

## ESCUELA NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA

*Implicaciones en la paleoantropología de las afinidades  
morfológicas del cráneo de Homo naledi*

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE  
*LICENCIADO EN ANTROPOLOGÍA FÍSICA*

PRESENTA

*Gustavo Daniel Montiel Hernández*

DIRECTOR DE TESIS:

*Mtro. Juan Manuel Argüelles San Millán*

ASESOR:

*Dr. Jorge Alfredo Gómez Valdés*

A papá, mamá y a Donaji, por su incansable fe, amor y apoyo,  
y a Peta, sin cuya compañía esta aventura no hubiera sido posible.



## **Agradecimientos**

El autor quisiera agradecer a las siguientes personas cuyo apoyo fue crucial para la materialización de este trabajo:

Al maestro Juan Manuel Argüelles San Millán y al doctor Jorge Alfredo Gómez Valdés por su indispensable guía, tremenda contribución y oportuno consejo, pero, sobre todo, por su paciencia, confianza y disposición.

A mis profesores, quienes no solamente compartieron sus conocimientos, sino que en múltiples ocasiones dieron recomendaciones y facilitaron la bibliografía empleada en la redacción de esta tesis. Entre ellos, especialmente a Lauro González Quintero, Javier Rivera Morales y Arodi Farrera Ríos.

A mis amigos y compañeros por darme constante aliento y, en ocasiones, suministrar la crítica constructiva que a este trabajo tanto hacía falta.

A mis padres y mi pareja, quienes no solamente proporcionaron su afecto y proveyeron el soporte económico y moral que necesitaba, sino prestaron oído a mis elucubraciones y en mis momentos de frustración.

Al Lic. Dersu Gucumatz García Condes y al Dr. Alejandro Terrazas Mata por suministrar valiosísimos materiales que fueron utilizados en esta tesis.

A los equipos del Dr. Lee Rogers Berger, del Dr. Rolando González-José, del Proyecto *K-12* de la Universidad de Duke y de los Museos Nacionales de Kenia y el Instituto de la Cuenca del Turkana, quienes desinteresadamente hicieron públicos sus materiales.

*“...It is an odd coincidence that ‘naledi’ is an anagram of ‘denial’. We are trying way too hard to deny that we are modified apes. The discovery of these fossils is a major paleontological breakthrough. Why not seize this moment to overcome our anthropocentrism and recognize the fuzziness of the distinctions within our extended family? We are one rich collection of mosaics, not only genetically and anatomically, but also mentally.”*

- De Waal, F., 2015 en Randolph-Quinney, P., 2015b: 4.

---

## Contenido

---

Introducción .....	7
Capítulo I. <i>Homo naledi</i> .....	11
1.1. Generalidades .....	11
1.2. Morfología y bioarqueología de los restos de <i>Rising Star</i> .....	13
1.2.1. Anatomía comparada.....	15
1.2.2. Contexto bioarqueológico .....	22
1.2.3. Inferencias cognitivas y comportamentales.....	31
1.3. Hipótesis sobre la filogenia de <i>Homo naledi</i> .....	44
1.3.1. El inicio de un debate.....	44
1.3.2. Publicaciones antecedentes sobre la filogenia de <i>Homo naledi</i> .....	45
1.3.3. Escenarios posibles .....	50
Capítulo II. El cráneo y la evolución de los homínidos.....	52
2.1. Mecanismos responsables de la diversidad morfológica del cráneo de los homínidos.....	53
2.2. Bases selectivas de la encefalización.....	60
2.3. La evolución del cráneo en los <i>Hominini</i> .....	64
2.4. El cráneo en la reconstrucción de la historia evolutiva de los homínidos .....	65
Capítulo III. Materiales y Métodos.....	68
3.1. Descripción de la muestra .....	68
3.1.1. El medio Reconstruction-1 .....	68
3.1.2. Muestra comparativa .....	69
3.2. Morfometría geométrica .....	79
3.2.1. Procesamiento previo de los materiales digitales.....	79
3.2.2. <i>Landmarking</i> .....	80
3.2.3. Ajuste de Procrustes.....	83
3.2.4. Análisis de Componentes Principales .....	84
3.2.5. Herramientas para la descripción de los resultados .....	85
3.2.5.1. Diagramas de estructura.....	85
3.2.5.2. Elipses de frecuencia igual.....	86
Capítulo IV. Resultados .....	89
4.1. Proporción de la variación explicada por las componentes principales.....	89
4.2. Cambios en <i>shape</i> correspondientes a las componentes principales. ....	91

4.3. Puntajes de componentes principales. ....	98
4.3.1. Comparación de <i>Reconstruction-1</i> con la <i>shape</i> promedio .....	100
Capítulo V. Discusión.....	104
5.1. ¿Pertenece <i>H. naledi</i> a un linaje ubicado en la base del género <i>Homo</i> ?.....	104
5.2. Implicaciones de los resultados de esta investigación para el género <i>Homo</i> .....	112
5.3. ¿Deberían los restos de <i>Rising Star</i> ser asignados a <i>H. erectus</i> ?.....	120
Capítulo VI. Conclusión .....	139
Referencias .....	141
Glosario .....	152

---

## Introducción

---

Los primeros restos atribuidos a *Homo naledi* por el paleoantropólogo Lee Rogers Berger en 2015 fueron recuperados en excavaciones en el año 2013. Durante ellas, un numeroso ensamble de fósiles fue extraído de la cámara *Dinaledi* del sistema de cavernas *Rising Star*, ubicado en la provincia de Gauteng, Sudáfrica. Exploraciones subsecuentes procedieron con la intervención de una segunda cámara en el mismo sitio, la cámara *Lesedi*, que aportó nuevos especímenes.

Los restos de ambas cámaras presentaban una peculiar combinación de caracteres compartidos con *Australopithecus* y *Homo* que hacían de la filogenia de este homínido un problema difícil de resolver de manera satisfactoria. Actualmente, sus descubridores le apuntan como perteneciente a un linaje\* sobreviviente de un grupo de homínidos ubicado en la base de nuestro género. Sin embargo, dado que hipótesis alternativas le ubican más cercano a taxones como *H. erectus* u *H. sapiens*, la pregunta de investigación que ocupa a esta tesis es a qué clase de homínido pertenecen los restos del sistema *Rising Star*.

Por ello, el objetivo general de la presente es determinar las afinidades morfológicas de *H. naledi* con respecto a otras especies de homínidos y discutir lo que implican para la sistemática de los *Hominini*. Dado que en la diversidad morfológica del cráneo homínido se hacen manifiestas las dos tendencias principales en su evolución (la bipedestación y la encefalización\*), en este trabajo se emplea un análisis de partición de la variabilidad de una muestra de especímenes

---

\* Véase en Glosario.

craneales fósiles. El empleo de la morfometría geométrica presenta como resultado, en este caso, una aproximación a las relaciones que los homínidos de la muestra mantienen entre sí, que puede ser aprovechada para desarrollar hipótesis acerca de su filogenia en trabajos posteriores.

La mayor parte de dicha muestra es tomada de la publicación de Rolando González-José y colaboradores de 2008 titulada “*Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in Homo evolution*”. Como resultado, la metodología utilizada es también similar, pero la muestra es complementada con materiales digitales. En este sentido, el trabajo también puede demostrar la factibilidad del uso de matrices de coordenadas cartesianas obtenidas tanto de reproducciones de especímenes fósiles “en físico” como virtuales en el mismo estudio.

El cumplimiento del objetivo de esta tesis implicó la realización de determinadas tareas. Primeramente, se eligieron y prepararon los especímenes virtuales (matrices y modelos tridimensionales). Se construyó un subconjunto de datos basado en el suplemento de la publicación de González-José y colaboradores. Los mismos puntos craneométricos (*landmarks*<sup>\*</sup>) de este subconjunto fueron colectados de la reconstrucción del cráneo y mandíbula de *H. naledi* y los especímenes complementarios elegidos. A continuación, se realizó un análisis general de Procrustes para distinguir los efectos de la rotación, traslación y

---

\* Véase en Glosario.

escalamiento de las diferencias en *shape*\*. Subsecuentemente, se hizo un análisis de componentes principales para visualizar la variación a lo largo de la muestra.

La hipótesis que aquí se plantea es que la afinidad morfológica, dada por la similitud en *shape*, asocia a la reconstrucción del cráneo de *H. naledi* con el de los homínidos más tempranos asignados al género *Homo* y le distingue de otros *Hominini*. Alternativamente, el análisis de su morfología podría apuntar una mayor afinidad entre el cráneo de *H. naledi* y el de otros homínidos más tardíos. Naturalmente, la hipótesis nula postularía que este ejemplar no puede ser asociado con ninguna clase en absoluto.

Las posibles respuestas a la interrogante central de este trabajo pueden avivar algunas controversias en el seno de la comunidad paleoantropológica. Ciertamente, cualquiera que sea la clase a la que se determine asignar a *H. naledi*, su anatomía, el contexto bioarqueológico\* o el fechamiento evidencian que no constituiría un miembro típico. Este hecho posibilita el cuestionamiento de la definición de algunas clases y permite avanzar en la investigación sobre las propiedades y características de los homínidos asignados a ellas. Debido a esto, además de aproximar una resolución a la filogenia de *H. naledi*, las implicaciones de su asignación a alguna clase para la sistemática de los homínidos es también ocupación de esta tesis.

Adicionalmente, el esclarecimiento de las afinidades de *H. naledi* presenta una oportunidad para discutir los conceptos de especie, grado\* y género. Ello,

---

\* Véase en Glosario.

particularmente en ocasión de considerarles como clases. En un orden similar de ideas, los resultados de esta investigación facilitan la ponderación de los criterios de inclusión al género *Homo*. Del mismo modo, permite exponer las limitaciones de las metodologías y los materiales que se emplean para responder preguntas acerca de la filogenia de los homínidos.

La presente tesis consta de tres secciones y seis capítulos. La primera sección se corresponde con esta introducción, mientras que los primeros dos capítulos proveen el marco teórico de esta tesis. El primer capítulo se explora, con un enfoque comparativo, la anatomía de los restos atribuidos a *H. naledi*. Además, se abordan los depósitos donde éstos fueron hallados y las inferencias que emanan de la particularidad de sus circunstancias. A continuación, se hace un recuento sobre las hipótesis de la filogenia de este homínido y los trabajos anteriores cuyo objetivo ha sido esclarecer esta cuestión, procurando una perspectiva crítica. El siguiente capítulo pretende argumentar los motivos por los que el cráneo resulta útil para estimar las afinidades de *H. naledi*.

El tercer capítulo describe la muestra empleada y la metodología seguida en esta investigación. En el cuarto se presentan los resultados de este trabajo. En seguida, se discuten las implicaciones de las asociaciones presentadas. Posteriormente, se presentan las conclusiones de este estudio y, por último, se enlistan las referencias utilizadas y se provee un glosario mínimo al final de esta tesis a fin de aclarar ciertos conceptos clave.

---

## Capítulo I. *Homo naledi*

---

### 1.1. Generalidades

La taxonomía es el instrumento mediante el cual la biología clasifica a los seres vivos en un sistema ordenado y jerárquico que va de lo general a lo específico. En este sistema, los organismos individuales son agrupados en taxones en función de sus afinidades. Las categorías taxonómicas superiores reúnen a los tipos y variedades de organismos en clases con distintos niveles de jerarquía, tales como reinos, *filums*, clases, órdenes, familias, tribus, géneros, y, finalmente, en especies [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013].

Tal como fue concebido por Carl von Linné en el siglo XVIII, el sistema de clasificación prescinde de una explicación para el origen de las especies. Como los de sus antecesores, el *Sistema naturae* de Linneo simplemente agrupaba a los organismos en función de sus semejanzas. Sin embargo, el hecho que los organismos evolucionan por medio de un proceso acumulativo de descendencia con modificación provee una explicación causal a su ordenamiento [*ibidem*].

Las modificaciones, conocidas como apomorfías, son los caracteres biológicos novedosos (derivados) que, al ser preservadas por la selección natural\* permiten distinguir a las especies descendientes de sus progenitoras. Por otra parte, los caracteres plesiomórficos (o primitivos) las relacionan con sus ancestros

---

\* Véase en Glosario.

evolutivos al ser comunes a ambos. Adicionalmente, las apomorfías pueden dividirse en sinapomorfías\* y autapomorfías\*.

Al menos hasta cierto punto, las relaciones evolutivas entre los organismos pueden deducirse a partir de la observación de caracteres afines que pueden ser morfológicos, genéticos, moleculares, ontogénicos e, incluso, biogeográficos y temporales, entre otros [*ibidem*]. El patrón de relaciones evolutivas entre los taxones se conoce como filogenia y su reconstrucción es una tarea que atañe a los sistemáticos siguiendo el descubrimiento de una nueva especie. Tanto la reconstrucción de las relaciones filogenéticas como la taxonomía son reunidas en el campo de la sistemática: “*la ciencia de la diversidad*” [*trad. Strait, D., 2013: 37*].

La sistemática después se encarga de clasificar a los taxones por medio de cualquiera de dos enfoques distintos. Por un lado, la clasificación gradista asigna especies ecológica, funcional y/o comportamentalmente afines al mismo grupo dado que comparten una serie de caracteres biológicos en común. Por otro, el enfoque cladista agrupa a todas las especies descendientes de un ancestro común sin importar su grado adaptativo [*ibidem*].

El foco de esta tesis son las afinidades morfológicas del grupo de organismos actualmente asignados a la especie *Homo naledi* (de aquí en adelante *H. naledi*). Tanto esta especie como la nuestra y nuestros parientes evolutivos extintos más cercanos pertenecen a la tribu *Hominini* y son de aquí en adelante referidos como homínidos. Aunque el estudio de la evolución de los homínidos se beneficia

---

\* Véase en Glosario.

grandemente de inferencias realizadas a partir de nuestros parientes evolutivos no extintos, tales como los paninos\*, los gorilas y otros homínidos\*, estos son excluidos del presente trabajo.

## **1.2. Morfología y bioarqueología de los restos de *Rising Star***

Los restos fósiles atribuidos a la especie *H. naledi* (Figura 1) proceden de dos cámaras en del sistema de cavernas *Rising Star*. Esta localidad está ubicada en el sitio de Cuna de la Humanidad, Sudáfrica. El taxón al que se asignan habitó la provincia de Gauteng durante el Pleistoceno medio, hace entre 335 y 236Ka [Berger, L. y col., 2015; Dirks, P. y col., 2015; Berger, L. y col., 2017; Hawks, J. y col., 2017; Dirks, P. y col., 2017]. Los restos fósiles a partir de los cuales se describió este hominino presentaban un peculiar conjunto de caracteres primitivos y derivados [*ibidem*], motivo por el cual sus afinidades no se han podido resolver satisfactoriamente.

La mayor parte del presente capítulo se ocupa de las premisas que motivan esta problemática. A continuación, se comenzará por hacer un repaso sobre las características morfológicas craneales y postcraneales\* exhibidas por *H. naledi*. En seguida, se describen las circunstancias que caracterizan al sitio donde se localizan los depósitos que contienen los fósiles atribuidos a esta especie de hominino. Por último, se discuten las inferencias comportamentales que han sido inspiradas por la

---

\* Véase en Glosario.

unicidad de estas circunstancias. Por último, se discuten los escenarios filogenéticos posibles para este taxón.



*Figura 1. Especímenes esqueléticos de la cámara Dinaledi y clasificación taxonómica de Homo naledi. Ambos tomados de Berger, L. y col. 2015.*

Lo que se presenta a continuación es una descripción anatómica no exhaustiva con énfasis en la comparación con otros homínidos. Es importante hacer

notar que este tema no emana de un análisis sobre las autapomorfías o la variación intraespecífica\* de la muestra de materiales extraídos de los depósitos en el sistema *Rising Star*. Trabajos anteriores ya han apoyado información sobre la variación de los restos recuperados de las cámaras del sistema *Rising Star* y varios análisis ya han sido realizados como parte de diversas publicaciones enfocadas en las diferentes porciones del esqueleto de *H. naledi*. Tales artículos han sido empleados para complementar y rectificar la siguiente descripción morfológica de los restos. Aunque se reconoce el potencial que guarda la comparación de la variación intraespecífica e interespecífica\* en los homínidos, en la presente no se realiza tal. Ello principalmente dada la naturaleza de los materiales empleados en esta tesis.

### 1.2.1. Anatomía comparada

La anatomía de *H. naledi* está caracterizada por un mosaico\* morfológico que conjunta caracteres tanto singulares como afines al género *Australopithecus* y vinculados con el género *Homo*. Estos son patentes tanto en el cráneo como en el esqueleto postcraneal. A continuación, se presenta un breve resumen de la morfología craneal y mandibular:

- a) El cráneo es pentagonal (más ancho en la región supra mastoidea) y anteroposteriormente corto, de paredes más bien delgadas que adquieren cierto grosor hacia la región occipital [Berger, L. y col., 2015]. *H. naledi* comparte con *H. erectus* la presencia de un *torus* angular y algunos

---

\* Véase en Glosario.

especímenes muestran aquillado sagital [Hawks, J. y col., 2017]. El *torus* supraorbitario se encuentra bien desarrollado, pero con un arco poco pronunciado. Este *torus* está delimitado por un surco supra toral marcado y sus esquinas son bien redondeadas y relativamente delgadas. La constricción postorbitaria es leve, similar a la de *Au. sediba* y *H. erectus*. Los márgenes orbitarios apuntan hacia afuera y son delgados en sentido superolateral [Berger, L. y col., 2015].

La apófisis cigomática en el temporal está inclinada hacia abajo, a unos 30° con respecto al plano de Frankfurt, y se expande por encima de una fosa mandibular grande y moderadamente profunda (no del meato acústico externo, como en *Australopithecus*). El meato acústico externo es pequeño, ovalado y está orientado de manera oblicua [Berger, L. y col., 2015]. *H. naledi* presenta una apófisis de Eustaquio proyectada, como la de los australopitecos. Además, comparte con *Au. afarensis* una cresta petrosa débil y mastoides hinchadas lateralmente [Hawks, J. y col., 2017].

- b) Algo que es particularmente llamativo de *H. naledi* es que, con una capacidad endocraneal baja, queda claro que no sigue la correlación entre molares y premolares pequeños y cerebros grandes, de la misma manera que *H. floresiensis* [Berger, L. y col., 2015].
- c) En general, la dentadura es pequeña, más similar a la de *Au. sediba* y menor que la de *H. habilis* y *H. rudolfensis*. El primer premolar mandibular muestra doble raíz. Por su parte, el primer molar resulta un tanto más pequeño que

los de algunos especímenes fósiles atribuidos a *H. erectus* (u *H. ergaster*<sup>1</sup>). Asimismo, se ha observado la ausencia de algunas cúspides que se presentan en estos especímenes [Hawks, J. y col., 2017]. Al igual que los homíninos más tempranos, en orden de tamaño, los molares mandibulares, mesiodistalmente largos y bucolingualmente angostos, siguen el patrón M1 < M2 < M3. El primer molar maxilar presenta una cúspide de Carabelli (o hendiduras) [Berger, L. y col., 2015].

- d) Los huesos nasales de *H. naledi* se encuentran poco proyectados, aunque la espina nasal es prominente [Hawks, J. y col., 2017]. El rostro tiene eminencias caninas poco desarrolladas y carece de pilares anteriores en el maxilar. El *clivus* nasoalveolar es transversalmente cóncavo (similar solamente al de *H. rudolfensis*) y forma con las eminencias caninas un perfil maxilar cuadrado. El paladar es parabólico, ancho y poco profundo anteriormente, haciéndose más profundo en dirección posterior. [Berger, L. y col., 2015].
- e) La mandíbula de *H. naledi* es relativamente grácil, con una prominencia lateral cuya mayor amplitud está a nivel del 2º molar. En general, la morfología mandibular se asocia más con la de *Homo*, aunque presenta una altura del cuerpo y una robustez parecida a la de *Au. sediba*. La mandíbula también es más robusta que la de *H. habilis* [Hawks, J. y col., 2017].

Por otra parte, a propósito de los restos postcraneales,

---

<sup>1</sup> Como KNM-ER 992.

- f) El equipo de Berger [*ibidem*] reportó primeramente que en general, la forma de las costillas sugiere un tórax en forma de embudo, hipótesis apoyada por la reconstrucción del tórax presentada por M. Bastir en el II Simposio Ibérico de Morfometría Geométrica [2016]. Sin embargo, S. Williams y colaboradores [2016] aceptan que es los fragmentos costales pueden ser insuficientes para hacer una buena reconstrucción de la geometría del tórax de *H. naledi*. Por su parte, los cuerpos vertebrales de *H. naledi* son reducidos, aunque sus agujeros vertebrales son relativamente amplios [*ibidem*].
- g) De acuerdo con Berger y colaboradores [2015] y E. Feuerriegel y colaboradores [2016], la escápula de *H. naledi* queda alta y lateral a la caja torácica, el ángulo axiloespinal es más agudo que el de algunos hilobátidos y paninos y similar al de Sts 7 (*Au. africanus*). Las clavículas son cortas y el desarrollo del tubérculo dorsolateral parece ser sugerente de una posición alta y oblicua.
- h) En general, el húmero es grácil para su longitud y prácticamente no presenta torsión humeral (tiene un ángulo de torsión de 91°). Cuenta con un pilar distodorsal medial más angosto que el lateral, tubérculos mayor y menor prominentes, una corredera bicipital profunda, una V deltoidea y una cresta braquiorradial poco proyectadas y una fosa olecraneana medializada donde se distingue una apertura septal. Por su parte, cúbito y radio aparecen curvos. El radio termina en una apófisis estiloides reducida y en él se hace patente una tuberosidad radial globular, así como una cresta correspondiente al sitio de inserción del músculo pronador cuadrado prominente [*ibidem*].

- i) Empero, la mano de *H. naledi* presenta un *pollex* largo, aunque carece de apófisis estiloide coexistente en el 3º metacarpiano. El sitio de inserción para el músculo oponente del pulgar está bien desarrollado en el 1º metacarpiano y en su falangeta también destaca una inserción fuerte para el músculo flexor largo del pulgar. Aunque la mano mantiene proporciones similares a las de *H. sapiens* y *H. neanderthalensis*, su característica más distintiva es que las falanges están curvadas como las de los australopitecos [Berger y col., 2015; Kivell y col, 2015].
- j) El ilion es acampanado y compacto anteroposteriormente, como el de *Australopithecus* [Berger y col., 2015; Bastir y col., 2016; Williams y col., 2016]. De hecho, siguiendo a C. VanSickle y colaboradores, [2017], los escasos restos pélvicos de *H. naledi* parecen más similares a los de *Au. afarensis*, *Au. africanus* y *H. floresiensis*. Sin embargo, presenta un isquion corto con un surco tuberoacetabular estrecho y ramas iliopúbica e isquiopúbica gruesas como las que se observan en *H. sapiens*, *H. erectus* y *Au. sediba*. Esta morfología resulta en una pelvis superior “falsa” coincidente con las plesiomorfías de la parrilla costal de *H. naledi* y una pelvis inferior “verdadera” que concuerda con los miembros inferiores más derivados.
- k) Aun así, *H. naledi* posee un miembro inferior alargado [Garvin y col., 2017] con una rodilla valga y un tobillo varo. Por su parte, el cuello femoral es largo, anteverso y está comprimido anteroposteriormente (lo que se conoce como platimeria\*), tiene una línea áspera bien marcada con dos pilastras, las

---

\* Véase en Glosario.

inserciones del músculo glúteo mayor están muy marcadas. Además, la rótula es gruesa y la tibia está comprimida mediolateralmente. La inserción del músculo tibial posterior es proximal. El peroné es grácil con una epífisis redondeada y un cuello relativamente circular y una superficie convexa en donde se inserta el músculo peroneo largo [Marchi y col., 2016].

- l) El pie y el tobillo de *H. naledi* son muy similares a los de *H. sapiens* en cuanto a sus proporciones. El astrágalo es moderadamente cuneiforme, con márgenes trocleares nivelados y un ángulo horizontal alto como el de los australopitecos. El calcáneo es moderadamente robusto y posee una eminencia retrotroclear declinada en sentido plantar, al igual que la apófisis plantar lateral como sucede en *H. sapiens*, pero también en *Au. afarensis*. A diferencia de la de este último, la tróclea peronea es pequeña y más similar a la de los neandertales y *H. sapiens*. Asimismo, las articulaciones astrágalonavicular, subastragalina y calcáneocuboidea tienen rangos mínimos de movimiento. El *hallux* está completamente aducido y su articulación tarsometatarsiana tiene una morfología tal que indica que *H. naledi* poseía un mecanismo de molinete similar al de *H. sapiens* [Berger y col., 2015].

Sin embargo, el ángulo de declinación de la cabeza y el cuello astragalinos y el de la tuberosidad menor del calcáneo sugieren un arco más bajo y una columna medial inclinada horizontalmente y posicionada más plantarmente. Nuevamente, las falanges del pie de *H. naledi* retienen cierta curvatura [Harcourt-Smith y col., 2015].

Como queda claro, un gran número de las características anatómicas de *H. naledi* están asociadas a los *Australopithecus* y *Homo* tempranos. Aunque el dimorfismo sexual (en este caso, evaluadas con base en la masa estimada por Garvin y col. [2017]) podría ser bajo, como sucede en homínidos más modernos, estas estimaciones se traslapan con los rangos de la muestra de *Dmanisi* y las de los australopitecos. De hecho, de acuerdo con J. Hawks y colaboradores, “ninguna de las características derivadas del esqueleto de *H. naledi* requiere una relación cercana o exclusiva con humanos modernos” [2017: 44].

Adicionalmente, con una capacidad endocraneal de entre 456 y 610cm<sup>3</sup> [Berger y col., 2015; 2017] (o bien, 465 y 560cm<sup>3</sup> [Garvin, H. y col., 2017]) *H. naledi* también se ubica próximo límite entre ambos géneros. Asimismo, con un peso de entre 39.7 y 55.8Kg (calculado con base en el diámetro subtrocantérico) y una talla de entre 144.5 y 147.8cm, se acerca más a *Australopithecus* [*ibidem*].

No obstante, dada su aparición tan tardía en el registro fósil, parece claro que *H. naledi* no fue contemporáneo de los primeros *Homo*. Igualmente, a causa de su antigüedad y a pesar de carecer de artefactos asociados, no se puede descartar que fuera responsable de la manufactura de artefactos líticos de la industria achelense [Berger et al, 2017]. Adicionalmente, *H. naledi* también pudo haber exhibido un comportamiento bastante moderno con respecto a la muerte [Dirks et al, 2015; Randolph-Quinney et al, 2015; Dirks et al, 2017], tal como sugiere el contexto bioarqueológico del depósito.

### 1.2.2. Contexto bioarqueológico

El sistema de cavernas donde fueron encontrados los restos fósiles se ubica en una circunscripción<sup>2</sup> que encierra un conjunto de yacimientos fosilíferos plio-pleistocénicos. La mayoría de los fósiles de homínidos en el sitio se encuentran contenidos en depósitos clásticos litificados dentro de cavernas en las dolomitas ricas en estromatolitos del subgrupo estratigráfico de *Malmani*. Las cavernas, que alguna vez se ubicaron cerca de fuentes de agua, usualmente representan trampas de sedimentos que han colectado fósiles por al menos 3Ma a partir de procesos variados que van desde socavones y acarreamiento por depredadores hasta simples flujos de arcillas [Dirks, P., y col., 2015; Berger, L. y col., 2017].

Los depósitos que albergan los fósiles atribuidos a *H. naledi* son anómalos dado que los restos se concentran en grandes cantidades y se encuentran embebidos en una matriz compuesta de sedimentos arcillosos no consolidados. La cámara *Dinaledi* (U. W. 101) se ubica a 30m de profundidad y a 80m de la entrada más cercana [Dirks, P., y col., 2015]. Por su parte, la cámara *Lesedi* (U. W. 102) se ubica a 86m de la entrada al sistema y a la misma profundidad. Ambas cámaras se encuentran a una distancia recta de 60m entre sí y son de difícil acceso [Hawks, J., y col., 2017].

Actualmente, el ingreso a U. W. 101 solo es posible escalando una pared de aproximadamente 15m de un bloque separado del techo de una antecámara

---

<sup>2</sup> La Cuna de la Humanidad es reconocida desde 2005 como Patrimonio Mundial por la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO) e incluye los yacimientos de *Sterkfontein*, *Kromdraai*, *Swartkrans*, *Cooper*, *Minnaar*, *Wonder*, *Plover*, *Drimolen*, *Gladysvale*, *Motsetse*, *Hasgat*, *Gondolin*, *Malapa*, *Makapansgat* y *Taung* [<http://www.thecradleofhumankind.net/pages/fossil-sites>].

conocido como *Dragon's Back*. Para llegar a este lugar se puede usar una de dos rutas, ambas implicando estrechos pasadizos, uno de los cuales es "*Superman crawl*" (véase Figura 2), donde es necesario pasar un brazo por encima de la cabeza y arrastrarse para pasar entre las paredes. Desde *Dragon's Back*, se debe cruzar por una fisura vertical de 12m con pasos tan angostos como 20cm entre las paredes de la cueva. Una búsqueda exhaustiva emprendida por un grupo de espeleólogos expertos no ha revelado otras entradas a la cámara *Dinaledi* [Dirks, P., y col., 2015].

El acceso a la cámara *Lesedi* también es accidentado. La ruta más directa igualmente mide más de 80m e implica asimismo el descenso a través de una serie de pasadizos angostos y un paso estrecho. Es, empero, más sencillo que el de la cámara *Dinaledi*, al ser necesario escalar paredes relativamente bajas y no necesitar arrastrarse. A pesar de no estar demasiado lejos, no existe un paso recto entre ambas cámaras y la ruta más corta implica atravesar 145m de pasadizos. El equipo no observó una continuidad estratigráfica entre ambas cámaras [Hawks, J. y col., 2017].

A medida que se acercan al fondo de la cámara *Dinaledi* los sedimentos se vuelven más finos, revelando un patrón de deposición sedimentaria que podría indicar acarreo eólico desde la misma entrada que hoy puede usarse para ingresar. De hecho, las partículas de sedimento de mayor tamaño se ubican en la antecámara de *Dragon's Back*. Ni en esta antecámara, ni en ninguna de las cámaras donde se han recuperado fósiles de *H. naledi*, se han encontrado indicios de ingreso de elementos clásticos del exterior por otra vía que no sea alguna de las rutas explicadas con anterioridad. Aunque el mapeo ha revelado la existencia de grietas

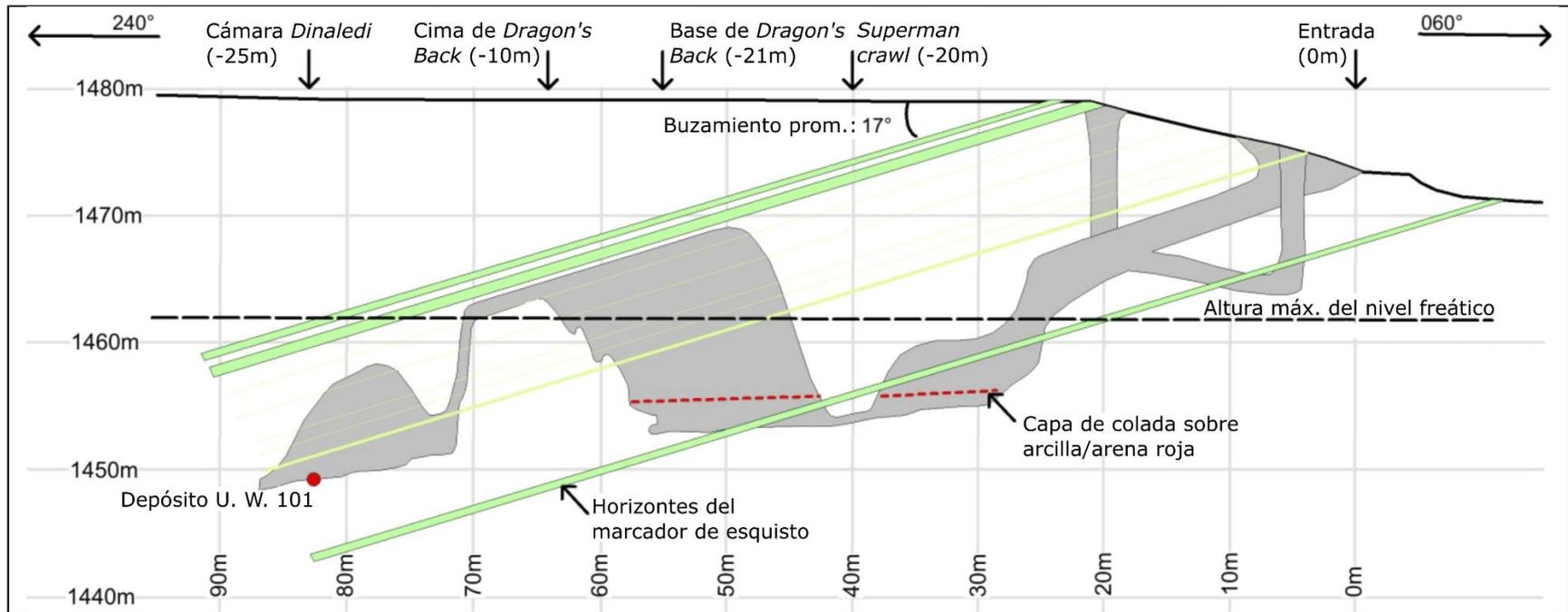


Figura 2. Esquema de sección transversal NESO a través del sistema de cavernas *Rising Star*, relativo a varios horizontes de marcadores de esquisto. Trad. y mod. de Dirks, P. y col. 2015.

angostas que permiten el paso de sedimentos finos y agua, no existe evidencia de una caída vertical que en el pasado haya servido de entrada de algún socavón, teniendo esto interesantes implicaciones para la deposición de los restos [Dirks, P., y col., 2015; Hawks, J. y col., 2017; Randolph-Quinney, P. 2015a; 2015b; Berger, L. y col., 2017].

U. W. 101 contiene exclusivamente arcillas finas e incrustaciones calcáreas generadas por el goteo del agua (coladas), involucrando solamente dos facies. Se han distinguido dentro de la cámara tres unidades litoestratigráficas compuestas de sedimentos finos, así como tres coladas. Estas unidades se distinguen entre sí por discontinuidades erosionales y depósitos de calcita. Existen indicios de erosión en varias posiciones estratigráficas, siendo evidente la re-deposición de sedimentos antiguos en las unidades más superficiales [Dirks, P., y col., 2015].

