



ACADEMIA DE CIENCIAS
DE LA REGIÓN DE MURCIA

CAMBIOS ECOLÓGICOS Y EVOLUCIÓN HUMANA

Discurso de ingreso leído por el Académico electo

Ilmo. Sr. D. José Sebastián Carrión García

en el acto de la Sesión Solemne de su Toma de Posesión como Académico de

Número, celebrada el día 9 de diciembre de 2009

Murcia, 2009

Todos los derechos reservados.

Queda prohibida, salvo excepción prevista en la Ley, cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública y transformación de esta obra sin contar con autorización de los titulares de propiedad intelectual. La infracción de los derechos mencionados puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual (arts. 270 y ss. del Código Penal).

Con el patrocinio de la Dirección General de Universidades y Política Científica.

© Academia de Ciencias de la Región de Murcia, 2009

© José Sebastián Carrión García

I.S.B.N.: 978-84-613-6246-2

Depósito Legal: MU-2496-2009

Imprime: Compobell S.L., Murcia

CAMBIOS ECOLÓGICOS Y EVOLUCIÓN HUMANA

José Sebastián Carrión García

PREÁMBULO

Excmo. Señor Presidente

Ilmos. Señores Académicos

Dignísimas autoridades

Señores y Señoras

Deseo comenzar este Discurso manifestando públicamente mi gratitud a la Academia de Ciencias de la Región de Murcia, por la invitación y por la gracia definitiva de abrirme la cancela. Extiendo amplificado mi agradecimiento a los profesores que avalaron esta candidatura, a saber, Juan Guerra, José Orihuela, Felix Romojaro, Ángel Ferrández, Mariano Gacto y Alberto Requena. Nuestro Presidente, además, ha sido luz y camino para reaccionarios e inadaptados. Y José Orihuela, además, ha tenido la generosidad de escribir el Discurso de Contestación. Consciente de que eso implica estrés añadido para un organismo que vive en un entorno cambiante, no me queda más que aplaudir el esfuerzo.

El asunto de los reconocimientos me parece bastante opaco. Decía Benito Pérez Galdós que "asusta pensar que acaso las admiraciones más sinceras que

tenemos son las de las personas que no nos han comprendido". De cualquier manera, tengo por cristalino que algunos colegas han sido fuente continua de inspiración. Destaco a Clive Finlayson, pues muchas de las ideas de este discurso le pertenecen. Sin estar en la paleoantropología profesional, Clive es el mejor ideólogo que yo he conocido sobre evolución humana. Y si tuviera que hacerle un hueco en algún sitio de los nuestros, creo que lo metería entre los científicos; puede que dentro de la tribu de los ecólogos.

Debo mi formación como especialista en palinología a mi adorada maestra Michèle Dupré y mi primera oportunidad profesional a Juan Guerra, hoy compañero y amigo en el Departamento de Biología Vegetal de la Universidad de Murcia. Juan ha sido director del departamento durante muchos años y tengo para mí que ha sufrido los sinsabores del olvido inmerecido. No es lo mejor que a uno le puede pasar, pero es bueno que escuche de mi boca que cuenta con mi gratitud, respeto y lealtad. Santiago Fernández, compañero incansable, tiene mucho que ver con el aspecto final de este manuscrito; sin olvidar a Fátima Valle, Virtudes Fenor y Elena Fierro.

¡Lo cierto es que debo tanto a tantas personas! Juan Roca permanecerá siempre en mi memoria como un dios que confió en el poder de limpieza de una minúscula gota de agua. He tenido el privilegio de asistir a las lecciones magistrales de algunos miembros de esta Academia: Francisco Murillo, Mariano Gacto, José Luis Iborra, Rafael Arana, Cecilio Vidal, Francisco García Carmona. Encuentro revelador que mi recuerdo estudiantil me los devuelva como profesores con impagables cualidades para la enseñanza. Porque se supone que están aquí por su carrera científica. ¿Dónde está, pues, la dialéctica docencia-investigación? Igual resulta que para comunicar la ciencia es preciso conocer la materia.

He sido afortunado, también, en el logro de financiación para nuestras investigaciones. Los sucesivos ministerios, no obstante su fugacidad, han sido ciertamente filantrópicos, al igual que varias instituciones extranjeras. Este discurso se basa, sin embargo, en la cuenta corriente de resultados del proyecto ECOCHANCE, financiado por la Fundación Séneca. Con su equipo humano, dirigido con devota profesionalidad por Antonio González Valverde, he colaborado en la organización de diversas actividades de ciencia divulgativa. Aquí he encontrado un caluroso apoyo y un sentido reconocimiento a mi trabajo. Gracias de nuevo.

Mis alumnos me sirven de coartada para creer en una universidad descontaminada, en un paisaje social donde uno esté dispuesto a perder la dignidad a cambio de la libertad. Libertad, a cualquier precio, libertad para pensar. Libertad para que todos los honores no le taponen a uno los ojos y los oídos, para que los sueños puedan abrir la ventana y respirar. Libertad para no seguir la estela de tantos y tantos que no creen en nada, pero se espantan por todo. Mis alumnos representan una moratoria psicológica para no quedar atrapado entre conjuras y recelos, esos sumideros de tiempo habituales en la Universidad, donde lamentablemente uno también aprende cómo el enemigo debe ser vigilado, temido y destrozado. Siento, sin embargo que, como decía Fernando Pessoa, "conservo conmigo las heridas de todas las batallas que no he librado".

Por razones obvias y biológicas, no habría llegado hasta aquí sin mis padres, y mi mente no operaría de esta manera sin la presencia benefactora de mis dos hermanas, Virginia y Victoriana, durante tantos y tantos años de calor y familia. Mis padres, Bartolomé y Carmen, y mi padrino Juan, nos han dejado recientemente. No tengo palabras para expresar cuanto lamento su ausencia, hoy, en esta sala. Yo fui su último proyecto, como mi querida hija Lara es ahora el mío.

Mi esposa y amante, María Teresa Escudero Borja, me ha salvado la vida. A ella le debo la ilusión, la paz espiritual, la amistad incondicional y seguro que hasta la salud. Ella soporta cotidianamente este temperamento bilioso y oscilante con amor, prudencia y serenidad. Ella es mi acontecimiento afortunado.

Y a esta Academia le declaro aquí mi gratitud y mi vocación de servicio. Mi vocación, mi intención y mi deseo. Confieso que no adivino a conocer todavía cuál será mi pequeña contribución. De momento, me siento honrado. Ojalá pueda sentirme útil.

CAMBIOS ECOLÓGICOS Y EVOLUCIÓN HUMANA

José Sebastián Carrión García

Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Facultad de Biología, Universidad de Murcia, 30100 Murcia, carrion@um.es

INTRODUCCIÓN

Seguramente este Discurso será percibido como heterodoxo tanto en su estructura como en su aproximación filosófica. Ciertamente, me siento heredero de una perspectiva historicista del poder de la contingencia; algo que me sugiere que la historia biológica se puede contemplar como el efecto acumulativo de un puñado de impactos importantes y que la afanosa búsqueda de tendencias y pautas generales es un esfuerzo a menudo inútil. De otro lado, considero que nuestra sociedad –la científica- es doctrinal y que, al hacer ciencia, cabe estar bien seguro antes de afirmar que algo representa la norma, porque, en ese mismo momento, se vuelve extraordinariamente difícil poder examinar de forma objetiva cualquier excepción.

La visión de los hechos sobre los que intentaré establecer cierta narrativa, es por tanto, la de que debemos aproximarnos al hecho evolutivo con regocijo pero, al tiempo, con una extraordinaria humildad. Al menos en el terreno de este Discurso, puede que sea más importante lo que no sabemos que lo que sabemos o creemos saber. Decía Georges Clemenceau, un médico francés que vivió entre 1841 y 1929, que “la vida es un espectáculo magnífico, pero tenemos malos asientos y no entendemos lo que estamos presenciando”. Hay algo de pobreza en nuestra ignorancia; puede que no hayamos sido capaces de abordar los grandes temas de investigación por dotar de prevalencia al curriculum profesional sobre el afán infantil del descubrimiento.

Los científicos no somos gente común y seguro que la audiencia estará de acuerdo conmigo. Y si cree la audiencia, o cree la gente de fuera, que los descubrimientos científicos proceden de alguien con una bata haciendo experimentos y siguiendo un horario espartano, le ruego que reconsidere su postura. Me parece extravagante el neocatecismo boloñés, pretendiendo hacernos creer que los contenidos son lo de menos en la enseñanza universitaria. Y diría que también tengo malas noticias para los que intentan poner la diana en el esfuerzo ordenado como base del éxito investigador: me gustan los libros de historia y por eso sé que casi todo lo que le sacamos de conocimiento a la naturaleza es el fruto de un listado encadenado de hallazgos fortuitos que tuvieron lugar mientras se iba en busca de otra cosa. Se suele buscar aquello que se conoce y de resultas, se encuentra aquello cuya existencia se desconocía. También está el privilegio de cierta visión prospectiva, aunque ésta no tenga una distribución precisamente democrática en las poblaciones humanas. Nietzsche afirmaba que "lo que distingue a las mentes verdaderamente originales no es que sean las primeras en ver algo nuevo, sino que son capaces de ver como nuevo lo que es viejo, conocido, visto y menospreciado por todos".

Algo similar sucede con los datos, eso que tanto nos obsesiona y que tanto parece determinar el devenir meritocrático. Muchos datos, sin embargo, son irrelevantes. Y de repente, una información determinada puede llegar a ser extremadamente significativa. En paleoecología éste fenómeno es crucial. No sólo porque una nueva información puede remover un paradigma, sino porque puede representar una excepción que obligue a un nuevo escepticismo saludable.

He decidido enfrentarme a este tema, el de la evolución humana bajo condicionamiento ecológico, por puro placer intelectual. Diría que no corresponde a mi perfil de especialidad, pero sí que contiene algunos de los aspectos que más han marcado mi carrera: transversalidad, relación con problemas reales de supervivencia de mi propia especie y, sobre todo, que se trata de un asunto al que resulta complicado hincarle el diente. Un reto.

ALGUNAS CONSIDERACIONES METODOLÓGICAS

La reconstrucción de los ambientes del pasado, objetivo central de la paleoecología, se fundamenta en la identificación e interpretación de las evidencias que se acumulan en determinados registros o archivos sedimentarios. Dicha aproximación comprende técnicas cuyo objetivo común consiste en definir los distintos tipos de indicadores (*proxies*), precisar los métodos utilizados para su análisis y determinar el valor de los mismos (Bennett 1997, Willis & McElwain 2002, Mackay et al. 2005). Entre los archivos de reconstrucción paleoambiental, se cifran principalmente los sedimentos lacustres, marinos y arqueológicos, terrazas fluviales, depósitos eólicos, registros históricos, espeleotemas, coprolitos, anillos de árboles, corales, testigos de hielo y paleosuelos (Smol et al. 2001, Walker 2001) (Fig. 1). En la escala de centurias y milenios, destacan los testigos de hielo, corales y sedimentos lacustres, que en ocasiones, también proporcionarían una resolución anual de los cambios ambientales. En la escala multimilenaria, los sedimentos marinos constituirían los mejores registros paleoambientales, sobre todo teniendo en cuenta la posibilidad de construir largas secuencias de forma continua. Especialmente, los lagos y lagunas constituyen excelentes archivos de información paleoambiental debido a su extraordinaria sensibilidad a los cambios externos (Battarbee et al. 2001). En la investigación paleoantropológica, sin embargo, los rellenos de cuevas y abrigos con material óseo y arqueológico resultan, por otro lado, ineludibles (Carrión et al. 1999, 2008).

Las investigaciones basadas en el uso de indicadores biológicos se vertebran en torno al conocimiento del comportamiento ecológico y de los patrones de distribución de las especies actuales, así como en la comprensión de los procesos tafonómicos que originarán los paleoarchivos (Bradley 1999). Los indicadores más recurridos son los granos de polen y esporas, microfósiles no polínicos, fitolitos, estomas de coníferas, macrofósiles vegetales incluyendo partículas de carbón, diatomeas, crisófitos, esponjas de agua dulce, escamas silíceas de protozoos, sílice biogénico-ópalo, pigmentos fósiles, cladóceros, quironómidos, coleópteros, ácaros, estatoblastos de briozoos, ostrácodos y moluscos de agua dulce (Birks 1986, Bennett & Willis 2001)(Fig. 2).

