

Les adaptacions que ens han fet humans. Morfologia

David M. Alba¹ i Sergio Almécija^{1,2,3}

¹ Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici ICTA-ICP, c. Columnes s/n, Campus de la UAB, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona

² Division of Anthropology, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, Nova York, NY 10024, EUA

³ New York Consortium in Evolutionary Primatology, Nova York, NY 10024, EUA

Correspondència: david.alba@icp.cat, salmecija@amnh.org

DOI: 10.2436/20.1501.02.203

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>

Rebut: 30/01/2021

Acceptat: 08/04/2021

Resum

Els humans compartim moltes característiques morfològiques amb els grans antropomorfs actuals, però també presentem característiques úniques relacionades amb el bipedisme habitual, la manipulació, la cognició, la dieta, i el comportament sociosexual. Darwin inferí que aquestes característiques estaven relacionades, però no en pogué determinar l'ordre d'aparició. Actualment, les dades moleculars indiquen que els humans i els ximpanzés vam divergir aproximadament fa 9-7 milions d'anys. Però és impossible reconstruir-ne el darrer ancestre comú sense l'ajut del registre fòssil. L'evidència disponible suggereix que era arborícola i tenia un pla corporal ortògrad, unes proporcions de la mà similars a les humanes, i una intel·ligència i una cultura comparables a les dels ximpanzés. Les adaptacions més antigues del llinatge humà estan relacionades amb el bipedisme, la manipulació, i la reducció del dimorfisme sexual. Tanmateix, la majoria d'adaptacions al bipedisme habitual no apareixen fins més tard en els australopitecs. No és fins a l'origen d'*Homo* que apareixen la majoria d'adaptacions dels humans actuals, relacionades amb l'ús i fabricació habitual d'indústria lítica, el consum de carn, i una cognició més avançada.

Paraules clau: evolució humana, hominins, paleoantropologia, adaptació, anatomia comparada.

Abstract

Humans share many morphological features with living great apes but also display unique characteristics related to habitual bipedalism, manipulation, diet, cognition, and sociosexual behavior. Darwin inferred that all these features were interrelated but could not determine their order of appearance. Currently, molecular data indicate that humans and chimpanzees diverged approximately 9–7 million years ago. However, it is impossible to reconstruct their last common ancestor without the aid of the fossil record. Available evidence suggests that it was arboreal and possessed an orthograde body plan, human-like hand proportions, and chimpanzee-like intelligence and culture. The earliest adaptations of the human lineage are related to bipedalism, manipulation, and a reduction of sexual dimorphism. However, most adaptations to habitual bipedalism do not appear until later in australopiths. It is not until the origin of *Homo* that most adaptations of extant humans appear, being related to habitual stone tool use and tool making, meat consumption, and more advanced cognition.

Keywords: human evolution, hominins, paleoanthropology, adaptation, comparative anatomy.

Introducció

«[L]a diferència mental entre l'home i els animals superiors, tot i ser tan gran, ho és més en nivell que no pas en característiques. [...] A quina edat el nadó adquireix el poder d'abstracció, o la consciència pròpia, que el fa reflexionar sobre la seva existència? No hi ha resposta i tampoc no n'hi ha pel que fa a l'escala orgànica ascendent.» (Darwin, 1871: 105-106)

El concepte d'adaptació

El concepte «adaptació» sovint s'aplica a qualsevol característica que duu a terme una determinada funció i confereix un avantatge en termes evolutius, de manera que hom infereix que ha evolucionat mitjançant selecció natural. Això exclou els caràcters ecofenotípics —respostes plàstiques no determinades genèticament—, els caràcters que han evolucionat per deriva genètica, i

també els subproductes de la selecció sobre altres caràcters (Gould, 2002). Tanmateix, dur a terme una determinada funció no és condició suficient per parlar d'adaptació (Gould, 2002): distingim entre adaptacions (seleccionades per dur a terme la seva funció actual) i exaptacions (originades per un altre motiu i posteriorment cooptades per a la seva funció actual). Fins i tot quan podem determinar la funció actual d'una determinada característica, resulta difícil identificar les adaptacions, perquè al llarg de l'evolució les estructures sovint adquireixen noves funcions.

La relació entre forma i funció

La morfologia funcional intenta discernir les relacions entre la forma i la funció de les estructures anatòmiques, la qual cosa és força complicada. L'anatomia comparada entre grups actuals representa una primera

aproximació que, combinada amb dades filogenètiques, permet inferir morfotips ancestrals. Però calen estudis sobre el comportament, la fisiologia i la biomecànica per testar les hipòtesis morfofuncionals i, així, proposar hipòtesis adaptatives sobre les pressions de selecció originals. Només així podem argumentar de manera raonable que una determinada característica sigui una adaptació a una determinada funció.

Paleobiologia

Els organismes actuals només proporcionen un coneixement parcial de la història evolutiva i, sovint, no permeten distingir les adaptacions de les exaptacions. Per fer-ho, cal recórrer al registre fòssil, que malgrat les nombroses limitacions és l'únic que proporciona un accés directe al temps pregon. Per acceptar hipòtesis adaptatives al registre fòssil, cal que hi hagi

una concordança històrica entre un determinat caràcter i la funció que se li atribueix. Sovint, el registre fòssil indica que certes característiques van aparèixer per dur a terme funcions diferents de les actuals. A continuació, repassarem les principals característiques dels humans actuals i, amb l'ajut del registre fòssil, intentarem destriar quines són les principals adaptacions morfològiques al llarg de l'evolució humana.