La cuestión de las afinidades de *H. naledi* es una pregunta de investigación que inició su exploración a raíz de la incapacidad, en un inicio, de determinar la antigüedad de los restos encontrados en U. W. 101 y U. W. 102, dada la dificultad que presenta la inferencia crono-estratigráfica a partir de los sedimentos no consolidados de las cuevas. En una parte por encima de las unidades 2 y 3 de la cámara *Dinaledi*, donde se concentra la mayoría de los restos fósiles de homínido (incluso cubriendo directamente algunos de ellos) se encuentra depositada la colada 2, que podría haber presentado una oportunidad para el fechamiento por medio de series de uranio-plomo (U-Pb). Aunque las muestras contenían suficiente uranio, se encontraban contaminadas con detritos ricos en plomo común isotópicamente variable derivados de las arcillas asociadas [*ibidem*].

La mayor parte de los restos fueron recuperados de la unidad 3 de esta cámara, aunque algunos fueron colectados del sedimento suelto acumulado por encima de la colada 2 – estos representaban material re-depositado de la misma unidad por procesos erosivos. En la cámara *Dinaledi* se excavó un cuadro único de 0.8x0.8m que alcanzó una profundidad de 20-25cm del cual se recuperaron aproximadamente 1250 especímenes fósiles (aunque se hizo un pozo de sondeo de 50cm). Por debajo de los 20cm el estrato fue encontrado estéril. La orientación de los elementos óseos fue mixta, conjuntando piezas horizontales, oblicuas y casi verticales, sugiriendo eventos deposicionales múltiples [*ibidem*].

En total, U. W. 101 devolvió 1550 especímenes, incluyendo 137 piezas dentales aisladas, con un NMEI (número mínimo de elementos identificables)<sup>3</sup> que sugiere 15 individuos adultos y juveniles de ambos sexos [*ibidem*; Berger, L. y col., 2015; Schroeder, L., 2017]. Adicionalmente, se hallaron 6 huesos atribuidos a un ave y varios elementos fósiles correspondientes a roedores pequeños asociados a los restos de *H. naledi*<sup>4</sup> [Dirks, P. y col., 2015].

En ocasiones, los especímenes fósiles atribuidos a *H. naledi* mantenían su relación anatómica, particularmente en los depósitos más liminales. Esto incluso en

---

<sup>3</sup> La inferencia del número de individuos con base en el número mínimo de elementos identificables (NMEI, distinto de NMI, número mínimo de individuos), es una metodología que ha sido criticada por Val [2016]. Al igual que es reportado por esta investigadora, no se ha encontrado bibliografía que soporte la asociación entre el número de elementos identificables (terminología de uso común en zoo arqueología) y el NMI.

<sup>4</sup> Los fósiles de roedores resultaron ser no-diagnósticos y la disposición espacial de los huesos de ave reveló que fueron depositados mucho más recientemente, por lo cual tampoco pudieron utilizarse para inferir una fecha [Dirks, P. y col., 2015], no fue hasta mayo del 2017 que Dirks y colaboradores [2017] obtuvieron una antigüedad definitiva para los restos por medio de una combinación entre el fechamiento directo de los dientes de *H. naledi* por series de uranio y resonancia de espín electrónico, y uno indirecto por uranio-torio (U-Th).

regiones que normalmente se desarticulan tanto al principio como en etapas avanzadas del proceso de descomposición (pies y manos). Todo ello implica poca alteración espacial, lo que Dirks y colaboradores adjudican al hecho de que el sistema sedimentario donde los restos están depositados permaneció cerrado [*ibidem*].

En la cámara *Lesedi*, los restos fósiles de cuatro individuos – tres adultos y un juvenil (consistentes con la morfología de *H. naledi*) fueron recuperados de tres depósitos: las unidades 102a, 102b y 102c. Las áreas no representan un muestreo sistemático y fueron explotadas a raíz de la observación de materiales expuestos en la superficie por parte de los espeleólogos. En total, en las 3 unidades se removieron aproximadamente 200m<sup>3</sup> de sedimentos [Hawks, J. y col., 2017].

La unidad 102a fue excavada en la entrada de un túnel ciego de 1.8m de largo por 20-50cm de ancho. Comprendiendo un cuadro de 50x70cm, se excavó una profundidad de 40cm. Los sedimentos removidos resultaron estar formados principalmente de brechas de clastos y arcillas finas poco estratificadas. Se encontró una mayor concentración de fósiles en un horizonte de 10cm de espesor debajo de una capa superficial de lutita parda. Entre los 118 especímenes recuperados en este cuadro, se incluyen piezas dentales y elementos craneales y postcraneales de dos individuos adultos y un juvenil, probablemente siendo el segundo individuo adulto representado únicamente por un fémur [*ibidem*].

Los sedimentos de U. W. 102b, también predominantemente consistentes de brechas de arcilla, se ubican sobre una repisa horizontal de esquisto a 80cm del

suelo de la antecámara, sobre la pared oeste. Aproximadamente 20m<sup>3</sup> de sedimentos fueron removidos a 1.8m por debajo de U. W. 102a y 3.8m más al sur. El material recuperado incluye 12 especímenes identificados como fragmentos del cráneo de un individuo juvenil, destacablemente una mandíbula. Hawks y colaboradores [*ibidem*] suponen que los fragmentos pueden ser atribuidos al mismo individuo recuperado en la unidad 102a y apuntan que existen indicios de desplazamiento de sedimentos desde aquella área.

Un pequeño depósito no litificado es el que se denominó U. W. 102c. Confinado dentro de una cavidad en la pared de la fractura llamada *Cake-Icing*, contiene un fragmento mandibular atribuido a un único individuo adulto, mismo que se especula que pudo haber aportado el fémur de U. W. 102a. La cavidad, ubicada 30cm por debajo de 102a, pero a 11.6m de distancia fue excavada en su totalidad, removiéndose 2m<sup>3</sup> de tierra [*ibidem*].

Adicionalmente, se recuperaron de la cámara *Lesedi* 80 restos faunísticos atribuidos a micromamíferos, y mamíferos pequeños, el más grande consistiendo en una pieza dental atribuida al género *Canis*. Todos los materiales recolectados en la cámara *Lesedi* provenían de depósitos en grietas, fracturas, repisas y cavidades por encima del nivel del suelo. El equipo de Hawks [*ibidem*], propone la hipótesis de que la cámara *Lesedi* mantuvo antes una mayor cantidad de sedimentos en su interior, pero procesos erosivos desplazaron los sedimentos y dispersaron los restos. Los fósiles que hoy se conservan permanecieron protegidos en estos espacios, permitiendo su recolección.

En el caso de los restos recuperados del cuadro en U. W. 101, la tafonomía es más bien homogénea y los restos se encuentran en general en un buen estado de conservación, manteniendo su morfología superficial, lo que sugiere que han sido expuestos a un rango limitado de fluctuación ambiental. Los huesos se encuentran parcialmente mineralizados, sin evidencia de formación de cristales de calcita, pero con pequeñas manchas de manganeso con un color negruzco y de óxido de hierro con coloración anaranjada. No existen indicaciones de intemperismo, ya que ninguno de los elementos presenta erosión, exfoliación, blanqueamiento, delaminación ni patinado. Sin embargo, sí presentan varios grados de daños al hueso cortical, incluyendo patrones de estriado, orificios y fracturas postmortem. Se especula que los cambios en los niveles de humedad dentro de la cueva pudieron causar la contracción o dilatación de los restos, mientras que las grietas mayores pudieron ser causadas por el peso de los sedimentos [Dirks, P. y col., 2015].

Resulta particularmente significativo que no se reportan evidencias de fracturas en tallo verde. Las fracturas identificadas se deben al movimiento de los sedimentos por procesos erosivos, además de poder adjudicarse al daño por manipulación y pisoteo causado inintencionalmente por los espeleólogos. Fosas circulares superficiales, rasguños y otras interrupciones aleatorias de la continuidad del hueso cortical son comunes, pero se han atribuido a la acción de gasterópodos (*Achatina* sp. y *Helix aspersa* sin. *Cornu aspersum*) y coleópteros (*Omorgus squalidus* y *Dermestes maculatus*) con base en la comparación con una muestra control [*ibidem*].

En la cámara *Dinaledi* no se detectaron tampoco evidencias de acarreo por agua, al no observarse en los huesos patrones de abrasión, ni daños causados por el impacto durante el transporte. Tampoco se observaron perturbaciones en la disposición ni orientación de las piezas óseas ni otros indicios en el sedimento que pudieran sugerir la presencia de corrientes ni volúmenes significativos de agua [*ibidem*].

Por su parte, los restos hallados en la cámara *Lesedi* tampoco muestran indicios de acarreo de alta energía. La mayoría de los especímenes son fragmentarios y muestran cierta abrasión y pérdida de hueso cortical. Las fracturas son conminutas en bloque, teniendo ángulos rectos o transversas. Los restos presentan una coloración grisácea a marrón en su exterior y blanquecina en su interior, sin evidencias de formación de cristales de calcita y con manchas de manganeso y óxido de hierro – presuntamente provenientes de pequeños depósitos difusos de mineral [Hawks, J. y col., 2017].

Su estado conservación es bastante similar al de los de la cámara *Dinaledi*, aunque presentan diversos grados de daño post-mortem, mismos que son distintos del desgaste o agrietamiento resultante del intemperismo. Los restos no parecen haber sido sujetos a procesos pre-deposicionales en la superficie, siendo que los agrietamientos que presentan son superficiales. La comparación con muestras provenientes de contextos forenses y arqueológicos sugiere que los patrones observados pueden ser explicados de manera más parsimoniosa por los efectos del enterramiento y las fluctuaciones de humedad de la matriz arcillosa [*ibidem*].

Tampoco existen trazas de modificación atribuible a la actividad de carnívoros o carroñeros como marcas de mordisqueo en las epífisis o corrosión gástrica, aunque los extremos de los huesos largos sí presentan ciertos patrones de destrucción cortical localizada. De acuerdo con Hawks y colaboradores [*ibidem*], estos patrones son consistentes con el llamado “desgaste de ataúd” (*coffin wear*), definido por Rogers y Schultz [Schultz, J. y col., 2003; Rogers, T., 2005; Schultz, J. 2012 *en ibidem* y *en* Dirkmaat, D., 2012; Eliopoulos, C. y col., 2011] como resultado de un proceso donde los huesos entran en contacto directo con el sustrato subyacente siguiendo la descomposición de los tejidos blancos, lo que deviene en la pérdida del hueso cortical y destrucción de los detalles anatómicos que tocan el sustrato.

### **1.2.3. Inferencias cognitivas y comportamentales**

Las características tafonómicas resumidas en el apartado anterior, según son reportadas por Dirks y Hawks, parecen excluir condiciones sub-aéreas y la distribución de los materiales no permite descartar completamente la posibilidad de una deposición voluntaria de los cadáveres [Dirks, P. y col., 2015: pp. 29, 30; Hawks, J. y col., 2017: p. 40]. Esta afirmación ha sido comentada más extensivamente por Randolph-Quinney [2015a; 2015b] y es incorporada a las publicaciones más recientes de Berger y colaboradores [2017: pp. 10-12]. Sin embargo, las interpretaciones que sostienen este tipo de actividad mortuoria en homínidos pre-*sapiens* son comúnmente controversiales.

Esta situación surge de que estas prácticas funerarias forman parte del complejo comportamental que comúnmente se asocia con *H. sapiens*. En nuestra especie, esta forma particular de actividad mortuoria es no solamente un espacio para la representación de la cosmovisión y la reproducción de patrones culturalmente regulados, sino que presenta también una oportunidad para la producción de la identidad social y la inscripción de los fallecidos en la memoria social. Notablemente, además provee un marco para la construcción y la reafirmación de alianzas entre los actores sociales [Joyce, R., 2001].

Ciertamente, la interacción con el fenómeno de la muerte, más allá del simple tratamiento del cadáver, tiene varias implicaciones cognitivas en este respecto [Petitt, P., 2011]. El momento de la adquisición de los rasgos cognitivos derivados y sus manifestaciones comportamentales es un fructífero campo de indagación científica dentro del seno del estudio de los orígenes evolutivos del hombre. En esta área, los cognitivistas frecuentemente apuntan a otros primates en busca de rasgos comportamentales homólogos\*.

En ese tenor, Paul Petitt [*ibidem*] ha elaborado un modelo para el comportamiento de *Pan troglodytes* relativo a conoespecíficos fallecidos. Su trabajo se basa en observaciones realizadas en lugares como Budongo (Uganda), Mahale (Tanzania), Gombe (Tanzania), Bossou (Guinea) y Taï (Costa de Marfil). Su modelo esencial de la morbidez\* y la actividad mortuoria de los chimpancés incluye: compulsiones de Cronos (infanticidio y canibalismo inter- e intra-grupal perpetrado

---

\* Véase en Glosario.

por machos y hembras de la tropa), manifestaciones claras de morbidez (comprendiendo la examinación visual, el olfateo y, ocasionalmente, la manipulación, pero excluyendo el lamer las heridas – acción reservada para los individuos vivos), manifestaciones de duelo (denotadas por signos de depresión, llamadas de auxilio y acarreo de cadáveres como acto de desapego) y la actuación de un teatro social dentro de lo que ha llamado “congregaciones funerarias” (incluyendo desplantes – gritos, llamadas y agitado de ramas comúnmente por parte de los machos –, acicalamiento, apareamiento y acceso controlado al cadáver).

Petitt [*ibidem*] también presenta conjunto de definiciones útiles para la clasificación de las respuestas a la muerte en función de su complejidad:

- i) Compulsiones de Cronos: extensión física de la morbidez, usualmente en la forma del impulso de desmembrar, lesionar o injerir las partes de los cuerpos de los conespecíficos.
- ii) Abandono: desamparo de los moribundos o los fallecidos.
- iii) Abandono estructurado: colocación deliberada del cadáver en un punto determinado del paisaje, sin implicar la modificación de este.
- iv) Ocultamiento funerario (*funerary caching*): deposición deliberada y estructurada del cadáver en un lugar determinado tales como cavidades, rincones o espacios previamente designados para otros propósitos, sin modificación del sitio como consecuencia directa del depósito; a diferencia del abandono estructurado, se otorga al lugar un significado más allá de la protección del cuerpo, permitiendo la emergencia “lugares para los muertos”.

- v) Túmulo funerario: creación de una pila o un montículo de piedras sobre un cadáver a modo de cobertura.
- vi) Inhumación o entierro: creación de una cavidad artificial con el propósito de contener un cadáver que implica la excavación de una fosa, el depósito y la cobertura con los sedimentos removidos.
- vii) Lugar de enterramiento múltiple: a partir del paleolítico medio/*Middle Stone Age*, incluye un gran número de sitios con varios individuos en varios entierros secuenciales con pocas evidencias de reutilización del espacio y ubicados no separados de las áreas de los vivos e, incluso, asociados con sus desperdicios.
- viii) Cementerio: todo lugar destinado en su totalidad o mayoritariamente a los muertos, con poca o ninguna evidencia de ocupación que circunscribe un conjunto de entierros con un cierto grado de organización espacial y que persiste durante un período prolongado de tiempo.

Aunque destacan localidades en *Hadar*, *Sterkfontein*, *Bodo*, *Pontneuydd*, Gran Dolina y *Casteli di Guido*<sup>5</sup>, ninguna manifestación de actividad mortuoria previa a los 120Ka AP es ampliamente aceptada [*ibidem*]. Algunos entierros de yacimientos como Sima de los Huesos, así como *Qafzeh*, *Saint-Césaire*, *Kebara*, *Amud*, *Dederiyeh*, *La Chapelle-aux-Saints*, *Le Moustier*, *La Ferrassie*, *Teshik-Tash*, *La Grotte de Régourdou* y *Shanidar*, han sido apuntados como inhumaciones

---

<sup>5</sup> Para Pettit, el comportamiento que se infiere de las condiciones de los restos de la localidad A. L.-333 de *Hadar* satisface la definición de ocultamiento funerario. Esto también ha sido sugerido para *Pontneuydd* (Gales). Por su parte *Sterkfontein*, *Bodo*, Gran Dolina y *Casteli di Guido* destacan por contar con indicios de procesamiento de cadáveres.

adjudicadas a *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* temprano. No obstante las características tafonómicas que según sus defensores son evidencia indiscutible de actividad mortuoria, la ambigüedad de la evidencia que da pie a estas inferencias comportamentales ha hecho que la inhumación siga siendo una interpretación controversial [Gargett, 1997: p. 27].

Si bien las circunstancias suelen variar, entre los principales argumentos de los que defienden las deposiciones voluntarias están la ausencia de características tafonómicas indicativas de intemperismo, poca o nula dispersión de los restos, ausencia de marcas de dientes y el que se trate de entierros primarios (en particular, que las piezas óseas estén articuladas, lo que indica la presencia de tejidos blandos al momento del enterramiento). A propósito de esta última, aunque a la postre parezca bastante poco probable, podría haber varias razones por las cuales la relación anatómica puede mantenerse por periodos de tiempo prolongados.

Gargett enumera varios rasgos más que deben ser analizados en busca de explicaciones alternativas, entre los que destacan: modificaciones de los estratos, integridad de las piezas óseas y del individuo en general (marcas, fragmentación, etc.), diferencias en el estado de conservación de las piezas óseas que componen el esqueleto del individuo, posición del cuerpo, características geológicas del sitio, características palinológicas del sitio y fauna asociada [*ibidem*: pp. 46, 47].

Incluso, si se concluye que alguna o varias de las características del entierro implican necesariamente la intervención deliberada, debe aún probarse que lo que se está observando no es resultado de una respuesta pulsional. Adicionalmente, la observación en cuestión no debe poder ser explicada por referencia a otro proceso

conductual [Henshilwood, C. y M. Curtis, 2003: pp. 628, 627]. Con el afán de evitar prejuicios teóricos, deben ponderarse con estricto rigor estas las posibilidades antes de siquiera comenzar a pensar en los siguientes obstáculos: que la conducta se repita con suficiente periodicidad para poder hablar de un comportamiento funerario – cosa que aún no se ha registrado [Gargett, 1997] – y que haya evidencia de que se trata de conducta intencionada, colectiva y, por lo menos, con implicaciones prácticas y sociales.

Por este motivo, las interpretaciones en torno a los depósitos de fósiles atribuidos a *H. naledi* fueron fuertemente criticadas por Val [2016]. La investigadora destacó las implicaciones prácticas de acarrear los cuerpos a lo largo de las largas rutas, paredes, grietas y estrechos pasadizos que conducen desde el exterior, especialmente hasta la cámara *Dinaledi*. En respuesta al trabajo de Val, una publicación conjunta, Dirks, Berger, Hawks, Randolph-Quinney, Backwell y Roberts [2016] afirmaron que, aunque el acceso actual a la cámara es dificultoso y los análisis sugieren que las rutas posiblemente atravesadas por *H. naledi* son las mismas que las tomadas por el equipo, la acumulación de sedimentos y coladas han bloqueado parcialmente algunos otros corredores. Además, cabe comentar que ciertamente el gasto energético de la travesía y el transporte de los restos sería igualmente dificultoso para los carroñeros a través de, por ejemplo, “*Superman crawl*”.

Ante la aseveración de eventos de deposición múltiples, Val [2016] establece que la acumulación de sedimentos que separan los restos requiere demasiado tiempo para su formación. Los homínidos hubieran necesitado regresar a *Rising*

*Star* cada par de siglos para depositar un cuerpo. La respuesta conjunta de los investigadores reitera que procesos erosivos de la matriz son responsables de la mezcla de los materiales en las brechas de arcilla. [Dirks, P. y col., 2016]. Este proceso erosivo es referido en repetidas ocasiones como “*reworking*” y es responsable, en parte, de la excesiva fragmentación y la aparente dominancia de elementos aislados que reclama la crítica.

De acuerdo con Val, la presencia de una mano, un pie, una mandíbula y cráneo y un tobillo articulados no son necesariamente indicativos de un entierro primario [2016]. Si bien, estos apéndices se hubieran desarticulado si los restos hubieran sido transportados por el agua, flujos de arcillas o el drenaje de sedimentos, Val asegura que la momificación natural es un proceso que podría ser responsable del mantenimiento de dicha relación, siendo los restos acarreados por la gravedad o el agua hacia la cámara. Sin embargo, la orientación de los elementos clásticos (incluidos los huesos largos de *H. naledi*) no refleja transporte de alta energía [Dirks, P. y col. 2015; Hawks, J. y col., 2017; Dirks, P. y col. 2016].

Como comenta Val [2016], Dirks y colaboradores no proveyeron en 2015 una explicación detallada ni presentaron evidencia suficiente de los ciclos oscilatorios de los niveles de humedad en la cámara responsables del agrietamiento superficial y pérdida de hueso cortical. En su respuesta, los investigadores afirmaron que los ciclos de humedad existen dado que el sustrato está extensivamente saturado de humedad. Sin embargo, la concentración de agua no es suficiente para producir el transporte de materiales a grandes distancias [Dirks, P. y col., 2016].

Val [2016] nota que sólo una pequeña parte de los fósiles fue analizada en busca de marcas dejadas por la actividad de carnívoros y que el grado de conservación del hueso cortical es demasiado pobre, especialmente en las epífisis, enmascarando posibles marcas de corte o mordeduras dejadas por carroñeros. Pero la evidencia que presenta no se sostiene, de acuerdo con Dirks. Aunque solo una porción de la colección fue analizada en busca de marcas causadas por dientes o herramientas, ésta fue seleccionada para conformar una muestra representativa del ensamble. El desgaste observado en los fósiles es prácticamente idéntico al observado en restos esqueléticos humanos procedentes de contextos arqueológicos sellados no afectados por carroñeros [Dirks, P. y col., 2016].

Aun así, la conservación diferencial de elementos óseos podría ser consistente con el saqueo por parte de carnívoros como las hienas [Val, A., 2016]. Cuando las hienas manchadas en cautiverio carroñan ensambles como los que pudieron ser descartados o depositados por los homínidos, regularmente eligen los huesos menos densos, donde los reservorios de grasa abundan [Marean, C. y col., 1992; *también en* Val, A., 2016] – es decir, las pelvis, costillas y vértebras, elementos subrepresentados en los datos reportados por Dirks y colaboradores, según Val. Además, Marean y colaboradores [*ibidem*] también proponen que ese patrón de conservación puede deberse al transporte selectivo (*schlepp effect*).

En respuesta, Dirks y colaboradores [2016] aseveran que, aunque pocos, fragmentos atribuidos al esqueleto axial sí han sido identificados – los mismos que fueron examinados por Williams y colaboradores [2017]. Dado que los sedimentos están húmedos, la precipitación de minerales está limitada a capas superficiales

delgadas y los fósiles son extremadamente frágiles. En este escenario, la fragmentación selectiva puede ser atribuida a la mezcla y la carga de sedimentos [Dirks, P. y col., 2016].

Val [2016] resalta el hecho de que el equipo de excavación no localizó conchas de caracoles y que *Achatina* y otras especies de gasterópodos de jardín no suelen habitar lugares fríos y oscuros como las cámaras. Además, recalcó que sería necesario que los tejidos blandos fueran retirados ya fuera por carroñeros, homínidos o un estado muy avanzado de la putrefacción para que los caracoles provocaran las marcas observadas en los huesos. La respuesta [Dirks, P. y col., 2016] explica que, aunque *Achatina* y *Cornu* son géneros de gasterópodos que probablemente no habitaron las cámaras, los caracoles sí ocurren en comunidades troglodfaunísticas y que *Gulella sp.* y *Euonyma varia* son especies de gasterópodos omnívoros que se hallan comúnmente en el sistema *Rising Star*.

La crítica también alega la abundancia de restos de micromamíferos implica la posibilidad de entradas alternativas a la cámara *Dinaledi* [Val, A., 2016]. Aunque Dirks admite que la morfología del techo de la cámara es compleja, asegura que ninguna entrada o detalle indicativo de la presencia pretérita de un socavón ha sido detectada. Los fósiles de micromamíferos son escasos y están restringidos a pequeños depósitos lenticulares arenosos. Es probable que se traten de egagrópilas (las regurgitaciones de aves rapaces) y su presencia en otros lugares sugiere que pudieron entrar a la cámara a través de las pequeñas grietas que se refieren en los trabajos anteriores. Ambas cámaras están bloqueadas y sedimentariamente aisladas, dado que su sedimentología es distinta de aquella de

las antecámaras tales como *Dragon's Back* [Dirks, P. y col., 2016; Hawks, J. y col., 2017].

Los equipos de Berger, Dirks y de Hawks ponen a prueba hipótesis alternativas, reportando que no se puede descartar la deposición voluntaria de cadáveres [Dirks, P. y col., 2016; Berger, L. y col., 2017]. L. Berger [*ibidem*] comenta que otros sistemas de cavernas en el sitio de Cuna de la Humanidad han sido merecidamente sujetos a interpretaciones que no involucran comportamientos intencionados. Por ejemplo, *Swartkrans* contiene fósiles de homínidos y un amplio conjunto de restos faunísticos, muchos presentando marcas de dientes, evidencias de combustión y marcas de corte, demostrando que animales carnívoros y homínidos actuaron como agentes acumuladores. Marcas hechas por carnívoros también pueden encontrarse en *Sterkfontein*. En este sitio, la gruta de *Silberberg* constituye un socavón, al igual que en *Malapa*. De hecho, tanto los restos de StW 573 como algunos de los atribuidos a *Au. sediba* por Berger mantienen relación anatómica, pero presentan daño perimortem, representando ejemplos de explicaciones alternativas en entierros primarios de homínidos. Por su parte, la caverna de *Jacovec* en *Sterkfontein* presenta evidencias de transporte por agua. Sin embargo, indicios similares no han sido detectados en *Rising Star*.

Los estudios al respecto de la historia geológica de este sitio continúan e hipótesis alternativas, incluyendo la actuación de homínidos de otra especie como agentes acumuladores, deberían contemplarse en caso de hallar otras vías de entrada a las cámaras (aunque aquello requeriría que proporcionaran a los restos de *H. naledi* un trato diferenciado que no se conoce que proporcionaran a sus

conespecíficos en esa temporalidad) [*ibidem*]. Quizá valga la pena continuar estudiando si los restos encontrados en el sistema *Rising Star* (en especial los de la cámara *Dinaledi*) resultan de la deposición de cadáveres<sup>6</sup> de manera deliberada.

Posiblemente la elección de estos abrigos para este tipo de actividad pueda explicarse empleando el modelo para el surgimiento del arte parietal en el Paleolítico de Tom Froese, toda vez que condiciones similares se presentarían en el sistema *Rising Star*. De acuerdo con la hipótesis de la alteración ritualizada de la mente, la conciencia alterada aunada a la optimización social permitió el desarrollo del pensamiento simbólico. Para él, es la adquisición de esta cognición que permitió que los humanos anatómicamente modernos aceleraran el desarrollo tecnológico, no siendo más este determinado por su evolución en sentido biológico (como hubiera sucedido con las industrias líticas del modo 1 y el modo 2 antes del advenimiento de los humanos anatómicamente modernos, HAM) sino por los cambios en el contexto sociocultural [Froese, T., 2013].

En su trabajo de 2015, defendió esta hipótesis argumentando que la alteración del estado mental (un comportamiento observado en primates no-humanos) puede ser alcanzado, no solamente por medio de la intoxicación, sino a través de la privación sensorial. De acuerdo con el autor, esta supresión de los sentidos puede conseguirse en la oscuridad y el aislamiento de los abrigos rocosos como la Cueva de Blombos (también en Sudáfrica) a propósito de la cual elaboró su trabajo.

---

<sup>6</sup> Tal vez, por lo menos, en dos ocasiones (una en cada cámara), lo que podría implicar la designación de una clase de espacios específicos para ello.

Apropósito de ello, Froese remarca el uso de este tipo de espacios naturales durante ritos de paso como sitio donde se desenvuelve el período de liminalidad (fase de sustracción física del entorno social que antecede a la reincorporación del individuo con una nueva identidad social, descrita como tal por Victor Turner en 1977 [*en ibidem*]). Esta separación de lo cotidiano posibilita la autocontemplación y la experiencia existencial significativa esencial para el rito. De esta manera, Froese presenta un escenario donde las características de estos refugios naturales podrían conducir a la concesión de un valor simbólico al espacio, o al menos, representar un antecedente.

Aunque la evidencia es aún insuficiente para distinguir la práctica de lo que podría entenderse como abandono estructurado, las características del contexto constituyen un fundamento razonable para que Dirks y colaboradores [2016] mantengan esta hipótesis acerca del repertorio comportamental de *H. naledi*. Ello sobre todo tomando en cuenta que homínidos vivos como *Pan troglodytes* parecen exhibir los prerequisites cognitivos, sociales y emocionales para la ejecución de actividades mortuorias.

Ciertamente, aunque el estudio en torno a los procesos a los que se atribuye la tafonomía de los fósiles de las cámaras *Dinaledi* y *Lesedi* debe continuar, la hipótesis de que las características tafonómicas de los restos de *H. naledi* son consistentes con el ocultamiento funerario no puede ser descartada. Sin embargo, “*el fracaso a la hora de rechazar una hipótesis [...] no es una prueba en favor de [ésta]*” [Miller, 2000 *en* Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013: 336].

Quizá en desarrollos posteriores en este respecto quepa plantearse la búsqueda extensiva y exhaustiva de indicios menos ambiguos del empleo los espacios del sistema *Rising Star* para este fin u otros (además de otras vías de acceso, por supuesto). Hasta entonces, no podrá confirmarse la observación de este tipo de comportamiento en *H. naledi*. Empero, con respecto a estos desarrollos cabría recordar lo que advierte Tattersall en lo que respecta a los entierros neandertales: que se está en presencia de “una entidad evolutiva distinta que necesita ser entendida en sus propios términos” [trad. 2004: 207].

Una reflexión interesante con respecto a todo ello es que, dada las similitudes entre *H. naledi* y otros homínidos más antiguos, es probable que el origen evolutivo de la cognición que posibilita las prácticas funerarias se encuentre en homínidos anatómicamente más primitivos de lo esperado. No descartar la hipótesis que Berger, Dirks y Hawks han defendido implica no desechar otra hipótesis: que la evolución de ciertos rasgos cognitivos que se encuentran en *H. sapiens* se haya suscitado de manera paralela o, incluso, en algunos aspectos, se haya adelantado a la adquisición de los caracteres morfológicos asociados con los HAM. Esto dado que esta interpretación solo podría sostenerse si se concede una cognición más derivada a *H. naledi*.

Como se ha demostrado en el presente tema de este capítulo, existen argumentos (en términos anatómicos) tanto para fundamentar la asociación de *H. naledi* a un grupo primitivo de homínidos. De resolverse que este es, en efecto, más cercano a *Australopithecus* que a *H. sapiens*, lo revisado en este capítulo (sobre todo en vista de la posibilidad de la presencia de un comportamiento tan moderno),

reta el preconcepto de que los homínidos que no presentan las innovaciones evolutivas encontradas en *H. sapiens* no son poseedores de un comportamiento esencialmente moderno y no tuvieron sobrevivientes tan tardíos. Este hecho enfatiza la necesidad de resolver sus afinidades y esclarecer su significado filogenético. En el tema siguiente, se realizará una revisión de los trabajos enfocados a dicha tarea.

### **1.3. Hipótesis sobre la filogenia de *Homo naledi***

#### **1.3.1. El inicio de un debate**

A los pocos meses de la publicación de los primeros trabajos, la filogenia de *H. naledi* se convirtió en un tópico de debate científico. Severas críticas vinieron encabezadas por Christoph Zollikofer, Jeffrey Schwartz y Tim White. Zollikofer tildó la rapidez con que el equipo publicó sus veredictos. Para él, Berger y colaboradores llegaron a la conclusión de que estaba en manos de una nueva especie de manera anticipada. Consecuentemente, reclamó que era probable que los restos atribuidos a *H. naledi* correspondieran a los de una variante primitiva de *H. erectus*. Esta hipótesis fue rechazada por John Hawks, quien argumentó la existencia de un gran número de diferencias entre ambos taxones y que *H. naledi* carecía de las apomorfías presentes en *H. erectus* [Randolph-Quinney, P., 2015b].

Esta controversia, aunada a la intención de aproximar un fechamiento para los restos de la cámara *Dinaledi*, logró motivar una serie de trabajos cuyo objetivo principal fue deducir las relaciones filogenéticas de *H. naledi*. Sin embargo, incluso

después de la publicación de Dirks y colaboradores, algunos investigadores continuaron poniendo en tela de juicio la atribución de los materiales a un nuevo taxón. Su antigüedad era, a final de cuentas, de poca trascendencia para su significado evolutivo.

### **1.3.2. Publicaciones antecedentes sobre la filogenia de *Homo naledi***

El primero de los trabajos cuyo objetivo fue deducir las relaciones filogenéticas de *H. naledi* fue el de J. Francis Thackeray [2015]. En él se realizó un estudio comparativo entre los restos de la cámara *Dinaledi* y 12 homínidos publicados por Berger y colaboradores [2015] – estos incluyen a *P. aethiopicus*, *P. boisei*, *P. robustus*, *Au. afarensis*, *Au. africanus*, *Au. sediba*, *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. erectus* y *H. sapiens* (tanto del Pleistoceno medio como moderno). Thackeray se basó en un análisis de regresión lineal de mínimos cuadrados de los valores promedio de mediciones de los cráneos.

Primeramente, se encontró que los restos craneales atribuidos a *H. naledi* eran francamente disímiles de los de otras especies. En segundo lugar, se concluyó que considerando su cercanía morfológica a *H. habilis*, *H. rudolfensis* y *H. erectus*, los restos podrían tener una antigüedad aproximada de 2Ma [Thackeray, J., 2015]. Esta aseveración concordaba con lo sugerido hasta entonces por Lee Berger [2015].

Posteriormente, Mana Dembo y colaboradores [2016] abordaron el problema por medio de un método bayesiano de análisis filogenético. La información utilizada fue tomada de una súper-matriz de datos correspondientes a los puntajes otorgados

a 391 rasgos cráneo-dentales de 22 taxones de homínidos – nueve *Homo* (incluyendo ejemplares de tres variedades de *H. erectus*), dos *Paranthropus*, *Au. sediba*, *Au. africanus*, *Au. anamensis*, *Au. afarensis* y *Kenyanthropus platyops*, *Au. garhi*, *Ardipithecus ramidus*–, además de *Gorilla* y *Pan troglodytes* [Dembo, M. y col., 2016].

