedismo. Neste sentido, o paradigma dominante sanciona que o bipedismo, gracias á liberación da man, permite un agrandamento do cráneo e a aparición da intelixencia. Sen embargo, este paradigma establécese ó redor dun presuposto ideolóxico: aquilo que nos fai únicos bioloxicamente (o bipedismo), fainos únicos en tanto que posuídores de intelixencia.

Outra consecuencia importante da interacción entre a natureza e a sociedade nos hominoideos é a actividade psíquica, condición indispensable para relacionarse co medio (a través da percepción e intervención), e os instintos sociais, a través dos que se organiza a vida do grupo, que son froito da selección natural. Ademais,

no proceso polo que os individuos dunha especie se relacionan co medio establécense as condicións que permiten a transformación da propia corporeidade (tamaño, peso, trazos anatómicos dimórficos, etc.). As consecuencias derivadas deste efecto reversivo da evolución son:

- As estratexias adaptativas son o resultado da intervención dos individuos no medio.
- A relación dos individuos co medio está relacionada coas relacións sociais entre os membros do grupo no marco dun territorio; estas relacións determinan os mecanismos de reprodución, a protección da descendencia e a defensa fronte os agresores.
- As transformacións corporais resultado das estratexias adaptativas ó medio determinan, á vez, modificacións nos órganos sensoriais, feito fundamental se consideramos que só a través dos sentidos é posible percibir e intervir no medio.
- Os comportamentos sociais (reprodución, sexualidade, territorialidade, etc.) participan activamente na selección natural.
- A actividade psíquica é froito da intervención e percepción da natureza; o cerebro estrutura a información recibida polos sentidos no transcurso da intervención na natureza, feito do que se deriva a produción do pensamento.

BIBLIOGRAFÍA

- COPPENS, Y. (1983): *Le singe, l'Afrique et l'homme*. París.
- COPPENS, Y. (1996): *Significado de la postura y de la marcha humana*. Madrid, pp. 97-107.
- CORDÓN, F. (1982): *La evolución conjunta de los animales y su medio*. Madrid.
- CORDÓN, F. (1985): *El origen del hombre a la luz de su origen biológico*. Madrid.
- DARWIN, Ch. (1991): *El origen del hombre*. Madrid.
- FONSECA, V. da (1984): *Filogénesis de la motricidad*. Madrid.
- IGLESIAS DIÉGUEZ, A. e GIBERT CLOLS, J. (1997): «Reflexionando sobre a nosa familia. A propósito da simpatría do xénero Homo durante a antropoxénese», *Gallaecia*, 16, pp. 49-70.
- IGLESIAS DIÉGUEZ, A. e GIBERT CLOLS, J. (1997): *Pour Darwin*. París, pp. 895-913.
- IGLESIAS DIÉGUEZ, A. e GIBERT CLOLS, J. (2000): «Pensar a simetría: Homo habilis e as industrias líticas do plio-pleistoceno (2,7-1,3 MA) africano», *Gallaecia*, 19, pp. 9-23.
- LEROI-GOURHAN, A. (1985):
O gesto e a palabra. 1. Técnica e linguagem. Lisboa.
- MELOTTI, U. (1981): *El hombre entre la naturaleza y la historia*. Barcelona.
- PETTER, G. e SENUT, B. (1994): *Lucy retrouvée*. París
- TORT, P. (1997): *Darwin et le darwinisme*. París.

Nas seguintes páxinas web pode atoparse información actualizada sobre todos os descubrimentos fósiles de hominoideos:

<http://www.mnh.si.edu/anthro/humanorigins/>

<http://www.talkorigins.org/faqs/homs/species.html>

<http://cogweb.english.ucsb.edu/EP/Paleoanthropology.html>