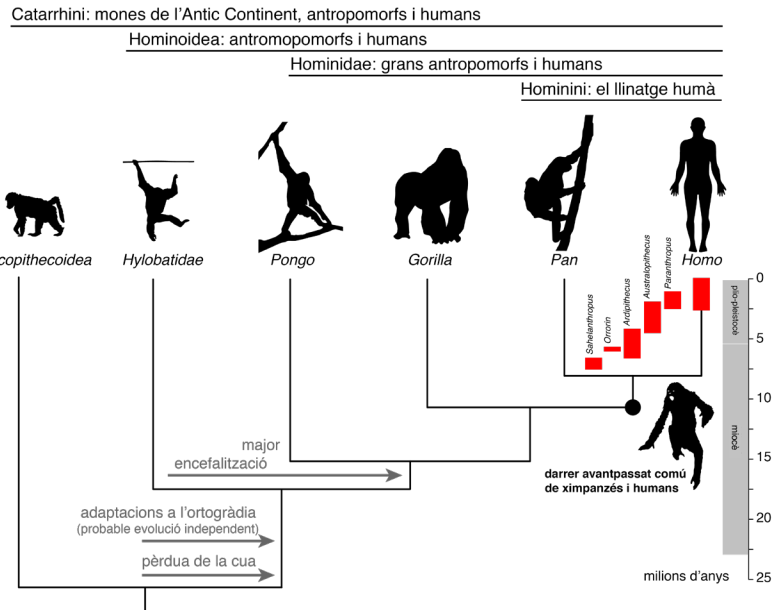
Els primats humans

Destriant el gra de la palla

L'ésser humà (*Homo sapiens*) és el resultat d'un llarg procés evolutiu i, per tant, un mosaic de característiques morfològiques aparegudes en diferents moments de la història de la vida. Algunes són compartides amb tots els vertebrats, els mamífers, els primats i, així, successivament fins a arribar als nostres parents més propers, els grans antropomorfs (orangutans, goril·les i ximpanzés). Tant els trets primitius compartits amb parents més o menys llunyans com els compartits amb representants extints exclusius del llinatge humà poden ser adaptacions. Però quan ens preguntem què ens fa humans, ens referim a aquells caràcters derivats que ens distingeixen dels nostres parents més propers i que representen adaptacions del llinatge humà.

Els parents més propers dels humans

Les relacions filogenètiques dels humans amb els grans antropomorfs actuals foren controvertides durant molt de temps. Inicialment, Darwin evità discutir l'origen de l'ésser humà, però ara fa cent cinquanta anys hi dedicà tot un llibre (Darwin, 1871). Durant més d'un segle les restes paleontològiques no permeteren esclarir aquesta qüestió, i durant molt de temps hom considerà que els goril·les i els ximpanzés estaven més estretament emparentats entre si que no pas amb els humans. Tanmateix, els estudis moleculars han confirmat que els humans i els ximpanzés vam compartir un darrer avantpassat comú (DAC) durant el miocè superior, fa uns 9-7 milions d'anys (Ma) (Moorjani *et al.*, 2016). Actualment, la majoria d'autors (Alba, 2012) classifiquen els humans i els grans antropomorfs en una única família (homínids en sentit ampli; Figura 1) dins de la superfamília dels hominoïdeus, tot distingint-hi el llinatge dels grans antropomorfs africans i els humans (subfamília homínids) i, dins d'aquests, el llinatge humà (tribu homínids), mentre que el terme *humans* fa referència a qualsevol espècie del gènere *Homo*.



↑ Figura 1. Arbre filogenètic esquemàtic dels primats hominoïdeus actuals i rang cronostratigràfic aproximatiu dels gèneres d'homínids. La manca de cua externa i l'ortogràdia són algunes de les característiques —entre moltes d'altres— que els humans compartim amb els nostres parents actuals més propers.

El darrer ancestre comú de ximpanzés i humans

Reconstruir el DAC entre ximpanzés i humans, que representa el punt de partida de l'evolució humana, és essencial per entendre les primeres adaptacions del llinatge humà. Alguns autors consideren que els ximpanzés representen una bona aproximació al morfotip ancestral (Wrangham i Pilbeam, 2001), de manera que el bipedisme hauria evolucionat a partir d'un ancestre semiterrestre que caminava sobre els artells. Malauradament, el registre fòssil dels grans antropomorfs africans és virtualment inexistent, però el registre fòssil dels antropomorfs miocens mostra inequívocament que els morfotips ancestrals no es poden reconstruir només a partir de les espècies actuals, perquè nombroses característiques han evolucionat en paral·lel (Alba, 2012). Aquest podria ser el cas de la locomoció sobre els artells en goril·les i ximpanzés, així que, en comptes d'assumir que els ximpanzés són una «màquina del temps» (Wrangham i Pilbeam, 2001), és preferible considerar tota la informació disponible dels antropomorfs i els homínids del miocè.

Principals adaptacions del llinatge humà

Podem agrupar les principals adaptacions dels humans en cinc complexos morfofuncionals:

locomoció bípeda; manipulació refinada i fabricació d'instruments; elevada encefalització amb capacitats cognitives i culturals avançades; aparell masticatori reduït i dieta omnívora, i dimorfisme sexual reduït relacionat amb el comportament sociosexual. Darwin (1871) concloué que el bipedisme s'hauria originat en el marc d'un complex adaptatiu que també inclouria l'elevada encefalització, la fabricació d'estrís i la reducció de les canines. El bipedisme hauria alliberat les mans, i això hauria permès utilitzar i fabricar instruments, els quals haurien reemplaçat les canines com a arma, tot conduint a un cicle de retroalimentació que hauria desembocat en la cultura humana i, en darrera instància, la civilització. Nogensmenys, hom ha discutit a bastament l'ordre d'aparició i, en particular, el valor adaptatiu original d'aquestes característiques. A continuació, ens fixarem en la informació que proporciona el registre fòssil (Figura 1), i especialment els homínids més primerencs del miocè superior —*Sahelanthropus* (~7 Ma), *Orrorin* (~6 Ma) i *Ardipithecus* (~5,8-4,4 Ma; Figura 2c)—, els quals precediren la posterior aparició dels australopitecs (*Australopithecus* i *Paranthropus*; Figura 2d) i, finalment, els humans (*Homo*; Figura 2e).

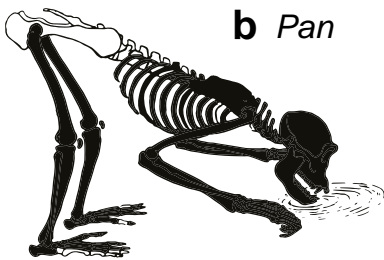
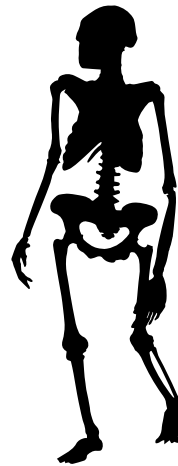
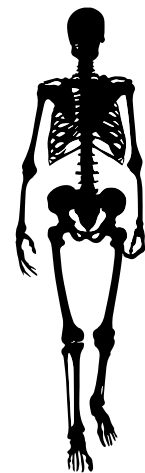
Locomoció