Su método consistió esencialmente en dos análisis bayesianos. Primero se realizó un *análisis datado* que implicó la utilización de fechamientos geológicos. A continuación, se efectuó un análisis que consideró el factor de Bayes para distinguir el cladograma\* que mejor se ajustara a los datos. Por medio de todo ello, Dembo y colaboradores concluyeron que *H. naledi* pertenecía a un *clado*\* que reunía a todas las especies del género *Homo* contenidas en la súper-matriz. Sin embargo, el *clado* presentado por Dembo y colaboradores incluía a *Au. sediba*<sup>7</sup>, pero excluía a *H. floresiensis*. Además, el análisis bayesiano no apoyó ninguna asociación entre *H. naledi* y ningún otro taxón hermano en particular [*ibidem*].

De acuerdo con el análisis datado, la antigüedad estimada de *H. naledi* fue de 915Ka. Este trabajo constituyó sorpresivamente la estimación de la antigüedad de los restos de la cámara *Dinaledi* más acertada hasta la publicación de P. Dirks y colaboradores de 2017. Sin embargo, el equipo encabezado por Dembo admitió que, por diversos motivos, sus resultados eran ambiguos.

---

\* Véase en Glosario.

<sup>7</sup> Aunque ésta y otras conclusiones que se expondrán más adelante al respecto de *Au. sediba* resultan llamativas, es importante notar que el espécimen utilizado (el holotipo de esta especie, MH1) es un individuo juvenil.

La ambigüedad de los resultados fue remarcada por Schroeder y colaboradores [2016], quienes a continuación condujeron el primer análisis morfogeométrico realizado a los restos de la cámara *Dinaledi*. Al igual que en la presente, como se verá más adelante, el estudio del equipo de Schroeder empleó la reconstrucción del cráneo y mandíbula de *H. naledi* (*Reconstruction-1*). Destacablemente, el trabajo fue realizado cuando las hipótesis morfológicas aún no contaban con el apoyo de *Neo*, el espécimen más completo de la cámara *Lesedi* que fue dado a conocer después de las publicaciones iniciales.

El cráneo de *H. naledi* fue comparado con los especímenes atribuidos a *Au. sediba*, *Au. africanus*, *P. boisei*, *P. robustus*, *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. erectus* (excluyendo ejemplares asiáticos), *H. floresiensis*, *H. antecessor*, *H. heidelbergensis*, *H. rhodesiensis* y *H. sapiens* “arcaico”. Para ello se usaron 19 *landmarks*\* (7 mandibulares y 12 craneales). Sin embargo, siendo que muchos ejemplares eran parciales, se dividió la muestra en cuatro subgrupos craneales y uno mandibular para cada análisis, con el fin de maximizar el número de especímenes y rasgos.

El estudio implicó un análisis de componentes principales. Además, se efectuó un análisis multivariante de alometría\* con el fin de explorar si *H. naledi* caía dentro de la curva de la trayectoria alométrica de *H. erectus*. Asimismo, se compararon las distancias de Procrustes\* entre *H. naledi* y *H. erectus* con dos submuestras de especies no extintas: 100 *H. sapiens* africanos masculinos y

---

\* Véase en Glosario.

femeninos y 80 *Pan troglodytes*. Finalmente, se generaron árboles filogenéticos por medio de un método de unión de vecinos.

Primero, los análisis filogenéticos realizados utilizando mandíbulas revelaron afinidades con un grupo muy variado de homínidos (desde *H. rudolfensis* hasta *P. robustus*) indicando poca potencia para resolver relaciones taxonómicas utilizando ese hueso en particular. Por su parte, las distancias de Procrustes entre especímenes de *H. erectus* y de *H. naledi* excedieron las distancias que se esperarían entre individuos de la misma especie. En último lugar, de acuerdo con el método de unión de vecinos, se ilustra un escenario donde *H. naledi* surge después de *H. habilis* y *H. rudolfensis* y antes de *H. erectus*.

Schroeder y colaboradores [2016] arguyeron que las características de la bóveda craneal ubican a *H. naledi* cerca del rango de variación de los *H. erectus* africanos y los restos de *Dmanis*<sup>8</sup>. Sin embargo, aclararon que ello no significaba que *H. naledi* cupiera dentro del hipodigma\* de *H. erectus* dado el amplio rango de variación interna de la muestra de este último. En general, los resultados de este estudio apoyan la noción de que *H. naledi* es ampliamente afín al género *Homo*, particularmente a los *H. erectus/ergaster*, aunque no es posible establecer relaciones no ambiguas con estos últimos.

Por su parte, con base en 20 mediciones lineales de la bóveda craneal, 12 de la base del cráneo, 13 del rostro, 13 maxiloalveolares, y 25 mandibulares, el

---

<sup>8</sup> Esta conclusión es apoyada especialmente por el análisis del estudio de Schroeder y colaboradores [2016] donde se incluyó la reconstrucción del cráneo y mandíbula de *H. naledi*, que es, sin embargo, aquél en que se incluyó la menor cantidad de especímenes (solamente fueron 7).

\* Véase en *Glosario*.

siguiente artículo publicado al respecto de la morfología craneal de *H. naledi* contribuyó, entre otras cosas, a caracterizar los restos como una población anatómicamente homogénea y distinta de *H. erectus*. El equipo de Laird explica varios caracteres diagnósticos de *H. erectus* están ausentes en *H. naledi*. Las similitudes que este último presenta con los fósiles de *Dmanisi* y el espécimen KNM ER 42700 se deben presumiblemente a que todos tienen capacidades endocraneales bajas<sup>9</sup> [Laird, M. y col., 2016].

Más recientemente, W. Neves y colaboradores [2017] presentaron su propio estudio al respecto de las afinidades de *H. naledi*. En él tomaron los datos de 12 homínidos proveídos por Berger y colaboradores de manera similar a como hiciera Thackeray. Se emplearon 2 subgrupos, uno integrado por 8 combinando datos craneométricos y dentales y otro, más incluyente, con los 12 homínidos, pero comprendiendo únicamente los dentales. Realizaron un análisis de componentes principales y un análisis de racimo (*cluster analysis*).

Neves y colaboradores concluyeron que existían argumentos para asociar a *H. naledi* con *H. habilis* y *Au. sediba*. Sin embargo, sustentaron no había motivos para asignar los restos de la cámara *Dinaledi* a otra especie de *Homo*. Afirmaron que, dadas sus similitudes morfológicas, los restos atribuidos a los tres taxones podrían ser reunidos en uno solo, siendo *H. naledi* una variante sudafricana de *H. habilis*.

---

<sup>9</sup> Cabe destacar que la capacidad endocraneal no es un carácter diagnóstico de *Homo*, como destacaron Wood y Collard [1999].

### 1.3.3. Escenarios posibles

Luego de efectuarse los análisis correspondientes a las características anatómicas ostentadas por el ensamble, el equipo de Lee Berger planteó tres escenarios filogenéticos alternativos a fin de proveer una explicación para el mosaico anatómico craneal y postcraneal observado en *H. naledi* [Berger, L. y col., 2017], a saber:

- a) Que la especie *H. naledi* podría ser una sobreviviente tardía de un grupo de homínidos ubicados en la base de nuestro género, comportando una relación más estrecha entre éste y *H. habilis*, *H. rudolfensis*, pero también con *H. floresiensis* y *Au. sediba*.
- b) Que los restos del sistema *Rising Star* pertenecen a un taxón hermano de *H. erectus* y otros homínidos más encefalizados como *H. sapiens*.
- c) Que *H. naledi* es más cercano a *H. sapiens*, *H. neanderthalensis*, *H. heidelbergensis* y *H. antecessor* que cualquier *H. erectus*.

El mosaico morfológico observado en los restos de las cámaras *Dinaledi* y *Lesedi* presenta un reto con respecto a la deliberación en favor de cualquiera de estos escenarios. Considerando el trabajo de Mana Dembo de 2016, Lee Berger sugiere que un análisis de los caracteres craneales y dentales apoyaría la primera alternativa. Sin embargo, ello supondría que el tamaño del encéfalo de homínidos como *H. habilis* y *H. rudolfensis* sería homólogo. Por otro lado, la tercera alternativa es favorecida por el análisis bayesiano de Dembo, pero eso significaría que los caracteres primitivos constituirían reversiones. Finalmente, Berger y colaboradores

aceptan que una evaluación informal de los caracteres postcraneales podría prestar sustento al segundo escenario, pero apuntan que las autapomorfías de los restos del sistema *Rising Star* y ciertos caracteres compartidos con *Australopithecus* y *H. sapiens* no cuentan con precedentes en los especímenes atribuidos a *H. erectus*.

Por este motivo, el presente trabajo aspira a proveer un trasfondo para la construcción de hipótesis informadas acerca de la filogenia de *H. naledi*. La ya notable cantidad de publicaciones cuya motivación es responder a la misma pregunta pone en manifiesto que el significado evolutivo de los restos recuperados del sistema *Rising Star* es aún controversial y trascendente. Adicionalmente, el esclarecimiento de las afinidades de este homínido es un asunto de indagación científica provechoso, ya que, además, obliga a realizar una revisión de las relaciones evolutivas entre otros homínidos y permite explorar otros temas de interés.

---

## Capítulo II. El cráneo y la evolución de los homíninos

---

Los trabajos revisados en el capítulo anterior tienen diversos enfoques metodológicos, pero coinciden en el empleo de un tipo de materiales en particular: las muestras de cráneos de homíninos. Este hecho no es coincidencia, ya que, además de ser una tradición bien arraigada en la antropología, existen importantes motivos. Primeramente, los restos postcraneales son notablemente escasos y difíciles de asignar [VanSickle, C., 2017]. En segundo lugar, siguiendo a Lieberman [2011], tendencias mayores en la evolución de los homíninos tales como la bipedestación (adquisición de la marcha bípeda) y la encefalización (aumento del volumen endocraneal) tienen un impacto significativo en la morfología craneal.

El presente capítulo se ocupa de proveer sustento al empleo de una muestra craneal de homíninos para deducir las afinidades de *H. naledi*. La primera parte consiste en una sucinta aproximación a los mecanismos biológicos que permiten la existencia de una gran diversidad en la morfología craneal de los homíninos. A continuación, se hace un breve repaso de las hipótesis postuladas acerca de las presiones selectivas que favorecieron el incremento volumétrico endocraneal. En seguida, se presenta un modelo para la evolución del cráneo homínino. Finalmente, se presenta el trabajo del que procede la mayor parte de la muestra empleada en esta investigación.

## 2.1. Mecanismos responsables de la diversidad morfológica del cráneo de los homínidos

A lo largo de la historia evolutiva de los homínidos, el tiempo ha presenciado una notable diversidad morfológica craneal. Al respecto, es importante notar que la teoría evolutiva básica aclara que caracteres biológicos novedosos tales como el masivo aparato masticatorio de los parantropos o la encefalización en *Homo* no suelen surgir *de novo*, es decir, no aparecen en el registro fósil sin antecedente alguno [Shubin, N., Tabin, C. y S. Carroll, 2009]. La pregunta es, entonces, ¿qué mecanismos son responsables del origen de estas apomorfías?

La teoría evolutiva del desarrollo (*evo-devo*) ofrece un enfoque mecanístico causal que permite responder esta interrogante. Primeramente, cabe remarcar que una noción básica de esta teoría es la existencia de sistemas de desarrollo, cuya evolución es la figura central de su agenda de investigación [Müller, G., 2007]. Tales sistemas determinan la construcción de un fenotipo dado por medio de interacciones a nivel genético, celular, tisular y orgánico, además de las que se dan entre el organismo y el ambiente<sup>10</sup>.

Genéticamente hablando, la construcción del fenotipo depende de una maquinaria reguladora del desarrollo que está estructurada de manera jerárquica. En particular, los genes que conforman este dispositivo se encargan de promover o inhibir (en fin, coordinar) el crecimiento y diferenciación celular en las estructuras anatómicas por medio de circuitos codependientes. Dado que las modificaciones a

---

<sup>10</sup> Notablemente, este marco teórico puede ser empleado para distinguir entre caracteres biológicos análogos (*ver Glosario*) y los verdaderamente homólogos, dado que estos últimos comparten sistemas de desarrollo, lo que se conoce como homología profunda [Shubin, Tabin y Carroll, 2009].

los genes que integran esta maquinaria producen cambios en el desarrollo de las distintas unidades que componen el fenotipo, el cambio en los genes reguladores es considerado la fuerza creativa primaria causante de la aparición de apomorfías [*ibidem*].

Estas unidades son llamadas módulos y se distinguen por su alto grado de integración\* interna y externa [Zollikofer, C., 2012]. Además, son evolutivamente persistentes, pues se presentan de manera repetitiva en el registro fósil. Su variación concuerda con la variación genética ya que responden de manera independiente a la selección [Müller, G., 2007].

Los módulos evolucionan empleando las mismas herramientas usadas para la generación de sus formas ancestrales [*ibidem*]. Los caracteres innovadores surgen de la puesta en marcha de los mismos sistemas de desarrollo, toda vez que se han presentado ciertos “remiendos” en su programa ontogenético. Por medio de la modificación de las señales reguladoras que devienen en la promoción/inhibición de la migración, proliferación y diferenciación celular, se altera el comienzo, el *tempo*, la direccionalidad y la intensidad del desarrollo. Estos cambios pueden ser efectivamente descritos por medio de los conceptos de heterocronía\* y heterotopía\* [Zollikofer, C., 2012].

Con respecto a esto, Stephen Jay Gould [1977 en Zollikofer, C., 2012] desarrolló la hipótesis propuesta por Bolk en 1926 en que consideraba la similitud entre la morfología típica de *H. sapiens* y la de las crías de chimpancés – dada por

---

\* Véase en Glosario.

una bóveda grande, poca proyección del rostro en relación con ésta y una ubicación más anterior del foramen magno. Gould postuló que la heterocronía era el tipo de cambio responsable de la consecución de la morfología más derivada. Según su hipótesis, esto resultó en especies incrementalmente pedomórficas\*. Ello en particular a través de tasas bajas de desarrollo somático en comparación con la maduración sexual, lo que se conoce como neotenia.

Sin embargo, cabe atender que los fallos en la coordinación del crecimiento y la morfogénesis de la cabeza son la causa de diversas patologías congénitas. La más común de estas es el paladar hendido, pero la craneosinostosis también tiene su origen en la disrupción de la ontogenia. Notablemente, la génesis de la sinostosis no está relacionada con mutaciones genéticas dado que solamente el desarrollo de los primeros cuatro somitas de la cabeza es regido por los genes reguladores *Hox*. La bóveda y la base del cráneo se ordenan por medio de interacciones epigenéticas\* (*sensu* Waddington [1942 *en* Lieberman, 2011]) y, por tanto, no parecen seguir la trayectoria de crecimiento del resto del cuerpo.

Por ejemplo, a medida que el cerebro crece la tensión generada provoca que la duramadre secrete el factor de crecimiento fibroblástico 2 (Fgf2). El crecimiento óseo es entonces estimulado por el Fgf2 que se ancla en los receptores de las células en las suturas craneales. El crecimiento del encéfalo también induce la diferenciación celular en la mesénquima de la base del cráneo como se ha demostrado a través de la experimentación con embriones de pollo. Esta región, que sirve de interfase entre la bóveda craneal y el rostro también se expande en

---

\* Véase en Glosario.

función del crecimiento este último [*ibidem*] y se flexiona\* a medida que el volumen endocraneal aumenta [Zollikofer, C. 2012].

La acomodación mutua entre las unidades funcionales de la cabeza es sostenida la hipótesis de las matrices funcionales (*functional matrix hypothesis*, FMH) de Melvin Moss. De acuerdo con ella, las matrices interactúan entre sí durante el proceso ontogenético para conseguir su forma y tamaño finales. Como se ejemplificó anteriormente, durante la gestación, la diferenciación celular es típicamente inducida por la interacción con otros tejidos, por lo que el crecimiento de cada una afecta el destino ontogenético del resto [Lieberman, 2011].

El desarrollo del cráneo es un proceso complejo que resulta de una enredada sucesión de eventos en que los módulos se encuentran integrados de una manera arquitecturalmente imbricada. Por este motivo, parece complicado entender cómo pudieron modificaciones al programa ontogenético del cráneo acaecer en la historia evolutiva de los homínidos sin ser eliminadas por la selección. De manera contra intuitiva, Lieberman postula por medio de la FMH *integrada* que es esta amplia red de interacciones recíprocas la que contribuye a crear un todo capaz de admitir un elevado grado de variación. Ello de manera que “*la intensidad de la integración epigenética de la cabeza da cuenta de su grado de evolucionabilidad paradójicamente alto*” [trad. *Ibidem*: 279]. De hecho, sugiere que, en vista de su importancia, la selección actúe con mayor ímpetu en la cabeza que en otras regiones del cuerpo.

---

\* Véase en Glosario.

Por supuesto, las modificaciones a los programas ontogenéticos no se limitan a remendar los procesos que suceden en la gestación, sino que también se valen de alteraciones a la ontogenia postnatal. Después del nacimiento, la ontogenia de *H. sapiens* está compuesta de cinco fases: la infancia, la niñez, la juventud, la adolescencia y la adultez. Sin embargo, la mayoría de los mamíferos progresan de la infancia a la adultez sin fases intermedias. Solamente aquellos cuyo comportamiento es altamente social posponen la pubertad insertando una fase juvenil intermedia [Bogin, B., 1994].

Este patrón (o *life history*) es el que está presente en el chimpancé y es probable que así fuera en el último ancestro común entre los humanos y éstos. Durante su desarrollo, el cerebro chimpancé aumenta su volumen en un 230%, disminuyendo su tasa de crecimiento después del nacimiento. Por su parte, los humanos anatómicamente modernos incrementan su volumen cerebral en un 350%, manteniendo el ritmo tanto en el periodo prenatal como en el postnatal. Basado en la capacidad endocraneal infantil de *H. sapiens* (384cm<sup>3</sup>), multiplicada por el factor de incremento del cerebro chimpancé, Bogin propuso un Rubicón cerebral de 873cm<sup>3</sup>, volumen endocraneal que no fue alcanzado hasta *H. erectus*.

Este Rubicón es a partir del cual el encéfalo podría haber continuado su crecimiento una vez dada la incorporación de una nueva fase en la *life history* de los homínidos: la adolescencia. Esta nueva fase, incorporada solamente en una fase tardía de *H. erectus* (véase Figura 3), pudo resultar de provecho para el ensayo de los comportamientos propios de los adultos antes de la reproducción efectiva. Antes

de esta fase, los infantes, niños y juveniles son demasiado dependientes y carecen de interés en estos comportamientos [*ibidem*].

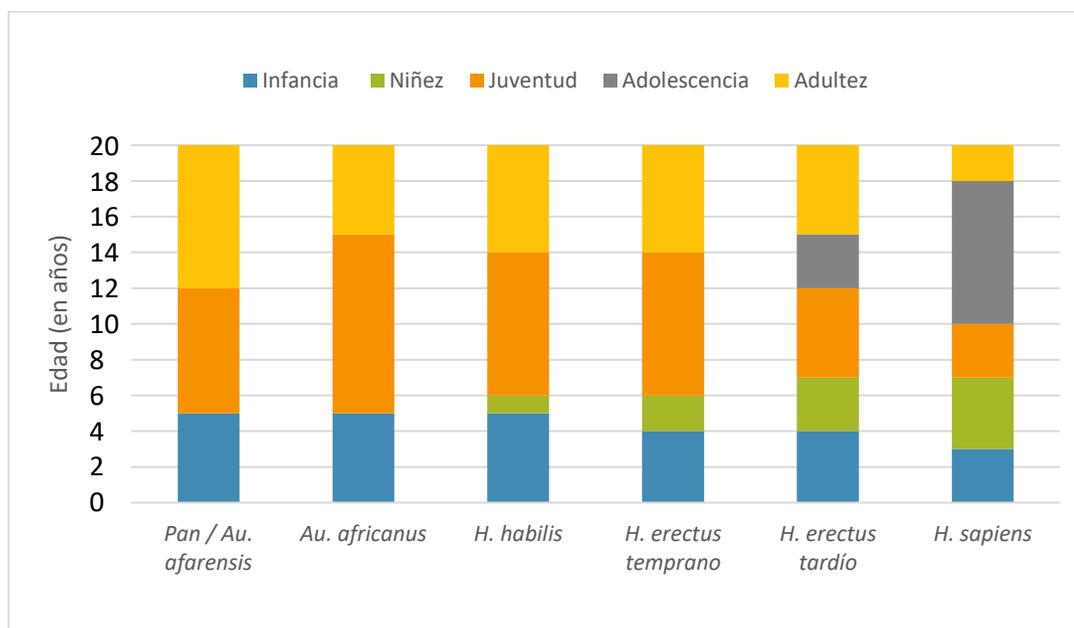


Figura 3. Evolución de la “life history” de los homínidos durante los primeros 20 años de vida. Trad. de Bogin, B., 1994.

Alguna argumentación adicional es proveída por el llamado “dilema obstétrico”. Enunciado primeramente por Schultz [1949 en García, D., 2016], Krogman [1951 en *ibidem*] y Washburn [1960 en *ibidem*], este antagonismo surge del conflicto entre las dos tendencias principales en la evolución homínida mencionadas al principio de este capítulo. Mientras la bipedestación reclama pelvis más angostas y estables, la encefalización demanda cráneos más globulares\*. El ensanchamiento del ilion, relacionado con la adquisición de una postura erecta,

\* Véase en Glosario.

tiende a cerrar el canal de parto por el cual debe pasar una cabeza considerablemente grande.

El análisis de la variabilidad de la pelvis de homínidos fósiles y homínidos efectuado por D. García [2016] apoya la noción de que, alegóricamente hablando, la evolución ha resuelto el problema favoreciendo la no-integración de los módulos pélvicos. Ello ha permitido al módulo obstétrico responder con cierta independencia del módulo locomotor (que responde a presiones biomecánicas) para permitir un *outlet* (contorno del canal de parto) adecuado [Lewton, K., 2012 *en ibidem*]. Adicionalmente, desde *Australopithecus* se ha impuesto la pauta rotacional [Rosenberg, K. y W. Trevathan, 1996 *en ibidem*]. Asimismo, con la encefalización, se ha dotado a los fetos de huesos craneales blandos y fontanelas, pero, sobre todo, se les ha concedido cierta inmadurez al momento de nacer [Dunsworth, H. y col., 2011].

La consecuencia de esta gestación truncada es nacer con un cerebro insuficientemente desarrollado. Esto exige la presencia de una altricialidad secundaria, es decir, un largo período de desarrollo a tener lugar fuera del útero materno. Esta situación conlleva una presión selectiva en favor de conductas alopARENTALES\* que implican el establecimiento de relaciones sociales complejas [*ibidem*].

Sin embargo, cuando se escalan las trayectorias ontogenéticas de chimpancés y humanos el volumen endocraneal máximo se obtiene en el mismo

---

\* Véase en Glosario.

momento [Zollikofer, C., 2012]. Considerando esto resulta claro que existen restricciones adicionales para la encefalización. De acuerdo con L. Aiello y P. Wheeler [1995], en los homínidos tempranos el volumen cerebral alcanzable estaría limitado por la inversión energética que implica su desarrollo y mantenimiento.

La “hipótesis del tejido costoso” propuesta por estos investigadores deriva de la observación de que no existe correlación entre el metabolismo basal (*basal metabolic rate*, BMR) y el volumen endocraneal. Ésta sostiene que una vez reducido el tamaño y, por lo tanto, el costo energético del tracto intestinal, la encefalización pudo progresar sin aumentar el BMR. Esta reducción pudo conseguirse una vez que se incorporaron a la dieta alimentos con mejor contenido nutricional, lo que se asocia con principalmente con la aparición del género *Homo*. La complejidad y flexibilidad del comportamiento necesaria para la obtención promovió también el incremento de los volúmenes encefálicos al actuar como una fuente de presión selectiva en su favor.

## **2.2. Bases selectivas de la encefalización**

Entre los mamíferos, los primates son notables por su alto grado de encefalización y su desarrollo cognitivo, cualidad que da cabida a su alta plasticidad comportamental [Milton, 1981; Napier, 1970 *en ibidem*]. Entre ellos, son los homínidos los que presentan una franca tendencia hacia capacidades endocraneales más altas. Por ello, aunque teleológica, una discusión acerca de la base selectiva de la encefalización es merecedora de especial atención en este

trabajo. El presente tema se ocupa de esto con la finalidad de comprender las condicionantes que hicieron posible la preservación de volúmenes endocraneales incrementalmente grandes en evolución de los homínidos.

En 1981, Katherine Milton propuso la hipótesis de la inteligencia de forrajeo. Esta hipótesis emana de sus estudios realizados en los bosques lluviosos del centro de Panamá con monos araña y monos aulladores. Milton no encuentra correlación entre el tamaño del tubo digestivo y el del encéfalo. Sin embargo, sí la encuentra entre el enfoque dietético y el volumen endocraneal.

Según sus observaciones, los monos araña, cuya dieta está compuesta en mayor proporción de frutos, obtienen su alimento de árboles cuya distribución es más irregular en tiempo y espacio. Ello provoca que deban valerse de un rango de habitación más amplio con una mayor diversidad de fuentes de alimento, mismo que recorren de manera selectiva en grupos nucleares. Por otro lado, los monos aulladores, más bien folívoros, habitan espacios más pequeños que recorren en grupos más grandes siguiendo rutas más regulares. En pruebas, los monos aulladores demuestran una menor disposición a experimentar con nuevos alimentos que los monos araña, ya que aprenden de sus pares lo que deben percibir como alimento.

De acuerdo con Milton, los monos araña tienen cerebros el doble de voluminosos que los de los monos aulladores porque su dieta exige que sean capaces de 1) reconocer las variedades de árboles de las que obtienen su alimento y las temporadas en que están disponibles, 2) planear rutas para recorrer amplios espacios más eficientemente, 3) anticiparse a la ausencia de alimento y 4)

demostrar la flexibilidad comportamental necesaria para buscar nuevas fuentes – todas capacidades de las que los monos aulladores pueden prescindir. La hipótesis de la inteligencia de forrajeo también postula que los antropoides más grandes requieren de rangos de habitación más grandes para cumplir con sus exigencias dietéticas, lo que promueve la evolución de cogniciones más flexibles y complejas.

Aunque la historia evolutiva de los homíninos se desarrolla principalmente en un ambiente mosaico de sabana, estos primates con rangos de habitación amplios pudieron haber perfeccionado sus habilidades mentales a partir de la exaptación\* de las capacidades desarrolladas por sus ancestros que habitaban en masas boscosas. Los cambios evolutivos en las habilidades de los homíninos indicados por los incrementos volumétricos de su encéfalo podrían haber respondido a los cambios en la disponibilidad de ciertos recursos. El cambio climático podría haber agotado algunas fuentes de alimento para los australopitecos que debieron adaptarse a carroñar o a cazar. Al embarcarse en una carrera armamentista con sus presas, los homíninos debieron pasar a depender de sus adaptaciones comportamentales para resolver los problemas impuestos por su dieta. [Milton, 1981]

Una hipótesis alternativa fue presentada posteriormente cuando, a principios de los años 90 del siglo XX, R. Dunbar realizó una comparación entre tamaño del grupo social, del grupo de acicalamiento, la frecuencia del juego social, la del empleo de habilidades sociales en estrategias de apareamiento y la del engaño táctico y el tamaño del neocórtex\* de diversos taxones de primates. Su análisis logró

---

\* Véase en Glosario.

encontrar una correlación entre el tamaño del grupo social y el volumen absoluto del neocórtex, a la par que halló relaciones entre su tamaño relativo y los otros factores. Esta información fue utilizada para integrar la hipótesis del cerebro social o de la “inteligencia maquiavélica”, que nace del reconocimiento de la tendencia de los primates a hallar soluciones colaborativas a los retos impuestos por el ambiente [Dunbar, R., 2003].

A continuación, Dunbar comparó el grupo social (como un indicador nominal de la complejidad social) con cinco indicadores ecológicos como predictores de volumen de esta porción del cerebro. Los indicadores eran el estilo de forrajeo, la proporción de fruta en la dieta, el tamaño del rango de habitación y la duración de la jornada. Su estudio no encontró relaciones significativas entre estos factores [*ibidem*], contrario a lo postulado por la hipótesis de la inteligencia de forrajeo.

La correlación encontrada entre el neocórtex y el grupo social de los primates fue después utilizada para construir una ecuación de regresión. L. Aiello y R. Dunbar [1993 *en ibidem*] usaron esta ecuación para predecir el tamaño grupo social de los homínidos<sup>11</sup>. Para ello, debieron estimar el volumen del neocórtex de los homínidos fósiles a partir del volumen endocraneal y las relaciones escalares identificadas por Finlay y Darlington en 1995. Su trabajo reveló un patrón en que se mostraba que los tamaños del grupo social de los homínidos permanecieron dentro del rango

---

<sup>11</sup> Notablemente, al aplicar esta ecuación empleando como factor el volumen del neocórtex de *H. sapiens*, el resultado que arrojó fue de un grupo social compuesto por 150 personas, mismo que es aproximadamente “el número de personas a las cuales uno siente que puede pedir un favor y esperar que le sea concedido” [Dunbar, R., 2003].

amplio del de los grandes simios hasta bien entrada la etapa de *H. erectus*, solo empezando a aumentar significativamente hace 1Ma.

### **2.3. La evolución del cráneo en los *Hominini***

De acuerdo con Zollikofer [2012], la morfología presente en *H. sapiens* parece surgir de modificaciones puntuales a tres mecanismos ontogenéticos independientes:

- 1) Aumento del ritmo de crecimiento del encéfalo y retraso del momento de cese de este.
- 2) Regulación inhibitoria de la tasa de crecimiento del rostro y alteración de los vectores de crecimiento, con cese temprano del crecimiento que previene su proyección durante la adolescencia.
- 3) Alteración del desarrollo prenatal en la base del cráneo provocando el desplazamiento anterior del foramen magno y la obtención de un aparato masticatorio más corto y ancho.

Empero, ¿en qué momento ocurrieron estas modificaciones al programa ontogenético en la evolución hominina? La clasificación propuesta por T. White y colaboradores [2009 en Zollikofer, C., 2012] ofrece una solución a esta interrogante. En ella pueden reconocerse tres estadios evolutivos en la historia natural del cráneo de los homininos. En el estadio I, representado por los géneros *Orrorin*, *Sahelanthropus* y *Ardipithecus*, presentan un foramen magno ya posicionado

basalmente y rostros más cortos y menos prognatos\* que los observados en los paninos, pero la ontogenia postnatal parece permanecer similar a la de estos. Hacia el estadio II, los australopitecos ya debían presentar una reorientación de facial y de la base del cráneo antes del nacimiento. En el estadio III, los homínidos cuentan con cráneos cuyas proporciones se optimizan para estabilizar la cabeza cuando la posición del cuerpo es más ortógrada.

De nuevo, la tercera etapa no es alcanzada plenamente sino hasta la aparición de *H. erectus* en la clasificación de White. Ello dado que las especies tempranas de *Homo*, tales como *H. habilis* y *H. rudolfensis* y las más tardías del género *Australopithecus* presentan mosaicos morfológicos que dificultan su asignación a cualquiera de las dos etapas. Siguiendo a Zollikofer [*ibidem*] tal mezcla de plesiomorfías y apomorfías es provocada por la evolución relativamente independiente de los módulos facial y de la bóveda craneal. Conspicuamente, la pertenencia *H. habilis* y *H. rudolfensis* ya sido cuestionada por Bernard Wood en reiteradas ocasiones [Wood, B. y M. Collard, 1999; Wood, B. y N. Lonergan, 2008].

#### **2.4. El cráneo en la reconstrucción de la historia evolutiva de los homínidos**

El estudio de la ontogenia y la filogenia de la morfología craneal de los homínidos fósiles plantea diversos retos. Ello dado que los restos fosilizados se encuentran frecuentemente mal conservados debido a la acción de los procesos tafonómicos y diagenéticos. La paleoantropología asistida por computadora provee

---

\* Véase en Glosario.

un eficiente conjunto de herramientas para la solución de estos problemas y para el falseamiento de hipótesis como las presentadas en este capítulo [Zollikofer, C., 2012].

Un útil ejemplo de ello es provisto por el trabajo “*Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in Homo evolution*” publicado por Rolando González-José y colaboradores en 2008. El estudio exploraba las relaciones filogenéticas de los homínidos empleando una muestra de 14 cráneos casi completos de homínidos fósiles, además de uno atribuido a *Pan troglodytes*, uno a *Gorilla* y otro a *H. sapiens*. El trabajo involucró cuatro conjuntos de *landmarks* para capturar la señal filogenética contenida en la morfología de cuatro rasgos<sup>12</sup>: la flexión de la base del cráneo, la retracción facial, la globularidad craneal y la forma y posición relativa del aparato masticatorio. Estos rasgos fueron elegidos siguiendo a Skelton y McHenry de [1992], quienes argumentan que éstos (algunos de los cuales ya fueron mencionados en las secciones anteriores) atienden a tendencias evolutivas en el linaje de los homínidos.

Con este fin, el estudio usó como metodología la morfometría geométrica y comprendió un análisis de componentes principales y un análisis cladístico. Aunque este último constituye una alternativa rigurosa para el análisis numérico de caracteres morfológicos, las críticas a la cladística transformada se han multiplicado. Para el momento en que el trabajo de González-José y colaboradores fue publicado, algunas ya habían sido divulgadas por Curnoe [2003 en Cela-Conde, C. y F. Ayala,

---

<sup>12</sup> R. González-José y colaboradores no niegan ninguna de las hipótesis en torno a los módulos presentes en el cráneo de los homínidos. Simplemente pretenden facilitar el análisis a través de la reducción del gran volumen de datos a los cuatro rasgos de Skelton y McHenry.

2013]. Las deficiencias metodológicas para la demostración de la filogenia por medio de análisis cladísticos incluyen (pero no se limitan a) la abundancia de apriorismos y debilidades lógicas, así como la incapacidad de los cladogramas de representar los procesos evolutivos que son el interés de la filogenia.

No obstante los cuestionamientos, los métodos asistidos por computadora, tales como el empleado por Gonzáles-José, aún proveen una alternativa sencilla y viable para la comparación de la morfología craneal. Con ella, por medio de la consideración de las hipótesis discutidas en este capítulo, proporcionan una adecuada aproximación preliminar a la inferencia de la filogenia.

---

## Capítulo III. Materiales y Métodos

---

El eje metodológico principal del presente es un análisis de comparación morfológica con énfasis en la morfométrica. Esta comparación se realiza a partir del empleo de la morfometría geométrica, un método sencillo y directo que (además de carecer de la necesidad de criterios de discretización) contribuye a facilitar el uso y la representación de los datos y previene el traslape de la información contenida en los diámetros de la morfométrica clásica. Esta metodología conserva las configuraciones geométricas del cráneo y ayuda a distinguir la información de la forma (*sensu shape*) de la del tamaño [Zelditch y col., 2004].