El análisis polínico de sedimentos permite la captura de varios de éstos indicadores en un contexto estratigráfico definido (Birks 2001). La palinología incluirá los análisis de identificación y recuento no sólo de granos de polen, sino también de esporas de criptógamas y otros microfósiles de origen animal o de afinidad biológica desconocida. El procedimiento proporciona inferencias sobre cambios de vegetación y, coetáneamente, sobre la variación de otros elementos que pueden resultar indicadores de cambios climáticos o limnológicos, fuego o actividades humanas (Fig. 3). En consonancia, el recuento de microcarbones se realiza automáticamente por medio de programas de análisis de imagen, estimando, en términos de influjo, la superficie ocupada por las partículas de carbón en las preparaciones palinológicas (Whitlock & Larsen 2001). Lo habitual es que se utilicen registros de muestreo contiguo en alta resolución y un análisis de series temporales para investigar la interacción entre el fuego y la vegetación (Carrión et al. 2003) (Fig. 3-5).

El carbón arqueológico aporta una información fundamental a la hora de trazar mapas de origen y expansión de las especies leñosas a una escala de gran resolución espacial ya que los registros de carbón reflejan una flora local fruto de la actividad y gestión realizada por los grupos humanos de un territorio cuando el carbón procede de contextos arqueológicos, o refleja las formaciones vegetales locales cuando procede de niveles de incendio naturales (Badal et al 1994, Carrión-Marco 2005, Badal 2006).

En el análisis paleoambiental de yacimientos de homínidos está siendo muy provechoso también el análisis de fitolitos, una herramienta aplicable a la identificación de especies vegetales en contextos en los cuales la palinología no produce información suficiente, adecuada, o simplemente donde el material no es susceptible de proporcionar resultados (Piperno 2006). Por otro lado, sabemos que entre las especies productoras, hay mayor cantidad de herbáceas (incluyendo muchas gramíneas), lo cual representa un valor añadido desde una perspectiva paleoecológica. Es interesante, además, que se permita la discriminación de gramíneas C₃ y C₄, así como diferentes subfamilias dentro de las gramíneas C₄ (Albert & Weiner 2001). Los fitolitos son en general partículas silicatadas (sílice opalino), aunque también se presentan, más raramente, de oxalatos de calcio, sin que tengan tanto valor taxonómico en paleobotánica. Los trabajos de Dolores Piperno (Smithsonian Institution, Washington), han sido fundamentales para el

desarrollo metodológico y conceptual de esta disciplina (Piperno 1988, 2006, Henry & Piperno 2008). Los fitolitos pueden extraerse de sedimentos minerogénicos, coprolitos, útiles paleolíticos y restos de vertebrados, como mandíbulas y dentaduras de herbívoros (Albert 2000).

Los *proxies* biológicos, una vez establecida su diacronía, precisan de correlación con fuentes de evidencia paleoclimática independientes, entre las cuales se encuentran muchas obtenidas de la sedimentología o de la geoquímica. Se trataría de abordar, en según qué registros, la obtención de datos sobre granulometría, mineralogía de arcillas y difracción de rayos X, geoquímica de elementos traza, relaciones de isótopos estables en rocas carbonatadas, etc (Bradley 1999, Cohen et al. 2007, Lebatard et al. 2008).

Por otro lado, cuando se revisa la bibliografía sobre reconstrucción de paleoambientes para la evolución de homínidos, se echa de menos la comparación de series temporales de floras y faunas. Tradicionalmente (y se ha alcanzado cierto estado de *impasse*) estos análisis se fundamentan en la utilización de restos fósiles como *proxies* para generar variables ambientales y luego son utilizados para reconstruir cambios en los mismos escenarios ambientales (Sánchez-Marco 1999, Azanza et al. 2000, Rodríguez 2004, Cuenca-Bescós & García 2007). Pero los mecanismos que afectan a los organismos también son dignos de tener en cuenta. En otras palabras, es preciso poner más énfasis en las dinámicas poblacionales y en los procesos de ecología evolutiva que tienen lugar durante el Cuaternario (Stewart & Cooper 2008). Dos buenos ejemplos de aplicación los podríamos tener con la extinciones del Cuaternario y los estudios de asociaciones florísticas y faunísticas sin análogo contemporáneo, para las cuales ha existido una muy escasa elaboración de explicaciones evolutivas basadas en estudios paleoecológicos (Koch & Barnosky 2006). En estos momentos, la colaboración con los estudios de filogeografía y de DNA arcaico puede establecerse con más solvencia por la mayor calidad de las bases de datos.

Cabe poner énfasis en el hecho aparentemente trivial de que, aunque a escalas diferentes, la paleoecología y la evolución tienen lugar en el tiempo. Precisamente, ha sido la mejora en el control cronológico de las observaciones lo que ha permitido un cierto progreso durante la última década sobre las relaciones entre cambio ecológico y evolución humana (Fig. 6). Conviene hacer por tanto un repaso de los métodos cronoestratigráficos más habituales en el estudio de la ecología del

hombre fósil. Lo más frecuente, como en otras casuísticas paleoambientales, es recurrir al uso de isótopos radiactivos (datación isotópica o radiométrica) contenidos en varios minerales de la roca madre. El método radiométrico más utilizado para depósitos recientes es la datación por Carbono-14 (^{14}C) que se basa en la medición de la proporción de ^{14}C presente en una muestra de sedimento, hueso, madera, etc. En la atmósfera terrestre se mantiene un nivel bastante constante de ^{14}C debido al bombardeo continuo de rayos solares radiactivos. Los seres vivos conservan niveles conocidos y constantes. Al morir, el ^{14}C comienza a desintegrarse a ritmo constante. Al poder predecirse con fiabilidad el tiempo que tardará en cambiar una cantidad dada, la proporción de ^{14}C restante puede decirnos de forma aproximada cuánto tiempo ha transcurrido desde la muerte del organismo en cuestión. La aplicación de esta técnica es válida para muestras que no sean más antiguas de 45.000 años, es decir no excede el límite del Pleistoceno Superior.

También se puede determinar la edad de ciertos materiales paleoantropológicos a través de sus propiedades magnéticas. La datación por paleomagnetismo o polaridad geomagnética se basa en el uso de la imanación remanente natural, que por lo general, refleja la dirección del campo geomagnético cuando los materiales estudiados se formaron. A lo largo del tiempo geológico han existido variaciones en el campo geomagnético de la Tierra, incluyendo oscilaciones en la polaridad, donde el Polo Norte magnético ha llegado a ser el Polo Sur y viceversa. Los períodos de reversión magnética se preservan tanto en el registro sedimentario terrestre como en el oceánico, y la datación de estas secuencias usando métodos radiométricos (sobre todo K/Ar) ha permitido desarrollar una escala de polaridad geomagnética que se extiende a 300 Ma (Dunlop & Özdemir 1997). La técnica de Potasio-Argón tiene gran utilidad en el estudio de la evolución humana. El ^{40}K decae hacia ^{40}Ar . Para poder determinar cuanto argón tiene una roca, debe fundirse y medir la composición isotópica con un espectrómetro de masa. La técnica se usa en materiales de más de 100.000 años (Willis & McElwain 2002).

Las técnicas de termoluminiscencia, desarrolladas durante las últimas décadas, muestran un rango de aplicación que oscila entre 1000 y 2 Ma. Estas técnicas miden el grado de "daño" radiactivo que acusan los granos de minerales como el cuarzo o el feldespato en una matriz sedimentaria. El daño resulta del bombardeo

por radiaciones alfa, beta y gamma desde isótopos radioactivos como los de uranio, torio y potasio que están contenidos en el sedimento. El proceso comienza naturalmente tan pronto como el sedimento es enterrado y tiene como consecuencia inmediata el desplazamiento de electrones desde unos puntos a otros de la red atómica del cristal (Stokes 1999, 2000). El número de electrones desplazados es función del tiempo desde que el sedimento fue enterrado. Dicha carga electrónica se puede medir "estimulando" la muestra con altas temperaturas e intensidades luminosas elevadas. La técnica de Resonancia de Espín es muy similar pero no se cuantifica la termoluminiscencia de un mineral, sino que el número de electrones libres en la malla cristalina se mide a partir de sus propiedades magnéticas. Esta técnica puede ser aplicada a dientes y huesos y su alcance supera el millón de años. La datación por trazas de fisión se basa en el hecho de que la fisión espontánea de ^{238}U produce unas marcas de daños en los minerales (trazas de fisión). Estas marcas, aumentadas mediante ataque ácido, pueden verse en algunos minerales utilizando un microscopio petrográfico. El número de marcas por área unidad es función de la edad de la muestra y de su concentración de uranio. Otras técnicas incluyen las clásicas de Torio-Uranio, las técnicas de correlación con estratigrafías isotópicas de oxígeno sobre registros de foraminíferos, la biocorrelación palinológica, la tefrocronología, etc (Bradley 1999, Conard et al. 2004, Lebatard et al. 2008, Agustí et al. 2009).

CAMBIOS AMBIENTALES DURANTE EL CENOZOICO

Los cambios ambientales de los últimos 10 millones de años en el este de África y en las regiones euroasiáticas de evolución humana representan sólo el corolario de un largo período de variaciones geológicas y climáticas bajo condicionamiento orbital y tectónico (Bennett 1997, Tzedakis 2007). No en vano, la flora y vegetación actuales deben buena parte de sus características de composición, estructura y distribución a los eventos evolutivos y fitogeográficos que tienen lugar durante el Cenozoico (Terciario-Cuaternario), etapa que engloba los últimos 65 millones de años (Carrión 2003). En este período de tiempo, los continentes y climas adquieren la configuración actual y se forman el Himalaya, los Alpes, los Pirineos, los Cárpatos, el Zagros, Caúcaso y Montañas Rocosas. Las angiospermas continuarán su proceso de diversificación y modernización. Críticamente, las gramíneas

evolucionan durante el Paleoceno (~60 Ma), mientras que alrededor de 35 Ma, se produce un incremento considerable de la extensión espacial de las formaciones dominadas por esta familia (praderas, sabanas, estepas) en detrimento de las superficies forestales (Willis & McElwain 2002). La evolución de faunas puede haber también tenido relación con la de las gramíneas. Se ha sugerido que el declive de los dinosaurios y la diversificación de los mamíferos durante el Paleoceno puede haber promovido la radiación de gramíneas (Janis 1993).

En términos generales, hay que considerar que durante el Oligoceno tiene lugar un incremento de la aridez, así como la iniciación del casquete antártico. Los bosques tropicales y paratropicales redujeron su extensión considerablemente. Es el momento de la migración hacia el sur de lo que se ha denominado la flora boreotropical o arctoterciaria (Azuma et al. 2001). Las primeras evidencias inequívocas de sabana arbolada vienen del Eoceno Medio de Norteamérica, en torno a 40 Ma (Retallack 1992). Las sabanas con *Eucalyptus* y *Acacia* ya se registran hace unos 38 Ma. Un período de máximo inicial se constata alrededor de 16-11 Ma, en el Mioceno Medio. Las praderas de las zonas templadas no aparecen hasta el Mioceno Medio (16-11 Ma). Entre 11,2 y 5,3 Ma (Mioceno Superior) se presenta el mayor gradiente térmico latitudinal conocido de todo el Cenozoico, así como una manifiesta tendencia global hacia la aridez, salvo un episodio cálido que se ha datado entre 18 y 13 Ma. Es el momento en el cual se establece una conexión entre el norte de África y el sur de Europa, con la desecación del Mar Mediterráneo. Hace unos 10 Ma, una banda de bosques tropicales se extendía por amplias zonas de África central, norte de Sudamérica, sur de Asia y norte de Australia. Estas pluviselvas contenían angiospermas de hoja perenne, sobre todo dipterocarpaceas, junto con palmeras, lianas y algunas coníferas, como araucariáceas y podocarpaceas. El actual bosque de la zona ecuatorial ya se había configurado en esta época (Meyen 1987, Niklas 1997).