Com la resta dels hominoïdeus actuals, els éssers humans som, de bell antuvi, uns peculiars simis erectes i escuats. En els antropoïdeus es distingeixen dos tipus principals de comportaments locomotors: pronògrads, en suports (sub)horizontals amb el tronc aproximadament horitzontal i les extremitats en compressió, i ortògrads (o antipronògrads), amb el tronc vertical i les extremitats sovint en tensió. Tots els hominoïdeus actuals presenten un pla corporal ortògrad —adequat per dur a terme comportaments antipronògrads (grimpada vertical, suspensió, locomoció sobre els artells i bipedisme)—, a més de manca de cua externa i tota una sèrie de característiques del colze i del canell (Ward, 2015). Per tant, les formes actuals suggereixen que el DAC dels hominoïdeus seria un primat ortògrad grimpador i suspensor, però el fet que tots els antropomorfs actuals siguin en certa manera grimpadors i suspensors no permet esclarir si l'ortogràdia s'originà com una adaptació a un comportament o l'altre. En canvi, el registre fòssil indica que l'evolució de l'aparell locomotor es produí en mosaic, i que la pèrdua de la cua (Figura 1) fou una de les primeres

característiques que evolucionà (Kelley, 1997; Ward, 2015). A més, el registre fòssil mostra inequívocament que l'ortogràdia hauria evolucionat diverses vegades en paral·lel i que seria una adaptació a la grimpada vertical, posteriorment cooptada en diversos llinatges per a la suspensió (Alba, 2012; Ward, 2015). Malgrat la minsa evidència disponible, els hominins del miocè superior es consideren bípedes ocasionals (Harcourt-Smith, 2015). La posició anterior del forat magne en *Sahelanthropus* s'ha interpretat com una adaptació al bipedisme, però l'evidència postcranial suggereix el contrari (Macchiarelli *et al.*, 2020) i les restes postcranials d'*Ardipithecus kadabba* (5,8–5,2 Ma) són massa escadusseres per arribar a conclusions definitives (Harcourt-Smith, 2015). En canvi, el fèmur d'*Orrorin* suggereix que ja seria un bípede més o menys habitual (Almécija *et al.*, 2013), tot i la retenció de capacitats grimpadores (Senut *et al.*, 2001; Almécija *et al.*, 2013). En els *Ardipithecus ramidus* (4,4 Ma; Figura 2c), la morfologia de la pelvis i del peu indiquen també una adaptació incipient al bipedisme (White *et al.*, 2009; Harcourt-Smith, 2015), si bé més primitiu que el dels australopitecs (amb el dit gros encara abduït).

A més, l'*Ardipithecus* suggereix que el bipedisme no hauria evolucionat a partir d'un avantpassat semiterrestre que caminava sobre els artells, sinó essencialment arbori (White *et al.*, 2009). No hi ha motius per pensar que l'*Ardipithecus* no fos un grimpador ortògrad (Harcourt-Smith, 2015), que als arbres hauria emprat postures tant ortògrades com pronògrades, de manera similar a grans antropomorfs del miocè com el *Pierolapithecus* (Alba, 2012).

Per tant, és probable que el DAC presentés un pla corporal ortògrad, posteriorment cooptat per caminar sobre els artells en els ximpanzés i per caminar bípedament en els hominins. Tots dos tipus de locomoció són adaptacions a noves maneres d'explotar el medi: el primer, és un compromís entre la locomoció arbòria i la terrestre, mentre que el bipedisme representa una major especialització a la terrestre per explotar recursos tròfics en ambients forestals més oberts. L'evolució de cap d'aquests dos tipus de locomoció no tindria sentit a partir d'un ancestre pronògrad —i, ateses les similituds funcionals entre la grimpada i el bipedisme, un antropomorf ortògrad grimpador no hauria necessitat gaires modificacions anatòmiques per moure's

a *Macaca*b *Pan*c *Ardipithecus*d *Australopithecus*e *Homo sapiens*

† Figura 2. (a-b) Siluetes de l'esquelet d'un macaco (a) i d'un ximpanzé (b) en una postura similar per il·lustrar les diferències entre el pla corporal pronògrad i ortògrad, respectivament; redibuixades a partir de la figura 28 de Schultz (1969). (c-e) Siluetes de l'esquelet d'*Ardipithecus ramidus* (c: ARA-VP-6/500, atribuït a una femella), la reconstrucció de l'esquelet d'*Australopithecus afarensis* (b: AL 288-1, «Lucy»), i un ésser humà actual (c). Tots els esquelets estan dibuixats aproximadament a la mateixa escala. El pla corporal ortògrad, característic de tots els hominoïdeus actuals, es caracteritza per un tòrax més ample i som, i una regió lumbar més curta i rígida, entre altres característiques. És probablement una adaptació a la grimpada vertical, que fou cooptada posteriorment per dur altres tipus de comportaments locomotors, entre els quals el bipedisme. L'*Ardipithecus* probablement era ortògrad i presenta alguns caràcters indicatius de bipedisme, però està mancat de la majoria d'adaptacions a un bipedisme terrestre habitual. Aquestes adaptacions són presents en els australopitecs, que tanmateix, i a diferència dels humans, retenen caràcters indicatius de cert grau de locomoció arbòria.

bípedament per terra. Malgrat que l'ortogràdia no sigui una adaptació (sinó una exaptació) al bipedisme, al llarg de l'evolució dels homínids s'hi haurien superposat múltiples adaptacions secundàries posteriors (Harcourt-Smith, 2015), com el dit gros del peu alineat amb la resta de dits o el genoll situat més a prop del centre de gravetat. Moltes d'aquestes característiques estan ja ben documentades poc abans de fa 4 Ma en el gènere *Australopithecus*, que ja seria un bípede terrestre habitual (Ward, 2015), tot i retenir característiques primitives indicatives de locomoció arbòria. Malgrat això, no trobaríem un bipedisme terrestre pràcticament obligat fins a l'aparició d'*Homo erectus* (en sentit ampli) a l'Àfrica, fa poc menys de 2 Ma (Harcourt-Smith, 2015).

Manipulació

L'adaptació al bipedisme terrestre habitual comportà l'especialització del peu com a òrgan propulsor i la progressiva alliberació de la mà de les funcions locomotores. Els humans tenim una mà més curta, amb falanges menys corbades i un polze relativament més llarg i robust, que els ximpanzés (Almécija *et al.*, 2015; Figura 3). Mentre que la mà llarga dels ximpanzés funciona com un ganxo prensor durant la grimpada vertical i la suspensió, les proporcions de la mà humana permeten dur a terme una pinça de precisió «polpa amb polpa» entre el polze i la resta de dits (Napier, 1993; Alba *et al.*, 2003; Almécija *et al.*, 2010; Almécija i Sherwood, 2017; Figura 4). És molt