### 3.1. Descripción de la muestra

#### 3.1.1. El medio Reconstruction-1

Los restos recuperados de la cámara *Dinaledi* incluyen individuos de diferente sexo y grupo etario<sup>13</sup>. Modelos 3D o *meshes*\* de un gran conjunto de ellos han sido publicados en el repositorio *Morphosource* de la Universidad de Duke. La divulgación de semejante volumen de modelos se ha realizado con el permiso e iniciativa de la Universidad del Witwatersrand y el *Proyecto Dinaledi* con financiamiento proveído por la *National Geographic Society*.

---

<sup>13</sup> El paratipo DH6, es juvenil y el paratipo DH3 podría ser femenino. El dimorfismo sexual puede notarse la capacidad endocraneal y en la protrusión de un torus occipital, la protuberancia occipital externa, el tubérculo lineal [Berger, L. y col., 2015; Laird, M. y col., 2016]

\* Véase en *Glosario*.

Entre ellos, el medio con el código de catálogo M7300, llamado *Reconstruction-1*, fue elaborado a finales de 2015 por Peter Schmid, del Instituto de Estudios Evolutivos en Johannesburgo. Se trata de un cráneo compuesto, basado en el holotipo DH1 y el paratipo DH3 procedentes de la cámara *Dinaledi*. Algunas porciones del cráneo y mandíbula han sido reconstruidas, particularmente la parte media del *esplacnocráneo* (porción del cráneo detrás del rostro). Sin embargo, los restos de la cámara *Lesedi* han confirmado las hipótesis morfológicas gracias al hallazgo del paratipo más completo de *H. naledi* hasta la fecha, conocido como “Neo” (Figura 4).

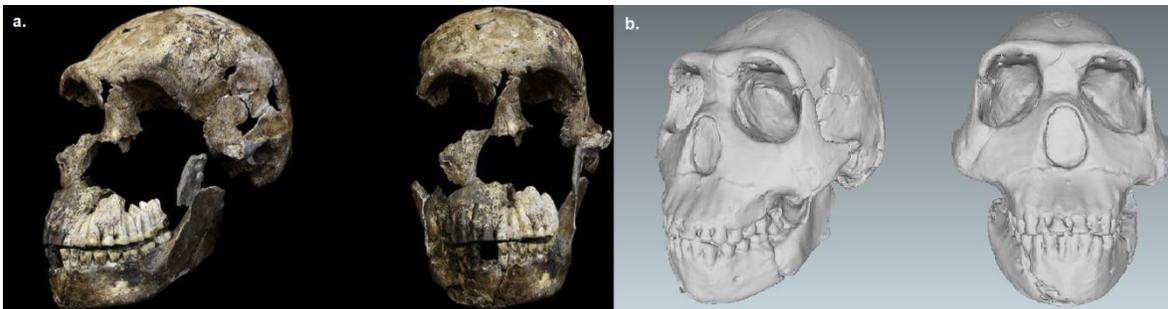


Figura 4. Comparación entre a) Holotipo LES 1 (“Neo”) de *H. naledi*, tomado de Berger L. y col., 2017a. y b) el medio *Reconstruction-1*. Elaboración propia.

### 3.1.2. Muestra comparativa

En el presente trabajo de investigación, una matriz de coordenadas de un conjunto de *landmarks* seleccionados del medio *Reconstruction-1* fue incluida en la muestra comparativa. Dicha muestra está compuesta por otras 18 matrices correspondientes a los cráneos de los homínidos que se presentan en la Tabla 1 y

se describirán a continuación. La mayoría de estas procede del material suplementario del trabajo de R. González-José y colaboradores de 2008<sup>14</sup>.

Los especímenes craneales del estudio citado son notables por su buen estado de conservación. Teniendo esto en mente, los materiales complementarios fueron elegidos de entre el amplio conjunto de modelos 3D disponibles en diferentes repositorios en función de dos criterios de selección simples: 1) la integridad en general y 2) su relevancia para el tema que se discute en el presente trabajo. Esto permitió preservar la fidelidad a la evidencia del trabajo del que procede la mayor parte de los datos y prevenir la sobrerrepresentación de algunos taxones.

El propósito de este tema es exponer ciertos detalles importantes acerca de los especímenes utilizados, entre ellos la integridad y la atribución taxonómica<sup>15</sup> de los materiales. Esto debido a que estos pormenores se consideran de suma importancia para defender la validez del estudio. Adicionalmente, se pretende suministrar una justificación para la inclusión de cada una de las matrices de datos complementarias.

La primera matriz corresponde a las coordenadas de los *landmarks* del primer homínido de la Tabla 1 (página 78), es decir, el espécimen A. L. 444-2. La matriz tiene su origen en el material suplementario de R. González-José y colaboradores,

---

<sup>14</sup> Los especímenes de la muestra de R. González-José y colaboradores que no se incluyeron en la presente fueron excluidos a causa de la falta de datos esenciales o por tratarse de *Hominidæ* no pertenecientes a la tribu *Hominini*. El orden de los primeros 16 especímenes refleja la secuencia seguida por los autores en el mismo.

<sup>15</sup> La revisión bibliográfica revela que, en la mayoría de los casos, las atribuciones taxonómicas del trabajo de González-José y colaboradores reflejan una postura favorecida por la mayoría de los investigadores.

2008. Se trata de un cráneo restaurado ancho y bastante completo descubierto en la parte media del miembro *Kada* en *Hadar* [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013]. Los restos se atribuyen a un macho adulto de la especie *Au. afarensis*, misma que, con un rango de antigüedad 3.7 a 3Ma, constituye el taxón más temprano de la muestra.

El segundo, Sts 5 es un ejemplar craneal que se asocia el postcráneo Sts 14. Recuperados del miembro 4 de *Sterkfontein*, ambos conjuntos óseos fueron atribuidos originalmente a una hembra adulta (apodada *Ms. Ples*) de *Plesianthropus transvaalensis* por Broom, Robinson y Schepers [1950 *en ibidem*]. Posteriormente, Thackeray, Gommery y Braga [2002 *en ibidem*] le señalaron como un individuo juvenil del taxón *Au. africanus*, debido a su gracilidad. Merece la pena, sin embargo, comentar que más recientemente Bonmatí, Arzuaga y Lorenzo [2008 *en ibidem*] le reconocieron como un adulto distinto de Sts 14.

Por su parte, KNM-ER 406 es un parantropo hallado en 1968 en el marco del Proyecto de Investigación de *Koobi Fora* de Richard Leakey, en el miembro KBS de aquella localidad. El cráneo, al que falta la dentición y la parte media de la base y la bóveda, presenta algunos daños en el nasal, maxilar y cigomático izquierdos, fue atribuido por el mismo R. Leakey a *Australopithecus boisei* debido a sus semejanzas con el espécimen OH 5. Hoy, esta especie se incluye dentro del género *Paranthropus* [*ibidem*].

OH 5, apodado “*Dear Boy*” (o “*Zinj*”, ya que fue originalmente atribuido al género *Zinjanthropus*) es el holotipo de *Paranthropus boisei*. El espécimen fue recuperado en 1959 por Louis Leakey del sitio FLK de *Olduvai* (a 7m del margen

superior del Lecho 1). Naturalmente, se trata de un cráneo bien robusto con un aparato masticatorio muy desarrollado y de un modesto volumen endocraneal [*ibidem*]. Prescinde de algunas pocas porciones de los maxilares y la parte media de la base y la bóveda craneales.

La quinta posición corresponde al ejemplar KNM-WT 17000, el “cráneo negro”. Este ejemplar ancho y alargado, de rostro cóncavo y baja capacidad endocraneal ha sido calificado como “hiperrobusto”. El cráneo conserva gran parte del rostro y algunos dientes, además de una buena porción del neurocráneo (parte que incluye la bóveda y la base). Fue hallado en la orilla oeste del lago *Turkana*, en el miembro *Lomekwi* de la formación *Nachakui*, que tenía una alta concentración de manganeso (por ello el apodo). Los restos se atribuyen a un macho de *P. æthiopicus* [*ibidem*].

El espécimen SK 48, procedente de *Swartkrans*, es otro que destaca por su integridad. Aunque sufrió daños durante la excavación, fue restaurado, procedimiento que posibilitó su estudio. Inicialmente, adjudicado a *P. crassidens* por Broom y Robinson [1952 *en ibidem*], hoy es considerado por muchos una hembra de la especie *P. robustus* debido a su pequeño tamaño y gracilidad relativos.

Aunque originalmente formaba parte de la muestra del trabajo de González-José y colaboradores, el ejemplar KNM-ER 1470, atribuido a *H. rudolfensis*, debió ser reintroducido en la muestra. La matriz se había excluido de entre las presentes en el conjunto de datos original a causa de la ausencia de las coordenadas de *opistion* (único punto craneométrico indicador de la posición del foramen magno en

las matrices). Su reintroducción en la muestra era, evidentemente, elemental para explorar la hipótesis que asocia a *H. naledi* con los primeros *Homo*. Para ello, se obtuvo una malla del repositorio *African Fossils* de los Museos Nacionales de Kenia y el Instituto de la Cuenca de Turkana.

KNM-ER 1470 consiste en un cráneo más bien parcial. Ello dado que carece de la mayor parte de la base, de la parte posterior del paladar, de los huesos de la cavidad nasal, de los arcos cigomáticos y todas las coronas dentales. Tal es el caso que la mala conservación del espécimen comprometió la ubicación de *zygion*, que fue colocado en el extremo libre de la apófisis cigomática del temporal, donde el arco cigomático perdía su continuidad. La restauración de este ejemplar es confiable, aunque el prognatismo podría ser algo exagerado y a la examinación parece mostrar cierta distorsión de origen tafonómico [Schwartz, J. e I. Tattersall, 2003b].

Contrastantemente, KNM-ER 1813 es un cráneo restaurado bastante completo. Sin embargo, también presenta una distorsión leve. Además, le falta una porción menor de la base del cráneo, la mayor parte de la órbita izquierda y algunas estructuras de la cavidad nasal [*ibidem*].

El décimo espécimen, KNM-ER 3733, es un cráneo alto y alargado hallado en el miembro superior de Koobi Fora y atribuido por R. Leakey y A. Walker al taxón *H. erectus* en 1976 [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (en el trabajo de R. González-José y colaboradores, el cráneo se atribuye a *H. ergaster*). Aunque los restos están bien preservados, prescinden, sobre todo, de la mayor parte de la base del cráneo,

además del piso de ambas órbitas, gran parte de la cara anterior de ambos cigomáticos y una porción de la apertura piriforme [*ibidem*].

Por su parte, el cráneo de *Zhoukoudian* es generalmente considerado el ejemplo clásico de los *H. erectus* del este asiático. No obstante, Schwartz y Tattersall han argüido la ausencia de varios de los rasgos presentes en los cráneos de *Trinil* y *Sangiran* [2000 en *ibidem*]. Como es bien sabido, la mayoría de los restos de este yacimiento se perdieron durante la Segunda Guerra Mundial. En particular, R. González-José y colaboradores emplearon la reconstrucción de Sawyer y Tattersall (moldes de primera generación).

El undécimo ejemplar de la muestra es el cráneo D2700, hallado en 2002 en *Dmanisi*, Georgia. Notablemente, la amplia variabilidad de los restos de este sitio ha sido objeto de discusión con anterioridad, pero se ha resuelto atribuirlo a *H. erectus* [véase Lordkipanidze, D. y col., 2013]. No obstante, resulta relevante el hecho que se había destacado en el pasado la retención de caracteres postcraneales primitivos por parte de los homínidos de *Dmanisi* [Lordkipanidze, D. y col., 2003]. De hecho, se ha argumentado que existe una estrecha relación entre el espécimen D2700 y KNM-ER 1813 [Pontzer, H. y col., 2010 y Vekua, A. y col., 2002 en Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013]. Al respecto del espécimen medido por González-José y colaboradores, cabe destacar su baja capacidad endocraneal. Esta y otras observaciones serán discutidas más adelante.

El espécimen Gibraltar 1 fue encontrado en la cantera de Forbes (*Forbes' Quarry*) en 1848 [*ibidem*]. Atribuido a *H. neanderthalensis*, se trata de un cráneo

alargado del que se conserva solamente el rostro y la mayoría de la mitad derecha de la bóveda craneal. Además, está ausente una parte de la base del cráneo [Schwartz, J. e I. Tattersall, 2003a]. Aun así, las porciones donde se ubican los puntos craneométricos usados en el estudio González-José están presentes.

Contrastantemente, el neandertal de *La Ferrassie* 1 cuenta no solamente con un cráneo restaurado bastante completo, sino con un postcráneo igualmente bien conservado [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013]. Cabe mencionar, no obstante, que están ausentes los huesos nasales, las paredes mediales de las órbitas y parte de la porción petrosa de ambos temporales. Además, diversas piezas dentales que han sido mal colocadas [Schwartz, J. e I. Tattersall, 2003a].

A continuación, está el espécimen de *Broken Hill*, también conocido como *Kabwe* 1. El cráneo, con una capacidad endocraneal de 1285cm<sup>3</sup> [Holloway, 2000 *en ibidem*], carece de la mitad derecha de la bóveda y la base. Desde la primera vez que fue descrito, en 1921, [Woodward *en ibidem*] se notaron sus similitudes con *H. neanderthalensis*, pero generalmente se le considera más similar a *H. sapiens*. Aunque su atribución fue posteriormente motivo de controversia, McBrearty y Brooks [2000 *en ibidem*] le ubican en *H. rhodesiensis*.

El penúltimo de los especímenes es el cráneo 5 del yacimiento de Sima de los Huesos, en Atapuerca. El ejemplar es una reconstrucción que solamente carece de la órbita lateral derecha, la parte anterior del parietal izquierdo, una porción del paladar derecho y algunos huesos de la cavidad nasal. De acuerdo con Schwartz y Tattersall [2000 *en ibidem*], los restos de Sima de los Huesos pertenecen a una

especie hermana de *H. neanderthalensis*, en particular, el taxón *H. heidelbergensis* [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013].

Por último, el conjunto de especímenes tomados del material suplementario de González-José y colaboradores incluye un cráneo patagónico. El ejemplar procede del Museo de la Plata, en Argentina. Se trata del ejemplar de Río Negro con el número 797, que es el único representante de *H. sapiens* en la muestra.

Por otro lado, entre los cráneos añadidos se introdujo un modelo del cráneo de *Liang Bua 1*, atribuido a *H. floresiensis* (comunicación personal del Dr. Alejandro Terrazas Mata, IIA-UNAM). Aunque típicamente considerado un descendiente de *H. erectus*, su inclusión permitió explorar su asociación a los *Homo* tempranos argumentada recientemente por Debbie Argue y colaboradores [2017]. La cuestión resulta interesante al también tratarse de un homínido con una antigüedad de entre 7 y 0.7Ka<sup>16</sup>. Al respecto del espécimen utilizado, es importante notar que, aunque su estado de conservación es bastante bueno, la ausencia de algunas porciones de los huesos frontal y parietales afectó la posición de los puntos craneométricos glabella y bregma.

Finalmente, un modelo tridimensional de *Sangiran 17* procedente del proyecto *K12 Human Evolution*<sup>17</sup> de la Universidad de Duke, también fue adicionado a la muestra. También llamado *Pithecanthropus VIII* (dado que fue descrito por S.

---

<sup>16</sup> Si se consideran los especímenes de *Mate Menge* que se han atribuido a este taxón.

<sup>17</sup> Se contó con la autorización expresa del Instituto de Antropología Evolutiva de la Universidad de Duke para la utilización de sus modelos tridimensionales en este trabajo.

Sartono como perteneciente al taxón *Pithecanthropus erectus* en 1971), se trata del cráneo más completo típico de los *H. erectus* hallados en la isla de Java. No obstante, no están presentes algunas partes del parietal derecho ni la base anterior del cráneo. También permanecen desarticuladas la parte media del rostro, el cigomático derecho y parte del maxilar izquierdo. Además, cabe señalar el hecho que por lo menos Schwartz y Tattersall [2003] han argumentado que la restauración de *Sangiran 17* exagera el prognatismo de los *H. erectus* de Java.

Tabla 1. Nombre del espécimen, especie (*sensu splitting taxonomy* y *sensu lumping taxonomy*), género, grado y fuente de los especímenes de la muestra.

ID	Especie ( <i>Splitting</i> )	Especie ( <i>Lumping</i> ) $\alpha$	Género $\alpha$	Grado $\alpha$	Fuente
A.L. 444-2	<i>Au. afarensis</i>	<i>Au. afarensis</i>	<i>Australopithecus</i>	Homininos arcaicos	González-José y col 2008
Sts 5	<i>Au. africanus</i>	<i>Au. africanus</i>	<i>Australopithecus</i>	Homininos arcaicos	González-José y col 2008
KNM-ER 406	<i>P. boisei</i>	<i>P. boisei</i>	<i>Paranthropus</i>	Homininos arcaicos con megadoncia	González-José y col 2008
OH 5	<i>P. boisei</i>	<i>P. boisei</i>	<i>Paranthropus</i>	Homininos arcaicos con megadoncia	González-José y col 2008
KNM-WT 17000	<i>P. aethiopicus</i>	<i>P. boisei</i>	<i>Paranthropus</i>	Homininos arcaicos con megadoncia	González-José y col 2008
SK 48	<i>P. robustus</i>	<i>P. robustus</i>	<i>Paranthropus</i>	Homininos arcaicos con megadoncia	González-José y col 2008 Esta investigación
KNM-ER 1470	<i>H. rudolfensis</i>	<i>H. habilis</i>	<i>Homo</i>	Homininos de transición	(AfricanFossils.org)
KNM-ER 1813	<i>H. habilis</i>	<i>H. habilis</i>	<i>Homo</i>	Homininos de transición	González-José y col 2008
KNM-ER 3733	<i>H. ergaster</i>	<i>H. erectus</i>	<i>Homo</i>	<i>Homo</i> premodernos	González-José y col 2008
Zhoukoudian	<i>H. erectus</i>	<i>H. erectus</i>	<i>Homo</i>	<i>Homo</i> premodernos	González-José y col 2008
D2700	<i>H. erectus/ergaster</i>	<i>H. erectus</i>	<i>Homo</i>	<i>Homo</i> premodernos	González-José y col 2008
Gibraltar 1	<i>H. neanderthalensis</i>	<i>H. sapiens</i>	<i>Homo</i>	<i>Homo</i> premodernos	González-José y col 2008
La Ferrasie 1	<i>H. neanderthalensis</i>	<i>H. sapiens</i>	<i>Homo</i>	<i>Homo</i> premodernos	González-José y col 2008
Broken Hill 1	<i>H. rhodesiensis</i>	<i>H. sapiens</i>	<i>Homo</i>	<i>Homo</i> premodernos	González-José y col 2008
Atapuerca 5	<i>H. heidelbergensis</i>	<i>H. sapiens</i>	<i>Homo</i>	<i>Homo</i> premodernos	González-José y col 2008
Río Negro #797	<i>H. sapiens</i>	<i>H. sapiens</i>	<i>Homo</i>	HAM	González-José y col 2008
Reconstruction-1	<i>H. naledi</i>	-	<i>Homo</i>	-	Esta investigación (Morphosource.org)
Liang Bua 1	<i>H. floresiensis</i>	<i>H. erectus</i>	<i>Homo</i>	<i>Homo</i> premodernos*	Esta investigación (Comunicación personal)
Sangiran 17	<i>H. erectus</i>	<i>H. erectus</i>	<i>Homo</i>	<i>Homo</i> premodernos	Esta investigación (Morphosource.org)

Atribuciones de Berger, L. y col, 2015, Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013, Wood, B. y N. Lonergan, 2008 y de González-José y col., 2008.  $\alpha$ : Estas clases serán discutidas más adelante. \*: No se incluye en Wood, B. y N. Lonergan, 2008.

## 3.2. Morfometría geométrica

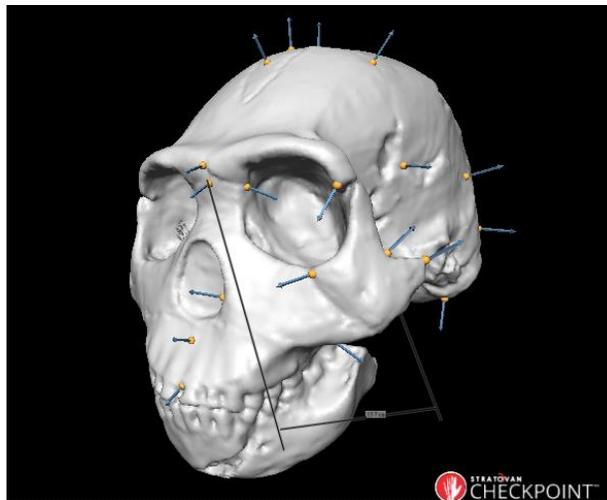
### 3.2.1. Procesamiento previo de los materiales digitales

Dado que las porciones mejor conservadas de los especímenes complementarios no siempre resultaron ideales para el registro de los puntos craneométricos seleccionados, algunas *meshes* debieron ser manipuladas. Solo de esta manera fue posible la plena observación de los detalles anatómicos requerida para la realización del *landmarking*. En los casos que resultó necesario, las mallas fueron invertidas en alguno(s) de sus ejes (x, y o z) por medio de la función *Transform: Flip and/or swap axis* del programa *MeshLab 1.3.4BETA* [Cignoni, P. y col., 2008].

Asimismo, para facilitar el uso de los modelos en las condiciones que el equipo de cómputo y el tiempo permitieron, algunos especímenes (incluyendo a *Reconstruction-1*) fueron simplificados empleando el mismo software. Esto a través de un método de diezmado por agrupamiento (*clustering decimation*) que disminuyó los vértices de triángulos por medio de la creación de una grilla tridimensional que envuelve la *mesh* original y los discretiza [*ibidem*]. Basándose en las celdas de esta grilla, la operación redujo los vértices (y, con ello, la resolución) en un 37.5%. Las *meshes* modificadas fueron exportadas en el formato de archivo de polígonos de Stanford (.ply). Con todo esto se logró una reducción mayor al 95% en el tamaño del archivo. Los modelos mantuvieron una definición aceptable – las suturas craneales visibles en los modelos originales son perfectamente distinguibles en los resultantes.

Tras este procesamiento previo, algunos modelos tenían una definición inválida. Esta situación no permitía la lectura por parte del software utilizado para la colección de *landmarks*. El error se subsanó usando la función de reparación de la aplicación *Microsoft 3D Builder* 14.1.1302.0.

### 3.2.2. Landmarking



*Figura 5. Colección de landmarks en Reconstruction-1 en el software Stratovan Checkpoint (editada). Elaboración propia.*

Este procedimiento posibilitó la captura de la geometría de los cráneos de la muestra. Ello a través del registro de las coordenadas cartesianas de puntos craneométricos sobre la superficie de la *mesh* que representa al espécimen. Para esta tarea se empleó el software *Stratovan Checkpoint*, versión 2017.04.21.1249, aunque algunas correcciones posteriores fueron realizadas en el software *IDAV Landmark* versión 3.0.0.6. [Wiley, D., 2002].

Como demuestra la Figura 5, los *landmarks* y *semilandmarks*\* (de aquí en adelante todos referidos simplemente como *landmarks*) fueron colectados al centro al lado izquierdo de cada espécimen siguiendo a González-José y colaboradores [2008]. En algunos casos fue necesaria la obtención de diámetros como apoyo para la ubicación de algunos puntos craneométricos. Esta tarea fue posible gracias a las herramientas de medición incluidas en *Stratovan Checkpoint*.

Los datos tomados del material suplementario fueron reordenados para coincidir con el orden de la Tabla 2. En esta tabla se presentan y definen los puntos craneométricos registrados en el presente. Aunque del conjunto de González-José debieron excluirse algunos *landmarks*, se considera que los aquí empleados se encuentran en número suficiente para representar las estructuras anatómicas de manera precisa.

Tabla 2. *Landmarks* y *semilandmarks* utilizados en el presente estudio.

<b>Landmark</b>	<b>Definición</b>
1. <i>Nasion</i>	Punto sobre la línea media donde la sutura internasal y la frontonasal se intersecan
2. <i>Hormion</i>	Punto más posterior sobre la línea media en el vómer
3. <i>Opisthion</i>	Punto sobre la línea media en el margen posterior del foramen magno
4. <i>Inion</i>	Punto ectocraneal sobre la línea media en la base de la protuberancia occipital externa donde las líneas nucales superiores se fusionan
5. Espina nasal posterior	Espina en el extremo posterior del plano palatino
6. Punto alveolar	Límite posterior del arco maxilar alveolar en la sutura pterigoalveolar
7. <i>Prosthion</i>	Punto sobre la línea media en el extremo anterior de la apófisis alveolar del maxilar
8. Ectomolar	Punto más lateral en el borde alveolar

\* Véase en Glosario.

Continuación Tabla 2.

9. Subespinal	Punto en la profundidad de la concavidad entre la espina nasal anterior y <i>prosthion</i> – la base apical de la espina nasal anterior
10. Alar	Punto más lateral sobre el margen de la apertura nasal
11. Maxilofrontal	Punto donde la cresta lacrimal anterior del maxilar se encuentra con la sutura frontomaxilar
12. Frontomalar orbital	Punto donde la sutura frontocigomática cruza la parte interna del borde orbitario
13. <i>Glabella</i>	Punto más anterior en el hueso frontal sobre la línea media, por encima de la sutura frontonasal
14. <i>Opisthocranion</i>	Punto más posterior del cráneo sobre la línea media – el punto más alejado de <i>glabella</i>
15. <i>Bregma</i>	Punto ectocraneal donde la sutura coronal y la sutura sagital se intersecan
16. <i>Metopion</i>	Punto ectocraneal sobre la línea media del frontal donde la elevación de este sobre el haz entre <i>nasion</i> y <i>bregma</i> es mayor
17. <i>Vertex</i>	Punto más superior del cráneo sobre el plano sagital cuando éste se encuentra alineado en el plano de Frankfurt
18. <i>Lambda</i>	Punto sobre la línea media donde las suturas sagital y lambdoidea se intersecan
19. Asterión	Punto de encuentro entre las suturas lambdoidea, parietomastoidea y occipitomastoidea
20. <i>Euryon</i>	Punto tomado en la eminencia parietal sobre el temporal que corresponde con un extremo de la línea que marca la anchura máxima de la bóveda craneal - punto ectocraneal más alejado de la línea media sobre la curvatura de la bóveda
21. <i>Enthomion</i>	Escotadura parietal
22. <i>Pterion</i>	Región donde el frontal, el temporal, el parietal y el esfenoides se encuentran en un lado de la bóveda
23. Mastoideo	Punto más inferior de la apófisis mastoides
24. <i>Zygion</i>	Punto más alejado de la línea media en la superficie lateral del arco cigomático
25. <i>Stephanion</i>	Punto donde la línea temporal cruza la sutura coronal
26. Cigomaxilar anterior	Punto más anterior de la sutura cigomático maxilar
27. <i>Prosthion</i> interno	Punto sobre la línea media en el extremo posterior de la apófisis alveolar del maxilar
28. MWI	Punto más inferior en la cresta eseno temporal del ala mayor del esfenoides
29. Fosa glenoidea	Borde posterior de la cavidad glenoidea del temporal
30. Yugal	Punto en la profundidad de la escotadura entre las apófisis frontal y temporal del cigomático

*Continuación Tabla 2.*

---

31. Fosa infra-temporal posterior	Punto más posterior en la fosa infra temporal
-----------------------------------	---

---

*Las definiciones fueron tomadas del material complementario González-José y col., 2008.*

### **3.2.3. Ajuste de Procrustes**

Con el fin de distinguir las semejanzas y diferencias en la ubicación de los puntos craneométricos correspondientes debidas a la traslación, la rotación y el tamaño de las *meshes* de las que pueden atribuirse únicamente a su geometría, se realizó un ajuste completo de Procrustes. Este método permitió la comparación de *shapes*, toda vez que la variación de la muestra no se debe más a los factores mencionados anteriormente. Ello es logrado por medio de la reducción al mínimo la raíz cuadrada de la suma del cuadrado de las distancias entre las coordenadas de *landmarks* correspondientes [Zelditch, M. y col., 2004].

El ajuste y los pasos subsecuentes de la metodología seguida en esta parte del trabajo se llevaron a cabo en el software *MorphoJ 1.06d* [Klingenberg, C., 2011]. El método de alineamiento de los especímenes elegido empleó los ejes principales de la configuración de *landmarks* promedio, el cual emplea el eje más largo de ésta.

### 3.2.4. Análisis de Componentes Principales

El análisis de componentes principales (PCA) permite visualizar la variación en *shape* entre los especímenes de la muestra e identificar los ejes responsables de la mayor proporción de esta. Con el fin de realizar esta identificación, el PCA tiene por objetivo la eliminación de la redundancia y del ruido que contiene el gran volumen de datos introducido. Esto implica la construcción de una matriz de varianza-covarianza\* (toda vez que los datos redundantes covarían) [Zelditch, M. y col., 2004].

Durante el análisis, se construye una nueva matriz de datos con una nueva base donde los datos no dependen entre sí (es decir, una base ortonormal). La nueva matriz es una transformación de la matriz original donde la covarianza\* iguala a cero (lo que se conoce como la exigencia de ortogonalidad). El resultado es una matriz diagonal de *eigenvalores*\*. Estos valores son las varianzas\* de un nuevo conjunto de variables, los *eigenvectores*\*, que se normalizan para constituir las componentes principales [*ibidem*].

Un gráfico de dispersión comparando dos de los componentes responsables de la mayor proporción de la variación de la muestra permite inferir relaciones causales para la asociación de especímenes con base en sus puntajes de componentes principales\* (*principal component scores* o, simplemente, *PC scores*). Ello porque asocia grupos de datos afines en un *morfo-espacio*\* – en este caso debido a su similitud en la disposición de los *landmarks* correspondientes. De esta

---

\* Véase en Glosario.

manera, el análisis consigue aclarar, simplificar y resumir la información acerca de la variación en la muestra, facilitando su interpretación [*ibidem*].

### **3.2.5. Herramientas para la descripción de los resultados**

La descripción de los resultados fue una tarea que fue simplificada por el uso de ciertas funciones disponibles en el software utilizado. La representación de los cambios a lo largo las componentes principales dependió de la utilización de diagramas de estructura de alambres (*wireframes*). Por su parte, la interpretación del gráfico de dispersión de los puntajes de componentes principales fue favorecida por del uso de elipses de frecuencia igual.

#### **3.2.5.1. Diagramas de estructura**

Los diagramas de estructura de alambres son representaciones de la geometría del espécimen que describen las coordenadas contenidas en las matrices. Estas representaciones son utilizadas para visualizar los cambios en *shape* de la muestra a lo largo de las componentes principales. Se construyen a partir de la conexión de unos *landmarks* con otros por medio de líneas. Las conexiones entre puntos son definidas por el usuario del software para morfometría geométrica (en este caso, *MorphoJ*) [C. Klingenberg, 2014].

Se crearon *wireframes* para visualizar los cambios en las 5 normas disponibles en *MorphoJ*: basilar, vertical, lateral, frontal y nugal. En cada norma se

definieron líneas para distinguir algunos detalles. Nótese que las conexiones entre *landmarks* no fueron definidas con base en el favorecimiento de alguna hipótesis, sino que se les ha precisado con fines ilustrativos.

### 3.2.5.2. Elipses de frecuencia igual

Complementariamente, se dibujaron elipses de frecuencia igual ajustadas a una probabilidad de 90%<sup>18</sup> de contener las matrices de cada subconjunto. Ello con una doble finalidad: Primeramente, para visualizar de una manera sencilla la relación entre las afinidades morfológicas y diferentes categorías referentes a los procesos evolutivos. En segundo lugar, para estimar la inclusión de la reconstrucción del cráneo de *H. naledi* dentro del espectro de variabilidad concedido a diversas clases.

Las elipses de frecuencia igual son similares a las elipses de confianza. La diferencia estriba en que, mientras las elipses de confianza son el equivalente en dos dimensiones del intervalo de confianza relacionado con el promedio de los valores de un subconjunto de matrices (en este caso, *mean shape*), las de frecuencia igual se dibujan alrededor del centroide\* del área cubierta por los especímenes de dicha agrupación (*group centroid*). Aunque ambos son sensibles al tamaño de la submuestra<sup>19</sup> y pueden ser afectados por la sobrerrepresentación, las elipses de frecuencia igual permiten visualizar una aproximación del área del

---

<sup>18</sup> Configuración por defecto.

\* Véase en *Glosario*.

<sup>19</sup> *MorphoJ* requiere de al menos tres matrices para el cálculo de una elipse.

morfo-espacio cubierta por cada grupo con respecto a las componentes principales en los ejes de la gráfica de dispersión [Zelditch y col., 2004].

Los subconjuntos son determinados por medio de atributos designados en un ensamble de metadatos (los mismos que aparecen en la Tabla 1) [*ibidem*]. En el software *MorphoJ*, esto se refiere a los clasificadores que se importan de un archivo de texto (.txt). Estos pueden contener cualquier número de columnas separadas por tabulaciones con cualquier número de variables en sus filas.

Un archivo de texto fue utilizado para introducir los criterios de clasificación. El archivo de clasificadores incluyó tres columnas correspondientes a tres pautas de agrupamiento de los especímenes que serán introducidas más adelante: la especie (*sensu lumping taxonomy*), el género y, finalmente, los grados en Wood y Collard [1999] y Wood y Lonergan [2008]. Los criterios fueron cambiados subsecuentemente y los gráficos fueron exportados mostrando las respectivas elipses. Adicionalmente, una cuarta columna con información sobre la fuente de las matrices fue incluida para verificar la integración entre los datos tomados del trabajo de González-José y colaboradores y los especímenes complementarios.

Se considera que la metodología aquí implementada simplifica la tarea de analizar y comparar la morfología de la muestra de cráneos de homínidos. Como se verá en las páginas subsecuentes, la morfometría geométrica permitió la reducción del volumen de texto necesario para la comparación y el discernimiento de las diferencias significativas entre los especímenes de la muestra. Además, la utilización de herramientas adicionales proveídas por el software permitió extender

el alcance del análisis al habilitar la visualización de los cambios en *shape* y la proveer un apoyo visual a la discusión.