Un factor importante a la hora de configurar la vegetación mediterránea del norte de África y sur de Europa ha sido la desecación del Mar Mediterráneo (Hsü et al. 1977). Se ha estimado que esta habría creado climas locales más fríos y áridos (Janis 1993) y facilitado amplios procesos migratorios de especies entre Asia, África y Europa (Hsü 1983). Las pruebas actualistas de este fenómeno se encuentran en abundancia en las floras mesinienses de la cuenca mediterránea. El modelo de vegetación más aceptado incluye tres pisos de vegetación: uno

montano con *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Cedrus* y *Tsuga*; otro termófilo con *Quercus*, *Ulmus*, *Carya*, *Juglans*, *Cathaya*, *Magnolia* y *Liquidambar*; y otro de zonas inundadas y litorales con abundantes quenopodiáceas, *Taxodium* y gramíneas (Suc et al. 1995, Jiménez-Moreno et al. 2005). Aunque las condiciones fisiográficas que originan la sequía estival en un clima preliminarmente templado o subtropical se han dado con anterioridad en otras regiones, no es hasta el Terciario cuando la evidencia disponible nos permite establecer tanto una cronología como una casuística coherentes para el establecimiento del bioma mediterráneo. La región circunmediterránea representa lo que nos ha quedado de los márgenes del antiguo Mar de Tetis, un océano mesozoico que experimentó profundas modificaciones debido a los desarrollos geomorfológicos asociados con la orogenia alpina, la cual comienza en el Cretácico Medio, hace unos 100 Ma (millones de años) y se completa a finales del Mioceno, hace unos 7 Ma.

Será durante el Plioceno, a partir de los últimos cinco millones de años, cuando los eventos finales que concurren en la evolución de homínidos alcanzan su máxima expresión (Finlayson 2009). En la cuenca mediterránea, durante el Plioceno se constatan crisis climáticas episódicas, con acentuación de la mediterraneidad, aridez y cierto enfriamiento en torno a 4,5 Ma, 3,6 Ma, 3,2 Ma, 2,8 Ma y 2,4 Ma. Esta serie de inyecciones, que culmina a nivel global con las denominadas "glaciaciones cuaternarias", suponen la desaparición acumulativa de especies termófilas del continente europeo, así como la expansión episódica de formaciones de xerófitas (Carrión 2003). Resulta fascinante que, en Europa occidental, los elementos que hoy consideramos característicamente mediterráneos aparezcan en los bosques pliocenos acompañando a géneros que hoy presentan afinidades tan diversas. Así, las evidencias fósiles de *Quercus ilex*, *Q. faginea*, *Q. coccifera*, *Q. cerris*, *Castanea*, *Acer monspessulanum*, *Carpinus orientalis*, *Smilax*, *Phillyrea*, *Cistus*, *Olea*, *Myrica* o *Pistacia* se mezclan con las de palmáceas (*Sabal*, *Chamaerops*), lauráceas (*Laurus*, *Cinnamomum*, *Persea*, *Sassafras*, *Oreodaphne*), juglandáceas (*Carya*, *Pterocarya*, *Platycarya*, *Engelhardia*), taxodiáceas (*Taxodium*, *Sequoia*, *Sciadopitys*), rizoforáceas (*Rhizophora*), celastráceas (*Microtropis*), hamamelidáceas (*Liquidambar*, *Hamamelis*, *Parrotia*), nisáceas (*Nyssa*), coníferas (*Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Cedrus*, *Cathaya*) y árboles caducifolios (*Fagus*, *Corylus*, *Betula*, *Tilia*, *Populus*, *Salix*, *Ulmus*, *Alnus*) (Dupont & Leroy 1999, Postigo et al. 2009, Carrión & Fernández 2009).

El Cuaternario supone la exacerbación de las tendencias climáticas y paisajísticas anteriores; otro período en el que se observan condicionamientos bióticos a la extinción inducida por cambios ambientales (Vrba 1995, Carrión 2003). Esto implica que las características biogeográficas y adaptativas de los grupos han sido a veces tan importantes como el propio sentido del cambio climático en orden a establecer los grupos dominantes y estructuras funcionales después de cada crisis. Durante el Cuaternario, la Tierra ha estado sujeta a cambios climáticos cíclicos debido a su posición, movimiento relativo e interacción gravitatoria con otros planetas dentro del sistema solar (Berger 1988, Bennett 1997). Se han establecido tres frecuencias de periodicidad en el cambio: 23.000 años (precesión de los equinoccios), 41.000 años (oscilación del eje) y 100.000 años (excentricidad de la órbita). La historia glacial del Cuaternario se describe habitualmente a través de cambios en la excentricidad de la órbita e inclinación del eje de rotación, los cuales a su vez han modificado la intensidad y la distribución, tanto latitudinal como estacional, de la radiación solar que incide sobre la Tierra. Para considerar la respuesta vegetal a estos cambios, hemos de tener en cuenta que los tiempos de supervivencia de los organismos vegetales están muy por debajo de aquellos en los que se miden los fenómenos orbitales. En términos prácticos, ello significa que las plantas individuales no estarían preparadas para tolerar la variación climática y que, por lo tanto, es previsible que la misma tenga un enorme impacto sobre individuos y poblaciones. No es de extrañar que la variación orbital haya provocado importantes cambios en la distribución de especies durante el Cuaternario, incluyendo extinciones a nivel regional (Traverse 1982, Willis et al. 1999a,b, Scott 1999, Martrat et al. 2004). En el continente europeo, las últimas glaciaciones ocasionaron migraciones importantes, la retracción de zonas de vegetación y el acantonamiento de las especies forestales en zonas de refugio. Así, los diagramas polínicos del norte de Europa apenas muestran elementos arbustivos durante los estadios cuaternarios, mientras que éstos aparecen y desaparecen en la mayor parte de los diagramas obtenidos en el sur de Europa (Finlayson & Carrión 2007). Sin embargo, algunos registros meridionales muestran la presencia continua de elementos mesotermófilos y suponen evidencias incuestionables de refugio local (Tzedakis et al. 1997, Magri 1999, Carrión et al. 2008).

En contraste con los tiempos de pervivencia individual, la duración temporal media de las especies supera con creces a la del cambio orbital y parece lógico

preguntarse, si la alternancia de fases glaciares e interglaciares ha provocado cambios microevolutivos, además de los puramente biogeográficos o si, eventualmente, ha intervenido en la aparición de nuevas especies por aislamiento geográfico (Arroyo et al. 2004, López de Heredia et al. 2007, Bennett & Provan 2008). Estudios sobre ritmitas del Pérmico y buena parte del Mesozoico han venido a demostrar que el determinismo orbital no es un fenómeno exclusivo del Cuaternario y que la historia precenozoica de la Tierra ha estado caracterizada por una alternancia similar de fases glaciares e interglaciares (Willis & McElwain 2002). En este sentido, la originalidad del Cuaternario resultaría más de diferencias en la resolución estratigráfica y temporal que de rasgos paleoclimáticos particulares, pues parece claro que la ecología y la evolución encuentran en la paleoecología cuaternaria un modelo extrapolable que hace los efectos de mediador para los procesos de ambas disciplinas.

Según Bennett (1997), la ecología y la evolución se imbricarían a través de cuatro niveles temporales y procesuales. En un primer nivel, habría pequeños cambios acumulativos en el tiempo ecológico. El segundo nivel incluiría la aparición de cambios por interrupción de comunidades (por ejemplo, durante una fase glacial) y su pérdida por reagrupación (por ejemplo, con el advenimiento de los interglaciares). El tercer nivel comprendería fenómenos de especiación en poblaciones aisladas, debido a los cambios duraderos en el segundo nivel. Finalmente, habría pérdidas por extinción de especies (Raup 1988, Agustí 1996, Carrión & Guerra 2003, Carrión et al. 2006).

CONTEXTO ECOLÓGICO DE LAS PRIMERAS FASES DE EVOLUCIÓN HUMANA

El hombre y su entorno físico admiten nexos causales en varios niveles de espacio y tiempo. Muchos estudios coinciden en sugerir que existe por ejemplo, una conexión entre los pautas iniciales de la evolución humana y cultural en África y los cambios ambientales que tienen lugar durante los últimos 6 millones de años (Fig. 7,8). En particular, la aparición de la industria denominada olduvayense y la diversificación interna de los australopitecinos se relaciona con varios cambios climáticos que tienen lugar en torno a 2,8 Ma (Agustí et al. 2001, Bobe et al. 2002, Anton & Swisher 2004, deMenocal 2004). La aparición de *Homo erectus-ergaster* y

de su industria lítica asociada, el achelense, se correlaciona con un cambio climático importante que acontece hace 1,7 millones de años (deMenocal & Bloemendal 1995, Tattersall 1996, deMenocal 2004) y que llega a provocar también una heliofitización en bosques de régimen monzónico fuera del continente africano, como en el sureste asiático. Así se ha documentado por el estudio de paleosuelos en Sangiran, Java (Bettis et al. 2009) y por estudios palinológicos en Yuanmou (China) con datación por magnetostratigrafía de alta resolución (Zhu et al. 2008).

En la misma línea, la expansión geográfica de *Homo* hacia Asia y Europa tiene lugar en coincidencia cronológica con la extinción de *Paranthropus* (Matthewson et al. 1995) y justo después de otro importante cambio climático que provocó la desertificación de amplias regiones en la sabana africana así como la matorralización de ecosistemas silváticos en el valle del Rift y en Sudáfrica (deMenocal 2004, Ségalen et al. 2007, Trauth et al. 2007) (Fig. 10). Incluso se sospecha que los inicios de la bipedestación pueden haber tenido alguna conexión con la matorralización de los bosques en el valle del Rift y en el Chad a consecuencia de cambios climáticos condicionados tectónicamente justo después de 6 Ma (Trauth et al. 2005). Así se detalla en estudios sobre el hábitat de *Sahelanthropus tchadensis* en 7-6 Ma (Zollikofer et al. 2005), *Ardipithecus ramidus* en 5,8-5,2 Ma, *Australopithecus anamensis* en 4,2-3,9 Ma, *Au. afarensis* en 4-3 Ma, *Au. bahrelghazali* en 3,4-3 Ma, *Kenyanthropus platyops* en 3,5-3,2 Ma, *Au. garhi* en 2,5 Ma y *Homo habilis* en 2,3 Ma (deMenocal 2004, Finlayson 2005, Stringer & Andrews 2005).

Algunos trabajos (Reed 1997) sostienen que el hábitat de *Australopithecus* en comparación con el de *Paranthropus* habría sido más forestal, mientras que *Homo* habría sido el primer género realmente adaptado a espacios sabanoides o esteparios. Recientemente, Plummer et al. (2009) han documentado parámetros paleopaisajísticos para *Homo* en el yacimiento de Kanjera, al suroeste de Kenia, con una cronología aproximada de 2 Ma. El cuadro general es novedoso: tanto la lítica como los restos óseos muestran que los homínidos de Kanjera se movieron en un amplísimo mosaico de paisajes, incluyendo sabanas muy abiertas, pero también sabanas arboladas y ecosistemas silváticos riparios y de borde de lago. El trabajo se basa fundamentalmente en el estudio de isótopos estables sobre carbonatos pedogénicos y discute las extrapolaciones efectuadas desde la

palinología marina, básicamente el viejo problema del origen espacial de las palinocenosis (Carrión 2004).

PAISAJES Y CLIMAS PALEÁRTICOS PARA LA EXPANSIÓN DE *HOMO*

La información disponible sobre el *tempo* y el *modo* de aparición de los primeros homínidos euroasiáticos es muy escasa. Una de las generalizaciones más comunes, la denominada *Out of Africa 1*, es la que establece que *Homo ergaster* (o un taxon homólogo como *H. erectus*) se expandió por el este de África via Valle del Nilo o a través del extremo meridional del Mar Rojo (Delson et al. 2000, Beyin 2006, Cohen et al. 2007). Sin embargo, no parece haber evidencias arqueológicas ni homínidos fósiles en el Valle del Nilo durante el Pleistoceno Inferior ni yacimientos olduvayenses en el Sinaí, sur del Negev o suroeste de Arabia a través del supuesto corredor palestino de penetración en Asia (Bar-Yosef 1998). Las evidencias se reducen a (1) tres incisivos atribuidos a *H. erectus* del yacimiento de Ubeidiya en Israel, en torno a 1,4-1,0 Ma; (2) los fósiles de *Homo georgicus* en Dmanisi, Georgia, datados en torno a 1,7 Ma (Lordkipanidze et al. 2005, de Lumley et al. 2006), y (3) los especímenes de *H. erectus* de Java, el más antiguo de los cuales tiene unos 1,6 Ma (Bettis et al. 2009). Desde una perspectiva arqueológica, los artefactos asiáticos del Pleistoceno Inferior atribuidos a *H. erectus* los tenemos principalmente en China e Israel. Sin embargo, la asociación está muy lejos de haber sido clarificada (Anton & Swisher 2004).