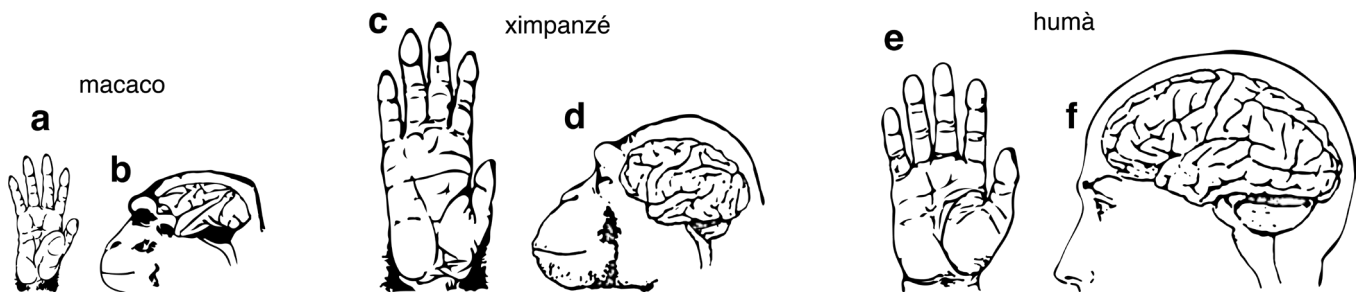
poc probable que la pinça de precisió sigui una adaptació a la fabricació d'estrils lítics, perquè els australopitecs de fa 3,3 Ma ja presentaven unes proporcions de la mà similars a les dels humans moderns (Alba *et al.*, 2003; Almécija i Sherwood, 2017), amb anterioritat al registre més antic d'eines lítiques indubtables fa uns 2,6 Ma. És incert si aquestes eines de pedra foren produïdes per australopitecs, però la fabricació sistemàtica d'indústria lítica no es generalitzà fins fa uns 2 Ma (Panger *et al.*, 2002), després de l'aparició del gènere *Homo*.

Relaxades les pressions de selecció locomotores sobre la mà, a causa de la progressiva adaptació al bipedisme terrestre, la selecció natural hauria optimitzat l'anatomia de la mà per a la manipulació (Alba *et al.*, 2003). Tanmateix, tant les proporcions de la mà d'*Ardipithecus* com les dels gorilles (més similars a les dels humans) suggereixen que el DAC, així com la majoria d'antropomorfs miocens, hauria presentat una mà curta amb un polze relativament llarg (Almécija *et al.*, 2015). La mà llarga dels ximpanzés i dels orangutans s'hauria originat independentment per adaptació a comportaments suspensors (Almécija *et al.*, 2015) i, per tant, el fet de tenir un polze relativament llarg no seria una adaptació, sinó una exaptació, a la fabricació d'estrils de pedra. Però a diferència dels grans antropomorfs miocens, tant l'*Orrorin* com l'*Australopithecus* ja presenten una morfologia de falange distal del polze relacionada amb una pinça de precisió polpa amb polpa (Almécija *et al.*, 2010; Almécija i Sherwood,

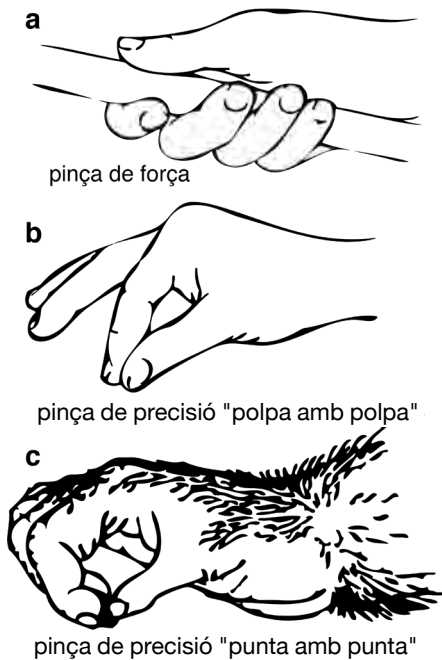
2017). Per tant, l'adopció d'un bipedisme terrestre incipient ja hauria permès l'adquisició de determinades adaptacions a la manipulació refinada en els homínids més primerencs (Almécija *et al.*, 2010). Això podria haver permès als australopitecs fabricar estrils amb materials orgànics (Panger *et al.*, 2002) o, fins i tot, fabricar eines lítiques ocasionalment. Tanmateix, no seria fins a partir de l'origen del gènere *Homo*, amb l'adopció d'un bipedisme terrestre gairebé obligat, que altres característiques de la mà humana —la robustesa del polze i les articulacions dels dits— haurien aparegut com una adaptació a la fabricació d'indústria lítica.

Cognició i història vital

La fabricació d'instruments també està relacionada amb la possessió de determinades capacitats cognitives, reflectides en la mida enorme del nostre cervell (Figura 3) —especialment del neocòrtex (Almécija i Sherwood, 2017)— i que comporta la possessió d'una caixa craniana desproporcionadament gran. El registre fòssil mostra un increment notable de la capacitat craniana al llarg del temps, sobretot durant l'evolució del gènere *Homo* en els darrers 2 Ma. Un cervell més gran és avantatjós per processar més informació, però també metabòlicament molt car de mantenir (Aiello i Wheeler, 1995). Per tant, al llarg de l'evolució s'estableix un equilibri entre les constriccions energètiques i els requeriments cognitius d'un determinat nínxol ecològic. Un simple quocient entre la



† Figura 3, Proporcions de la mà (a, c, e) i mida del cervell (b, d, f). Les mans han estat redibuixades a partir de la figura 5 de Schultz (1968), mentre que els caps amb cervell ho han estat a partir de la figura 1 de Huble (1979). Totes les figures estan aproximadament a la mateixa escala. Les proporcions de la mà dels ximpanzés (amb un polze relativament curt i la resta de dits allargats), que no permeten realitzar una pinça de precisió polpa amb polpa (vegeu la Figura 4), probablement són derivades amb relació a la condició ancestral del darrer ancestre comú amb els humans. Aquests ancestres presenten unes proporcions més primitives que no representen una adaptació, sinó una exaptació, a la fabricació d'indústria lítica. Els homínids més primitius presenten algunes adaptacions a una manipulació refinada a causa de l'alliberament de les funcions locomotores de la mà, mentre que la resta d'adaptacions a la fabricació intencional d'eines de pedra no van evolucionar fins a l'adquisició d'unes capacitats cognitives més avançades en els primers humans. De fet, la fabricació d'eines de pedra està tant o més relacionada amb les capacitats cognitives que no pas amb les aptituds manipulatives. Els ximpanzés, com la resta de grans antropomorfs actuals, presenten un cervell més gran (amb relació a la mida del cos) i unes capacitats cognitives superiors a les mones, però molt menors que no pas els humans.