---

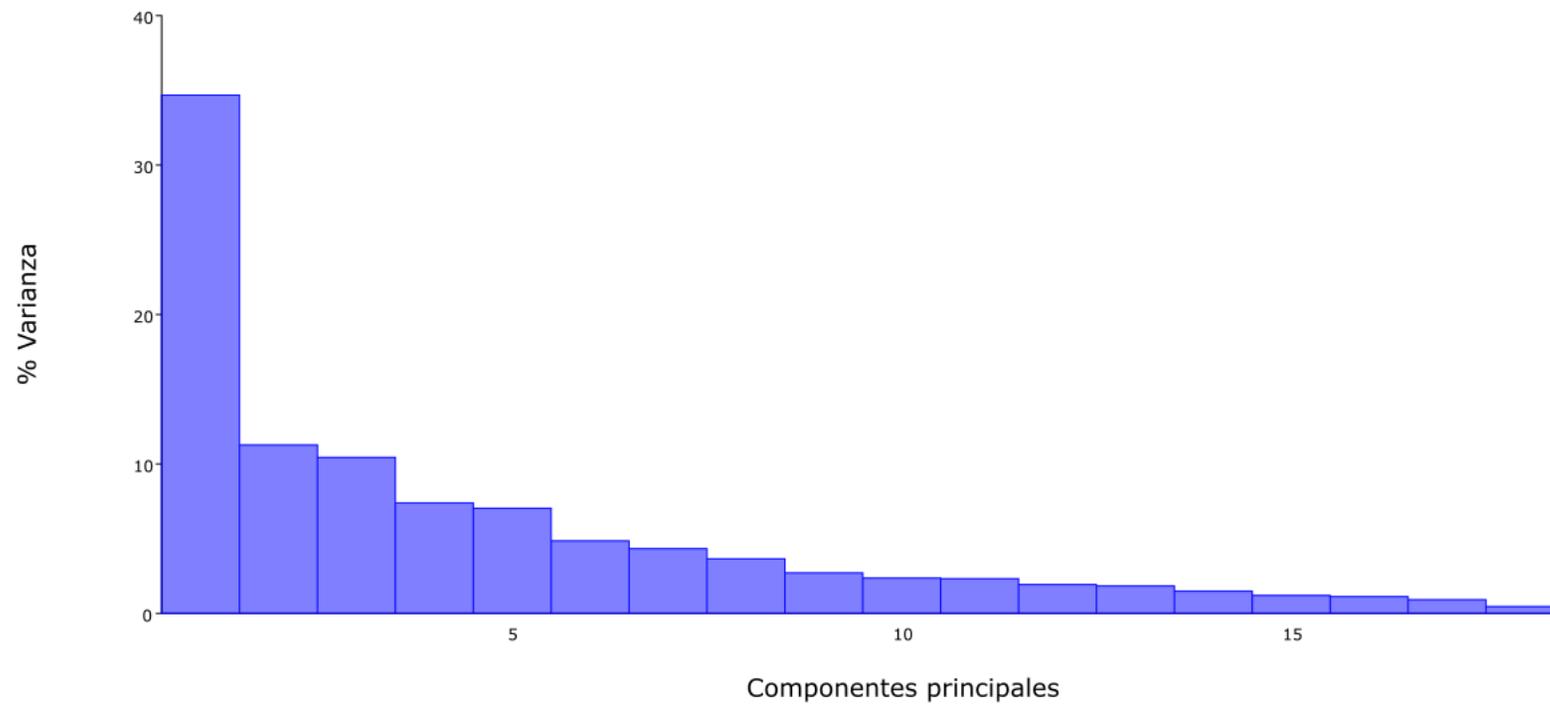
## Capítulo IV. Resultados

---

Los resultados del PCA son representados por medio de tres principales productos gráficos: el histograma de *eigenvalores*, los diagramas de estructura y el gráfico de los puntajes de componentes principales. El primero de estos gráficos permite mostrar la proporción de la variación que explica cada una de las componentes principales. Por su parte, los diagramas de *wireframes* permiten ilustrar los cambios en *shape* que corresponden al par de componentes principales que explican la mayor parte de la variación. Por último, el gráfico de dispersión de los *PC scores* compara ambas componentes, permitiendo observar la asociación que existe entre los especímenes, la base de la cual es su afinidad morfológica.

### **4.1. Proporción de la variación explicada por las componentes principales.**

Como puede observarse en el histograma de *eigenvalores* (Gráfico 1), la primera componente principal (PC1) explicó la mayor proporción de la variación de la muestra (el 34.7%), marcando un claro punto de inflexión en el gráfico (*scree plot*). Siguiendo a Zelditch [2004], es por este motivo que se considera la PC1 como la componente con mayor significatividad biológica. La siguiente componente (PC2) es responsable solamente del 11.3% y muestra pocas diferencias con respecto a las componentes subsecuentes.

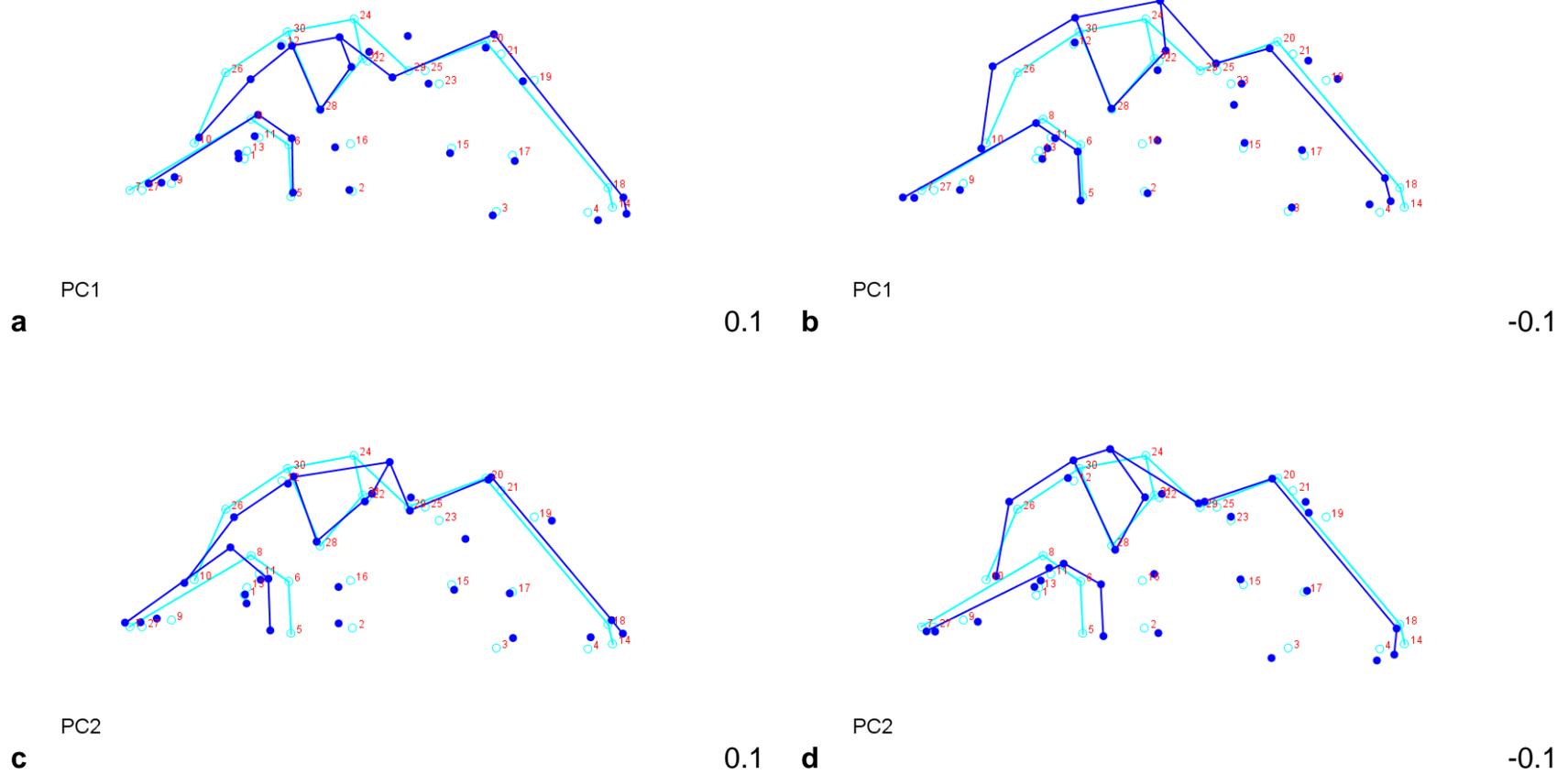


*Gráfico 1. Histograma de eigenvalores de las componentes principales. Elaboración propia.*

## 4.2. Cambios en *shape* correspondientes a las componentes principales.

Como se mencionó en el capítulo anterior, los diagramas de *wireframes* consisten en líneas que unen a ciertos subconjuntos de *landmarks*. Estos permiten representar los detalles anatómicos y, de este modo, visualizar los cambios en *shape* respectivos a las componentes principales. En cada diagrama, se presenta (en color azul oscuro) la disposición de los *landmarks* en el morfo-espacio a una cierta distancia de la *shape* promedio (que aparece en azul claro) en dirección a cada componente. Esta distancia es determinada por un factor escalar, el cual toma el valor de 0.1 ó -0.1. De esta manera, el diagrama representa, cuando el valor es negativo, la *shape* en el extremo izquierdo (PC1) o inferior (PC2) del gráfico de dispersión de los puntajes de las componentes principales que se encuentra al final de este capítulo. Mientras que, cuando el valor es positivo, ilustra la del extremo derecho (PC1) o superior (PC2).

Debido a que los *landmarks* se encuentran distribuidos en un espacio tridimensional, ha debido producirse un total de 20 diagramas a partir de un único PCA. Los diagramas se encuentran dispuestos en grupos de cuatro y se presentan en cinco figuras. Estas ilustraciones muestran los cambios en la posición de los *landmarks* en las normas basilar (Figura 6.1), vertical (Figura 6.2), frontal (Figura 6.3), nugal (Figura 6.4) y lateral (Figura 6.5) tanto para factores escalares positivos como negativos a lo largo de la PC1 y la PC2. Naturalmente, distintos *wireframes* han debido generarse para cada norma, representando los diferentes detalles anatómicos y rasgos visibles.



*Figura 6.1. Diagramas de estructura mostrando los cambios en shape a lo largo de las componentes principales en la norma vertical. Arriba, los diagramas corresponden a los cambios a lo largo de la PC1, cuando el valor escalar es positivo (a) y negativo (b). Abajo, corresponden a la PC2 con valor positivo (c) y negativo (d). Se delinea el contorno del cráneo, del arco cigomático (y su distancia de MWI) y del paladar. Los números de los landmarks (rojo) corresponden a los designados en este trabajo. Elaboración propia.*

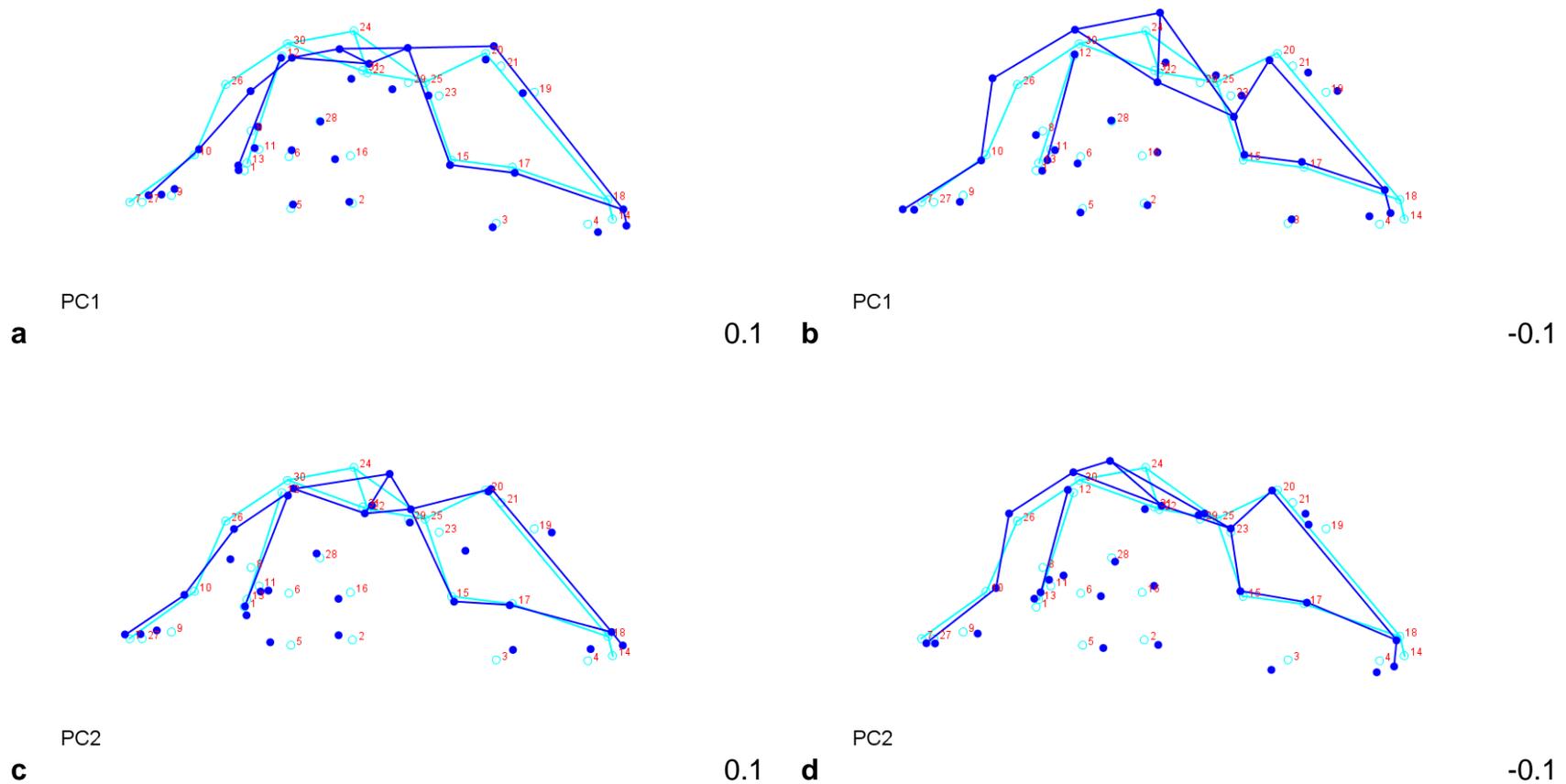


Figura 6.2. Diagramas de estructura mostrando los cambios en shape a lo largo de las componentes principales en la norma vertical. Arriba, los diagramas corresponden a los cambios a lo largo de la PC1, cuando el valor escalar es positivo (a) y negativo (b). Abajo, corresponden a la PC2 con valor positivo (c) y negativo (d). Las líneas insinúan el contorno del cráneo, del arco cigomático, del torus/arco supraorbitario y de las suturas coronal y sagital. Los números de los landmarks (rojo) corresponden a los designados en este trabajo. Elaboración propia.

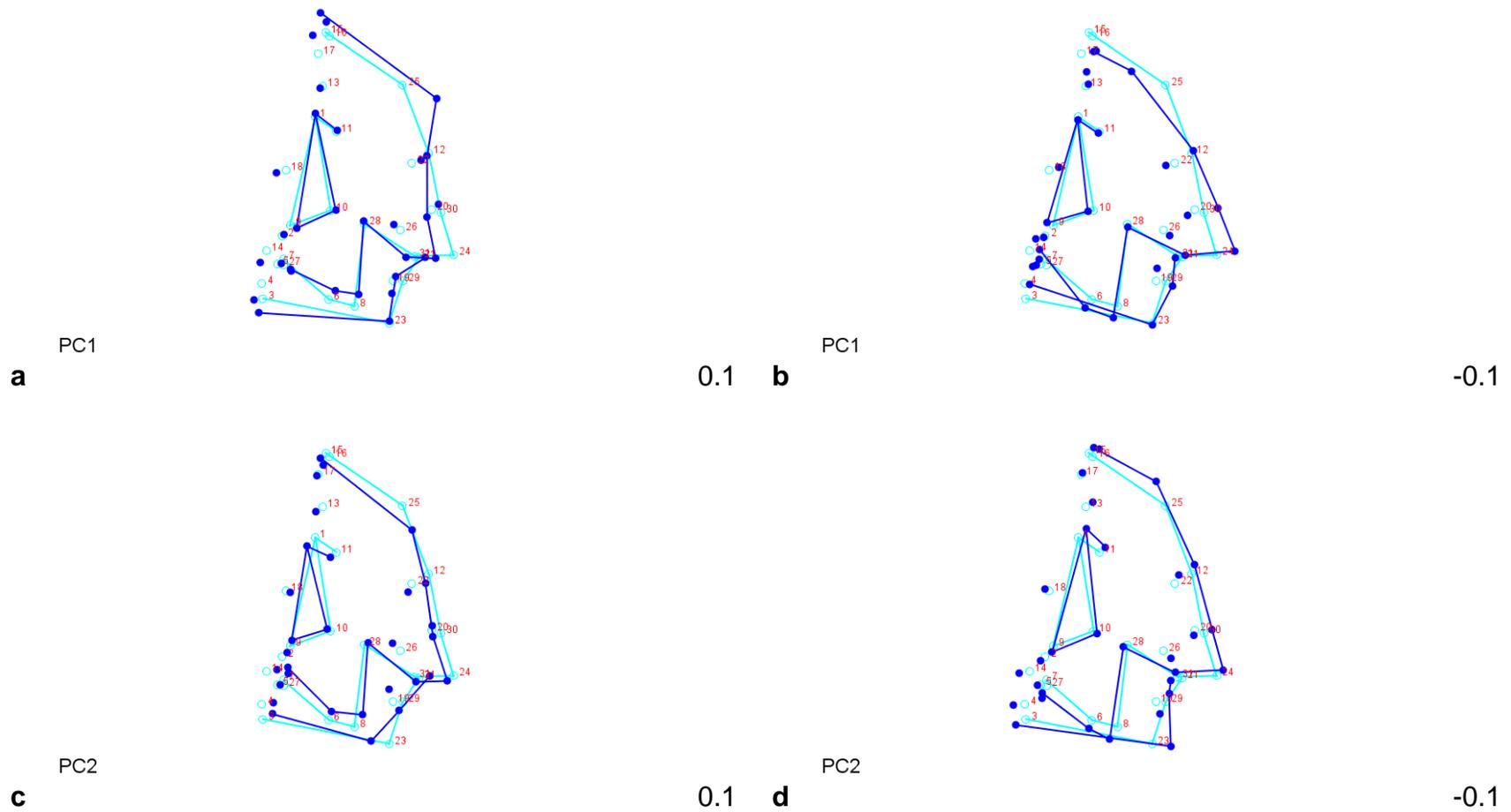


Figura 6.3. Diagramas de estructura mostrando los cambios en shape a lo largo de las componentes principales en la norma frontal. Arriba, los diagramas corresponden a los cambios a lo largo de la PC1, cuando el valor escalar es positivo (a) y negativo (b). Abajo, corresponden a la PC2 con valor positivo (c) y negativo (d). Se delinea el contorno del cráneo y se insinúa la apertura piriforme y el maxilar. Los números de los landmarks (rojo) corresponden a los designados en este trabajo. Elaboración propia.

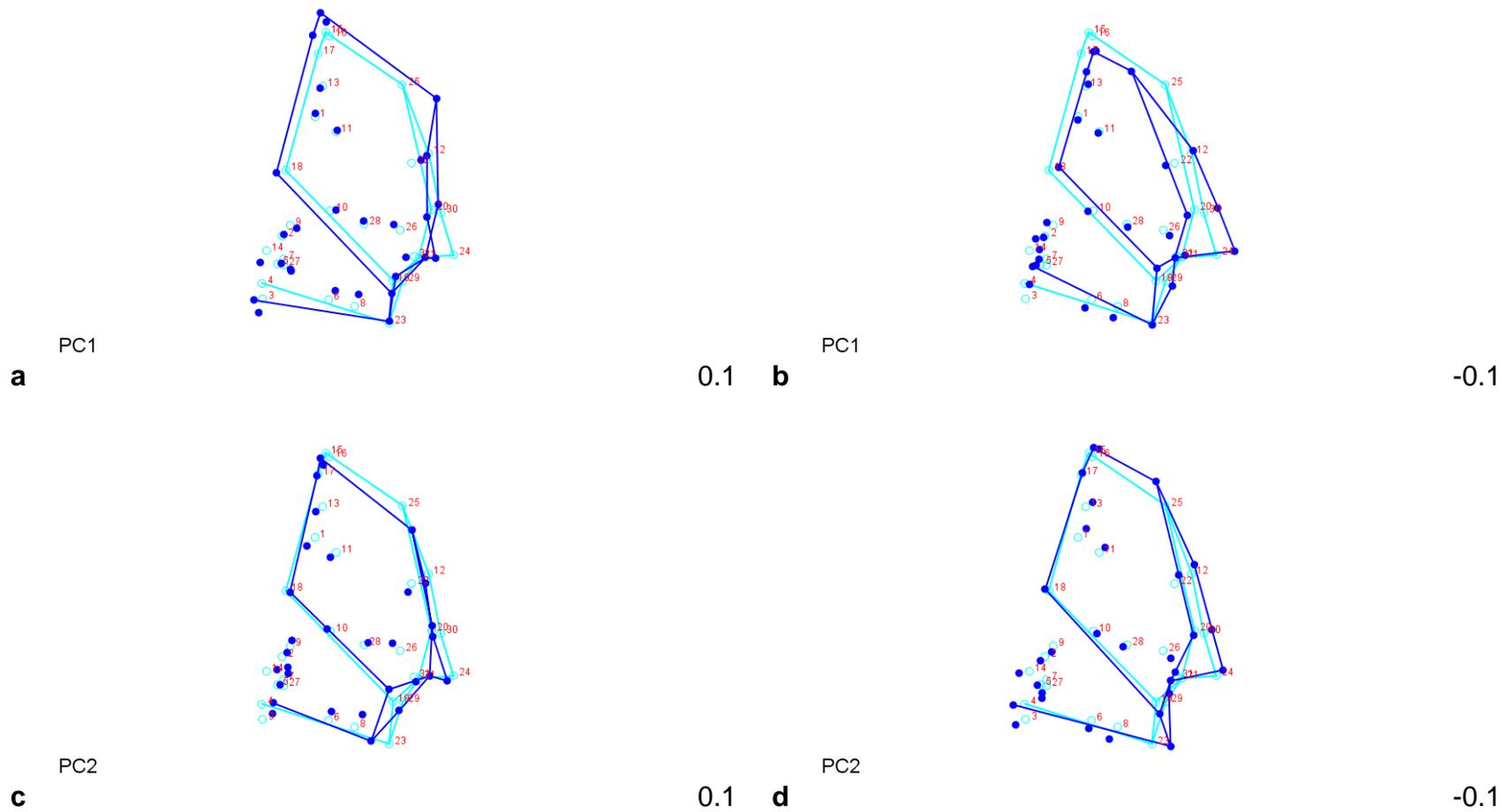
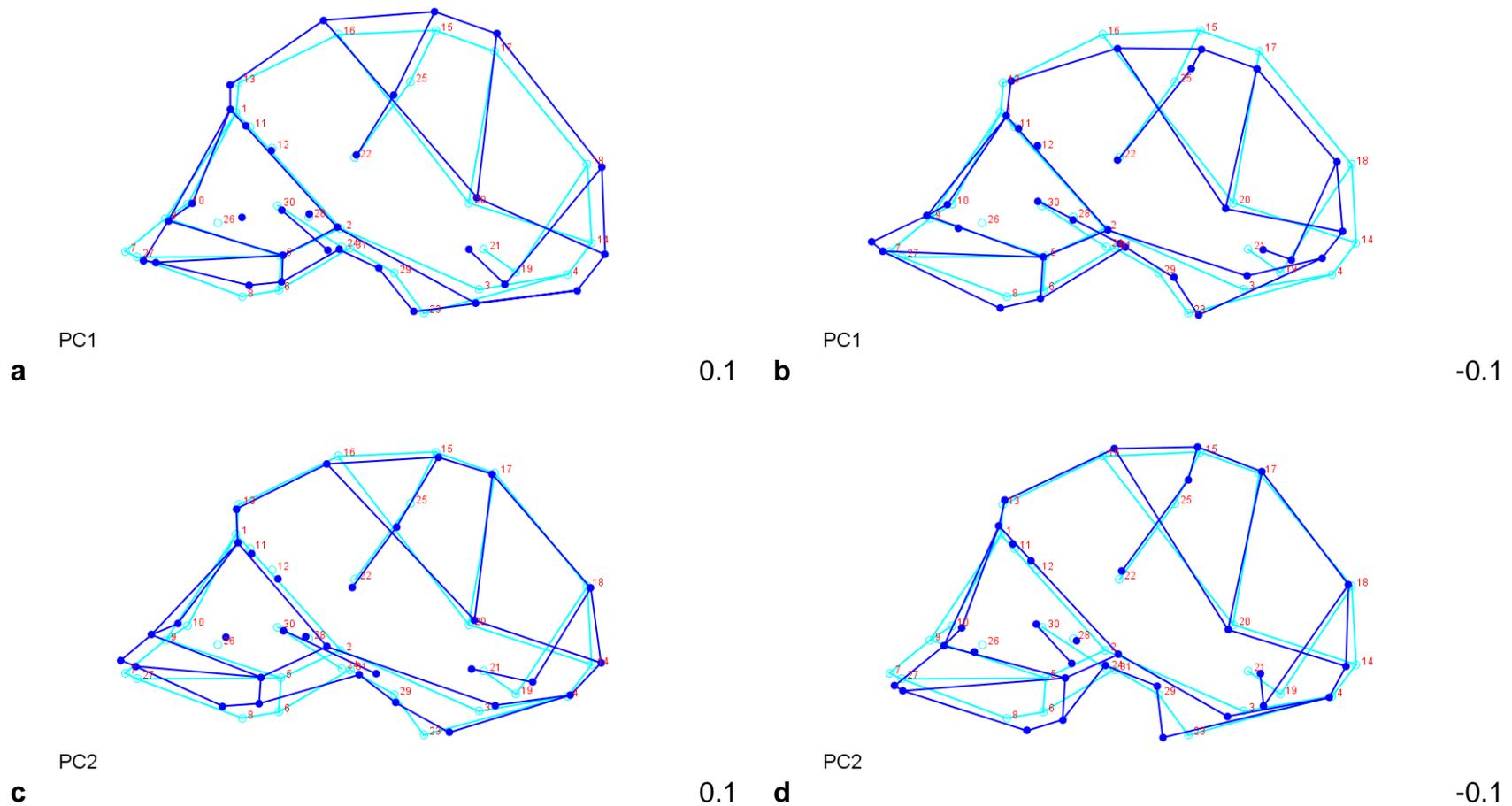


Figura 6.4. Diagramas de estructura mostrando los cambios en shape a lo largo de las componentes principales en la norma basilar. Arriba, los diagramas corresponden a los cambios a lo largo de la PC1, cuando el valor escalar es positivo (a) y negativo (b). Abajo, corresponden a la PC2 con valor positivo (c) y negativo (d). Se delinea el contorno del cráneo, el límite anterior de la fosa temporal y las suturas sagital y lambdaidea. Los números de los landmarks (rojo) corresponden a los designados en este trabajo. Elaboración propia.



**Figura 6.5.** Diagramas de estructura mostrando los cambios en shape a lo largo de las componentes principales en la norma basilar. Arriba, los diagramas corresponden a los cambios a lo largo de la PC1, cuando el valor escalar es positivo (a) y negativo (b). Abajo, corresponden a la PC2 con valor positivo (c) y negativo (d). Se delinea el contorno del cráneo y la sutura coronal. Además, se detalla el arco cigomático, el piso de la cavidad nasal y del paladar. También se distingue la flexión craneal como en González-José y col, 2008 y la distancia de euryon de la silueta de la bóveda craneal. Los números de los landmarks (rojo) corresponden a los designados en este trabajo. Elaboración propia.

Con base en lo representado en las Figuras 6.1 a 6.5 se puede distinguir que los cambios a lo largo de la PC1 repercuten mayormente en la globularidad craneal (tanto en la altura antes y después de bregma como en la anchura y la longitud del cráneo) y, en menor medida, en la flexión de la base craneal y el prognatismo/ortognatismo. De esta manera, del lado negativo hay cráneos más bajos y más prognatos y en el positivo, cráneos más ortognatos y más globulares y, en consecuencia, más flexionados.

Más precisamente, los cambios a lo largo de la PC1 se relacionan principalmente con la forma de la curva sagital, la longitud del neurocráneo y la posición de *stephanion* (*landmark* 25). Asimismo, se distinguen variaciones notables en la proyección lateral del arco cigomático, la protracción o retracción de la sutura cigomaxilar y ligeramente menos intensas en la altura de *euryon* (*landmark* 20) y la anchura máxima de la bóveda. Con menor intensidad se observan cambios en la forma del arco descrito por la sutura lambdoidea.

Por otra parte, la variación capturada en la PC2 se refiere principalmente a los detalles de la base del cráneo (particularmente la dirección y magnitud de la proyección de las apófisis mastoides y la posición del foramen magno) y los arcos cigomáticos, con ejemplares con mastoides más proyectadas y apófisis temporales cuya proyección lateral mayor se ubica más anteriormente cuando el factor escalar es negativo que cuando es positivo. Empero, es crucial considerar al respecto la ausencia de estos detalles en algunos especímenes.

Otras características cuya variación es explicada por la segunda componente incluyen la posición y la forma aparato masticatorio. En detalle, se observan cambios al ángulo entre el plano nucal y el occipital, la pendiente y la longitud del *clivus* nasopaladar, la longitud y la anchura del paladar, la pendiente del paladar y del piso de la cavidad nasal y la protrusión de glabella. Similarmente varía la forma y posición de la sutura coronal y la longitud e inclinación de la sutura parietomastoidea.

Mínimamente son afectados en la PC2 rasgos como la anchura del puente nasal, la altura y apertura de nasal. Además, existen rasgos que varían ampliamente en ambas componentes. Tal es el caso de la posición de la fosa glenoidea (mandibular) del temporal y el ángulo de la raíz anterior del arco cigomático.

### **4.3. Puntajes de componentes principales.**

Por su parte, el Gráfico 2 corresponde a la dispersión de los *PC scores* correspondientes la PC1 contra la PC2. En ellos, los especímenes aparecen agrupados según su similitud en *shape*. Los puntos se presentan coloreados con base en diferentes criterios. Lo primero que resulta notable es que, por lo menos en lo que respecta a su morfología craneal, *H. naledi* permanece asociado a los especímenes KNM-ER 3733, D2700 (típicamente *H. erectus/ergaster*) y Liang Bua 1 (*H. floresiensis*). Estos ejemplares forman un grupo distinguible en el cuadrante inferior derecho del gráfico que no dista demasiado de KNM-ER 1813 (*H. habilis*).

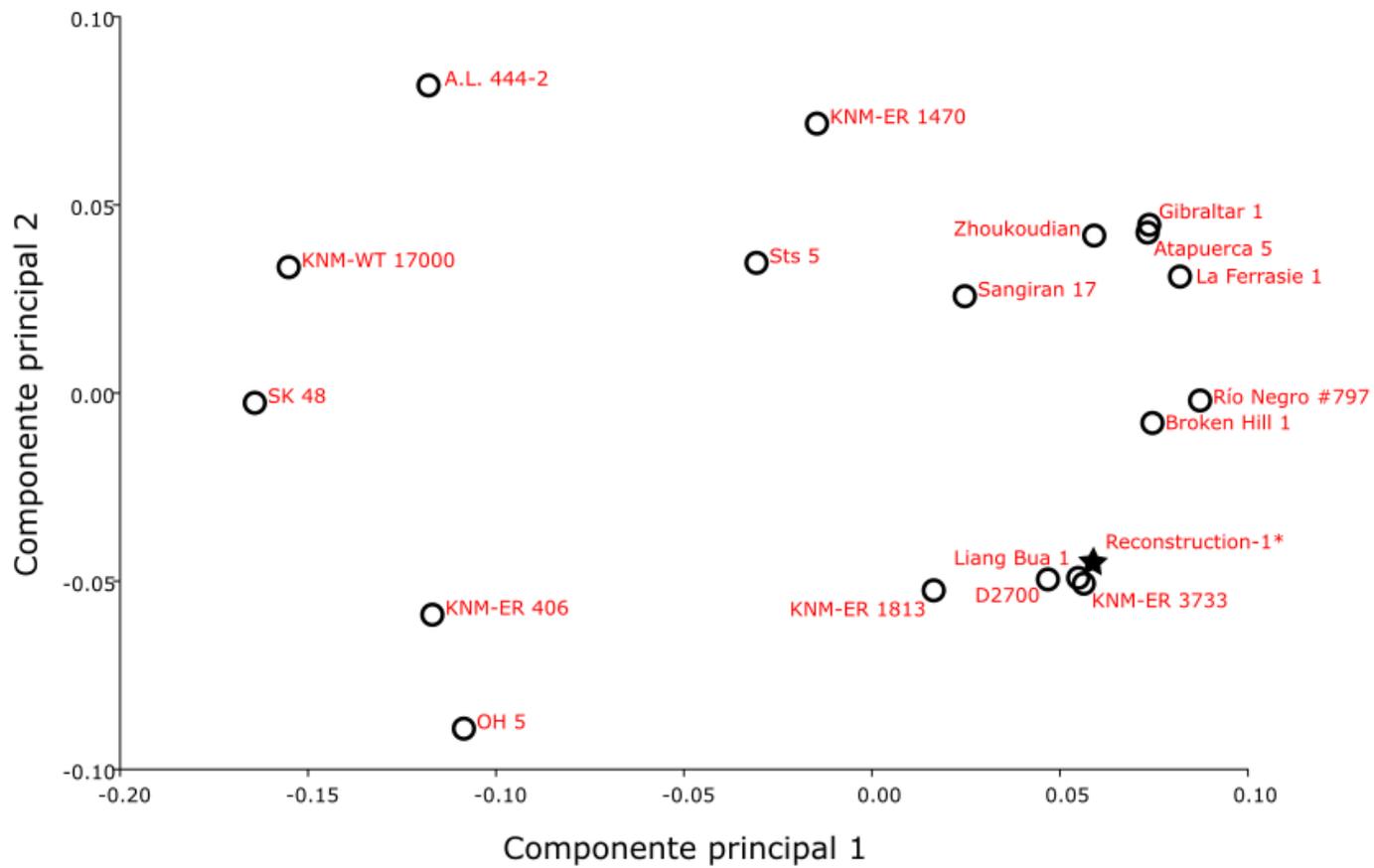


Gráfico 2. *Dispersión de los puntajes de los componentes principales. Elaboración propia.*

Por añadidura, cabe destacar, finalmente, que el Gráfico 2 permite observar una buena integración entre los datos obtenidos del material suplementario del trabajo de González-José y colaboradores de 2008 y los de los materiales digitales complementarios de esta tesis. Esto demuestra que los *landmarks* colectados sobre mallas tridimensionales no presentan problemas al ser utilizados en conjunto con los datos provenientes de réplicas de fósiles en físico para el análisis de *shape*.