Otro hecho, tal vez asumido gratuitamente, es el de que *H. ergaster* era capaz, a diferencia de los australopitécidos, de haber salido de África hacia Asia debido a sus proporciones corporales, las cuales aparentemente habrían favorecido mecanismos termorreguladores que les habrían dotado de una capacidad especial para los desplazamientos largos por paisajes esteparios, al tiempo que la posibilidad de alimentarse de grandes cantidades de carne y menos material vegetal (Eller et al. 2001). La paradoja surge del hecho de que los australopitecinos habían ya colonizado ecosistemas de sabana escasamente arbolada en torno a 3,5 Ma (Anton & Swisher 2004) (Fig. 11). No hay evidencias, pero tampoco hay razones fisiológicas por las que *Australopithecus* no pudiera expandirse hacia las sabanas asiáticas en torno a 3 Ma. Resulta, por otra parte, que las relaciones

taxonómicas y filéticas entre *H. ergaster* y *H. erectus* son muy confusas (Asfaw et al. 1992, 2002, Finlayson 2005, 2009) y sigue sin estar claro si los ejemplares de Java deberían ser asimilados a los africanos o no (Dennell & Roebroeks 2005). Los cráneos de Dmanisi tienen a veces rasgos próximos a *H. erectus* asiáticos y otras veces a *H. erectus sensu lato*, algunos, los más pequeños, incluso se parecen a *H. habilis/H. rudolfensis* (Agustí et al. 2009). A la vista de toda esta información, no parece improbable que una o varias especies de homínidos abandonaran episódicamente África mucho antes de lo que se piensa.

Dennell & Roebroeks (2005) plantean el dilema que se habría generado si *Homo georgicus* hubiera sido denominado *Australopithecus georgicus* y cómo esta simple transposición taxonómica habría cambiado nuestra percepción del *Out-of-Africa 1*. Lo que tendríamos entonces es un homínido de cerebro pequeño y sin antecedentes africanos viviendo en Asia en torno a 1,8 Ma. ¿Por qué entonces no podría haberse producido una salida de África en torno a 2,6 Ma justo cuando comenzó la producción de industria lítica?, ¿o por qué no incluso antes, en torno a 3,0-3,5 Ma, cuando las barreras desérticas saharo-arábicas no existían todavía? Si en torno a 3,5 Ma los homínidos estaban a 2500 km al oeste del Valle del Rift y llegaban hasta el extremo sur de África, ¿por qué no podrían haberse desplazado por los ecosistemas sabanoides del oeste, sur y centro de Asia? (Dennell 2009). Aquí nos encontramos con que la ausencia de evidencia no es evidencia de ausencia. Ciertamente, no hay evidencia de que los australopitecinos migraran fuera de África. Pero también debería estar claro que su ausencia en el registro fósil no se debe a circunstancias tafonómicas (ej. problemas de preservación, prevalencia de carnívoros) o falta de prospección en un continente tan grande como Asia. El caso es que sí que hay limitaciones tafonómicas evidentes, como ha señalado Dennell (2008). No podemos tampoco olvidar las diferencias en la intensidad de la investigación. Las exploraciones en Oriente Próximo y Java son el resultado de una actividad de prospección intensa en épocas coloniales, lo mismo que sucede en el este de África (Stringer & Andrews 2005). En cambio en Asia central y occidental apenas se ha invertido en excavación para el Neógeno (Bar Yosef 2000). De todo este escenario, surge la noción de que Eurasia pudo ser un receptor al tiempo que un dador de taxones durante los últimos 3 millones de años. Desde una perspectiva paleogeográfica, en cualquier caso, Asia y África no son entidades dispares, pues incluso los biomas para los períodos indicados fueron similares (Willis & McElwain 2002).

Parece coherente señalar que lo que ha sido denominado *savannah grassland* en evolución humana es un entorno que podría haber influenciado el tamaño del cerebro, la anatomía post-craneal y la dieta. Incluso parece lógico pensar que adentrarse en ecosistemas más frescos y secos podría tener la ventaja de reducir el contingente de parásitos mortales, mucho más abundantes en ecosistemas húmedos, cálidos y silváticos (esto mantendría las poblaciones en tamaño reducido, como pasa hoy día en muchos ecosistemas silváticos). En ese sentido, tengamos en cuenta que los *grasslands* del Plioceno se extendían desde el oeste de África hasta el norte de China. Esto quiere decir que las especies fósiles descritas en torno a 1,9-1,7 Ma en Koobi Fora (Kenia), Ain Hanech en Argelia, Ubeidiya en Israel y Majuangou en el norte de China habrían vivido en biotopos similares. Queda por ver, qué papel ecológico tendría *H. erectus* en Java a principios del Pleistoceno en un ambiente mucho más boscoso.

En el contexto anterior, conviene tener también en cuenta que las especies del Chad como *Sahelanthropus tchadensis* o *Australopithecus bahrelghazali* vivieron muy lejos del valle del Rift hacia el oeste. En particular, la segunda lo hizo en ambientes sabanoides abiertos en torno a 3,5-3 Ma (Jacobs 2004). Por ello, la asociación del volumen endocraneal con el hábitat no está nada clara: no parece de sentido común mantener la idea de que sólo las poblaciones con cerebros del tamaño de *H. ergaster* serían las adecuadas para las colonizaciones y largos desplazamientos transcontinentales. Como en muchos casos anteriores, la evidencia es tan fragmentaria que no hay modo (honesto) de salir del terreno de la conjetura. La idea de que la primera evidencia en Asia proviene de una migración es conjetural (la migración no se ha demostrado). La idea de que el centro de origen es África es conjetural. La idea de las rutas concretas también es conjetural (Dennell & Roebroeks 2005).

Como hemos comentado, la mayor parte de las hipótesis de expansión inicial euroasiática manejan una penetración siguiendo el Valle del Nilo hasta el Corredor Levantino (Lordkipanidze et al. 2006, 2007). Luego, pasando por Ubeidiya (1,4-1,3 Ma), Gesher Benot Ya'aqov en Israel, llegarían hasta la cordillera del Taurus, desde donde se moverían a la izquierda hacia Anatolia y Europa y la otra a la derecha hacia el Cáucaso (Dmanisi) y el Zagros y las planicies iraníes por el sur del Mar Caspio llegaría a Asia central y oriental (Bar Yosef 1994, 1998, Bar Yosef & Belfer-Cohen 2001). Una idea alternativa sugiere alcanzar la Península Arábiga por el sur

(cuerno de Africa), atravesar su margen meridional y alcanzar los altiplanos iraníes (Carbonell et al. 1999, Aguirre 2000, Asfaw et al. 2002, Eronen & Rook 2004). También hay quien sugiere que tras alcanzar el Mediterráneo oriental por el valle del Nilo, habría una oleada por el norte de Africa y cruce hacia Italia por Sicilia (Manzi et al. 2001). Serían aquí dignos de mención los sitios de Ceprano (800 ka) y el relleno de dolina denominado Pirro Norte, con industria de Modo 1 (olduvayense) y faunas del Pleistoceno Inferior similares a Fuente Nueva y Barranco León, en torno a 1,3-1,7 Ma (Ascenzi et al. 2000).

Lo interesante del planteamiento de Dennell & Roebroeks (2005) con su hipótesis del "savannahstan" es que el modelo reúne los ambientes sabanoides que serían cohesivos del continente euroasiático y africano durante los momentos del *Out-Of-Africa 1*. En este sugerente trabajo se aducen argumentos de peso para considerar que la migración pudo ser muy anterior a la especiación de *H. ergaster-erectus* (ej. en el momento de *H. habilis*) o incluso que pudo existir especiación intra-asiática, siempre en un contexto ambiental abierto, aunque sin duda con un importante componente de leñosas. Este modelo rebajaría el énfasis en la migración. ¿Cuál es, sino, la alternativa? Consideremos que apenas hay continuidad tecnomorfológica en las industrias implicadas (Arribas et al. 2009), que las especies no han sido bien definidas y persisten los conflictos taxonómicos, agudizados cada vez que aparece un nuevo fósil (Finlayson 2009), que los datos sugieren positivamente la existencia de movimientos esporádicos, muchos de ellos fallidos (Carbonell et al. 1999, Aguirre 2008, Shea 2008), que la frontera entre olduvayense y achelense no está clara ni temporal ni espacialmente (Parfitt et al. 2005) y que la hipótesis de carnivoría prevalente no se sostendría en ecosistemas como los de la Cuenca Mediterránea, donde los recursos serían variados en todos los episodios de posible expansión (Bailey et al. 2008).

Existen desde luego alternativas, como la de que las regiones de ocupación permanente coincidan con *hotspots* de biodiversidad. Casi todos los primates conservan mucha diversidad filética en los *hotspots* (Spathelf & Waite 2007). En el caso de los refugios cólchicos (Dmanisi, Georgia), de Java (Sangiran, Modjokerto, Trinil) y de China (sitios de Lantian, Yuanmou, Yunxian, Hexian, Nihewan y Bose), la vinculación parece obvia. Hoy día son *hotspots* y ello tiene un condicionamiento histórico (Kikvidze & Ohsawa 2001). Y, sin salir de Africa, lo mismo podría ser admitido para los yacimientos de *Homo ergaster* en Kenia, o para el yacimiento

argelino de Ain Hanech, fechado en 1,8 Ma, con industria olduvayense y faunas sabanoides (Sahnouni et al. 2002, Sahnouni & van der Made 2009). Los primeros humanos de Cueva Negra y Sima de las Palomas (Murcia) también se asocian con entornos de muy alta biodiversidad (Carrión et al. 2003, Walker et al. 2008).

En este momento, cabe señalar la investigación en la Península Ibérica sobre los primeros europeos. Por su posición geográfica entre el continente africano y el euroasiático y entre las regiones de influencia atlántica y el Mediterráneo, representa un elemento clave para la comprensión del contexto ambiental de las faunas y homínidos euroasiáticos desde el Pleistoceno Inferior. No en vano, la Península Ibérica ha sido durante muchos millones de años un territorio de transiciones, migraciones, invasiones y recambio biótico, pero también un escenario favorable al aislamiento, la resiliencia de poblaciones, especies y comunidades, de modo que supone un "punto de encuentro" para floras y faunas eventualmente muy dispares en cuanto a su origen geográfico (Finlayson & Carrión 2006). Los humanos no debieron ser la excepción.

Los últimos hallazgos de restos humanos en la Sima del Elefante, dentro de Atapuerca (Carbonell et al. 2008), fechables en 1,2 Ma, y la reafirmación de que las líticas olduvayenses de Fuente Nueva-3 y Barranco León pueden corresponder a ocupaciones previas al millón de años (Agustí et al. 2007), hacen de la información paleoecológica un elemento clave en la elaboración de un modelo para la colonización y evolución interna de nuestros ancestros europeos. Los restos del complejo cromeriense británico formado por los yacimientos de High Lodge, Kents Cavern, Boxgrove y Westbury, entre otros (*Ancient Britain in its European context (AHOB 2)*) (Stringer 2006) sugieren una ocupación inicial de las Islas Británicas entre 700.000 y 500.000 BP, casi rozando los 800.000 años que se habían estado barajando para los primeros habitantes (*Homo antecessor*) de la Sierra de Atapuerca (Arsuaga et al. 2003).

En términos paleoecológicos, el problema es que los estudios palinológicos en Atapuerca han sido problemáticos por la esterilidad de los materiales poliníferos (García-Antón & Sainz Ollero 1991, M. García comm.pers., Vallverdú et al. 2001); incluso muchos sedimentos carecen de fitolitos debido al intenso lavado postdeposicional (F. Burjachs com. pers.). Durante los últimos años, algunos miembros del equipo de la Universidad de Murcia y del Instituto Pirenaico de Ecología hemos ensayado sin éxito el análisis polínico de diversos materiales del

yacimiento de Fonelas, como sedimentos minerogénicos y coprolitos de *Chasmaporthetes* (Arribas et al. 2004, 2009) (Fig. 14, 15). Lo mismo ha sucedido con algunos coprolitos de *Pachycrocuta* de Venta Micena, Barranco León (Granada) y Cueva Victoria (Murcia). En el caso de Atapuerca, al igual que con el sitio italiano de Pirro Norte, disponemos ahora de abundantes coprolitos de hiénidos y las perspectivas son esperanzadoras.