.....
 † Figura 4. Pinça de força (a) i de precisió (b) en un humà comparades amb una pinça de precisió realitzada per un ximpanzé. El fet de presentar un polze llarg amb relació a la resta de dits permet als humans de dur a terme una pinça de precisió polpa amb polpa (b). En canvi, el polze comparativament curt (amb relació a la resta dels dits) obliga els ximpanzés a realitzar altres tipus de pinça de precisió (v. gr., punta amb punta) no tan efectives (c). Els dos primers panells (a, b) han estat redibuixats a partir de les figures 28a i 24 de Napier (1993), mentre que el tercer panell (c) s'ha redibuixat a partir de la figura 6 de Christel (1993). Les imatges no estan a la mateixa escala.

mida del cervell i la mida del cos no serveix per descriure la relació entre totes dues variables, perquè les espècies més grans tenen cervells més petits en termes relatius. Però hi ha procediments matemàtics per comparar adequadament la mida relativa del cervell —o «encefalització»— entre espècies. L'encefalització està ben correlacionada amb les capacitats cognitives dels diversos grups de primats; en particular, els grans antropomorfs actuals són més encefalitzats que les mones i els petits antropomorfs, en consonància amb unes capacitats cognitives més desenvolupades (Alba, 2010). Els estudis d'encefalització en hominoïdeus fòssils indiquen, a més, que els grans antropomorfs del miocè superior ja eren tan encefalitzats com els actuals i que, per tant, el DAC dels homínids ja presentava unes capacitats cognitives més avançades que els hominoïdeus anteriors (Alba, 2010). La major encefalització i intel·ligència dels grans

antropomorfs s'ha relacionat amb una història vital particularment lenta, i les dades paleohistòriques indiquen que els hominoïdeus del miocè ja mostraven, com els hilobàtids, una història vital més lenta que no pas les mones actuals (Kelley, 1997). Tot plegat suggereix que l'increment d'encefalització en els grans antropomorfs estigué precedit —i segurament només fou possible— gràcies a l'adquisició prèvia d'una història vital particularment lenta.

L'*Ardipithecus* no hauria sigut més encefalitzat que els grans antropomorfs actuals, mentre que els australopitecs sí que podrien mostrar un cert increment de l'encefalització (Alba, 2010), tal vegada relacionat amb habilitats cognitives i capacitats culturals més desenvolupades. Tanmateix, l'increment d'encefalització més significatiu no s'hauria produït fins a l'aparició del gènere *Homo*, seguit de posteriors increments en diverses espècies humanes durant el plistocè (Alba, 2010). És difícil determinar quines capacitats selectives foren objecte de selecció natural, però s'observa una relació temporal estreta entre els increments d'encefalització i els avenços tecnològics. Al seu torn, la morfologia dels motllos interns de la caixa craniana suggereix que els australopitecs ja mostraven una reorganització cortical important abans de l'increment d'encefalització associat a l'*Homo* (Almécija i Sherwood, 2017). En canvi, la reorganització del lòbul frontal no es trobaria fins a les primeres espècies d'*Homo*, i no seria fins a l'*H. erectus* que trobaríem una configuració endocranial més similar a la dels humans actuals. Els humans moderns presentem una història vital peculiar, lenta però amb un deslletament precoç i amb el creixement del cervell perllongat molt més enllà del final de la infantesa (Kelley i Bolter, 2013). Els estudis paleohistòrics de les dents suggereixen que els australopitecs, malgrat un possible increment de l'encefalització, presentaven encara una història vital comparable als grans antropomorfs actuals (Kelley i Bolter, 2013). En canvi, l'*H. erectus* ja seria més similar als humans actuals, i a partir de fa 1 Ma les espècies humanes extintes ja presentarien un patró de desenvolupament dental tan lent com els humans actuals (Kelley i Bolter, 2013). El fet que els successius increments d'encefalització precedissin l'adquisició d'un patró de maduració humà suggereix que la millora de les capacitats cognitives hauria desembocat —via reducció de la mortalitat—

en un reajustament de la història vital, i no a l'inrevés.

Dieta

El crani dels humans actuals no només és molt derivat a causa d'una reorganització de la base del crani —relacionada amb el bipedisme— i a l'increment desproporcionat de la caixa craniana —a causa de l'elevada encefalització—, sinó també a la reducció de l'aparell masticatori —relacionada amb la dieta. L'*Ardipithecus* presenta una configuració facial lleugerament més derivada que els grans antropomorfs i una morfologia dental generalitzada, que suggereix una dieta menys especialitzada en el consum de fruits madurs que en els ximpanzés (White *et al.*, 2009). En canvi, l'aparell masticatori dels australopitecs es caracteritza per la possessió de mandíbules robustes, esmalt gruixut, i dents postcanines desproporcionadament grosses (Grine i Daegling, 2017). La morfologia de l'aparell masticatori dels australopitecs (especialment el gènere *Paranthropus*) sembla més adaptada que la de l'*Ardipithecus* al consum d'aliments durs, resistents i/o abrasius (Grine i Daegling, 2017). Tanmateix, sovint no hi ha una correspondència estreta entre la morfologia dental i la dieta (Grine i Daegling, 2017), de manera que per inferir la dieta en les espècies fòssils són importants els estudis de microdesgast i de composició isotòpica de l'esmalt, que permeten inferir què menjava realment una espècie. Segons aquestes dades, l'*Ardipithecus* hauria consumit un espectre més ampli de recursos tròfics que no pas els ximpanzés (White *et al.*, 2009), mentre que els *Australopithecus* més antics no mostren diferències rellevants respecte dels *Ardipithecus* o els grans antropomorfs africans (Grine i Daegling, 2017). No és fins a partir de fa uns 3,5 Ma que trobem una major diversitat de dieta en els homínids, que hauria permès als australopitecs explotar amb èxit ambients més oberts i àrids que no pas els ximpanzés (Grine i Daegling, 2017).

En canvi, les dents més petites d'*Homo* s'han de relacionar amb un increment del processament extraoral dels aliments gràcies a la fabricació d'indústria lítica, de manera que els primers representants del gènere *Homo* haurien explotat un major ventall de recursos tròfics, incloent-hi el consum de carn i moll de l'os (Thompson *et al.*, 2019). De fet, l'*H. erectus* presenta ja tota una sèrie de canvis anatòmics (mida corporal més gran i major

encefalització) que s'han relacionat amb un major consum de carn (Milton, 1999). Aquest canvi en la dieta hauria alliberat les constriccions energètiques que impedièen el manteniment d'un cervell tan gran (Aiello i Wheeler, 1995; Milton, 1999), no necessàriament mitjançant el consum d'aliments més energètics, sinó més nutritius i fàcils de digerir (Milton, 1999). A partir de l'*H. erectus*, el consum de carn hauria garantit la demanda proteica i de micronutrients, i alhora hauria permès maximitzar el consum de productes vegetals altament energètics, com els fruits madurs (Milton, 1999). Això hauria propiciat l'increment d'encefalització i hauria originat un nou cicle de retroalimentació positiva entre la intel·ligència, la cultura material i la reducció de la mortalitat.