#### **4.3.1. Comparación de *Reconstruction-1* con la *shape* promedio**

La posición de *Reconstruction-1* en el gráfico anterior es comprensible si se consideran sus diferencias con respecto a la *shape* promedio (Figs. 7.1, 7.2 y 7.3). Primeramente, muestra una mayor globularidad craneal, en particular con respecto a la altura de la bóveda craneal denotada por la posición más extrínseca del vértex y de *stephanion*, aunque el cráneo también es ligeramente más largo con respecto a la referencia. Sin embargo, es menos angosto en la parte anterior, como denota la posición del punto MWI. Exhibe también una mayor flexión de la base del cráneo como demuestra el desplazamiento en dirección inferior de *lambda*, *opisthocranion*, *inion* y *opisthion* (que no presenta desplazamiento hacia adelante). Asimismo, presenta un menor grado de prognatismo con una pendiente menos pronunciada en el paladar y el piso de la cavidad nasal. Finalmente, *H. naledi* cuenta con un aparato masticatorio ligeramente más ancho que el promedio.

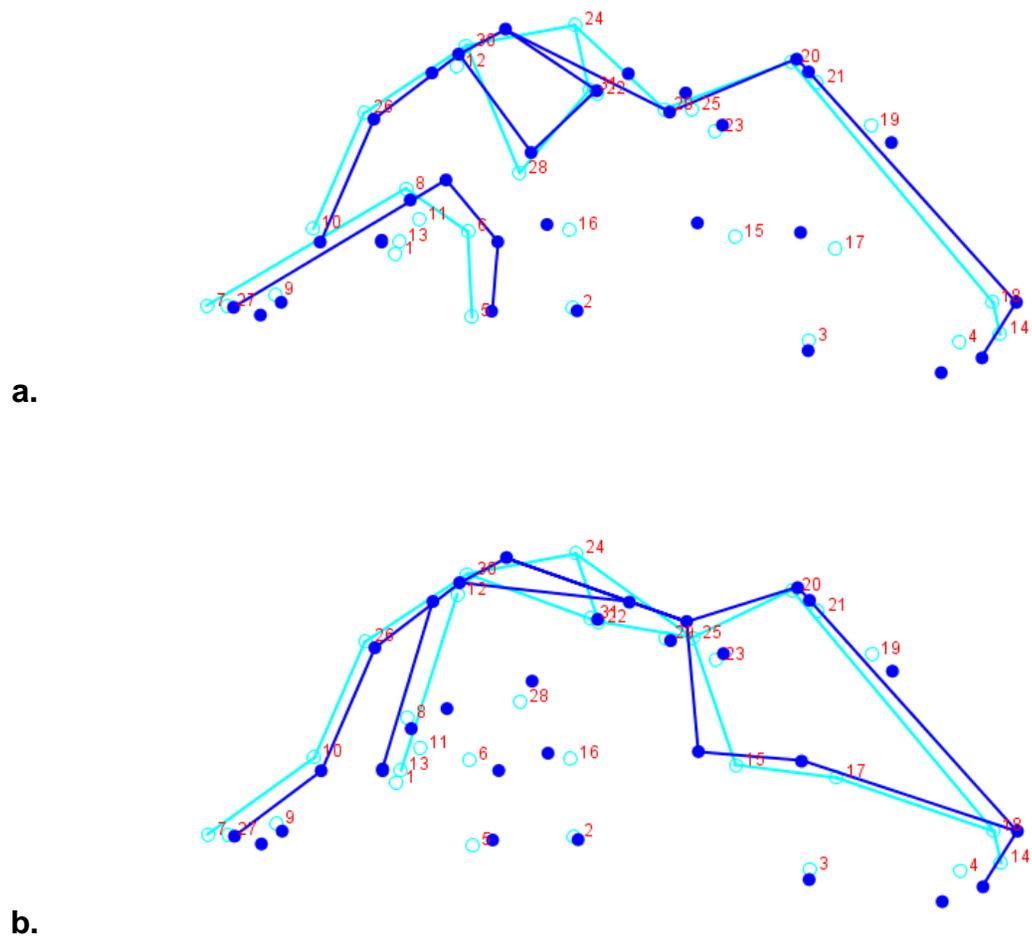
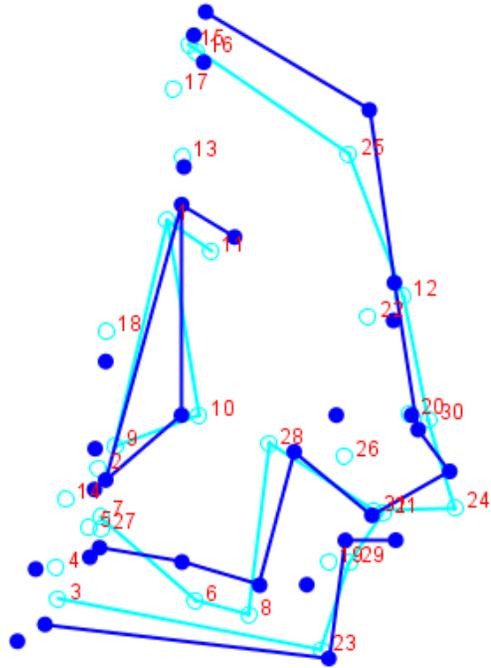
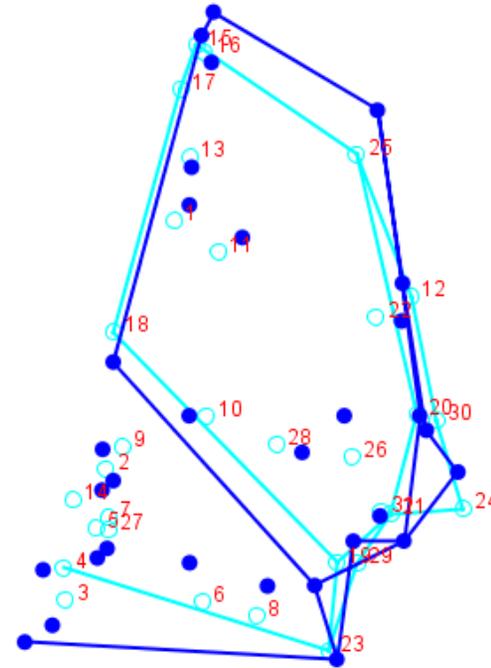


Figura 7.1. Diagrama de estructura para Reconstruction-1 vs. la shape promedio en a) norma basilar y b) norma vertical. Elaboración propia.

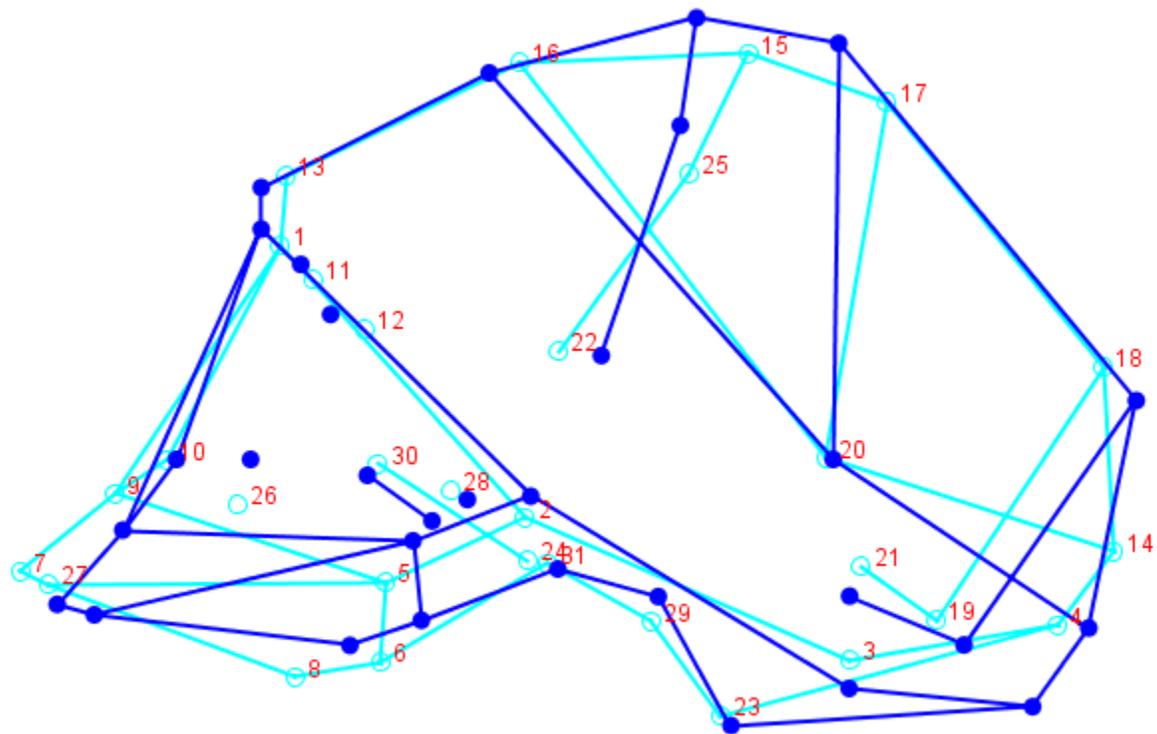


a.



b.

Figura 7.2. Diagrama de estructura para Reconstruction-1 vs. la shape promedio en a) norma frontal y b) norma nupal. Elaboración propia.



*Figura 7.3. Diagrama de estructura para Reconstruction-1 vs. la shape promedio en norma lateral. Elaboración propia.*

---

## Capítulo V. Discusión

---

Al menos con base en su morfología craneal, los resultados de esta investigación demuestran que los restos actualmente asignados a *H. naledi* se encuentran francamente ubicados entre los homínidos de nuestro género (Gráfico 3). Sin embargo, como fue expuesto en el Capítulo II, hipótesis alternativas acerca de su filogenia y atribución taxonómica exigen que la naturaleza de las afinidades del espécimen *Reconstruction-1* sea precisada.

El presente capítulo consta de dos secciones principales. La primera y más breve discute si *H. naledi* se ubica entre los homínidos más primitivos de nuestro género. A continuación, implicaciones adicionales de los resultados de esta investigación son comentadas, en particular, con respecto a la definición del género *Homo*. Finalmente, se pondera si las afinidades de *Reconstruction-1* conducen necesariamente a la conclusión de que los restos del sistema *Rising Star* deben incluirse en *H. erectus*.

### **5.1. ¿Pertenece *H. naledi* a un linaje ubicado en la base del género *Homo*?**

En su trabajo de 2017, Berger y colaboradores ponderan de manera más bien ecuaníme tres escenarios filogenéticos posibles. Sin embargo, sí afirman que

resulta “*más parsimonioso*” sugerir que *H. naledi* [constituye un taxón sobreviviente] de un período temprano de diversificación de *Homo* [trad. Berger y col., 2017: 8]. Los homínidos que pertenecen a este período son referidos por Bernard Wood como “homínidos de transición” y se caracterizan, entre otras cosas, por “*no compart[ir] un ancestro común con H. sapiens a la exclusión de los australopitecos*” [trad. Wood y Collard, 1999: 67].

De acuerdo con la clasificación de Wood y Lonergan [2008] (resumida en la Tabla 3<sup>20</sup>), la diversidad de especies de homínidos del Pleistoceno temprano\* puede ser dividida en dos grados con base en el tránsito de la bipedestación facultativa\* a la obligada\*, la situación descrita en el párrafo anterior coloca a *H. naledi* en una encrucijada cuya resolución es de gran trascendencia. En breve: o el linaje de *H. naledi* es más primitivo y, por lo tanto, es afín a los homínidos de transición, o su origen es posterior a la transición, ubicándose en el grado de los “*Homo premodernos*” que se caracteriza por consistir exclusivamente de bípedos obligados y se extiende más allá del Pleistoceno temprano, incorporando homínidos y tan recientes como *H. neanderthalensis* [*ibidem*].

Tabla 3. Grados de hominización propuestos en B. Wood y N. Lonergan, 2008.

Homininos posibles o probables	<i>Sahelanthropus tchadensis</i> , <i>Orrorin tugenensis</i> , <i>Ardipithecus ramidus</i> , <i>Ar. Kadabba</i>
--------------------------------	---

\* Véase en Glosario.

<sup>20</sup> En los grados que se enlistan, se incluyen únicamente las especies conocidas en el momento de la publicación del artículo de Wood y Lonergan [2008].

Continuación Tabla 3.

---

Homininos arcaicos	<i>Australopithecus anamensis, Au. afarensis, Kenyanthropus platyops, Au. bahrelghazali, Au. africanus, Au. ghari</i>
Homininos arcaicos con megadoncia	<i>Paranthropus aethiopicus, P. boisei, P. robustus</i>
Homininos de transición	<i>Homo habilis, H. rudolfensis</i>
<i>Homo</i> premodernos	<i>H. ergaster, H. erectus, H. antecessor, H. heidelbergensis, H. neanderthalensis, H. floresiensis</i>
<i>Homo</i> anatómicamente modernos	<i>H. sapiens</i>

---

La clasificación de Wood retoma la noción de grado de Thomas Huxley. Por tanto, si *H. naledi* ha de ser asignado a cualquier categoría debe satisfacer ciertos criterios de membresía que se refieren al resultado del proceso evolutivo<sup>21</sup>. Aunque constituyen categorías intermedias entre la especie y el género, de acuerdo con lo que proponen Wood y colaboradores, la partición de los homininos en seis grados de hominización está estructurada de manera que cada clase sea sinónima con la noción de la ocupación de una zona adaptativa\*.

El grado de los homininos de transición está integrado exclusivamente por bípedos facultativos y marca el tránsito entre los homininos arcaicos (con los que tiene en común su estrategia locomotora) y aquellos que pertenecen sin lugar a duda al género *Homo*. Se caracteriza, entre otras cosas, por tener una antigüedad de entre 2.4 y 1.4Ma AP (millones de años antes del presente), poseer un

---

<sup>21</sup> En este sentido, los grados son efectivamente clases.

\* Véase en *Glosario*.

postcráneo similar al de *Australopithecus*, ostentar una capacidad endocraneal que va de los 500cm<sup>3</sup> a los 725cm<sup>3</sup> y estar asociado exclusivamente con la industria lítica olduvayense\*. Como puede observarse en la Tabla 3, de acuerdo con estos investigadores, en el momento de su publicación, solamente dos taxones satisfacían esta definición a cabalidad: *H. habilis* y *H. rudolfensis* [*ibidem*].

El primero de estos fue definido en 1964 por Louis Leakey, Phillip Tobias y John Napier con base en sus rasgos craneales y dentales como un taxón intermedio entre *Au. africanus* y *H. erectus*. El holotipo de *H. habilis*, el espécimen OH 7, había sido recuperado del sitio FLKNN I del Lecho 1 de Olduvai, fechado en 1.7Ma AP. Los especímenes OH 13, OH 6, OH 8 y OH 4 fueron los primeros en ser apuntados como sus paratipos.

En un principio, los restos del postcráneo habían sido difíciles de asociar con *H. habilis*, pero un conjunto fragmentario encontrado en Dik Hill (también en el Lecho 1 de Olduvai) denominado OH 62, permitió al equipo de D. Johansson hacerlo. El espécimen en cuestión mantenía medidas corporales cercanas a los australopitecos más tempranos. El hallazgo de un nuevo conjunto fragmentario atribuido a este taxón, el KNM-ER 3735, apuntaba en la misma dirección. Ambos compartían las plesiomorfías consistentes con la capacidad de desplazamiento arbóreo encontradas en *Australopithecus* [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013].

---

\* Véase en Glosario.

Por su parte, *H. rudolfensis*, atribuido por primera vez al cráneo KNM-ER 1470, carece hasta la fecha de elementos postcraneales – o, más bien, de un consenso en torno a la atribución de este tipo de elementos óseos a esta especie. Su candidatura se justifica, en cambio, porque este taxón suele reservarse para los especímenes de mayor capacidad endocraneal cercanos a *H. habilis* y aún inconsistentes con la morfología craneal de *H. erectus*. De hecho, la aparente continuidad morfológica entre los especímenes atribuidos a *H. habilis* y *H. rudolfensis* ha motivado el cuestionamiento de la validez del segundo de estos taxones [*ibidem*].

Sin embargo, la primera hipótesis de Berger y colaboradores suma un par de taxones más cuya relación con *H. habilis* y *H. rudolfensis* está “*pobrementemente resuelta*” [Berger y col., 2017: 7]: *H. floresiensis* y *Au. sediba*. De acuerdo con el trabajo de Berger de 2010, los restos de Malapa representaban un caso similar al de *H. habilis* y *H. rudolfensis*, pero en el extremo opuesto, en el género *Australopithecus*. La morfología craneal, dental y postcraneal de estos homínidos, si bien los acerca a *Au. africanus*, los separa de la mayoría de los australopitecos y los asemeja a *Homo*. Ciertamente, *Au. sediba* es también poseedor de un mosaico particular de características tanto primitivas como derivadas que, según Berger, no es compartido con el resto de los homínidos arcaicos<sup>22</sup>.

---

<sup>22</sup> Desgraciadamente, el estado de conservación del cráneo de MH1 no permite su utilización en la muestra del presente estudio.

Por su lado, en un trabajo publicado tan recientemente como el año pasado, Debbie Argue y colaboradores apuntaron que los restos de *H. floresiensis* también son afines a un linaje antiguo dentro del género *Homo*. En su estudio, el equipo examinó las distintas hipótesis con respecto a su filogenia<sup>23</sup>. Un análisis cladístico basado en rasgos craneales, dentales y postcraneales descartó que *H. floresiensis* fuera un descendiente evolutivo tardío de *H. erectus*. El estudio presentó a este taxón como integrante de un *clado* que incluye *H. habilis*, pero excluye a *H. ergaster*, *H. erectus* y *H. sapiens*<sup>24</sup>.

La baja capacidad endocraneal, así como la retención de plesiomorfías en el postcráneo de *H. naledi* indican que satisface algunos de los requerimientos para ubicarse entre los homínidos de transición. Sin embargo, algunas de sus características dejan en manifiesto que este homínido no constituye un candidato típico al grado transicional. Además, la hipótesis de ocultamiento funerario emanada del contexto bioarqueológico, pese a requerir mayor sustento, podría indicar que *H. naledi* exhibía un comportamiento más cercano al de los homínidos más tardíos.

Congruentemente, los resultados de esta tesis no sostienen la hipótesis de que *H. naledi* sea un homínido cuyo linaje tenga origen en la base del género *Homo*. En los gráficos no se observa una asociación estrecha entre *Reconstruction-1* y los especímenes asignados al género *Australopithecus*. Tampoco se reporta similitud alguna entre ésta y los ejemplares atribuidos a *H. habilis* u *H. rudolfensis*. La afinidad

---

<sup>23</sup> Por segunda vez, la primera había sido en 2009 [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013].

<sup>24</sup> Argue y colaboradores también distinguen a *H. erectus* de *H. naledi*.

que se reporta entre los especímenes de la muestra sugiere que, al menos en algunos términos, la reconstrucción del cráneo y mandíbula de *H. naledi* se ubica en un punto cercano al intermedio entre la *shape* de los cráneos de *Broken Hill* (*H. rhodesiensis*) y KNM-ER 1813.

Contrario a lo sugerido por Lee Berger y colaboradores en 2017, los resultados de este trabajo son, en general, más congruentes con el segundo de los posibles escenarios filogenéticos presentados. En el Gráfico 3 los restos de *Rising Star* se encuentran asociados con los ejemplares *Liang Bua 1*, KNM-ER 3733 y D2700. La elipse de frecuencia igual ilustra que se hallan incluidos dentro de un grupo claramente distinto al transicional: los *Homo* premodernos.

La inclusión de este homínido en el grado premoderno tampoco parece inequívoca. Sin embargo, pese a hallarse en una seria desventaja con respecto al cumplimiento de los requisitos para pertenecer al mismo, *H. naledi* sí comparte diversos rasgos con integrantes tan característicos de éste como *H. erectus*.

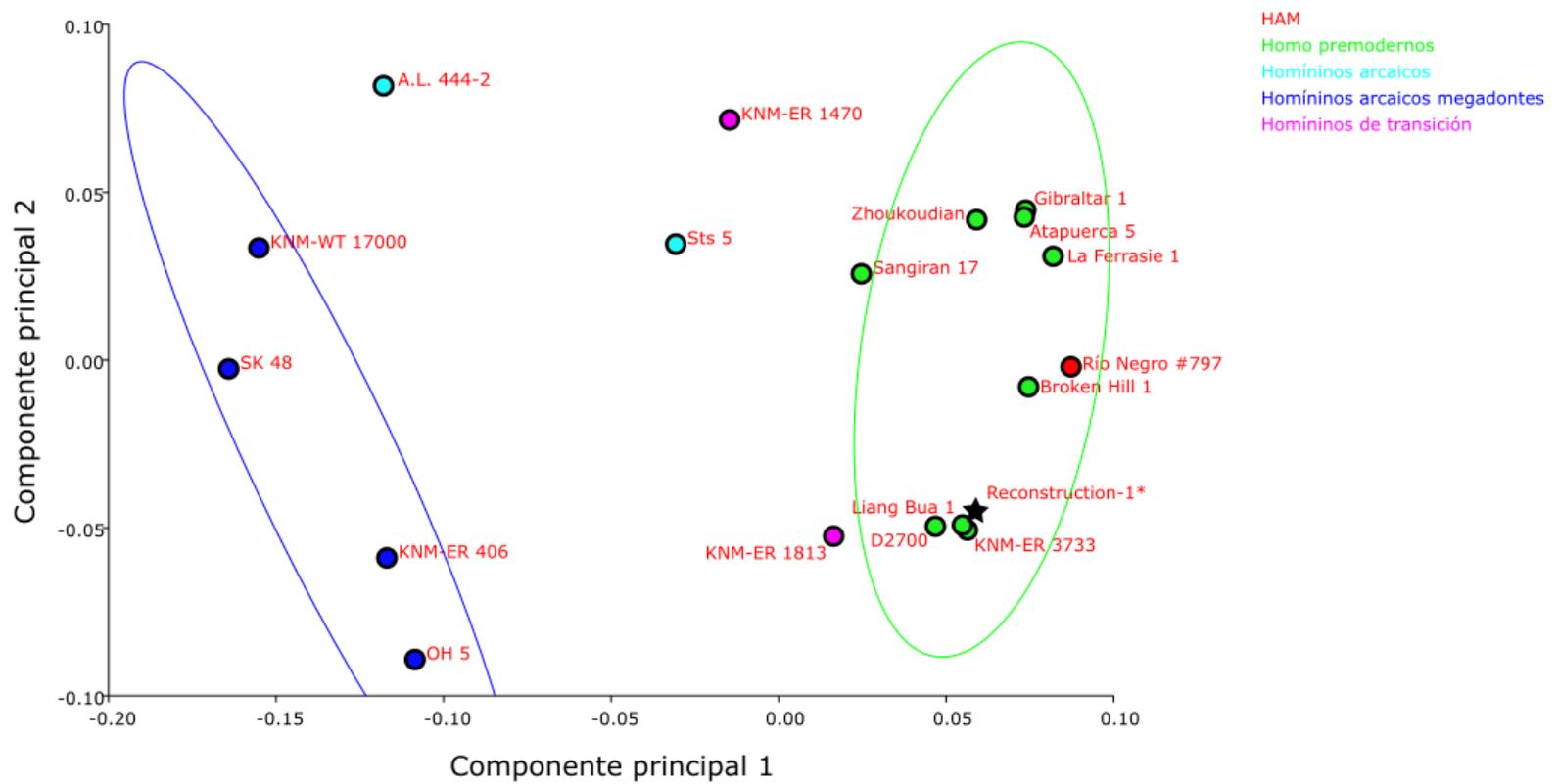


Gráfico 3. Dispersión de los puntajes de los componentes principales con elipses de frecuencia igual para el grado de los especímenes. Elaboración propia.

## 5.2. Implicaciones de los resultados de esta investigación para el género *Homo*

Los resultados del ejercicio de los análisis llevados a cabo para deducir las afinidades de la reconstrucción del cráneo y mandíbula de *H. naledi* tienen diversas implicaciones en la paleoantropología, en particular, con respecto a la sistemática de los *Hominini*. En particular, resulta notable que la clasificación gradista de Bernard Wood sugiere discontinuidades dentro del género *Homo* que no se observan en este estudio. Con base en los resultados de este trabajo no es posible discriminar claramente entre homínidos asignados a los distintos grados que se proponen. Aunque algunos especímenes aparecen más cercanos a otros, ninguno de estos agrupamientos soporta la clasificación de Wood.

El género *Homo* conforma un grupo relativamente cerrado cuyo caso más atípico es KNM-ER 1470 (véase Gráfico 4). Sin embargo, es importante destacar que este ejemplar presenta cierto grado de distorsión [Schwartz, J. e I. Tattersall, 2003b]. En consecuencia, los resultados de esta tesis no proveen evidencia sólida en favor de la afinidad de los homínidos de transición con los ejemplares asignados a otro género que no sea *Homo*.

Esto contradice lo argumentado en el trabajo de Bernard Wood y Mark Collard de 1999, “*The Human Genus*”, en que indican que la inclusión de *H. habilis* y *H. rudolphensis* en nuestro género constituye un arreglo poco parsimonioso<sup>25</sup>. En ese

---

<sup>25</sup> El criterio de parsimonia es el más común de los empleados en cladística para discernir entre la multitud de posibles cladogramas generados durante un análisis cladístico.

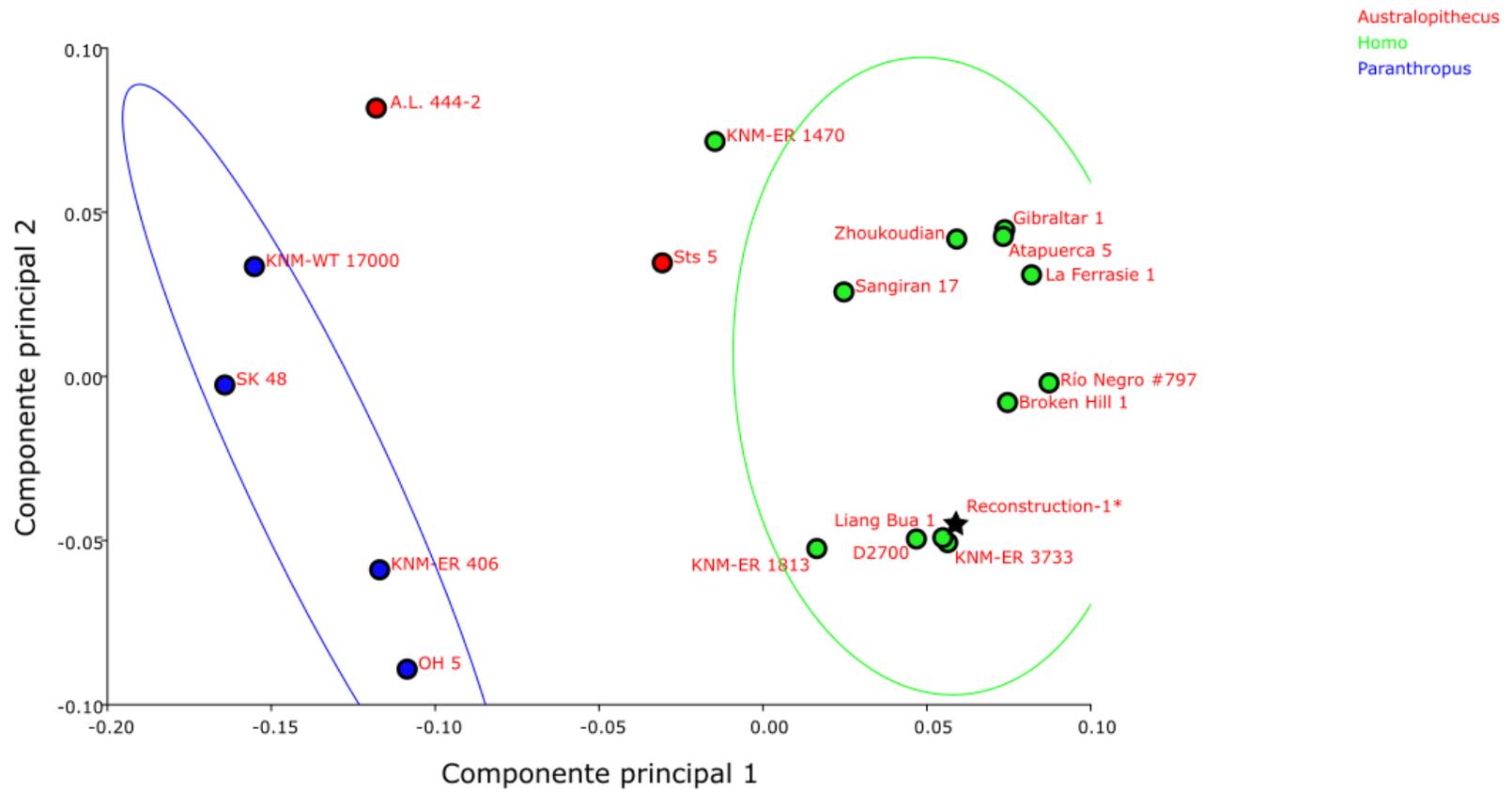


Gráfico 4. Dispersión de los puntajes de los componentes principales con elipses de frecuencia igual para el género de los especímenes. Elaboración propia.

trabajo, los investigadores compilaron los resultados de un conjunto de seis análisis cladísticos procedentes de publicaciones de Wood, Pilbeam, Strait, Grine, Moniz, Chamberlain y Lieberman. Los análisis involucraban diferentes grupos de especímenes atribuidos a *P. robustus*, *P. boisei*, *Au. africanus*, *Au. afarensis*, *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. heidelbergensis*, *H. sapiens* “arcaico” y *H. sapiens* “moderno” con los que se elaboraron cladogramas. Tres de estos presentaban a *Homo* como un *clado* de tipo monofilético y tres más como uno polifilético\*. Ninguno de los que cumplían con la condición de monofiletismo ubicaban a *H. habilis* o a *H. rudolfensis* como parte de *Homo*.

Los cladogramas fueron evaluados usando el software *McClade* para alterarlos de manera que las especies de *Homo* fueran consecutivamente colocadas como taxones hermanos del *clado* de *Australopithecus* más cercano. Después, sus extensiones e índices de consistencia y retención eran comparados. La remoción de *H. habilis* de *Homo*, así como la de *H. erectus* y *H. ergaster* tuvieron mayores resultados sobre el poder explicativo de los cladogramas (la remoción de *H. rudolfensis* tuvo pocos efectos). Posteriormente se efectuaron análisis *Bootstrap* para verificar la confiabilidad de los resultados usando una región de confianza de 70%.

De todo lo anterior se concluyó (con diversos grados de confiabilidad) que, de la muestra, únicamente *H. erectus*, *H. ergaster* y *H. heidelbergensis* comparten un ancestro común con *H. sapiens*. Asimismo, dado que al incorporar a *H. habilis* y *H.*

---

\* Véase en Glosario.

*rudolfensis*, *Homo* conforma un *clado* polifilético, el género no incorpora la información filogenética de manera adecuada. Para los investigadores, esto implica que nuestro género no sigue los parámetros establecidos por la teoría evolutiva en el estado del arte.

Según Wood y Collard, esto se debe a que *Homo* es construido con base en concepto de género inapropiado fundamentado en una serie de criterios inoperables. En él, las especies se incluyen en el género *Homo* en tanto cumplan con cuatro requisitos de membresía, a saber: un volumen endocraneal absoluto mayor a 600cm<sup>3</sup>, el uso del lenguaje, la posesión de un agarre precisión similar al humano que involucra un *pollex* oponible y la capacidad para manufacturar herramientas.

De acuerdo con los investigadores, en primer lugar, las herramientas que son más ampliamente aceptadas como las más antiguas, las de Olduvai, son ciertamente contemporáneas tanto a *H. habilis* como a especies del género *Paranthropus*<sup>26</sup>. En segundo lugar, ciertos análisis han sugerido que el agarre de precisión no es un carácter restringido al género *Homo* y que las conclusiones acerca del rango de precisión de varios homínidos no son certeras. Por otro lado, el uso del lenguaje no puede ser incontrovertiblemente inferido de la simple apariencia del cerebro, mucho menos de la silueta que apenas deja entrever un vaciado. Finalmente, la significatividad biológica de la capacidad endocraneal es

---

<sup>26</sup> A ello se agrega que se ha adjudicado la fabricación de herramientas a ejemplares de *Australopithecus* [Asfaw y col., 1999 en Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013]

cuestionable y el Rubicón cerebral es, por menos, problemático [Wood y Collard, 1999].

Por ende, los investigadores [*ibidem*] propusieron seis requisitos para pertenecer al género *Homo*:

- a) Puede ser demostrado que es más cercano a *Homo* que a *Australopithecus*
- b) La masa corporal estimada es más similar a la de *H. sapiens*
- c) Las proporciones corporales son más parecidas a las de *H. sapiens*
- d) El esqueleto postcraneal muestra una morfología funcional consistente con la bipedestación obligada y una capacidad limitada para escalar y/o desplazarse en los árboles
- e) Está equipado con un aparato masticatorio adaptado para una dieta similar a la de *H. sapiens*
- f) Muestra evidencia de un período extendido de crecimiento y desarrollo similar al de *H. sapiens*

Para Wood y Collard, la exclusión de los homínidos que no cumplen estos requerimientos del género *Homo* lo convertiría en monofilético. Siguiendo a la escuela cladista de la sistemática, este requisito es fundamental para la categoría de género, toda vez que le define (siguiendo a Willi Hennig) como un conjunto morfológica y adaptativamente coherente de linajes cuyo parentesco es mayor entre

sí que con respecto a los de otros grupos. A diferencia de la definición de la escuela evolucionista de Mayr, el sentido hennigiano de género no permite la construcción de géneros parafiléticos\* [Wood, B. y M. Collard, 1999; Wood, B. y N. Lonergan, 2008].