En el caso de los yacimientos paleontológicos de las depresiones granadinas, aparte de las comentadas, existen secuencias interesantes en contexto paleolacustre, en particular micritas en el Cerro del Mencal, hoya de Guadix, también asociadas a tafocenosis de grandes mamíferos y con una antigüedad aproximada de 1,4 Ma. Es obvio que la palinología convencional tiene dificultades técnicas en estos ambientes deposicionales, pero los ensayos deben continuar, porque no hay una base empírica que permita predecir el potencial analítico de un depósito en particular (Carrión et al. 2009) (Fig. 4, 5). Por otro lado, disponemos de una base de datos paleontológica bastante significativa (sobre todo de vertebrados) y estamos ante un escenario de cambio climático importante con repercusiones que deben haber tenido consecuencias en la estructura de los ecosistemas terrestres. De hecho, se trata de episodios muy importantes desde el punto de vista de los cambios ambientales. No hay que olvidar que, aunque el tránsito Plio-Pleistoceno registra el mayor drama taxonómico para las angiospermas leñosas en Europa, en el caso de la Península Ibérica, la supervivencia en refugios provoca que la mayor crisis de extinción se dilate hasta el Waaliense (1,2-1,0 Ma), con una retracción forestal acentuada y la extinción definitiva de numerosos elementos subtropicales y arctoterciarios como *Cathaya*, *Tsuga*, *Keteeleria*, *Symplocos*, *Nyssa*, *Parthenocissus*, *Parrotia*, *Pterocarya*, *Eucommia*, *Engelhardia*, *Zelkova* y *Liquidambar* (Postigo et al. 2007, 2009). Algunos otros, como *Carya*, *Ostrya* y *Aesculus* prolongan su existencia peninsular hasta la crisis cromeriense (0,6-0,5 Ma), justo en la base biocronológica regional de *Homo heidelbergensis* (Bermúdez de Castro et al. 2006, Postigo et al. 2007).

¿Qué perspectivas tiene la investigación paleoecológica en estos contextos sedimentarios? Parece sugerente un estudio de los condicionantes ambientales de los primeros homínidos peninsulares y si las extinciones del Waaliense, se relacionan con la cronoestratigrafía del *Homo antecessor* o si las del Cromeriense (600-500 ma) pueden explicar el tránsito hacia *Homo heidelbergensis* (Bermúdez de

Castro et al. 2006, Bischoff et al. 2007, Berger et al. 2008). Los diagramas polínicos pertinentes parecen evidenciar la continuidad de *Quercus*, *Pinus*, *Juniperus*, *Olea*, *Fagus* y *Alnus* durante todo el período, pero habría que ver si existe continuidad en los mosaicos de vegetación y cuál es la magnitud cronológica de los episodios de estépicas (García-Antón & Sainz-Ollero 1991, Burjachs 2001). Los modelos espaciales de línea de costa serán muy importantes, sobre todo a la hora de determinar la superficie ocupada por ecotonos de plataforma litoral, pero siempre sin olvidar cuál es la escala pertinente para la dispersión de homínidos y su conexión con la distribución de recursos faunísticos (Stewart et al. 2004). Es también crucial encontrar datos paleopaisajísticos para la cuenca de Guadix a principios del Pleistoceno (Martínez-Navarro et al. 1995, 1997, Arribas et al. 2008, 2009). Si no se encontraran en contexto continental (ej. Fonelas, Mencil), convendría utilizar más profusamente los registros oceánicos inmediatos.

En cualquier caso, para proveer de factibilidad paleoecológica a las investigaciones futuras, las tareas se deberían generalizar en contexto pluridisciplinar, aunando los datos paleoflorísticos con la información seleccionada y filtrada desde las bases de datos de fauna, especialmente de vertebrados y, mayoritariamente, de mamíferos. Por ejemplo, es interesante comparar las floras con las faunas criófilas del Pleistoceno final, para el cual hay un buen registro cronológico (e.g. García & Arsuaga 2003, Alvarez Lao 2007), sobre todo en el norte para *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Rangifer tarandus*, *Gulo gulo*, *Alopex lagopus*, *Ovibos moschatus* y *Saiga tartarica*. No sólo es interesante la comparación sino también el contraste de hipótesis de herbivoría como influencia central (alternativa o complementariamente al clima).

Otro campo de acción relevante surge precisamente de los últimos descubrimientos en Fonelas que ponen de relieve que los protagonistas de la primera gran dispersión hacia Eurasia no fueron solo los homínidos (Arribas et al. 2009). Es seguro que en cifras próximas a 1.8 Ma los representantes del género *Homo* habitan ya en el Cáucaso, India, China y Java. De ellos han quedado tanto testimonio fósiles como restos en su "tecnología": utensilios líticos del tecnocomplejo Olduvaiense o Modo I (herramientas útiles para el carroñeo de grandes cadáveres de ungulados). Por otra parte, entre las hipótesis sobre la primera colonización humana de Eurasia, destaca aquella que postula un motor ecológico para esta dispersión: el género humano no emigró desde África de

forma independiente, sino en el seno de un movimiento global de mamíferos entre continentes. Los descubrimientos de la Cuenca de Guadix aportan a esta trama migratoria nuevos taxones de origen africano y asiático (Arribas & Garrido 2005, Arribas et al. 2009). Esta combinación de especies nos habla de un rico y diverso ecosistema pasado en el que convergieron, a través de miles de kilómetros y miles de años, una variado número de especies animales que explotaron nuevos recursos y territorios. Tal asociación de vida es única en el registro paleontológico del Plioceno-Pleistoceno y tal conjunto definió en gran medida los linajes que, con posterioridad, caracterizaron el progreso de la vida durante el inicio del Cuaternario en Europa. Por ello, resulta fundamental establecer los cambios climáticos y vegetales de este momento.

Me gustaría aportar aquí otra sugerencia metodológica. En general, la mayor parte de las descripciones del hábitat de las especies de *Homo* (Stringer & Andrews 2005, Trauth et al. 2005) son cualitativas y se basan en interpretaciones generales usando fósiles vegetales y animales como indicadores. Existen retos que abordar, por ejemplo, la utilización de las aves puesto que el registro es profuso y muchas de ellas tienen rasgos de hábitat bien definibles. Algunos intentos de correlación entre paisaje vegetal, preferencias de hábitat de avifaunas y registro fósil han sido muy exitosos (Finlayson et al. 1997, 2008a,b).

Dos reflexiones finales. Las pautas y procesos de evolución humana comienzan en Africa si arrancamos de géneros como *Sahelanthropus* o *Australopithecus* (Zollikofer et al. 2005, Lebatard et al. 2008) pero la cuestión evolutiva es más compleja si nos proyectamos atrás en el tiempo. No debemos olvidar que, según los últimos descubrimientos sobre el clado de los humanos y simios, los primeros homínidos se encuentran en Europa hace unos 12 Ma, dos millones de años antes que los primeros homínidos africanos. Este clado basal incluiría géneros como *Dryopithecus*, *Hispanopithecus*, *Rudapithecus*, *Samburupithecus*, *Nakalipithecus*, etc (Begun et al. 2006, Begun 2007). El otro problema esencial es la falta de correlación entre datos paleoantropológicos y relojes moleculares, la mayor parte de los cuales establecen que la divergencia entre chimpancés (o similares) y humanos estaría en torno a 4,5-6,5 Ma. ¿Qué papel damos entonces a taxa como *Sahelanthropus* en el curso inicial de la evolución humana si sabemos que su existencia se cifra en un momento anterior?

DISPERSIÓN INICIAL DE *HOMO SAPIENS*

Desde una óptica paleogeográfica, nuestra especie no parece haber sido ajena a todas estas influencias ambientales. A través de la iniciativa *Lake Malawi Drilling Project*, Scholz et al. (2007) han evidenciado una relación directa entre los cambios paisajísticos que tienen lugar en África oriental entre 135.000 y 75.000 años antes del presente y los orígenes y dispersión inicial de *Homo sapiens*. Algunos modelos de control paleoclimático, como el elaborado recientemente por Carto et al. (2008) sugieren que existe un condicionamiento a través de los eventos Heinrich, los cuales habrían inducido paisajes demasiado esteparios y supuestamente poco adecuados para las tendencias expansivas de *Homo sapiens*, empujándole a una nueva aventura migratoria fuera del continente africano hace unos 100.000 años (deMenocal 2008). Aunque se mantiene la controversia sobre el número de expansiones y las vías de penetración en Eurasia de este supuesto *Out-of-Africa 2* (Aguirre & Carbonell 2001), ciertamente habrían existido episodios de desarrollo poblacional importante como sugieren algunos trabajos sobre polimorfismo autosómico en poblaciones actuales (Cox et al. 2009).

Hay que decir que, como suele suceder en otras especies para las que existe información paleogenética, en el caso de *Homo sapiens* nos encontramos con reconstrucciones irreconciliables dadas por las diferentes metodologías de calibración (Endicott et al. 2009). Nos referimos a la interpretación de la historia demográfica y evolutiva. La selección de los datos moleculares es importante y cabe enfatizar que las estimas mitocondriales no se correlacionan a menudo con los datos paleontológicos ni con los arqueológicos. Se piensa que las estimas sobre la tasa de mutación mitocondrial podrían ser incorrectas en muchos casos de estudio. Endicott et al. (2009) sugieren revisar los modelos y dejar de utilizar acríticamente la fecha de corte de calibración sobre la base de la separación del hombre y el chimpancé.

SUPERVIVENCIA, EXTINCIÓN Y REEMPLAZAMIENTO DE LOS NEANDERTALES

Los neandertales se extinguen en un contexto frío, pero sobre todo en un episodio de gran variabilidad climática a inicios del último máximo glacial y finales de lo que es conocido en la jerga paleoclimática como Estadio Isotópico 3 (OIS₃) (Finlayson et al. 2006). Sin embargo, todavía estamos ante un problema monumental de escala en la interpretación del proceso y en la definición temporal de las pautas (Carrión 2004, Currat & Excoffier 2004, Finlayson et al. 2004, Kozłowski 2005, Jiménez Espejo et al. 2007). Este problema ha generado confusión y una dialéctica innecesaria durante los últimos años (D'Errico & Sánchez-Goñi 2003, Zilhao & Pettitt 2006), alimentando así algunas interpretaciones basadas en la tradición neodarwinista de la exclusión competitiva entre especies (Sepulchre et al. 2007, Tzedakis et al. 2007). En realidad, si a la hora de analizar los problemas de interpretación, obviamos el componente cultural (Fig. 16, 17), no comprenderemos por qué corren ríos de tinta sobre modelos que a menudo son insondables científicamente. Y es que forma parte de la cultura paleoantropológica tradicional la idea de que nuestra especie, el hombre anatómicamente moderno (AMH), o Ancestros (como lo denomina acertadamente Finlayson 2009), disponía de una clara superioridad biológica y cultural (Trinkaus 1986) sobre los neandertales, lo cual podría haber tenido que ver con la extinción de éstos últimos (Tzedakis et al. 2007).

En efecto, algunos problemas con la interpretación de la extinción del Neandertal podrían tener raíces culturales y explicaciones psicosociológicas. A partir de algunos datos aislados sobre la supuesta fisiología de la especie, los neandertales han sido considerados por muchos arqueólogos y paleoantropólogos como una especie primordialmente adaptada a condiciones frías (Churchill 2006, revisión). Sin embargo, esta perspectiva no encaja con el hecho constatable en el registro arqueológico de que sus poblaciones solo alcanzaban el noroeste de Europa durante los interglaciares (Kozłowski 2005, Finlayson 2009). Es decir, que los neandertales fueron incapaces de vivir en estas latitudes durante los episodios climáticamente más críticos, de modo que las áreas de ocupación continua fueron

las más meridionales y, sobre todo, aquellas que disfrutaron de clima oceánico y recursos marinos (Bailey et al. 2008, Shea 2008).