Comportament sociosexual

Entre les característiques més definitòries dels hominins hi trobem la reducció de la mida i el dimorfisme sexual de les canines, amb la consegüent pèrdua del complex d'esmolament de la canina superior (White *et al.*, 2009; Plavcan, 2012). El grau de dimorfisme sexual es relaciona amb el sistema social i el tipus d'aparellament (Plavcan, 2012), com ja notà Darwin (1871), el qual ho atribuï a la selecció sexual. En les femelles de primats, es manifesta sobretot a través de la selecció de parella, mentre que en els mascles són més rellevants els comportaments agonístics per aparellar-se, en funció de l'estructura social (Plavcan, 2012). Hom esperaria que les espècies monògames i poliàndriques no presentessin dimorfisme en la mida de la canina o del cos, i que les espècies poliginiques tinguessin els nivells més elevats. Tanmateix, un determinat grau de dimorfisme no es pot associar inequívocament amb un sistema social i/o un tipus d'aparellament determinat, perquè el dimorfisme depèn també de la selecció diferencial en mascles i femelles per separat (Plavcan, 2012). El patró de dimorfisme sexual dels humans actuals és únic entre els primats, i combina un gran nombre de caràcters sexuals secundaris (*v. gr.*, mamelles inflades en les femelles, i major robustesa esquelètica i musculatura en els mascles) amb un baix dimorfisme de les canines i la mida del cos. La base selectiva d'aquest patró de dimorfisme és poc clara. La majoria de caràcters sexuals secundaris podrien ser deguts a la selecció de parella per part de tots dos sexes, mentre que les diferències de mida corporal i de musculatura podrien estar relacionades amb la

competició entre els mascles per accedir a les femelles. Això estaria d'acord amb el fet que, en la majoria de societats humanes, s'estableixen vincles de parella estables però el sistema d'aparellament més freqüent és una monogàmia seriada amb cert grau de poliginia (Plavcan, 2012).

El registre fòssil indica que la mida de les canines podria haver-se començat a reduir molt aviat durant l'evolució humana (Senut *et al.*, 2001; Brunet *et al.*, 2002; White *et al.*, 2009). De fet, en l'*Ardipithecus* la canina superior ja és pràcticament monomòrfica i incisiviforme, així com en els australopitecs, i s'ha perdut el complex d'esmolament de la canina (White *et al.*, 2009). La reducció de les canines indicaria baixos nivells de competició entre els mascles, però a partir de l'aparent baix nivell de dimorfisme de la mida corporal també s'ha hipotitzat que l'*Ardipithecus* presentaria un sistema d'aparellament monògam amb establiment de vincles estables (White *et al.*, 2009). Això és molt discutible, perquè el factor més determinant del dimorfisme de les canines és el nivell de competició entre mascles (Plavcan, 2012), no pas el sistema d'aparellament, i algunes espècies promíscues i poliginiques també presenten poc dimorfisme. Paradoxalment, els australopitecs (malgrat no presentar dimorfisme de la canina) són molt dimòrfics pel que fa a la mida corporal, i no trobem un nivell de dimorfisme comparable al dels humans actuals fins a l'*H. erectus* o espècies posteriors (Plavcan, 2012). La combinació d'un marcat dimorfisme corporal amb un dimorfisme reduït de la canina podria indicar l'evolució d'un sistema social més poliginic i amb major competició entre mascles en els australopitecs —atès que, un cop perdut el complex d'esmolament, no hauria sigut viable seleccionar canines més grans en els mascles. Podria ser, per tant, que l'establiment de vincles estables entre mascles i femelles no hagués evolucionat fins a l'*H. erectus* o fins i tot espècies més tardanes del gènere *Homo*.

Discussió i conclusions

Cent cinquanta anys després de la publicació de *L'origen de l'home* per part de Darwin (1871), els estudis de morfologia comparada i paleobiològics han establert una base sòlida a partir de la qual discutir hipòtesis adaptatives sobre les característiques distintives del llinatge humà (Taula 1). De fet, actualment disposem de molta més informació sobre l'origen dels humans que no pas sobre l'origen

dels ximpanzés —els quals han demostrat ser uns models inadequats per reconstruir el DAC dels ximpanzés i els humans. L'evidència actual suggereix que aquest DAC era un primat arborícola amb un pla corporal ortògrad adaptat a grimpar verticalment; amb més capacitats manipulatives que els ximpanzés actuals però menys que els humans; una intel·ligència, una història vital i una capacitat cultural comparables a les dels ximpanzés; una dieta frugívora menys especialitzada en fruits tous que no pas la dels ximpanzés; i un comportament sociosexual caracteritzat per un nivell moderat de competició entre els mascles. A partir d'aquest DAC, els llinatges dels hominins i dels ximpanzés haurien respost de manera diferent als canvis ambientals que, durant el miocè superior i el plio-pleistocè, progressivament ocasionaren la reducció i la fragmentació dels hàbitats de selva tropical. L'adquisició d'una locomoció semiterrestre sobre els artells hauria permès als ximpanzés continuar explotant recursos tròfics arboris malgrat l'absència d'una cobertura forestal contínua. En el cas dels hominins, l'adquisició d'un bipedisme cada cop més habitual hauria permès l'explotació de nous recursos tròfics en ambients més o menys oberts.

A grans trets, podem distingir tres tipus principals d'hominins (Taula 1): els representants més primerencs, a partir de fa uns 7 Ma; els australopitecs, a partir de fa uns 4 Ma; i els humans, a partir de fa uns 2,5 Ma. El registre fòssil indica que algunes característiques derivades del llinatge humà estarien ja presents en els hominins del miocè superior, incloent-hi no només alguns trets de la base del crani i l'esquelet facial, sinó també determinades adaptacions al bipedisme facultatiu (*Orrorin* i *Ardipithecus*) i a una manipulació més refinada. Aquestes adaptacions haurien sigut possibles gràcies a la possessió, per part del DAC, d'un pla corporal ortògrad i unes proporcions de la mà més semblants a les humanes que no pas a les dels ximpanzés. Això seria degut a adaptacions ancestrals a la grimpada vertical que, en els primers hominins, s'haurien cooptat per dur a terme noves funcions locomotores i manipuladores. Més o menys simultàniament, canvis en el comportament sociosexual haurien comportat una progressiva reducció de la mida de les canines i la pèrdua del complex d'esmolament, sense que es produïssin canvis gaire notables en la dieta ni en les capacitats cognitives. No seria fins a

l'evolució dels australopitecs que haurien aparegut moltes més adaptacions al bipedisme terrestre habitual, alhora que s'explotaven nous tipus de recursos tròfics característics d'ambients més oberts. Els australopitecs també podrien haver adquirit capacitats cognitives i culturals més avançades, així com un major dimorfisme de la mida corporal (però no de les canines), possiblement a causa de l'adquisició d'un sistema social més poliginic. Arribats a aquest punt, entre fa aproximadament 2,5 i 2,0 Ma, haurien aparegut les primeres espècies del gènere