Adicionalmente, en el trabajo se argumenta en favor de un género *Homo* constituido por un conjunto de linajes que ocupan una misma zona adaptativa. En nuestro género, la ocupación de ésta implicaría haber adquirido los cambios evolutivos que se asocian más con *H. sapiens* en términos de encefalización y bipedestación. La incorporación de este último requisito podría, de hecho, considerarse una mejora sobre el concepto hennigiano de género [Wood, B. y M. Collard, 1999; Wood, B. y N. Lonergan, 2008].

Tomando en cuenta el concepto adaptativo de género, resultaría claro que los homínidos transición deberían transferirse del género *Homo* a *Australopithecus*<sup>27</sup>. Sin embargo, cabe considerar que ello implicaría agravar la situación del segundo género, que ya de por sí es polifilético de acuerdo con los trabajos de Strait, Grine y Moniz [1997 en Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013; Wood, B. y M. Collard, 1999].

---

\* Véase en Glosario.

<sup>27</sup> Para Rolando González-José y colaboradores [2008] no resultaron haber razones convincentes para excluir a *H. habilis* ni a *H. rudolfensis*, porque de acuerdo con su estudio éstos efectivamente comparten un ancestro común con los demás *Homo*. En su trabajo, *H. rudolfensis* es un grupo hermano de todos los *clados* anteriores, poseyendo una posición más derivada con respecto a *Homo habilis*. Este último mantiene la misma relación con respecto a *Au. africanus*. Asimismo, cabe agregar que en los resultados presentados los especímenes de *H. neanderthalensis* y *H. heidelbergensis*, por un lado, y *H. erectus*, *H. ergaster*, *H. rhodesiensis* y *H. sapiens*, por otro, forman *clados* que se excluyen entre sí.

Aun así, Wood y colaboradores han optado por esta opción dado que es la más conservadora taxonómicamente.

No obstante, la conclusión de que convendría asignar a *H. habilis* y *H. rudolfensis* a un género que reúna a todos los bípedos facultativos no es apoyada por las afinidades morfológicas de su cráneo reportadas en esta investigación. Por lo menos a lo largo de la PC1 no existe un franco traslape entre *Australopithecus* y los homínidos de nuestro género, aun siendo éste evidente en la PC2. Los resultados parecen apoyar una postura más conservadora con respecto al número de especies asignadas al género *Homo*.

Asimismo, una distinción entre los bípedos facultativos y obligados en *Homo* tampoco puede emanar de los resultados de este trabajo. Una relación compleja entre la *shape* craneal y la estrategia locomotora podría ser argumentada, pero los materiales empleados en esta tesis resultan inadecuados para la exploración de esa hipótesis y su falseamiento excede los objetivos de ésta. Adicionalmente, la presencia de plesiomorfías bien entrado *H. erectus* y la significativa variación geocronológica observada en éste, podrían dificultar la demarcación de un límite entre ambos planes corporales si se considerasen solamente rasgos postcraneales.

La morfología craneal discrimina eficazmente entre géneros y asocia a los distintos taxones dentro de los mismos. Los resultados de esta investigación parecen apoyar la postura de C. Cella-Conde y F. Ayala, quienes postulan que resulta “ilógico exigir a los primeros ejemplares de un nuevo género que dispongan

*ya de la proporción de apomorfías y plesiomorfías propia del taxón más moderno”*  
[2013: 347].

Aunque la confluencia de formas transitivas y no transitivas en un género no es deseable dado que es inconsistente con la noción de una zona adaptativa, quizás una revisión de la definición de ésta deba figurar entre los objetivos de desarrollos posteriores. Pese a retener plesiomorfías ninguno de los homínidos que satisfacen los requerimientos de membresía al grado transicional resulta, en definitiva, más afín al género *Australopithecus*. Con fundamento en la *shape* craneal, la inclusión de todos los homínidos actualmente asignados a *Homo* en este género parece atinada. Dada su utilidad como criterio para distinguir a *Australopithecus* de *Homo*, su incorporación es promisoría para la construcción de un concepto adaptativo actualizado para nuestro género.

### 5.3. ¿Deberían los restos de *Rising Star* ser asignados a *H. erectus*?

Como se ha hecho evidente en el Gráfico 5, el grupo de homínidos cercano a *Reconstruction-1* incluye una mayoría de especímenes que han sido asignados a la especie *H. erectus*. Asociaciones similares han sido reportadas por L. Schroeder y colaboradores en 2016. En tres de cuatro PCA, los restos craneales de la cámara *Dinaledi* resultaron cercanos en *shape* a los ejemplares atribuidos a *H. erectus*. El equipo argumenta que los análisis de alometría demuestran que *H. naledi* es parecido, pero distinto de aquel taxón. Sin embargo, son notables las diferencias de enfoque y, en consecuencia, de metodología, como denotan el conjunto designado de *landmarks*, el tamaño y composición de la muestra comparativa y el uso de cascos convexos (*convex hulls*) para delimitar el hipodigma, entre otras.

En la presente investigación, el ejemplar que muestra mayor afinidad con *H. naledi* es *Liang Bua 1*, atribuido a *H. floresiensis*. La relación entre este ensamble y *H. erectus* continúa siendo un punto de contención. Aunque más recientemente por parte de Debbie Argue (como fue expuesto en el Capítulo I), investigadores como Jungers, Harcourt-Smith y colaboradores [2009 en Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013], Brown y Maeda [2009 en *ibidem*] y Wood [2011 en *ibidem*], ya habían cuestionado cualquier relación entre los “*hobbits* de Flores” y *H. erectus*. No obstante, este ejemplar también se presenta ampliamente afín a *H. erectus*, lo cual no es del todo sorprendente. Esto, toda vez que según Brown y colaboradores [2004 en *ibidem*] los índices del cráneo recuperado de la isla de Flores mantienen una

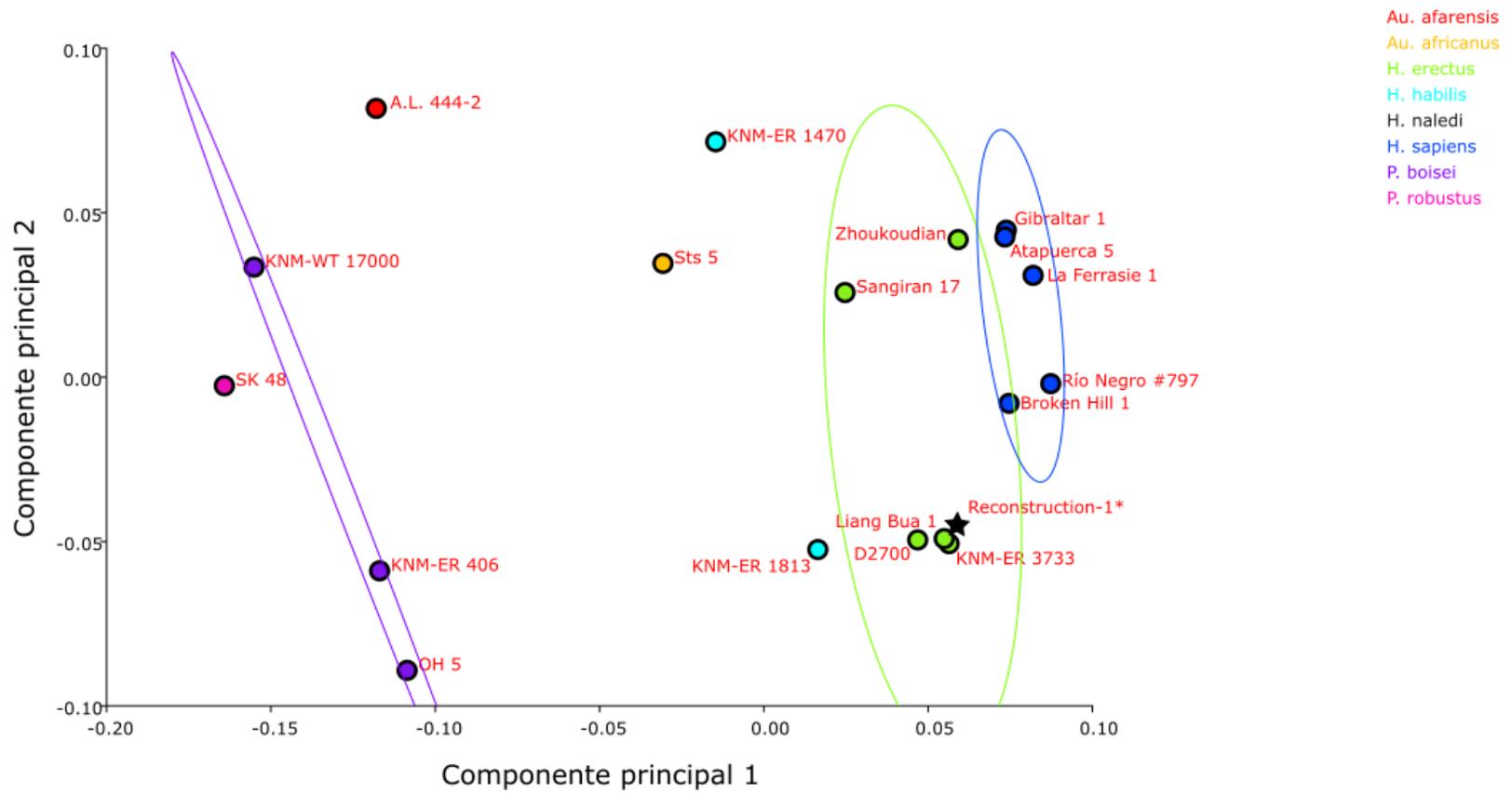


Gráfico 5. Dispersión de los puntajes de los componentes principales con elipses de frecuencia igual para la especie (sensu lumping taxonomy) de los especímenes. Elaboración propia.

franca proximidad con los de los *H. erectus*. Los subsecuentes trabajos de Balter y de Morwood y colaboradores condujeron a la construcción de la hipótesis que sostiene que *H. floresiensis* es un descendiente evolutivo de éste.

En los gráficos de dispersión *Liang Bua* 1 aparece estrechamente asociado al espécimen KNM-ER 3733. Resulta destacable que la capacidad interna del cráneo recuperado del miembro superior de *Koobi Fora* es significativamente más alta que la de aquellos con que aparece asociado aquí (el volumen de la cavidad craneal se calcula entre 800 y 900cm<sup>3</sup>)<sup>28</sup>. Es por esta cualidad que R. E. F. Leakey y Walker defendieron en 1976 su atribución a aquel taxón. KNM-ER 3733 también ha sido comparado con los cráneos de *Zhoukoudian* y *Sangiran*, demostrando gran afinidad<sup>29</sup>. En contraste, la capacidad endocraneal de los ejemplares de *Liang Bua* ronda los 380 a 430cm<sup>3</sup> [*ibidem*].

Un contraste similar se observa entre KNM-ER 3733 y el espécimen D2700 que en el gráfico se ubica apenas ligeramente distante de éste y la reconstrucción del cráneo de *H. naledi*. Este ejemplar forma parte de una muestra de 5 cráneos bastante íntegros y morfológicamente dispares. El conjunto exhibe un amplio rango de variación en el mismo yacimiento dado que la muestra de *Dmanisi* reúne individuos de ambos sexos y distintas edades<sup>30</sup>. Los cráneos presentan una variedad de formas que va desde individuos con rostros pequeños relativamente

---

<sup>28</sup> Cercano al Rubicón de Bogin [1994].

<sup>29</sup> Cabe mencionar, no obstante, que la pertinencia de insertar este ejemplar en *H. erectus* ha sido objetada por Manzi [2004 en Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013], Groves [1989 en *ibidem*] y Wood [1984 en *ibidem*]. Como ha sucedido con otros ejemplares, se ha argumentado que carece de las apomorfías craneales presentes en otros ejemplares de *H. erectus*.

<sup>30</sup> Por ejemplo, D2700 es un juvenil [Lordkipanidze y col., 2013].

ortognatos (típicamente femeninos o subadultos) hasta individuos prognatos con rostros de mayores dimensiones (probablemente masculinos). De acuerdo Lordkipanidze [2013], es posible considerar este conjunto un *deme*\* pues cumple con las condiciones de estar constreñido a una misma situación estratigráfica y tener una variación interna similar al rango y modo de taxones vivos emparentados<sup>31</sup>.

El sitio de *Dmanisi*, Georgia alberga un conjunto de restos fósiles que se ha afirmado que constituyen los más primitivos asignados a *H. erectus*. Ello dado que la capacidad endocraneal de los restos de este sitio presenta un rango que va de 546 (cráneo 5) a 730cm<sup>3</sup> y que se sobrepone con el del hipodigma de *H. habilis* (estimado entre 509 y 687cm<sup>3</sup>). Asimismo, presentan diversas plesiomorfías postcraneales, tales como una torsión humeral prácticamente ausente, cierto grado de torsión tibial medial y la forma primitiva del metatarso. Su datación revela la presencia de *Homo* fuera de África ya desde circa 1.8Ma AP, teniendo el sitio una ocupación cuya duración es de 8Ka [Lordkipanidze, D. y col., 2007].

No obstante, los caracteres primitivos encontrados en los restos de este sitio se presentan en conjunción con rasgos derivados como un hallux aducido, miembros inferiores largos y proporciones corporales más modernas. Adicionalmente, es con base la muestra de *Dmanisi* que se ha provisto un sólido argumento en favor de la continuidad en el linaje de las poblaciones de *H. erectus* africanas y asiáticas [Lordkipanidze, D. y col., 2013].

---

\* Véase en Glosario.

<sup>31</sup> Es congruente con la de *demes* del género *Pan* y similar a la de una muestra global de *H. sapiens*.

En los resultados de este trabajo, la asociación de *Reconstruction-1* con un cráneo proveniente de *Dmanisi* tiene implicaciones especialmente trascendentales. Hace 5 años, Lordkipanidze y colaboradores publicaron un trabajo donde se empleó la morfometría geométrica para comparar los cráneos de *Dmanisi* con una muestra que incluía homínidos fósiles, paninos y *H. sapiens*. Los resultados revelaron que estos cráneos eran afines a un amplio grupo de especímenes fósiles, incluyendo a *Sangiran 17* y KNM-ER 3733, atribuidos a *H. erectus*, pero también a KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813. Otras asociaciones menos estrechas también fueron reportadas en su publicación, particularmente entre el cráneo 2 (D2700) y el niño de Nariokotome (KNM-WT 15000), el cráneo 5 y el espécimen KNM-ER 1805 (atribuido por distintos investigadores a *H. erectus*, *H. ergaster* y *H. habilis* [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013]) y entre el cráneo 4 y el de Kabwe y otros ejemplares atribuidos a *H. neanderthalensis*.

Las asociaciones reportadas por Lordkipanidze y colaboradores se basan (al igual que las de esta tesis) exclusivamente en la *shape* de los ejemplares de su muestra. En su publicación, los cráneos de *Dmanisi* aparecen asociados con especímenes cuya capacidad endocraneal es significativamente superior. Conspicuamente, una situación parecida se presenta en la presente tesis.

Pese a que las diferencias en volumen endocraneal de todos estos especímenes son muy evidentes, los gráficos asocian a los ejemplares D2700, *Liang Bua 1*, KNM-ER 3733 y *Reconstruction-1*. Tal cercanía es evidentemente producto de la eliminación del efecto de la escala que conlleva el análisis de *shape*. La omisión de la escala es deliberada, dado que las diferencias volumétricas no corresponden a

un incremento en la encefalización, sino a un aumento en el tamaño corporal [Lordkipanidze y col., 2013]. Por este motivo, es posible afirmar que, al menos con respecto a esto, tanto los restos de Dmanisi y *Liang Bua* como los de *Rising Star* son tan derivados como KNM-ER 3733 y otros *H. erectus* tardíos.

El Gráfico 5 ilustra que la *shape* del *Reconstruction-1* cae razonablemente cerca del rango de variación del hipodigma de *H. erectus*. En él se muestra una elipse de frecuencia igual que reúne a los especímenes africanos y asiáticos atribuidos a ese taxón y donde éste aparece visiblemente incluido. Correspondientemente, *H. naledi* exhibe un aquillado ectocraneal como el observado en los ensambles asignados a este taxón. Adicionalmente, tanto sus proporciones corporales como otros caracteres presentados en el Capítulo I de esta tesis le vinculan a *H. erectus* [Garvin y col., 2017].

No obstante, los restos del sistema *Rising Star* no presentan la mayoría las apomorfías diagnósticas que se han propuesto para definir a *H. erectus*. Además, es importante recordar que las elipses de frecuencia igual son esencialmente ilustrativas – como se aclaró en el Capítulo III, su construcción depende de clasificadores introducidos de manera arbitraria. Las elipses pueden ser usadas para ilustrar cualquier hipótesis, incluyendo el reclamo de Zollikofer de que *H. naledi* cae dentro del rango de *H. erectus*.

El hecho es que la inclusión de especímenes en el hipodigma refleja una postura determinada con respecto a la taxonomía de los homínidos, de acuerdo con la cual la interpretación de la variación de la morfología craneal de los homínidos fósiles como diversidad de especies es desacertada. Para Lordkipanidze y colaboradores,

la diversidad morfológica entre los fósiles de homínidos de cerca de hace 1.8Ma (la antigüedad que se ha concedido al sitio de *Dmanisi*) manifiesta “la variación entre demes de un único linaje [...] apropiadamente llamado *H. erectus*” [2013: 330].

Con arreglo a esta posición, un gran número de ejemplares ampliamente distribuidos podrían reunirse dentro de la muestra amplia de *H. erectus*. Empero, como se ha descrito en los párrafos anteriores, esto no representa consenso alguno. Aunque caracteres diagnósticos de esta especie han sido definidos, para algunos investigadores estos no constituyen una definición apropiada [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013].

Primeramente, desde sus inicios, cuando Dubois atribuyó sus descubrimientos en Java Oriental al taxón *Pithecanthropus erectus*, no existía ni la diversidad de homínidos fósiles ni las convenciones en torno a la definición de especies que existen en la actualidad. De hecho, la descripción de este taxón ha ido modificándose con el paso de subsecuentes publicaciones y con la aparición de nuevos especímenes.

En su estado actual, *H. erectus* se encuentra formalmente definido solamente por las siguientes apomorfías [*ibidem*]:

- a) Volumen endocraneal de 700 a 1200cm<sup>3</sup>
- b) Paredes craneales gruesas
- c) Placa timpánica gruesa
- d) Fisura mastoidea

e) Platicefalia (cráneo alargado)

f) Quilla ectocraneal

g) *Torus* occipital y glabelar

Conspicuamente, ninguno de los rasgos mencionados anteriormente es postcraneal. *H. erectus* es una especie definida con base en caracteres craneales, debido a que los restos postcraneales asociados son escasos y exhiben una amplia variabilidad [Antón, S., 2013].

La primera evidencia del postcráneo de *H. erectus* proviene del fémur de *Trinil*<sup>32</sup> que muestra una anatomía derivada que llevó a Dubois a otorgar a la nueva especie una denominación que hace referencia a su postura. Por su parte, la más completa procede del ejemplar KNM-WT 15000, el niño de Nariokotome, cuyo postcráneo bien conservado (aunque longilíneo) parece tener un plan corporal más bien moderno. Por ese motivo, hoy por hoy es ampliamente aceptado que *H. erectus* contaba ya con un cuerpo más semejante al de *H. sapiens* que al de *Australopithecus* [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013]. Sin embargo, es importante considerar que distintos rasgos postcraneales plesiomórficos se encuentran variablemente distribuidos entre los especímenes atribuidos a este taxón [Antón, S., 2013].

*H. erectus* presenta un mosaico morfológico notable, aunque con una significativa variación regional y cronológica. Por un lado, el tórax del niño de

---

<sup>32</sup> Aunque la atribución de los fémures de *Trinil* a *H. erectus* ha sido motivo de discusión [Antón, S., 2013]

Nariokotome parece más similar al del hombre moderno, al ser relativamente ancho en sentido craneal y angosto en la parte inferior. Además, por lo general, el tamaño cerebral y corporal es mayor que el de *H. habilis*. De manera similar, la pelvis de *H. erectus* se considera derivada con relación a la de *Au. afarensis*<sup>33</sup>. Por otro, en comparación con *H. sapiens*, presenta una escápula más lateral, clavículas más cortas, un grado de torsión humeral menor y con cuerpos vertebrales más reducidos [*ibidem*].

En varios casos, las proporciones corporales de los especímenes atribuidos a *H. erectus* son modernas, aunque exhiben una variación bastante amplia. En general, los especímenes atribuidos a este taxón poseen miembros inferiores más alargados<sup>34</sup>, mientras que los miembros superiores son usualmente más reducidos – aunque no tanto como los de *H. sapiens*. No obstante, resulta notable que muchos ejemplares africanos presentan miembros distalmente largos, mientras que otros, como los de *Dmanisi*, tienen antebrazos más cortos [*ibidem*].

De hecho, algunos investigadores sugieren que la muestra amplia de *H. erectus* sigue las reglas de Allen, presentando apéndices más cortos en climas más fríos y latitudes más altas que en las más bajas con climas más cálidos. También se ha sugerido que siguen la de Bergman, con cuerpos más delgados en las latitudes más sureñas y más calurosas que en otras regiones [*ibidem*]. Los rasgos encontrados en ejemplares de *H. erectus* son muy variados y muestran un patrón de distribución

---

<sup>33</sup> Sin embargo, de atribuírsele a *H. erectus*, la pelvis de Gona, más amplia y primitiva, ampliaría la variabilidad de estados de caracteres observados en este taxón [Antón, S., 2013].

<sup>34</sup> Aunque la aparición de esta condición en los australopitecos y los *Homo* tempranos es, asimismo, controversial [*ibidem*].

geográfica y cronológica que sugiere que las diferentes poblaciones se adaptaron a distintos ecosistemas a lo largo del tiempo y el espacio.

De acuerdo con algunos investigadores, *H. erectus* constituye una especie politípica, lo que implica que alberga un cierto número de subespecies o variedades locales [Antón, S., 2013]. Esta postura es apoyada por Lordkipanidze y colaboradores en el trabajo citado anteriormente y por el hallazgo de caracteres propios de las formas asiáticas también en fósiles de *H. erectus* procedentes de África, según Asfaw y colaboradores [2002 *en ibidem*].

Sin embargo, para otros la inclusión de las variantes regionales en un taxón tipo “paraguas” (*umbrella taxon*) resulta inconveniente pues conferiría al hipodigma un rango de variación demasiado amplio. Según Terhune y colaboradores [2007 en Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] la amplitud de este taxón bien podría ser dividida en dos grandes grupos integrantes de un grado “erectus”: *H. erectus (sensu stricto)* y *H. ergaster*.

Estas contrastantes posturas delimitan un tópico de contención que es de gran importancia para la interpretación de los resultados de esta tesis. Al final, el apoyo a la hipótesis de que *H. naledi* pertenece a un linaje primitivo dentro de *H. erectus* o a la alternativa de tomarle por una especie distinta (ya sea la propia o *H. ergaster*), están íntimamente relacionadas con la definición de especie que se emplee.

Dado que la unidad elemental del sistema de clasificación es la especie, su conceptualización es un elemento clave para la biología sistemática. En

consecuencia, han existido diversos conceptos alternativos de especie<sup>35</sup> a lo largo del desarrollo de la teoría evolutiva. La mayoría de estos conceptos de especie caen en una de tres categorías, a saber: aquellos que la consideran una unidad reproductiva, aquellos que emanan del enfoque ecológico y aquellas que pertenecen al grupo de los conceptos filogenéticos de especie [*ibidem*; Hull, 1977; Ereshefsky, 1992].

Como unidad reproductiva, una especie es un conjunto de organismos biparentales que comparten un mismo sistema de fertilización, por lo que son incapaces de producir crías fértiles si no es apareándose con organismos del mismo grupo. Este es el concepto biológico de especie, o BSC, desarrollado por Ernst Mayr y constituye la más común de las acepciones. Esta definición acierta en remarcar el aislamiento reproductivo como la fuerza evolutiva que permite la fijación de caracteres y rasgos [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013; Ereshefsky, 1992]. Sin embargo, aunque esporádicos, eventos como la hibridación y la introgresión como la observada entre poblaciones del género *Homo* [Berger y col., 2017] representarían verdaderas anomalías frente al empleo de este concepto en la taxonomía.

Por otra parte, las especies como unidades ecológicas son todo grupo de organismos que ocupen una misma posición en un ecosistema dado. Esta acepción señala que las especies son grupos de organismos adaptados para aprovechar los espacios y recursos que se distribuyen entre la comunidad ecológica del lugar

---

<sup>35</sup> Ramón Roselló-Mora [2003 en Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] distingue 22 conceptos de especie diferentes.

donde habitan. Aunque acertada, aún resulta inadecuado para la infinidad de especies que pueden ocupar el mismo escaño ecológico o aquellas con una amplia distribución geográfica como *H. erectus*. Además, cabría considerar que algunas poblaciones de organismos que ocupan diferentes nichos ecológicos intercambian material genético por vía de la hibridación entre algunos tipos locales intermedios [Ereshefsky, 1992].

En el tercer lugar están los conceptos filogenéticos de especie. Esta categoría de definiciones incluye al concepto evolutivo de especie (o ESC) desarrollado por Edward Wiley (quien se basó en la propuesta de George Gaylord Simpson). Según su definición, las especies son “*linaje[s] de poblaciones de ancestros-descendientes que mantiene[n] su identidad respecto de otros linajes semejantes y que tiene[n] sus propias tendencias evolutivas y destino histórico*” [Wiley, 1978 en Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013: 57].

Si un requerimiento fundamental para la membresía a un linaje es el origen común. El concepto monofilético de especie, cercano al ESC, ofrece una alternativa de conceptualización ligeramente más completa. De acuerdo con este concepto, las especies constituyen *monophyla*\*. En efecto, al tener un solo origen en tiempo y espacio, una identidad y un destino propios, las especies pueden ser consideradas verdaderos individuos [Ereshefsky, 1992].

Tomar las especies por individuos supone el cumplimiento de dos condiciones: limitación y continuidad espaciotemporal [Hull, 1977]. Estas condiciones son

---

\* Véase en Glosario.

incorporadas a la síntesis evolutiva mediante la teoría de los equilibrios puntuados<sup>36</sup>, enunciada por primera vez por Eldredge y Gould en 1972. De acuerdo con este desarrollo teórico, las especies son entidades reales. Ello toda vez que son individuos que están delimitados por brechas insalvables. Esto se basa en el hecho que, el registro fósil, las especies aparecen en algún momento (son halladas en un depósito encapsulado en un estrato geológico en específico), persisten de manera continua (en tanto se conserven las condiciones que permiten la fosilización de más organismos de la misma variedad) y desaparecen en otro momento (durante un evento de extinción). Todo ello usualmente sin intermedios que extiendan puentes entre las especies progenitoras y sus hijas. Estas formas intermedias están prácticamente ausentes porque el cambio evolutivo ocurre durante fases simples de rápido desenvolvimiento anteceditas y seguidas por largos períodos de continuidad en los que las especies experimentan pocos cambios, conocidos como estasis [Gould, 2002; Eldredge, 2015].

La observación de la estasis, así como la sustitución de comunidades ecológicas enteras en el registro fósil (un asunto también abordado en el trabajo de Eldredge y revisado en su *Efímera Eterna*) puede ser explicada satisfactoriamente en el marco de la teoría de la construcción de nichos presentada por Odling-Smee y colaboradores desde 2003. La teoría sostiene que las especies que ocupan una posición específica dentro de un ecosistema, sostenida por su propio comportamiento en colectividad (un nicho), mitigan la presión selectiva, requiriendo

---

<sup>36</sup> Aunque normalmente se le conoce como *teoría del equilibrio puntuado*, “equilibrios puntuados” es la terminología más adecuada y más cercana a la original del artículo de 1972, según defiende Eldredge.

pocos cambios. Ello siempre y cuando el equilibrio que mantienen con su entorno y los demás actores de la comunidad ecológica no sean perturbados más allá de un punto de no retorno.

La teoría jerárquica de la evolución representa un desarrollo posterior de los mismos autores de los equilibrios puntuados. Ésta sostiene que la evolución sucede en la intersección de dos arreglos jerárquicos conformados por diferentes unidades de selección sujetas a los procesos micro y macroevolutivos. Notablemente, como se resume en la Figura 8, ambos arreglos, el del intercambio de materia y energía y el de la transmisión de información, tienen como base al ADN, dado que es la molécula que contiene el material hereditario. Este desarrollo requiere de unidades que puedan considerarse individuos [Gould, 2002; Eldredge, 2015].

De acuerdo con David Hull [1977], para que los taxones puedan ser individuos, también se requiere la existencia de relaciones de parte-todo entre los organismos y las especies que integran. En la teoría jerárquica (como en el sistema de clasificación), cada categoría inferior mantiene una relación de parte-todo con la colectividad que se ubica en la posición inmediatamente superior dentro de la jerarquía [Eldredge, 2015]. Sin embargo, según el mismo autor, esto implica la noción de especie conserva una cualidad fundamental que le identifica como clase: que los organismos que la forman pueden ser completamente reemplazados sin que ello signifique el fin de ésta.<sup>37</sup>

---

<sup>37</sup> Esta misma cualidad puede ser observada en los organismos mismos (por el reemplazo celular en los tejidos) u otros conceptos de orden claramente metafísico como la mente, que son paradigmáticamente considerados individuos. Por este motivo, Hull [1977] considera que descansan en algún lugar intermedio entre los individuos y las clases verdaderas.

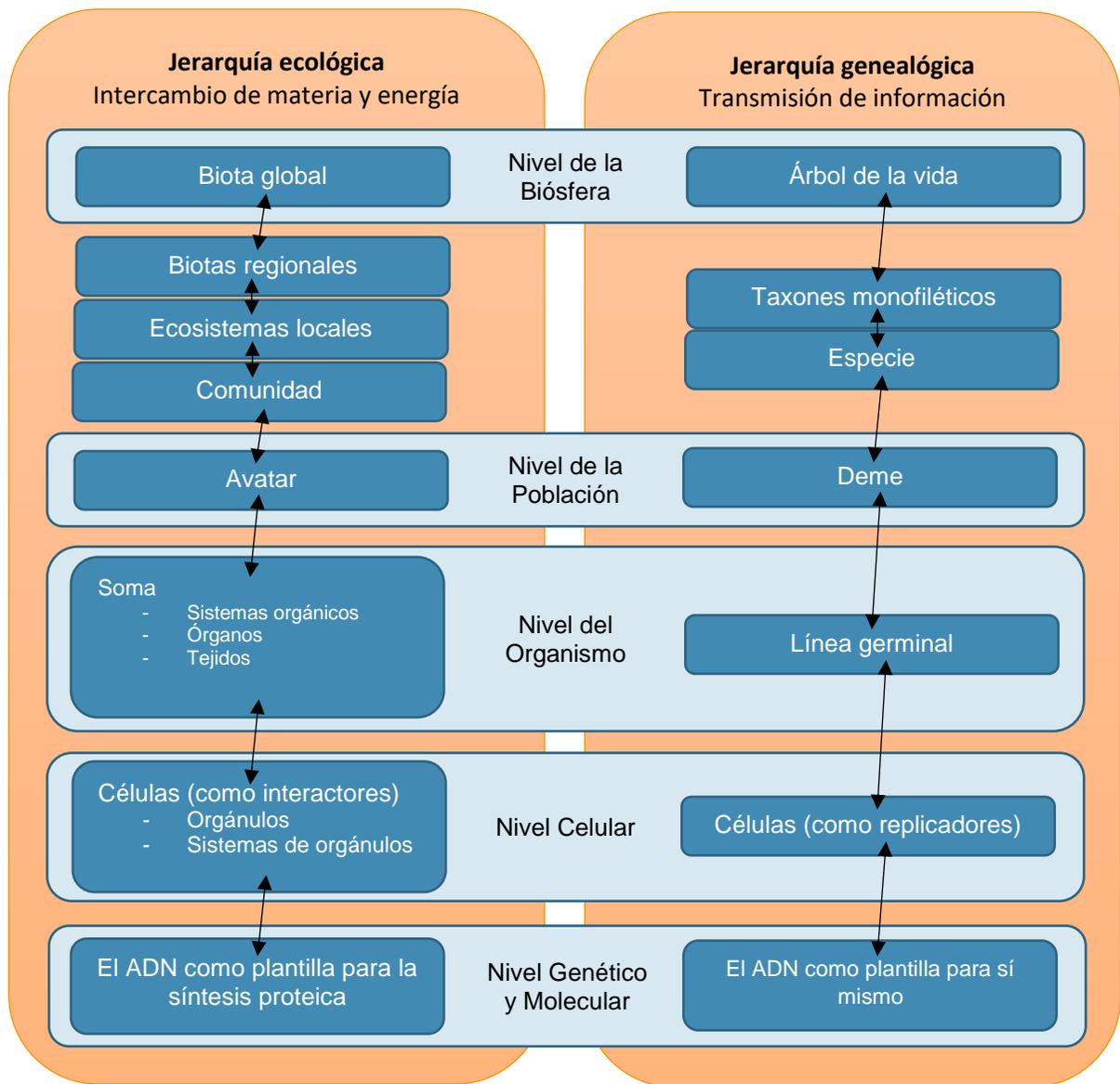


Figura 8. Modelo de estabilidad y cambio evolutivo de Eldredge. Trad. de The Hierarchy Group, 2014.

Claramente, el uso de uno u otro concepto de especie (que implica una postura determinada con respecto a su estatus ontológico) repercute tanto en el grado de generalidad o particularidad con la cual se ordena a los organismos como en la capacidad de dicho ordenamiento para representar las relaciones que surgen del

proceso evolutivo. Si se desea que las agrupaciones sean más que simples artilugios taxonómicos y constituyan verdaderos individuos, es indispensable que estas integren linajes monofiléticos.

Sin embargo, la hipótesis de monofilia para un grupo de especímenes fósiles dado resulta, por el momento, difícil de poner a prueba por medio de la cladística. Ello debido a las críticas que ya se han introducido en el Capítulo III, en particular, la dificultad para distinguir las homologías de las homoplasias\*. La cladística se vale del principio de parsimonia para descartar los cladogramas en que los linajes representados tienen más homoplasias [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013]. Sin embargo, la mayor crítica a este principio proviene de la noción de que la evolución no es necesariamente parsimoniosa – en la filogenia, la explicación más sencilla no siempre es la correcta y los procesos evolutivos pueden convergir [Strait, D., 2013]. Esto implica que los datos morfológicos (como los de *shape* empleados en este trabajo) por sí solos no pueden ser utilizados para identificar *monophylums*, sino clases.