Las ocupaciones neandertales del Peñón de Gibraltar proporcionan un excelente registro tafonómico y paleoecológico para la especie y, en particular, para argumentar su extraordinaria supervivencia. La ocupación de esta pequeña península por los neandertales fue constatada en 1848 con el descubrimiento del primer cráneo de neandertal y, posteriormente en 1926, por un segundo cráneo de un niño de cuatro años. En la actualidad se conocen ocho cavidades en seis kilómetros cuadrados con ocupación de neandertal, la mayor densidad conocida hasta el momento. Los yacimientos de Gibraltar, en particular los de Gorham's y Vanguard Caves, captan un periodo extenso de ocupación desde el último interglaciar hasta la mejoría climática del Holoceno (Finlayson et al. 2006, Finlayson & Carrión 2006) (Fig. 19, 20). El registro florístico y de fauna es de gran riqueza, lo que nos permite hacer una reconstrucción del medio mediterráneo de los neandertales y de los humanos modernos que los sucedieron. Queda claro por los análisis de carbones y de polen (sobre sedimento de cueva y coprolitos de cánidos e hiénidos) en los distintos niveles de ocupación por los neandertales en Gorham's y Vanguard, que la gran plataforma costera estaba compuesta de un mosaico de tipos de vegetación, incluyendo grandes extensiones de pino piñonero, la presencia de sabinas, lentiscos, jarales, coscojares, alcornocales, encinares, acebuchales, etc. A ello hay que añadir las especies indicadoras de medios húmedos, riachuelos y lagunas, como *Alnus* y *Salix*, *Betula*, *Fraxinus*, *Corylus*, *Castanea*, *Ulmus*, *Juglans* y *Tilia* (Carrión et al. 2008, Finlayson et al. 2008a,b). Entre la fauna, se incluyen abundantes anfibios y reptiles, algunos buenos indicadores de temperatura y humedad y su presencia es continua en los niveles de Gorham's Cave a partir de 120.000 BP. Sería el caso del sapo de espuelas (*Pelobates cultripes*), el tritón jaspeado (*Triturus marmoratus pygmaeus*), la ranita meridional (*Hyla meridionalis*) y la tortuga mediterránea (*Testudo hermanni*). La diversidad de aves es asombrosa, con unas 145 especies identificadas entre Gorham's Cave, Vanguard Cave y Devil's Tower Rock Shelter. Entre los mamíferos, destacan claramente el conejo (*Oryctolagus cuniculus*), la cabra montés (*Capra pyrenaica*) el ciervo (*Cervus elephus*), el jabalí (*Sus scrofa*), el uro (*Bos primigenius*), el caballo (*Equus caballus*) y el rinoceronte extinto (*Stephanorhinus hemitoechus*). Todo ello nos indica un bioma a modo de "sabana mediterránea", con grandes herbívoros ocupando la plataforma costera y cabras en los acantilados. Es

importante destacar la ausencia total de herbívoros típicos de la fauna fría, como el mamut, el rebeco y el rinoceronte lanudo (Finlayson et al. 2008a).

Los humanos que ocuparon este entorno costero eran omnívoros, cazaban al acecho (sobre todo conejos, perdices, patos y palomas), incluyendo entre sus presas animales marinos como delfines y focas, peces, mejillones y lapas, así como numerosas aves (Finlayson et al. 2008a, Stringer et al. 2008). Eran, además, ávidos recolectores de piñones de *Pinus pinea*. Es evidente que tenían un profundo conocimiento del medio en que se desenvolvían. Las tesis sobre la superioridad de los humanos modernos sobre los neandertales se desmantelan cuando contemplamos registros como el de Gibraltar (Finlayson et al. 2006). Fundamentalmente porque los neandertales, desaparecen miles de años antes de que lleguen los primeros humanos modernos, por lo cual éstos no pudieron ser la causa de la desaparición de los primeros. En segundo lugar, el estudio arqueológico y tafonómico apenas detecta diferencias entre el comportamiento de ambos grupos (Finlayson et al. 2006, 2008). ¿Entonces, a qué se debe su extinción? Se trata de un problema de difícil abordaje metodológico (Speth 2004) dada la escasez de restos humanos y la difícil adscripción de las industrias líticas del Paleolítico Superior inicial.

Cuando se incorpora una metodología ecológica al viejo problema tecnológico que asumía una revolución cognitiva en el tránsito del Neandertal hacia nuestra especie (Gamble 1999), parece que se puede arrojar algo de luz sobre el problema. Finlayson & Carrión (2007) observan que las circunstancias ambientales cambiantes de final del estadio isotópico 3 en el Paleártico occidental (Fig. 18) promovieron un cambio tecnológico consecuente con importantes transiciones en los biota del límite septentrional de la región mediterránea y en el límite septentrional del desierto del Sáhara. Este cambio tecnológico fue asumido tanto por neandertales como por hombres anatómicamente modernos (AMHs) y representa el inicio del Paleolítico Superior y las bases para la extinción de la cultura musteriense (Fig. 21,22, 25) . De acuerdo con lo anterior, la extinción del Neandertal, como especie biológica, podría ser tomada mucho después como un proceso heterogéneo temporal y espacialmente que provocaría una fragmentación episódica de la gran metapoblación occidental de la especie. El corolario procedimental será que, mientras no haya nueva evidencia paleoantropológica, los AMHs no pueden ser considerados como causantes

directos de la extinción del Neandertal, sencillamente porque no hay evidencias de cohabitación en las regiones donde los neandertales mostraron una supervivencia excepcional (Finlayson & Carrión 2006, Jiménez Espejo et al. 2007). Los datos moleculares tampoco favorecen hipótesis de flujo génico (Currat & Excoffler 2004, Serre et al. 2004, Green et al. 2008).

Es de hecho, la supervivencia y no la extinción, el fenómeno que más debería focalizar la atención del posible experimento paleoecológico, puesto que el Neandertal en realidad es un mamífero del Pleistoceno Medio que alcanza su extinción en el Pleistoceno Superior como buena parte de la fauna paleártica que lo acompaña (Culver & Rawson 2000, Stewart & Lister 2001, Rosas 2001, Stewart et al. 2004, Hofreiter 2007). En este caso particular, la orientación específica de las investigaciones futuras debería ir dirigida, por tanto, a la precisión del escenario ecológico entre 35.000 y 20.000 años BP, en términos de una mayor resolución tanto temporal como territorial (González-Sampériz et al. 2006). Y especialmente, con un enfoque centrado en la ecología de poblaciones, porque pensamos que, con la información disponible o adquirible, es ésta, y no la especie taxonómica, la única realidad investigable, o si se quiere, testable paleoecológicamente.

La propia entidad taxonómica es discutida en sus orígenes y las conexiones entre *H. neanderthalensis* y *H. heidelbergensis* no están claras (Mounier et al. 2009), dándose una notoria variabilidad morfológica en los restos óseos a lo largo del Pleistoceno Medio europeo (Ponce de León & Zollikofer 2001, Tattersall 1996, Arsuaga et al. 1997, Bermúdez de Castro 2006, 2008a-b, Martínón Torres et al. 2007a-b, Finlayson 2009). En un estudio de reciente aparición, Briggs et al. (2009) proporcionan los resultados de secuenciaciones de DNA neandertal, concluyendo que el ancestro común con los humanos modernos vivió hace al menos medio millón de años, muy probablemente en África. La discusión está ahora abierta sobre si el ancestro sería encuadrable en el morfotipo *H. heidelbergensis*, o en otra especie coetánea por describir. Recientemente, en una reunión sobre evolución humana (Calpe 2009, Gibraltar), organizada por el profesor Clive Finlayson, Tattersall trajo la idea de que puede haber habido dos linajes o más de homínidos en Europa durante este episodio. Uno habría dado lugar a los neandertales de la Sima de los Huesos, y encajaría en *H. heidelbergensis*; el otro sería el de la propia Sima de los Huesos, con rasgos intermedios. Pero habría otros morfotipos craneales como el de Steinheim. En fin, una "taxonomía abierta", por recordar a

Umberto Eco. Este debate ha sido publicado con posterioridad a la reunión por el reportero Michael Balter en la revista *Science* (<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/sci;326/5950/224>).

También desde una posición más investigadora y menos especulativa, conviene tomar las hipótesis al uso sobre la extinción del Neandertal (Zilhao 2000, Finlayson et al. 2000, d'Errico & Sánchez Goñi 2003, Finlayson & Carrión 2007, Jiménez-Espejo et al. 2007, Tzedakis et al. 2007) contrastándolas con el modelo señalado de "super-refugio" en el extremo sur (Bailey et al. 2008, Finlayson 2008, Bicho & Haws 2008, Fa 2008). Este serviría de nexo geográfico entre la Iberia atlántica y la mediterránea. En conjunción, debemos revisar la entrada de AMHs en la Península sobre la base de datos paleoantropológica y de utilizarse datos arqueológicos, no asumir que el Auriñaciense está producido por nuestra especie (Finlayson & Carrión 2007).

Parece, por tanto, claro que las continuas fluctuaciones climáticas desde hace 50.000 BP fueron fragmentando progresivamente las poblaciones de Neandertal (Stewart 2005, Stewart et al. 2004, Fernández et al. 2007), dejando poblaciones cada vez más aisladas en el Mediterráneo, Oriente medio, Cáucaso y Crimea. Fabre et al. (2009) han encontrado una diversidad haplotípica sobre material fósil que sugiere fragmentación temprana y una especial disparidad para el grupo de Neandertales mediterráneo. En el muestreo se incluyen sitios como Teshik Tash en Uzbekistán o Mezmaiskaya en el Cáucaso, hasta El Sidrón en Asturias o La Chapelle en Francia. Finalmente, la pauta de desaparición está claramente orientada desde zonas continentales e interiores hasta las áreas costeras (Finlayson et al. 2008) (Fig. 23, 24), aunque habría que explicar las fechas tan tardías en la Cueva de la Carihuela (Carrión 1992, Carrión et al. 1998, Fernández et al. 2007). Poco a poco, incluso las ocupaciones litorales se irían extinguiendo, probablemente porque los primates soportan mal la reducción del tamaño poblacional.

Después de todo, la extinción forma parte indisoluble de cualquier escenario evolutivo en eucariotas y sin exclusión alguna, en homínidos. Cabe insistir en que, como especie y en el contexto de la evolución humana, los neandertales tuvieron una existencia biológica particularmente dilatada, pues formando parte de los cortejos faunísticos del Pleistoceno Medio, alcanzan el final del Pleistoceno Superior, desapareciendo solo cuando llega el Último Máximo Glaciar, uno de los

momentos más críticos de la historia climática de la Tierra (Finlayson & Carrión 2007). Algunos estudios sobre los climas del Mediterráneo occidental simulan descensos brutales en la temperatura media del dominio marino (Jiménez-Espejo et al. 2007), sugiriendo que el último máximo glacial aparecería como un factor definitivo en la extinción, pero solo debido a la historia biológica precedente. En cierto sentido, la extinción fue un accidente biológico. El problema, como argumenta Finlayson (2009) es que hemos estado viendo los cambios tecnológicos en la escala ecológica como sinónimo de extinción biológica.

La extraordinaria supervivencia de los Neandertales podría tener que ver, por tanto, con un escenario paisajístico favorable a la explotación de recursos de muy diversa naturaleza, lo cual implica capacidad de adaptación en un entorno de variabilidad ambiental acusada. El escenario está íntimamente a la existencia de plataformas costeras que supondrían vías de comunicación y escape en casos de crisis climática y carestía de recursos (Bailey et al. 2009). Estas han evidenciado su valor de supervivencia en momentos en los que la migración se hizo una necesidad. Los grandes eventos de dispersión de nuestra especie, con indiferencia de si se trata de los supuestos *Out-of-Africa* como de otras colonizaciones como la americana o la de Japón, Australia o Nueva Guinea, se han producido a través de corredores costeros (Bailey et al. 2008). Estas plataformas han funcionado como "superecotonos", disponiendo de un mosaico de hábitats y organismos que coexistieron en cortas distancias (Fig. 26). En el caso de la Península de Gibraltar, representa además, un enclave particular por su conexión del mundo atlántico con el mediterráneo, del africano con el euroasiático (Fa 2008).