Homo, que haurien ocupat nínxols ecològics possiblement no gaire diferents dels australopitecs. Tanmateix, el consum habitual de carn, gràcies a la fabricació sistemàtica i intencionada d'indústria lítica, hauria permès un increment més substancial de l'encefalització. En darrera instància, això hauria desembocat, fa uns 2-1,5 Ma en l'aparició d'un nou tipus adaptatiu de primat —*H. erectus*— caracteritzat per una locomoció bípeda terrestre pràcticament obligada, unes capacitats cognitives més desenvolupades, unes habilitats manipulatives més refinades i

clarament relacionades amb la fabricació d'eines de pedra, una dieta que inclouria el consum habitual de carn procedent de preses de mida gran, i un menor dimorfisme sexual en la mida corporal (possiblement lligat a l'establiment de vincles de parella). Aquests canvis probablement no haurien sigut possibles si determinades adaptacions ancestrals a la locomoció i la manipulació no s'haguessin cooptat per fabricar instruments, un cop les capacitats cognitives i culturals ho permeteren.

Darwin (1871) va concloure que el bipedisme, la fabricació d'instruments,

DARRER ANCESTRE COMÚ XIMPANZÉ - HUMANS (<9-7 Ma)

- L Pla corporal ortògrad (grimpada vertical i quadrupedisme arboris sense caminar sobre els artells)
- M Mà curta amb un polze relativament llarg (capacitats prensores poderoses)
- C Encefalització comparable a grans antropomorfs (cultura amb possible ús de pedres no modificades i fabricació d'instruments orgànics)
- D Aparell digestiu i masticatori menys especialitzat que en ximpanzés (dieta frugívora generalista)
- S Marcat dimorfisme sexual del cos i de la canina (competició entre mascles per accés a les femelles)

PRIMERS HOMININS (~7-4 Ma)

- L Fèmur/pelvis amb adaptacions incipients al bipedisme; *v. gr.*, coll del fèmur llarg (bipedisme terrestre facultatiu amb locomoció arbòria ortògrada)
- M Polze amb adaptacions a la manipulació refinada (pinça de precisió polpa amb polpa)
- D Morfologia dental menys especialitzada que en ximpanzés (dieta frugívora generalista basada en recursos tròfics forestals)
- S Reducció del dimorfisme, pèrdua del complex d'esmolament de la canina (baixa competició entre mascles)

AUSTRALOPITECS (~4-2 Ma)

- L Peu, genoll, pelvis, etc. amb adaptacions al bipedisme habitual; *v. gr.*, presència d'arcs del peu (bipedisme terrestre amb cert grau de locomoció arbòria)
- C Encefalització lleugerament superior als grans antropomorfs i important reorganització cortical (majors capacitats cognitives i culturals?, major integració visuoespacial i sensorimotora, fabricació esporàdica d'indústria lítica?)
- D Molars (hiper) megadontes, esmalt més gruixut, aparell masticatori especialitzat (consum de recursos tròfics d'ambients més oberts)
- S Marcat dimorfisme corporal però baix dimorfisme de la canina (major competició entre mascles, estructura social poliginica?)

HUMANS (a partir d'*Homo* fa ~2 Ma)

- L Ulteriors adaptacions al bipedisme; *v. gr.*, dits del peu més curts (bipedisme terrestre gairebé obligat)
- M Ulteriors adaptacions a la manipulació refinada (producció sistemàtica d'indústria lítica)
- C Encefalització clarament superior als grans antropomorfs i major reorganització cortical (capacitats cognitives, culturals, simbòliques i tecnològiques més elaborades)
- D Aparell masticatori reduït (processament extraoral dels aliments i consum habitual de carn)
- S Baix dimorfisme sexual de les canines i el cos però abundants caràcters sexuals secundaris (establiment de vincles de parella [monogàmia seriada amb certa poliginia], selecció de parella per mascles i femelles)

.....
 † Taula 1. Es resumeixen de manera sintètica les principals adaptacions dels humans (gènere *Homo*), els australopitecs (gèneres *Australopithecus* i *Paranthropus*) i els primers hominins (*Ardipithecus* i *Orrorin*), i es comparen amb les característiques inferides pel darrer ancestre comú entre ximpanzés i humans (heretades dels grans antropomorfs del miocè). Entre parèntesis s'indiquen les interpretacions funcionals de les característiques morfològiques, distribuïdes en cinc complexos morfofuncionals: locomoció (L), manipulació (M), cognició (C), dieta (D) i comportament sociosexual (S).

l'increment d'encefalització i la reducció de les canines haurien constituït un cicle de retroalimentació que hauria desembocat en la cultura i, en darrera instància, la civilització humanes. Cent cinquanta anys més tard, tant el registre fòssil com l'estudi dels nostres parents més propers ens ha ensenyat que aquestes característiques no van evolucionar totes alhora ni de manera concertada. Algunes, com un nivell d'intel·ligència més alt, certes aptituds culturals, i fins i tot les proporcions de la mà humana, ja estaven presents en bona part en el DAC. D'altres, com el bipedisme, ulteriors adaptacions a la manipulació refinada, i la reducció del dimorfisme sexual de les canines, es remunten si més no de manera incipient als primers homínids del miocè superior, i haurien quedat ben establertes més d'un milió d'anys abans de l'origen del gènere *Homo*. Així doncs, el coneixement adquirit des de l'època de Darwin ha vindicat una relació estreta entre l'evolució del bipedisme i les capacitats manipulatives, però no entre aquestes i la fabricació d'instruments, que depèn més de les capacitats

cognitives que no pas de l'anatomia de la mà. A partir d'un cert nivell d'encefalització, la fabricació d'estrils de pedra (gràcies a la cooptació de les capacitats cognitives, culturals, i manipulatives ancestrals) i el consum de carn associat haurien desembocat en l'evolució del gènere *Homo*. La incorporació habitual de carn a la dieta, ni que fos en baixa proporció, hauria satisfet les necessitats de micronutrients i, d'aquesta manera, hauria permès un consum més alt d'aliments més energètics, tot alliberant així les constriccions metabòliques que impedièren un major increment de la intel·ligència. D'aquesta manera s'hauria establert un cicle de retroalimentació entre les capacitats cognitives i la tecnologia, possiblement mediat per una reducció de les taxes de mortalitat, i a partir de l'*H. erectus* l'evolució humana hauria passat a estar més determinada que mai abans per l'evolució cultural. En altres paraules, d'ençà de fa uns 2 Ma, la tecnologia hauria canviat les regles de l'evolució, perquè la selecció artificial (sobre nosaltres mateixos) hauria adquirit un paper tant o més rellevant que la selecció

natural i sexual (Taylor, 2010). La tecnologia no només seria part de nosaltres, sinó allò que ens ha fet ser el que som —un primat artificial, adaptat a adaptar-se l'ambient a la seva conveniència. Els humans, en definitiva, hauríem caigut en una «trampa tecnològica» que, a causa de la superpoblació i l'esgotament dels recursos naturals, hauria acabat conduint la biosfera a un punt de no retorn. Serem capaços de sortir-ne? En sentit literal, la solució ja no és a les nostres mans, perquè en bona part la tecnologia ha transcendit l'anatomia. I, tanmateix, podria ser al nostre abast si atenem a aquesta definició de tecnologia (Taylor, 2010): «El coneixement de com donar forma a les coses per assolir objectius que semblen impossibles».