Que la noción de especie pueda constituir un concepto tipo clase puede resultar problemático. En las clases, la pertenencia de las partes a la colectividad está determinada por algún criterio de membresía que puede ser más o menos estricto [*ibidem*]. Efectivamente, los criterios de membresía determinan la cantidad de variación interna que se concede a una especie en particular.

---

\* Véase en Glosario.

Para la filogenética esto resulta inconveniente porque, tanto la suficiencia diagnóstica de los rasgos que conforman el criterio de inclusión en una especie como el tipo de caracteres observados (métricos o cualitativos), pueden ser motivo de polémica. La inconveniencia radica en que, considerando esto, los organismos podrían pertenecer a una especie dado que expresan algún rasgo que pueden ser homólogo o análogo [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013]. Ello significa que los criterios de membresía de una clase no son necesariamente significativos en sentido filogenético. De acuerdo con esta postura, tomar las especies por clases conduce a la construcción de taxones vacíos de sentido, tales como los polifiléticos o los parafiléticos [*ibidem*].

Por supuesto, existen estándares que permiten comprobar si el rango de variación resulta demasiado amplio. Dos especies son asignadas al mismo taxón solamente si el rango de variación de los caracteres exhibidos es, en conjunto, menor o igual al que presentan otras especies similares, como pueden ser sus parientes vivos más cercanos<sup>38</sup> [Strait, D., 2013].

Aun así, esto es frecuentemente un excelente caldo de cultivo para la controversia. Por ejemplo, dada la amplia variación interna observada ciertos taxones de homínidos algunos paleoantropólogos (los llamados “*lumpers*”) consideran que los especímenes fósiles atribuidos a ciertos otros pueden ser incluidos dentro un *sensu lato* (*s. l.*) de éstos. Ello porque el grado de expresión de una determinada colección de caracteres presentes en un espécimen atribuido a alguna especie se traslapa con el rango de variación observado en otra. En el

---

<sup>38</sup> El trabajo de Lordkipanidze y colaboradores es respetuoso de este criterio.

extremo de este caso estarían los investigadores dispuestos a agrupar todas las especies del género *Homo* dentro de *H. sapiens s. l.* [Wood, B. y M. Collard, 1999]. Por otro lado, otros muchos defienden la partición de la diversidad de los homínidos fósiles en especies distintas con base en la suficiencia de ciertos rasgos diagnósticos. Existen, por tanto, dos alternativas de clasificación de los homínidos a nivel de especie: la taxonomía de desglose (*splitting taxonomy*) y la taxonomía de agrupamiento (*lumping taxonomy*) [Wood, B. y N. Lonergan, 2008].

Un acomodo aglutinante de los homínidos fósiles (representado en el Gráfico 5) reduce el complejo panorama de la diversidad de especies de homínidos fósiles. Esta postura reconoce solamente a *Au. afarensis s. l.* y a *Au. africanus* entre los más antiguos, mientras la opción más segregadora admite varias especies de los géneros *Australopithecus* y *Kenyanthropus*. Según la *lumping taxonomy*, el género *Paranthropus* contiene apenas dos especies, subsumiendo a *Au. garhi* y *P. aethiopicus* a *P. boisei s. l.* y admitiendo a *P. robustus*. Adicionalmente, las especies del género *Sahelanthropus* y *Orrorin* son incorporadas al *sensu lato* de *Ardipithecus ramidus* [*ibidem*].

En la taxonomía de agrupamiento, el género *Homo* es representado por un número considerablemente menor de especies. En este respecto, la taxonomía de agrupamiento acepta la continuidad en el linaje de las poblaciones africanas y asiáticas de *H. erectus*, tal como sugerirían después Lordkipanidze y colaboradores [2013] con respecto a los *H. erectus* africanos, la muestra de *Dmanisi* y los *H. erectus* del lejano oriente. Asimismo, se incluye a *H. antecessor*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* en *H. sapiens s.l.* [*ibidem*].

Todo lo anterior remarca el hecho de que una discusión con respecto a la pertenencia de los restos actualmente asignados a *H. naledi* o cualquier otro ensamble fósil en *H. erectus* es, en esencia, una discusión en torno a la variación, al estatus ontológico de las especies y, en fin, al modo de clasificar. Lo defendido por Lordkipanidze y colaboradores favorece una postura aglutinante en relación con la taxonomía de los homínidos.

El hecho de que los restos de *Dmanisi* sean asignados a *H. erectus* podría contribuir a plantear un argumento sólido en favor de inclusión del ensamble de *Rising Star* en éste. Sin embargo, hasta que una mejor alternativa metodológica<sup>39</sup> sea empleada, resulta imposible hablar del taxón construido (por lo menos) con los restos actualmente asignados *H. naledi*, los de *Dmanisi*, de *Zhoukoudian*, de *Sangiran* y KNM-ER 3733 como un individuo, ya que su monofilia no puede ser comprobada. Alternativamente, la elipse de frecuencia igual en los gráficos de dispersión podría estar delimitando un grado “*erectus*”.

---

<sup>39</sup> Con una selección de materiales distinta.

---

## Capítulo VI. Conclusión

---

Los puntajes de las componentes principales demuestran las afinidades morfológicas del cráneo reconstruido de *H. naledi*. Con base en ellos se deduce que este homínido no resulta afín a los homínidos más tempranos asignados al género *Homo*. En particular, la reconstrucción del cráneo y mandíbula de *H. naledi* resultó francamente similar en *shape* a los especímenes *Liang Bua* 1, KNM-ER 3733 y D2700.

Los resultados sugieren que el taxón al que pertenecen los restos del sistema *Rising Star* posee un cráneo notablemente derivado. Esto toda vez que muestra un cráneo más alto y largo, un prognatismo menor y un mayor grado de flexión de la base del cráneo. Sin embargo, *H. naledi* exhibe un mosaico anatómico muy particular. Su postcráneo retiene plesiomorfías que le relacionan con *Australopithecus* y, por consiguiente, al grado de los homínidos de transición propuesto por Bernard Wood. Aun así, la *shape* craneal de *H. naledi* no apoya su inclusión en tal grado ni la asociación de éste con los australopitecos. Aunque ciertos caracteres primitivos están presentes, *H. naledi* es, en muchos otros aspectos, tan derivado como sus contemporáneos.

Los especímenes que muestran una mayor afinidad a *H. naledi* han sido relacionados estrechamente (*H. floresiensis*) o subsumidos a *H. erectus*. Dado que los criterios de membresía a este taxón son craneales, se considera que si especímenes como KNM-ER 3733, los de *Zhoukoudian*, de *Sangiran* y (sobre todo) de *Dmanisi* son admitidos en éste, la consecuente inclusión de los restos de las

cámaras *Dinaledi* y *Lesedi* en *H. erectus* podría ser justificada. Sin embargo, los métodos empleados no pueden ser utilizados para proveer evidencia en favor de la noción de que este taxón constituya un *monophylum*. En ese tenor, se reconocen las limitaciones del presente enfoque.

Los resultados de esta investigación simplemente constituyen una aproximación preliminar. Como estaba previsto, ésta provee un trasfondo para el planteamiento de hipótesis informadas en torno a la filogenia de *H. naledi* en desarrollos subsecuentes. Como primer paso, se plantea la implementación de estrategias metodológicas orientadas a la comprobación de la hipótesis de monofilia de *H. erectus* en trabajos futuros.

---

## Referencias

---

- Aiello, L. C., & Wheeler, P. (1995). The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current anthropology*, 36(2), 199-221.
- Antón, S. (2013) *Homo erectus* and Related Taxa. En Begun, D. (Ed.), *A Companion to Paleoanthropology* (497-517). Chichester: Blackwell Publishing Ltd.
- Argue, D., Groves, C., Lee, M., & Jungers, W. (2017). The affinities of *H. floresiensis* based on phylogenetic analyses of cranial, dental, and postcranial characters. *Journal of Human Evolution*.
- Bastir, M., García-Martínez, D., Oishi, M., Ogihara, N., Torres, I., García, F., Nalla, S., Schmid, P., Churchill, S., Hawks, J., Berger, L., y S. Williams. (2016). A geometric morphometric reconstruction of thorax form in *Homo naledi*. Conference proceedings of the ii Iberian symposium on geometric morphometrics, 8, 9.
- Berger, L.; de Ruiter, D.; Churchill, S.; Schmid, P.; Carlson, K.; Dirks, P.; & J. Kibii. (2010). *Australopithecus sediba*: A New Species of *Homo*-Like Australopith from South Africa. *Science*, 328: 195-204.
- Berger, L. R., Hawks, J., Dirks, P. H., Elliott, M., & Roberts, E. M. (2017). *Homo naledi* and Pleistocene hominin evolution in subequatorial Africa. *eLife*, 6, e24234.

Berger, L., Hawks, J., de Ruiter, D., Churchill, S., Schmid, P., Delezene, L., Kivell, T., Garvin, H., Williams, S., DeSilva, J., Skinner, M., Musiba, C., Cameron, N., Holliday, T., Harcourt-Smith, W., Ackermann, R., Bastir, M., Bogin, B., Bolter, D., Brophy, J., Cofran, Z., Congdon, K., Deane, A., Dembo, M., Drapeu, M., Elliot, M., Feuerriegel, E., García-Martínez, D., Green, D., Gurtov, A., Irish, J., Kruger, A., Laird, M., Marchi, D., Meyer, M., Nalla, S., Negash, E., Orr, C., Radovicic, D., Schroeder, L., Scott, J., Throckmorton, Z., Tocheri, M., VanSickle, C., Walker, C., Wei, P. y B. Zipfel. (2015). *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the *Dinaledi* Chamber, South Africa. *eLife*, 4: 1-35.

Bogin, B. (1994). Adolescence in evolutionary perspective. *Acta Paediatrica*, 83(s406), 29-35.

Capasso, L. (2001). *I fuggiaschi di Ercolano: paleobiologia delle vittime dell'eruzione vesuviana del 79*, Parte 3. Roma: L'Erma di Bretschneider.

Cela-Conde, C. y F. Ayala. (2013). *Evolución humana, el camino hacia nuestra especie*. Madrid: Alianza Editorial.

Cignoni, P., Callieri, M., Corsini, M., Dallepiane, M., Ganovelli, F. y G. Ranzuglia. (2008). *MeshLab: An Open-Source Mesh Processing Tool*. *Sixth Eurographics Italian Chapter Conference*: 129-136.

Dembo, M.; Radovicic, D.; Garvin, H.; Laird, M.; Schroeder, L.; Scott, J.; Brophy, J.; Ackermann, R.; Musiba, C.; de Ruiter, D.; Mooers, A.; & M. Collard. (2016). The evolutionary relationships and age of *Homo naledi*: An assessment using

dated Bayesian phylogenetic methods. *Journal of Human Evolution*, 97: 17-26.

Dirkmaat, D. (ed.) (2012). *A companion to Forensic Anthropology* (1a ed.). Chichester: Blackwell Publishing, Ltd.

Dirks, P. H., Roberts, E. M., Hilbert-Wolf, H., Kramers, J. D., Hawks, J., Dosseto, A., Duval, M., Elliot, M., Evans, M., Grün, R., Hellstrom, J., Herries, A., Renaud, J., Tebogo, M., Placzek, C., Robbins, J., Spandler, C., Wiersma, J., y Berger, L. (2017). The age of *Homo naledi* and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa. *eLife*, 6, e24231.

Dirks, P., Berger, L., Hawks, J., Randolph-Quinney, P., Backwell, L. y Roberts, E. (2016). Deliberate body disposal by hominins in the *Dinaledi* Chamber, Cradle of Humankind, South Africa? *Journal of Human Evolution*, 30, 1e5.

Dirks, P., Berger, L., Roberts, E., Kramers, J., Hawks, J., Randolph-Quinney, P., Elliot, M., Musiba, C., Churchill, S., de Ruiter, D., Schmid, P., Backwell, L., Belyanin, G., Boshoff, P., Hunter, K., Feuerriegel, E., Gurtov, A., Harrison, J., Hunter, R., Kruger, A., Morris, H., Makhubela, T., Peixotto, B. y S. Tucker. (2015). Geological and taphonomic context for the new hominin species *Homo naledi* from the *Dinaledi* Chamber, South Africa. *eLife*, 4: 1-37.

Dunbar, R. I. (2003). The social brain: mind, language, and society in evolutionary perspective. *Annual Review of Anthropology*, 32(1), 163-181.

- Dunsworth, H. M., Warrener, A. G., Deacon, T., Ellison, P. T., & Pontzer, H. (2012). Metabolic hypothesis for human altriciality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(38), 15212-15216.
- Eldredge, N. (2015). *Eternal Ephemera: Adaptation and the Origin of Species from the Nineteenth Century Through Punctuated Equilibria and Beyond*. Columbia University Press.
- Eldredge, N. y Gould, S. (1972): Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En Schopf, Th.J.M. (Ed.) *Models in paleobiology*. Freeman Cooper and Co.: 82-115
- Eliopoulos, C., Moraitis, K., Reyes, F., Spiliopoulou, C. y S. Manolis. (2011). Guidelines for the Recognition of Cemetery Remains in Greece. *American Journal of Forensic Medicine & Pathology*. 32 (1), 153-156.
- Ereshefsky, M. (1992). Eliminative pluralism. *Phylosophy of Sciences*. 59 (4): 671-690.
- Felstein, J. (2004) *Inferring phylogenies*. Sunderland, Massachussetts: Sinauer Associates.
- Feuerriegel, E., Green, D., Walker, C., Schmid, P., Hawks, J., Berger, L., y Churchill, S. (2017). The upper limb of *Homo naledi*. *Journal of human evolution*, 104, 155-173.
- Fossil sites. (2017). De Cradle of Humankind: <http://www.thecradleofhumankind.net/pages/fossil-sites>.

- Froese, T. (2013). Altered states and the prehistoric ritualization of the modern human mind. In *Breaking convention: Essays on psychedelic consciousness* (pp. 10-21).
- Froese, T. (2015). The ritualized mind alteration hypothesis of the origins and evolution of the symbolic human mind. *Rock Art Research*, 32(1), 90-97.
- Fuentes, A. (2009) "A new synthesis: Resituating approaches to the evolution of human behavior" *Anthropology Today*. 25, 3: 12-17
- García, D. (2016). Descripción de la variación morfológica del canal de parto en primates de géneros *Homo* y no-*Homo*. Ciudad de México: Escuela Nacional de Antropología e Historia.
- Gargett, R. (1997). Middle Paleolithic burial is not a dead issue: the view from Qafzeh, Saint-Césaire, Kebara, Amud, and Dederiyeh. *Journal of Human Evolution*. 37, 27-90.
- González-José, R., Escapa, I., Neves, W., Cúneo, R. y H. Pucciarelli. (2008). Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in *Homo* evolution. *Nature*, 453: 775-778.
- Gould, S. (2002). *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press.
- Harcourt-Smith, W., Throckmorton, Z., Congdon, K., Zipfel, B., Deane, A., Drapeau, M., Churchill, S., Berger, L. y DeSilva, J. M. (2015). The foot of *Homo naledi*. *Nature Communications*, 6, 8432.

Hawks, J., Elliott, M., Schmid, P., Churchill, S. E., de Ruiter, D. J., Roberts, E. M., Hilbert-Wolf, H., Garvin, H., Williams, S., Deleuzene, L., Feuerriegel, E., Randolph-Quinney, P., Kivell, T., Laird, M., Tawane, G., DeSilva, J., Bailey, S., Brophy, J., Meyer, M., Skinner, M., Tocheri, M., VanSickle, C., Walker, C., Campbell, T., Kuhn, B., Kruger, A., Tucker, S., Gurtov, A., Hlophe, N., Hunter, R., Morris, H., Peixotto, B., Ramalepa, M., van Rooyen, D., Tsikoane, M., Boshoff, P., Dirks, P. y Berger, L. (2017). New fossil remains of *Homo naledi* from the *Lesedi* Chamber, South Africa. *eLife*, 6, e24232.

Henshilwood, C y M. Curtis (2003). The Origin of Modern Human Behavior: Critique of the Models and Their Test Implications. *Current Anthropology*. 44 (5): 627–651.

Hull, D. (1977). The Ontological Status of Species as Evolutionary Units. *En Butts*, R. y Hintikka, J. (eds.) *Foundational Problems in the Special Sciences* (91-102). Dodrecht, Holanda: D. Reidel Publishing Company.

Joyce, R. (2001). Burying the Dead at Tlatilco: Social Memory and Social Identities. Special Issue: Social Memory, Identity, and Death: Anthropological Perspectives on Mortuary Rituals. *Archaeological Papers of the American Anthropological Association*. 10 (1), 12-26

Kivell, T., Deane, A., Tocheri, M., Orr, C., Schmid, P., Hawks, J., Berger, L. y Churchill, S. (2015). The hand of *Homo naledi*. *Nature communications*, 6, 8431.

- Klingenberg, C. (2008). Morphological integration and developmental modularity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 39, 115-132.
- Klingenberg, C. (2011) *MorphoJ*: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11: 353-357.
- Klingenberg, C. (2014). *MorphoJ* User Guide. *Recuperada de* [http://www.flywings.org.uk/MorphoJ\\_guide/frameset.htm?index.htm](http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_guide/frameset.htm?index.htm).
- Laird, M., Schroeder, L., Garvin, H., Scott, J., Dembo, M., Radovicic, D., Musiba, C., Ackermann, R., Schmid, P., Hawks, J., Berger, L. y D. de Ruiter. (2016). The skull of *Homo naledi*. *Journal of Human Evolution*, xxx: 1-24
- Larsen, C. S. (Ed.). (2010). *A companion to biological anthropology* (Vol. 20). John Wiley & Sons.
- Leakey, L., Tobias, P. y J. Napier (1964). A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Current Anthropology*, 6, 4 (Oct., 1965): 424-427
- Lieberman, D. E. (2011). Epigenetic integration, complexity, and evolvability of the head. *Epigenetics linking genotype and phenotype in development and evolution*. 16.
- Lordkipanidze, D., de León, M. S. P., Margvelashvili, A., Rak, Y., Rightmire, G. P., Vekua, A., & Zollikofer, C. P. (2013). A complete skull from *Dmanisi*, Georgia, and the evolutionary biology of early *Homo*. *Science*, 342(6156), 326-331.

- Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., de León, M. S. P., Zollikofer, C. P., Rightmire, G. P., ... & Bukhsianidze, M. (2007). Postcranial evidence from early *Homo* from *Dmanisi*, Georgia. *Nature*, 449(7160), 305.
- Marchi, D., Walker, C., Wei, P., Holliday, T., Churchill, S., Berger, L., y DeSilva, J. (2017). The thigh and leg of *Homo naledi*. *Journal of human evolution*, 104, 174-204.
- Marean, C., Spencer, L., Blumenschine, R. y S. Capaldo (1992). Captive Hyaena Bone Choice and Destruction, the Schlep Effect and Olduvai Archaeofaunas. *Journal of Archaeological Science*. 19, 101-121.
- Milton, K. (1981). Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *American Anthropologist*, 83(3), 534-548.
- Mitteroecker, P., & Huttegger, S. M. (2009). The concept of morphospaces in evolutionary and developmental biology: mathematics and metaphors. *Biological Theory*, 4(1), 54-67.
- Müller, G. B. (2007). Evo–devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature reviews genetics*, 8(12), 943.
- Neves, W. A., Bernardo, D. V., y Pantaleoni, I. (2017). Morphological affinities of *Homo naledi* with other Plio-Pleistocene hominins: a phenetic approach. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, (AHEAD), 0-0.
- Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., & Feldman, M. W. (2003). Niche construction: the neglected process in evolution (37). Princeton University Press.

- Petitt, P. (2011). *The Paleolithic Origins of Human Burial*. Estados Unidos: Routledge.
- Randolph-Quinney, P. S. (2015a). A new rising star: Biology and mortuary behavior of *Homo naledi*. *South African Journal of Science*, 111(9-10), 1-4.
- Randolph-Quinney, P. S. (2015b). The mournful ape: Conflating expression and meaning in the mortuary behaviour of *Homo naledi*. *South African Journal of Science*, 111(11-12), 1-5.
- Ruíz, P. (2016). *Estudios sobre integración morfológica para la modularidad craneal en homínidos*. Ciudad de México: Escuela Nacional de Antropología e Historia.
- Schroeder, L., Scott, J., Garvin, H., Laird, M., Dembo, M., Radovicic, D., Berger, L., de Ruiter, D. y R. Ackermann. (2016). Skull diversity in the *Homo* lineage and the relative position of *Homo naledi*. *Journal of Human Evolution*, xxx, 1-12.
- Schwartz, J. H., & Tattersall, I. (2002). The human fossil record. Vol. 1. Terminology and craniodental morphology of genus *Homo* (Europe). John Wiley & Sons.
- Schwartz, J. H., & Tattersall, I. (2005). The human fossil record, craniodental morphology of genus *Homo* (Africa and Asia) (Vol. 2). John Wiley & Sons.
- Shubin, N., Tabin, C., & Carroll, S. (2009). Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature*, 457(7231), 818-823.
- Skelton, R. R., & McHenry, H. M. (1992). Evolutionary relationships among early hominids. *Journal of Human Evolution*, 23(4), 309-349.

Strait, D. (2013) Human Systematics. *En* Begun, D. (Ed.), *A Companion to Paleoanthropology* (37-54). Chichester: Blackwell Publishing Ltd.

Sub commission on Quaternary Stratigraphy (s.f.), Formal subdivision of the Pleistocene Series/Epoch. *Recuperada de*  
<http://quaternary.stratigraphy.org/definitions/pleistocenesubdivision/>

Tattersall, I. (2004). Neanderthals and Modern Humans: An Ecological and Evolutionary Perspective. Finlayson, C. (ed.). Reino Unido: Cambridge University Press.

Thackeray, J. (2015). Estimating the age and affinities of *Homo naledi*. *South African Journal of Science*, 111: 11-12.

Val, A. (2016). Deliberate body disposal by hominins in the *Dinaledi* Chamber, Cradle of Humankind, South Africa? *J Hum Evol*, 96, 145-148.

Wiley, D., Amenta, N., Alcántara, D., Ghosh, D., Kil, Y., Delson, E., Harcourt-Smith, W., Rohlf, F., St. John, K. y B. Hamann. (2005). Evolutionary Morphing. *Proceedings of IEEE Visualization 2005*.

Williams, S., García-Martínez, D., Bastir, M., Meyer, M., Nalla, S., Hawks, J., Schmid, P., Churchill, S., Berger, L. R. (2017). The vertebrae and ribs of *Homo naledi*. *Journal of human evolution*, 104, 136-154.

Wood, B. y M. Collard. (1999). The Human Genus. *Science*, 284: 65-71.

Wood, B. y N. Lonergan. (2008). The hominin fossil record: taxa, grades and clades. Journal compilation, *Anatomical Society of Great Britain and Ireland*, 212: 354-376.

Zelditch, M., Swiderski, D., Sheets, H., y W. Fink. (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists, a primer*. Estados Unidos de América: Elsevier, Inc.

Zollikofer, C. P. (2012). Evolution of hominin cranial ontogeny. In *Progress in brain research* (195: 273-292). Elsevier.

---

## Glosario

---

**Alometría (ontogenética):** cambio en *shape* dependiente del tamaño [Zollikofer, C., 2012] (47, 120).

**Aloparentalidad:** situación en que los padres biológicos comparten la carga del cuidado de las crías con otros adultos del grupo [Dunsworth, H. y col., 2011] (59).

**Autapomofías:** caracteres biológicos innovadores que identifican a las varias ramas terminales del árbol de la vida [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (12, 15, 51).

**Bioarqueología:** estudio multidisciplinario de los restos humanos de contextos arqueológicos, especialmente en relación con el comportamiento mortuario, la organización social, la salud, la demografía, la historia de la población y las actividades humanas [Larsen, C., 2010] (9, 13, 21, 22, 109).

**Bipedestación facultativa:** capacidad de ejecutar la marcha bípeda, pero reteniendo cierta capacidad de desplazamiento arbóreo [Wood, B. y M. Collard, 1999] (105, 106, 118).

**Bipedestación obligada:** uso exclusivo de la marcha bípeda como estrategia de locomoción [*ibidem*] (105, 116, 118).

**Centroide:** punto en cuya posición resulta del promedio de las coordenadas de un conjunto de puntos [Zelditch, 2004] (86).

**Clado:** en un cladograma, subunidad de formada por un nodo o último ancestro común y cualquier número de ramificaciones para cada uno de los taxones

hermanos descendientes de éste [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (46, 109, 112, 114, 115, 117).

**Cladograma:** representación gráfica de las relaciones filogenéticas entre especies [ibidem] (46, 67, 114, 135).

**Covarianza:** medida de la asociación entre dos variables aleatorias dada por

$$s_{zy} = \left(\frac{1}{N-1}\right) \sum (x - \bar{x})(y - \bar{y}) \text{ [Zelditch, 2004] (84)}$$

**Demes:** Poblaciones locales [Wood, B. y N. Lonergan, 2008] que intercambian alelos [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (123, 126).

**Distancia de Procrustes:** la distancia lineal entre dos configuraciones de landmarks en un espacio de *shape* cuando, a fin de minimizar la suma de los cuadrados de las distancias de *landmarks*, éstas se centran, se rotan y se escalan. Puede ser parcial o completa dependiendo de si durante el escalamiento se permite que se estandarice o que varíe *centroid size* (la magnitud de la escala geométrica que es igual a la raíz de la suma de los cuadrados de las distancias de cada landmark al centroide) [Zelditch, 2004]. En Schroeder, L. y col, 2016 es utilizada como una medida de la disimilitud entre dos configuraciones (47, 48).

**Eigenvalores:** números que satisfacen  $S-\lambda I=0$ , cuya suma es la varianza total de los datos originales [ibidem] (84, 89, 90).

**Eigenvectores:** vectores distintos de cero que satisfacen  $(X-\lambda I)A=0$  y que en una matriz de varianza-covarianza constituyen las componentes principales [ibidem] (84).

**Encefalización:** incremento relativo del volumen del cerebro con respecto al tamaño corporal [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (7, 50, 52, 53, 58, 59, 60, 117, 124).

**Evolucionabilidad:** *“potencial intrínseco de un linaje dado de producir una variación fenotípica heredable”* [trad. Müller, 2007] (56).

**Epigenética (según Waddington, 1942):** *“el vasto conjunto de procesos mediante los cuales fenotipos alternativos [y] variables – celulares, anatómicos, fisiológicos [e], incluso, comportamentales – derivan de un genotipo dado”* [Lieberman, 2011] (55, 56)

**Exaptación:** cambio en la función de un carácter biológico previamente desplegado con una finalidad adaptativa dada que permite resolver un problema distinto [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (62).

**Flexión de la base craneal:** migración de la parte posterior del cráneo en sentido inferior y anterior [Skelton, R. y H. McHenry, 1992] (56, 66, 96, 97, 100, 139).

**Grado (adaptativo):** *“el alcance de un mismo estadio de la evolución que puede haberse logrado en diferentes [taxones]”* [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013: 465] (9, 12, 78, 87, 105, 106, 109, 110, 111, 112, 119, 129, 139).

**Globularidad craneal:** aumento volumétrico en la bóveda craneal sin importar *“vectores de cambio”* [Ruiz, P., 2016: 146] (58, 66, 67, 97, 100).

**Heterocronía:** retraso, anticipamiento o cambio del ritmo del desarrollo [Zollikofer, C., 2012] (54, 55).

**Heterotopía:** alteración de la distribución espacial del crecimiento [*ibidem*] (54).

**Hipodigma:** la muestra total de especímenes que se atribuye a esta especie [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (48, 120, 123, 125, 129).

**Homínido:** de *Hominidæ*, familia que reúne a todos los grandes simios [*ibidem*] (13, 42).

**Homología:** caracteres biológicos que se presentan de manera similar en dos o más especies, dado que tienen un origen evolutivo en común [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (32, 50, 53, 135, 136).

**Homoplasia:** caracteres similares que resultan de trayectorias evolutivas convergentes (también *analogía*) [*ibidem*] (135).

**Integración:** Interrelación y codependencia ontogenética entre módulos que se encuentran interconectados por medio de genes, la mecánica del desarrollo y relaciones espaciales [Lieberman, 2011; Zollikofer, C., 2012] (54, 56, 59).

**Landmarks:** puntos anatómicos discretos y homólogos que son colectados sobre la superficie de los especímenes y expresados matemáticamente por medio de coordenadas  $M$ -dimensionales, de manera que constituyen  $K$ filas de una matriz de  $K \times M$  elementos [Zelditch, 2004] (8, 47, 66, 69, 70, 80, 81, 83, 84, 85, 86, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 100, 120).

**Linaje:** unidad evolutiva que comprende un ancestro y sus descendientes [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (7, 66, 104, 105, 108, 109, 116, 117, 123, 126, 129, 131, 135, 137).

**Matriz de varianza-covarianza:** es una matriz simétrica construida a partir de la multiplicación de la matriz de datos por su traspuesta que contiene en su diagonal las varianzas y fuera de ésta las covarianzas entre los pares de datos [Zelditch, 2004] (84).

**Mesh:** nombre con el que se denomina a los modelos tridimensionales cuyos polígonos están compuestos de triángulos que integran una malla [Cignoni, P. y col., 2008] (68, 79, 80, 83).

**Monophyla (sing. monophylum):** linaje de organismos o conjunto de linajes que resultan de un único evento de especiación (el proceso responsable de la generación de nuevas especies) y, por tanto, comparten un ancestro común [Ereshefsky, 1992] (114, 116, 131, 134, 135, 138, 140).

**Morbidez:** “preocupación indagatoria con respecto al cuerpo lesionado, enfermo o muerto, no importando si deriva o no del deseo de comprender la naturaleza o la causa del fallecimiento de un individuo” [trad. Petitt, P., 2011: 8] (32, 33).

**Morfo-espacio:** espacio que relaciona y describe la *shape* de los especímenes, por ejemplo, el espacio bidimensional representado en el gráfico de dispersión de los puntajes de componentes principales [Mitteroecker, P. y S. Hutteger, 2009]. Típicamente, es un espacio euclidiano (no curvo) tangente al espacio de *shape* de Kendall, que es un espacio curvo de  $K \times M$  dimensiones (donde  $K$  representa el número de *landmarks* y  $M$  el número de dimensiones del objeto que se analiza, es decir, 2 o 3) que contiene el subconjunto de *shapes* que han sido centradas, rotadas y escaladas (habiéndose permitido que el *centroid size* varíe) de manera que se

minimice la suma del cuadrado de la distancia entre *landmarks* correspondientes con respecto a una referencia [Zelditch, 2004] (84, 87, 91).

**Mosaico (morfología):** confluencia de caracteres biológicos de naturaleza distinta [Berger, L. y col., 2015] (15, 50, 62, 65, 108, 127, 139).

**Neocórtex:** porción del tejido cerebral relacionada con las funciones cognitivas superiores [Dunbar, R., 2003] (62, 63)

**Olduvayense:** también llamado Modo 1, es una industria de origen africano caracterizada por herramientas líticas monofaciales de manufactura expeditiva [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (106).

**Panino:** grupo que comprende todas las especies del género *Pan*, tales como los chimpancés y los bonobos [*ibidem*] (13, 18, 65, 124).

**Parafiletismo:** condición de las categorías taxonómicas que dejan fuera a algún linaje proveniente del mismo clado [*ibidem*] (117, 136).

**Parsimonia, principio de:** “*la suposición de que la filogenia preferida (técnicamente, el cladograma preferido [...]) es aquella que requiera un menor número de transformaciones evolutivas*” [trad. Strait, D., 2013: 38] (105, 112, 135).

**Pedomorfismo:** retención de características infantiles en los adultos [Zollikofer, C., 2012] (55).

**Platimeria:** Aplanamiento en sentido anteroposterior del fémur proximal relacionado con la tracción de los músculos glúteos [Capasso, L., 2001]. Este carácter se encuentra presente en algunos *H. erectus* [Marchi y col., 2016] (19).

**Pleistoceno temprano:** según la Comisión Internacional de Estratigrafía, subdivisión informal de la serie (época) del Pleistoceno correspondiente a los pisos (edades) Gelasiense y Calabriense entre los 2.588 y los 0.781Ma AP. Es seguida por el Pleistoceno medio, que termina hacia los 0.126Ma AP [Sub commission on Quaternary Stratigraphy, *s.f.*] (105).

**Polifiletismo:** condición de una categoría taxonómica que reúne linajes que no comparten un mismo ancestro común [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (114, 1115, 117, 136).

**Postcráneo:** dicese de los elementos de esqueleto exceptuando el cráneo, la mandíbula y los dientes [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (13, 15, 17, 27, 50, 51, 52, 71, 74, 75, 107, 108, 109, 116, 118, 123, 127, 139).

**Prognatismo:** ubicación anterior de la arcada dental y la mandíbula, se opone al *ortognatismo* que es el posicionamiento inferior y posterior [Skelton, R. y H. McHenry, 1992] (65, 73, 77, 97, 100, 122, 139).

**Puntajes de componentes principales (*PC scores*):** valores que representan la distancia de una determinada matriz de coordenadas de landmarks de la matriz que representa la *shape* promedio en dirección de las componentes principales del gráfico de dispersión [Zelditch, 2004] (84, 85, 89, 91, 98, 99, 111, 113, 121, 139).

**Selección natural:** reproducción diferencial de los organismos debida a su aptitud [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (11, 52, 54, 56, 60, 132, 133).

**Semilandmarks:** *landmarks* definidos con base en su posición sobre una curvatura, una cresta o una superficie del espécimen (véase landmarks) [Zelditch, 2004] (81).

**Shape:** información geométrica restante cuando se ha eliminado el efecto de la traslación, la rotación y la escala [*ibidem*] (9, 68, 83, 84, 85, 86, 88, 89, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 98, 100, 101, 102, 103, 110, 118, 119, 120, 124, 125, 135, 139).

**Sinapomorfías:** caracteres biológicos compartidos con otros taxones [Cela-Conde, C. y F. Ayala, 2013] (12).

**Variación interespecífica:** diferencias observadas (en este caso) en los fenotipos de miembros de especies diferentes [*ibidem*] (15).

**Variación intraespecífica:** diferencias observadas (en este caso) en los fenotipos de los organismos asignados a una misma especie [*ibidem*] (15).

**Varianza:** el promedio del cuadrado de las diferencias entre cada observación y la media [Madrigal, L., 2012] (84).

**Zona adaptativa:** noción cercana a la “meseta adaptativa” de Sewall Wright, una “formación” en el “paisaje” adaptativo indicativa de la ocupación de un conjunto de organismos de una situación ecológica distinta de la de otros grupos [Wood, B. y M. Collard, 1999] (106, 117, 119).