Respecto a la llegada de los AMHs desde el norte se puede relacionar con una población de origen centro-asiática que habría estado adaptada a la explotación de medios esteparios, donde cazaría grandes mamíferos de la fauna fría. Después llegarían a Europa occidental siguiendo a sus presas favoritas conforme el frío y la aridez favorecerían la expansión de la estepa hacia el oeste (Finlayson & Carrión 2006, 2007). Los datos de paleogenética defienden que la llegada no habría sido antes de 30.000 BP (Caramelli et al. 2008). Sabemos que esta fauna fría penetró en el interior de la Península Ibérica sin llegar hasta el Mediterráneo costero, último refugio de los neandertales (Walker et al. 2008). Una vez establecida, y sin competencia con los neandertales ya desaparecidos, la población ibérica de modernos se duplicó y finalmente alcanzó los medios costeros mediterráneos.

Este hecho queda recogido en la gran expansión de yacimientos que coinciden con el máximo glaciario y la cultura Solutrense (Finlayson & Carrión 2007). Con la mejoría que acompañó la deglaciación, a partir de 14.000 BP, serían estas poblaciones ibéricas las que nutrieron a las de Europa occidental y septentrional (Kozłowski 2005, Finlayson et al. 2008a, Finlayson 2009).

RESEÑA SOBRE LAS TRANSICIONES ECO-CULTURALES EN EL HOLOCENO

La investigación de los registros para el Holoceno proporciona también evidencias de cambio cultural bajo influencia ambiental (Robinson et al. 2006). Existen elementos en común para la desaparición de la cultura maya (Gill 2000, Haut et al. 2003, Polk et al. 2007), de las sociedades agrícolas de la Isla de Pascua (Flenley & Bahn 2003), las colonias de la Groenlandia noruega (Diamond 2005), el Gran Zimbabwe del extremo sudafricano (Carrión et al. 2000), o la cultura de los indios Anasazi en el suroeste americano (Axtell et al. 2002, de Menocal & Cook 2005). En estos casos, se han constatado situaciones de explosión demográfica en un contexto ecológico no sostenible y bajo economías inicialmente excedentarias (Cullen et al. 2000). El caso del colapso maya es particularmente iluminador y por ello ha recibido tanta atención en los medios de comunicación y en la literatura de ciencia divulgativa.

Respecto al colapso argárico, es preciso seguir investigando su contexto ecológico. La cultura del Argar se desarrolló en el sureste español entre 4300 y 3600 años antes del presente. Las casuísticas son aquí particularmente pertinentes, porque el supuesto colapso implica un crecimiento demográfico y agotamiento de los recursos naturales en un contexto de cambio climático aridificante (Lull 1983, Chapman 1991, Carrión et al. 2007). Sin embargo, como sucede con las ocupaciones precedentes del Calcolítico (sobre todo en el suroeste peninsular), de la Cultura del Bronce de las Campiñas del Guadalquivir y con los propios asentamientos ibéricos, de carácter más urbano, existen muchas cuestiones por resolver tomando la escala espacial como elemento concluyente de las pautas observadas. En concreto, es preciso confirmar las tendencias observadas en las sierras de Gádor, Almería (Carrión et al. 2003) y Baza, Granada (Carrión et al. 2007), dentro de los sistemas más septentrionales de Murcia, sobre

todo en el litoral y proximidades del Guadalentín. Existen, además, problemas con la correlación de hallazgos y registros, puesto que la mayor parte de los yacimientos arqueológicos carecen de cronologías radiocarbónicas (Castro et al. 1999, Cálalich & Martín 1999, Nocete 2001) y los estudios antracológicos (Rodríguez-Ariza 1992, 1995, Carrión-Marco 2004) y paleocarpológicos (Buxó 1997) son más necesarios que nunca. Además, la información, en su conjunto, debería ser integrada en las pautas y mecanismos de control observados en la evolución interna de las primeras sociedades metalúrgicas del suroeste peninsular (Nocete et al. 2005).

Lo que resulta obvio de la base de datos paleoecológica es que existen nexos entre historia vegetal, historia del fuego, cambios climáticos y cambios o colapsos culturales. Y que algunos de estos aspectos implican procesos de adaptación específica y poblacional. La región mediterránea española es una de las más ricas del mundo en lo que se refiere a la existencia de archivos históricos y arqueológicos, especialmente para los últimos milenios (Carrión et al. 2007). Un uso adecuado de esta información puede proporcionar un inventario crítico de eventos humanos y ambientales presumiblemente conectados con los cambios en el registro biótico y geoquímico.

En este sentido, cabe orientar los futuros estudios en la incorporación de especialistas en paleoecología, paleozoología y documentación histórica al estilo de trabajos recientes como el de Sereno et al. (2008) sobre como las poblaciones del Holoceno medio de pescadores en Gobero (Sahara) colapsaron después de varias crisis inducidas por perturbaciones climáticas. La evidencia histórica incluye una variada gama de documentos para calibrar pautas rápidas de cambio biosocial: secuencias arqueológicas, registros públicos, estadísticas, archivos meteorológicos, mapas, fotografías, diarios, registros de propiedad, legislación, etc. Los documentos escritos ofrecen un contexto temporal para el estudio de la historia del impacto humano sobre el paisaje. Aunque la evidencia histórica no puede ser utilizada en términos experimentales, puede ser extraordinariamente útil a través de la corroboración o refutación de hipótesis, incluso por el procedimiento de falsación popperiano.

REFLEXIÓN FINAL

Nos hemos extendido sobre las dificultades para establecer un modelo causal para la conexión entre cambio ecológico y evolución de homínidos. Hay muchas investigaciones en curso que previsiblemente arrojarán algo de luz sobre algunas transiciones para las cuales hay buena documentación paleontológica, paleoecológica y arqueológica. Pero queda también demostrada nuestra supina incapacidad para aplicar al registro fósil de homínidos el concepto biológico de especie (Foley 1994, Finlayson 2009). Por no hablar de la frecuente confusión entre tecnología y especie biológica, siendo la adscripción del Auriñaciense a *Homo sapiens* un ejemplo llamativo (Wood & Lonergan 2008). Sin embargo, el problema cifrado esconde un problema mayor. Un problema que es metodológico, conceptual y de gran profundidad, y que emerge del mismísimo corazón de la investigación evolutiva y de sus conocidas dificultades para establecer la influencia del ambiente sobre la génesis de nuevas formas y sobre la extinción abiótica o sobre los resultados de la competencia interespecífica en términos de ecología evolutiva (Butlin et al. 2009). Es como si uno pidiera compulsivamente una “Nueva Síntesis” con el convencimiento dramático –y lógico- de que ésta ya no es posible porque el volumen de información hace tiempo que nos desbordó. Tal vez debamos aspirar modestamente a la elaboración de modelos explicativos para la evolución de los diferentes sistemas biológicos, siendo los de primates solo uno de ellos.

Y es que las cosas han cambiado desde los tiempos de Mayr y compañía (Prentiss et al. 2009). La acumulación de investigaciones sugiere que el genoma no es tanto el sujeto pasivo del ambiente y de la variación azarosa segregada por selección natural, sino una entidad activa que confeccionaría un futuro que está abierto caóticamente, aunque constreñido por el ambiente material y su pasado (Pontarotti 2009, Reznick & Ricklefs 2009). En primer lugar, parece claro que, a menudo no existe correlación entre adaptación y hábitat, que hay especies poco especializadas ecológica y geográficamente que han tenido mucho éxito evolutivo (Dias 1996, Burt 2001). Por otro lado, hay rasgos que parecen independientes de las necesidades adaptativas, o sea, características sin utilidad evidente (Cronk et al. 2002), y esto no queda excluido en la evolución humana (Gluckman et al. 2005).

Más allá de lo anterior, la evolución parece tener a veces consecuencias negativas en un sentido adaptativo. Existen multitud de ejemplos en los que se aprecian fallos en los organismos a la hora de ejercitar su máximo potencial de reproducción (Hotton et al. 1997).

Sigamos. La evolución a menudo es reiterativa, es decir repite estructuras muy similares en el desarrollo de la misma línea principal (Langton 1989, Eronen & Rook 2004). Esto es frecuente en evolución humana (Wolpoff 1980, Trinkaus 1990, Wood 1992, Rosas 2001, Vekua et al. 2002, Klein 2009). Hay pautas que se imponen a sí mismas de forma reiterada dentro de muchos taxa, al tiempo que hay una carencia abrumadora de transiciones graduales (Tattersall & Mowbray 2005). Esto es así, muy a pesar de que la teoría de la selección natural predice que las morfologías son conglomerados de rasgos útiles. Hay, además, órganos e instintos complejos que persisten dentro de taxa, a pesar de conducir a mutaciones deletéreas (Novembre & di Rienzo 2009). Más aún, la evolución, como proceso histórico, tiene componentes aparentemente caóticos (Wagensberg 1998, Shubin et al. 2009): las pautas evolutivas están conectadas con feedbacks múltiples. Los organismos interactúan de muchos modos; el ambiente consiste no sólo en aspectos físicos sino también, y quizá más decisivamente, en otros organismos (Futuyma 2009).

La anterior apreciación es crucial para abordar la cuestión de por qué la evolución humana podría haber avanzado independientemente de los requerimientos directos del ambiente o por qué habría sido resistente el cambio ecológico en algunas circunstancias (Cartmill & Smith 2009); por qué existe a veces un juego de adaptaciones que parece divorciado de las necesidades obvias del organismo. En tanto que la naturaleza es interactiva y dinámica, la evolución humana, como la de los demás organismos, podría no poder explicarse con una aproximación mecanicista, no obstante las implicaciones e involuciones ecológicas.

En los últimos tres siglos, la ciencia, armada con las matemáticas de Newton y Leibniz, ha logrado explicar muchos procesos del universo (Holton 1998). Se trataba esencialmente de un mundo mecánico, caracterizado por la repetición y la predecibilidad. El mundo lineal constituye una parte muy importante de nuestra existencia. Sin embargo, la mayor parte de la naturaleza no es lineal y no puede predecirse con facilidad: hay muchos componentes que interaccionan de modos

complejos y producen una impredecibilidad notoria. Los ecosistemas y el cerebro de los homínidos parecen evidenciar dinámicas complejas que desafían la simulación o el análisis matemático convencional (Favre et al. 1995, Ponce de León & Zollikofer 2001, Specht et al. 2007).

¿Seremos, por tanto, capaces de vivir sin una teoría general –prospectiva, no retrospectiva- sobre la evolución humana y sus relaciones con el entorno físico y biótico? Porque, digámoslo de forma rotunda: los intentos para predecir el comportamiento evolutivo después de una crisis ambiental sólo pueden operar a la escala de las generalizaciones, y siempre con la premisa bien presente de que debemos esperar lo inesperado.

Cuando contemplamos las curvas de fósiles, que pueden parecer inescrutables al profano y aburridas al neontólogo profesional, nos topamos de frente con toda la grandeza y toda la miseria de nuestro sistema de investigación: la evolución después de estos procesos es demasiado oportunista, demasiado rápida y al mismo tiempo está demasiado constreñida por el arsenal de morfologías disponibles (Howell 1999). Y es que estamos ante un sistema complejo en el que se mezclan las influencias extrínsecas de fondo, los accidentes históricos y las contingencias bióticas internas. Este razonamiento filosófico me parece útil en el marco de este Discurso, porque a veces los propios científicos actuamos como si fuésemos capaces de predecir los hechos o, peor aún, como si fuésemos capaces de cambiar el curso de la historia.

Como hemos visto, el clima siempre ha estado cambiando y ello ha afectado a las especies, poblaciones y culturas humanas. Los últimos dos millones de años han sido particularmente inestables desde el punto de vista climático, efervescentes desde el punto de vista de la evolución humana, y no hay razón por la que debamos esperar otra cosa que un futuro impredecible. Pero es cierto que hay un exceso de simplificación y vulgarización en los medios de comunicación en relación con un proceso que es complejo y a menudo comprendido sólo de forma incompleta. Se suele creer que los planteamientos intelectuales de más relevancia pertenecen a las ciencias físicas. Los modelos que utilizan la interacción de factores ambientales con procesos dinámicos internos confirman que la direccionalidad del ecosistema cambiante se puede alterar o incluso perder por la acción de pequeñas modificaciones en el *input* (por ejemplo invasiones) o en el

output (por ejemplo extinciones) y estas no admiten fácilmente una regulación mecanicista.