Agraïments

Aquest treball ha estat finançat per l'Agència Estatal de Investigació (CGL2016-76431-P and CGL2017-82654-P, AEI/FEDER EU) i la Generalitat de Catalunya (CERCA Programme i grup de recerca consolidat 2017 SGR 116 GR).

Bibliografia

- AIELLO, L. C.; WHEELER, P. (1995). «The expensive-tissue hypothesis. The brain and the digestive system in human and primate evolution». *Curr. Anthropol.* 36: 199–221.
- ALBA, D. M. (2010). «Cognitive inferences in fossil apes (Primates: Hominoidea): does encephalization reflect intelligence?». *J. Anthropol. Sci.* 88: 11–48.
- ALBA, D. M. (2012). «Fossil apes from the Vallès-Penedès Basin». *Evol. Anthropol.* 21: 254–269.
- ALBA, D. M., *et al.* (2003). «Morphological affinities of the *Australopithecus afarensis* hand on the basis of manual proportions and relative thumb length». *J. Hum. Evol.* 44: 225–254.
- ALMÉCJA, S., *et al.* (2010). «Early origin for human-like precision grasping: A comparative study of pollical distal phalanges in fossil hominins». *PLoS ONE* 5: e11727.
- ALMÉCJA, S., *et al.* (2013). «The femur of *Orrorin tugenensis* exhibits morphometric affinities with both Miocene apes and later hominins». *Nat. Commun.* 4: 2888.
- ALMÉCJA, S., *et al.* (2015). «The evolution of human and ape hand proportions». *Nat. Commun.* 6: 7717.
- ALMÉCJA, S.; SHERWOOD, C. C. (2017). «Hands, brains, and precision grips: Origins of tool use behaviors». A: KAAS, J. (ed.). *Evolution of nervous systems*, 2a ed., Vol. 3. Amsterdam: Academic Press, 299–315.
- BRUNET, M., *et al.* (2002). «A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa». *Nature* 418: 145–151.
- CHRISTEL, M. (1993). «Grasping techniques and hand preferences in Hominoidea». A: PREUSCHOFF, H., CHIVERS, D. J., eds. *Hands of primates*. Viena: Springer, 91–108.
- DARWIN, C. R. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Londres: John Murray, 2 vol., 1a edició [versió catalana: DARWIN, C. (1984). *L'origen de l'home i sobre la selecció en relació al sexe*. Trad.: J. Egozcue. Barcelona: Edicions Científiques Catalanes].
- GOULD, S. J. (2002). *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- GRINE, F. E.; DAEGLING, D. J. (2017). «Functional morphology, biomechanics and the retrodiction of early hominid diets». *C. R. Palevol.* 16: 613–631.
- HARCOURT-SMITH, W. E. H. (2015). «The origins of bipedal locomotion». A: HENKE, W.; TATTERSALL, I. (ed.). *Handbook of paleoanthropology*, 2a ed. Heidelberg: Springer, 1919–1959.
- HUBLE, D.H., 1979. «The brain». A: FLANAGAN, D., ed. *The brain*. San Francisco: W. H. Freeman and Co, 3–10.
- KELLEY, J. (1997). «Paleobiological and phylogenetic significance of life history in Miocene hominoids». A: BEGUN, D. R., *et al.* (ed.). *Function, phylogeny and fossils: Miocene hominoid evolution and adaptation*. Nova York: Plenum Press, 173–208.
- KELLEY, J.; BOLTER, D. (2013). «Growth, development, and life history in hominid evolution». A: BEGUN, D. R. (ed.). *A Companion to paleoanthropology*. Chichester: Blackwell Publishing, 97–117.
- MACCHIARELLI, R., *et al.* (2020). «Nature and relationships of *Sahelanthropus tchadensis*». *J. Hum. Evol.* 149: 102898.
- MILTON, K. (1999). «A hypothesis to explain the role of meat-eating in human evolution». *Evol. Anthropol.* 8: 11–21.
- MOORJANI, P., *et al.* (2016). «Variation in the molecular clock of primates». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113: 10607–10612.
- NAPIER, J. (1993). *Hands*. Princeton: Princeton University Press.
- PANGER, M. A., *et al.* (2002). «Older than the Oldowan? Rethinking the emergence of hominid tool use». *Evol. Anthropol.* 11: 235–245.
- PLAVCAN, J. M. (2012). «Sexual size dimorphism, canine dimorphism, and male-male competition in primates. Where do humans fit in?». *Hum. Nat.* 23: 45–67.
- SCHULTZ, A. H. (1968). «Form und Funktion der Primatenhände». A: RENTSCH, B. (ed.). *Handgebrauch und Verständigung bei Affen und Frühmenschen*. Berna: Verlag Hans Huber, 9–30.
- SCHULTZ, A. H. (1969). *The life of primates*. Woking: Unwin Bros.
- SENU, B., *et al.* (2001). «First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya)». *C. R. Acad. Sci. Paris* 332: 127–144.
- TAYLOR, T. (2010). *The artificial ape: How technology changed the course of human evolution*. Nova York: St. Martin's Press.
- THOMPSON, J. C., *et al.* (2019). «Origins of the human predatory pattern. The transition to large-animal exploitation by early hominins». *Curr. Anthropol.* 60: 1–23.
- WARD, C. (2015). «Postcranial and locomotor adaptations of hominoids». A: HENKE, W.; TATTERSALL, I. (ed.). *Handbook of paleoanthropology*, 2a ed. Heidelberg: Springer, 1363–1386.
- WHITE, T. D., *et al.* (2009). «*Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids». *Science* 326: 75–86.
- WRANGHAM, R.; PILBEAM, D. (2001). «African apes as time machines». A: GALDIKAS, B. M. F., *et al.* (ed.). *All apes great and small, Vol. 1: African apes*. Nova York: Kluwer Academic Publishers, 5–17.