En el otro extremo, los paleobiólogos, frecuentemente enamorados de nuestras propias construcciones, hemos pretendido pensar en cuadros generales, pero en un contexto de atomización profesional que ha dispersado los datos antes su imbricación en cualquier planteamiento teórico (Carrión 2003). Así, muchas generalizaciones no resisten ni el primer asalto crítico. Pero la tarea cotidiana de la ciencia, como señaló Peter Medawar, no consiste en cazar datos, como supondría un inductivista, sino en verificar hipótesis. Los datos disponibles, que desgraciadamente, no son tantos como los modelos, permiten asegurar que, aunque los desastres puedan ser evitados, el cambio es inevitable.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, E., 2000. Poor fossil record and major changes around 1 Ma BP. *Human Evolution* 15: 51-62.
- Aguirre, E., 2001. Early human expansions into Eurasia: The Atapuerca evidence. *Quaternary Internacional* 75: 11-18.
- Aguirre, E., 2008. *Homo hispánico*. Espasa Calpe, Espasa Forum, Madrid.
- Agustí, J. (Ed.). 1996. *La lógica de las extinciones*. Tusquets Editores, Metatemas, Barcelona.
- Agustí, J., Blain, H.A., Cuenca-Bescos, G., Ballon, S., 2009. Climate forcing of first hominid dispersal in Western Europe. *Journal of Human Evolution* (en prensa).
- Agustí, J., Oms, O., Parés, J.M., 2007. Biostratigraphy, paleomagnetism and geology of the Orce ravine (Southern Spain). Comment on the paper by Gibert et al. 2006. *Quaternary Science Reviews* 26: 568-572.
- Agustí, J., Oms, O., Remacha, E., 2001. Long Plio-Pleistocene Terrestrial Record of Climate Change and Mammal Turnover in Southern Spain. *Quaternary Research* 56: 411-418.
- Albert, R.M., 2000. Study of ash layers through phytolith analyses from the Middle Paleolithic levels of Kebara and Tabun Caves. PhD thesis, University of Barcelona, Barcelona.
- Albert, R.M., Weiner, S., 2001. Study of phytoliths in prehistoric ash layers from Kebara and Tabun caves using a quantitative approach. En: Meunier, J.D., Colin, F. (Eds.), *Phytoliths: Applications in Earth Sciences and Human History*. Ed. Balkema. Lisse, pp. 251-266.
- Álvarez-Laó, D.J., García, N., 2007. Geographical and chronological distribution of *Mammuthus primigenius* in the Iberian Peninsula. *Proceedings of the IV International Mammoth Conference, Yakutsk, Russia*. pp. 116-117.
- Antón, S., Swisher, C.C., 2004. Early dispersals of *Homo* from Africa. *Annual Review of Anthropology* 33: 271-296.

- Arribas, A., Baeza, E., Bermúdez, D., Blanco, S., Durán, J.J., Garrido, G., Gumiel, J.C., Hernández, R., Soria, J.M., Viseras, C., 2009. Nuevos registros paleontológicos de grandes mamíferos en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): aportaciones del Proyecto Fonelas al conocimiento sobre las faunas continentales del Plioceno-Pleistoceno europeo. *Boletín Geológico y Minero* 115: 567-582.
- Arribas, A., Garrido, G., 2005. Registro de mamíferos en cuevas del Sur del Sistema Central español: una historia por conocer. En: Fierro, C.I. (Ed.), *Estudio del ecosistema kárstico meridional a las sierras de Guadarrama, Somosierra y Ayllón*. Federación Madrileña de Espeleología (FME) y Asociación para la Recuperación del Bosque Autóctono, pp. 37-46.
- Arribas, A., Garrido, G., Viseras, C., Soria, J., Solano, J.G., Hernández, R., Baeza, E., Durán, J.J., Laplana, C., Pla, S., Carrión, J.S., Carroza, J.A., Lorenzo, C., Lozano, R.P., Díez, J.C., Navazo, M., Terradillos, M., Alonso, R., Fernández, S., Gumiel, J.C., de Frutos, C., Garcés, M., López, J., 2008. Investigación paleontológica y estratigráfica de la formación Guadix entre los años 2001 y 2007. Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas. En: Arribas, A. (Ed.), *Vertebrados del Plioceno Superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*. Series Cuadernos del Museo Geominero 10, IGME, Madrid, pp. 21-54.
- Arribas, A., Garrido, G., Viseras, C., Soria, J.M., Pla, S., Solano, J.G., Garcés, M., Beamud, E., Carrión, J.S., 2009. A mammalian Lost World in southwest Europe during the Late Pliocene. *PLOS ONE* 4: e7127. doi:10.1371/journal.pone.0007127
- Arroyo, J., Carrión, J.S., Hampe, A., Jordano, P., 2004. La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales. En: Valladares, F. (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ediciones del Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, pp. 27-67.
- Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E. (Eds.) 1997. The Sima de los Huesos hominid site. *Journal of Human Evolution* 33 (special issue 2-3): 105-421.
- Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Trueba, J., 2003. *Los Primeros Europeos: Tesoros de la Sierra de Atapuerca*. Junta de Castilla y León.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C., 1997. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution* 33: 219-281.
- Ascenzi, A., Mallegni, F., Manzi, G., Segre, A.G., Segre Naldini, E., 2000. A reappraisal of Ceprano calvaria affinities with *Homo erectus*, alter the new reconstruction. *Journal of Human Evolution* 39: 443-450.
- Asfaw, B., Beyene, Y., Suwa, G., Walter, R.C., Withe, T., Wolde Gabriel, G., Yemane, T., 1992. The earliest Acheulean from Konso-Gardula. *Nature* 360: 732-735.
- Asfaw, B., Gilbert, W.H., Beyene, Y., Hart, W.K., Renne, P., Wolde Gabriel, G., Vrba, E., Withe, T., 2002. Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 416: 317-320.
- Axtell, R.L., Epstein, J.M., Dean, J.S., Gumerman, G.J., Swedlund, A.C., Harberger, J., Chakravarty, S., Hammond, R., Parker, J., Parker, M., 2002. "Population growth and collapse in a multi-agent model of the Kayenta Anasazi in long house valley". *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99: 7275-79.
- Azanza, B., Alberdi, M.T., Prado, J.L., 2000. Large mammal turnover pulses correlated with latest Neogene glacial trends in the northwestern Mediterranean region. En: Hart, M.B. (Ed.), *Climates: Past and Present*. Geological Society, London, Special Publications, pp. 161-170.

- Azuma, J., Toshima, N., Hino, K., 2001. B-spline expansion of scattering equations for ionization of atomic hydrogen by antiproton impact. *Physical Review* 64: 062704-062709.
- Badal, E., 2006. Carbones y cenizas, ¿qué nos cuentan del pasado? En: Carrión, J.S., Fernández, S., Fuentes, N. (Eds.), *Paleoambientes y cambio climático*. Fundación Seneca. Agencia de Ciencia y Tecnología de la Región de Murcia, pp. 103-116.
- Badal, E., Bernabeu, J., Vernet, J.L., 1994. Vegetation changes and human action from the Neolithic to the Bronze Age (7000-4000 B.P.) in Alicante, Spain, based on charcoal analysis. *Vegetation History and Archaeobotany* 3: 155-166.
- Bailey, G., Carrión, J.S., Fa, A.D., Finlayson, C., Finlayson, G., Rodríguez-Vidal, J., 2008. The coastal shelf of the Mediterranean and beyond: corridor and refugium for human populations in the Pleistocene. *Quaternary Science Reviews* 27: 2095-2099.
- Bar-Yosef, O., 1994. The Lower Paleolithic of the Near East. *Journal of World Prehistory* 8: 211-265.
- Bar-Yosef, O., 1998. Jordan prehistory: a view from the West. En: Henry, D.O. (Ed.), *The Prehistoric Archaeology of Jordan*. British Archaeological Reports (International Series) 705. 28, pp.162-178.
- Bar-Yosef, O., 2000. The Middle and Early Upper Paleolithic in Southwest Asia and neighboring regions. En: Bar-Yosef, O., Pilbeam, D. (Eds.), *The geography of Neandertals and Modern Humans in Europe and the Greater Mediterranean*. Peabody Museum Bulletin 8. pp.107-156.
- Bar-Yosef, O., Belfer-Cohen, A., 2001. From Africa to Eurasia. Early dispersals. *Quaternary International* 75: 19-28.
- Battarbee, R.W., Jones, V.J., Flower, R.J., Cameron, N.G., Bennion, H., 2001. Diatoms. En: Smol, J.P., Birks, H.J.B., Last, W.L. (Eds.), *Tracking environmental change using lake sediments*. Volume 3: terrestrial, algal, and siliceous indicators. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Begun, D.R., 2007. Human evolution: Retrodictions and predictions. En: Burdyuzha, V. (Ed.), *The future of life and the future of our civilization*. Springer, Berlin, pp. 69-81.
- Begun, D.R., Nargolwalla, M.C., Hutchison, M.P., 2006. Primate diversity in the Pannonian Basin: *In situ* evolution, dispersals, or both. *Beiträge zur Paläontologie (Vienna)* 30: 43-56.
- Bennett, K.D., 1997. *Evolution and ecology: the pace of life*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bennett, K.D., Provan, J., 2008. What do we mean by 'refugia'? *Quaternary Science Reviews* 27: 2449-2455.
- Bennett, K.D., Willis, K.J., 2001. Pollen. En: Smol, J.P., Birks, H.J.B., Last, W.L. (Eds.), *Tracking environmental change using lake sediments*. Volume 3: terrestrial, algal, and siliceous indicators. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Berger, A., 1988. Milankovitch theory and climate. *Reviews of Geophysics* 26: 624-657.
- Berger, G.W., Pérez-González, A., Carbonell, E., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Ku, T.L., 2008. Luminiscence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *Journal of Human Evolution* 55: 300-311.
- Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Gómez, A., Mateos, A., Martínón-Torres, M., Muela, A., Rodríguez, J., Sarmiento, S., Varela, S., 2006. Paleodemografía del hipodigma de fósiles de

- homínidos del nivel TD6 de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos): estudio preliminar. *Estudios Geológicos* 62: 145-154.
- Bermúdez de Castro, J.M., Pérez-González, A., Martín-Torres, M., Gómez-Robles, A., Rosell, J., Prado, L., Sarmiento, S., Carbonell, E., 2008b. A new early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *Journal of Human Evolution* 55: 729-735.
- Bettis, E.A., Milius, A.K., Carpenter, S.J., Larick, R., Zaim, Y., Rizal, Y., Ciochon, R.L., Tassier-Surine, S.A., Murray, D., Suminto, Bronto, S., 2009. Way out of Africa: Early Pleistocene paleoenvironments inhabited by *Homo erectus* in Sangiran, Java. *Journal of Human Evolution* 56: 11-24.
- Beyin, A., 2006. The Bab al Mandab vs the Nile-Levant: An appraisal of the two dispersal routes for Early Modern humans Out of Africa. *African Archaeological Review* 23: 5-30.
- Bicho, N., Haws, J., 2008. At the land's end: Marine resources and the importance of fluctuations in the coastline in the prehistoric hunter-gatherer economy of Portugal. *Quaternary Science Reviews* 27: 2166-2175.
- Birks, H.H., 2001. Plant macrofossils. En: Smol, J.P., Birks, H.J.B., Last, W.L. (Eds.), *Tracking environmental change using lake sediments*. Volume 3: terrestrial, algal, and siliceous indicators. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Birks, J.H.B., 1986. Late Quaternary biotic changes in terrestrial and lacustrine environments, with particular reference to north-west Europe. En: Berglund, B.E. (Ed.), *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*, Wiley, Chichester, pp. 3-65.
- Bischoff, J.L., Williams, R.W., Rosenbauer, R., Aramburu, A., Arsuaga, J.L., García, N., Cuenca-Bescós, G., 2007. High-resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *Journal of Archaeological Science* 34: 763-770.
- Bobé, R., Behrensmeyer, A.K., Chapman, R.E., 2002. Faunal change, environmental variability and late Pliocene hominin evolution. *Journal of Human Evolution* 42: 475-497.
- Bradley, R.S., 1999. *Paleoclimatology. Reconstructing climates of the Quaternary*. International Geophysics Series. Vol.64. Academic Press, San Diego.
- Briggs, A.W., Good, J.M., Green, R.E., Krause, J., Maricic, T., Stenzel, U., Lalueza-Fox, C., Rudan, P., Brajkovic, D., Kucan, Z., Gusic, I., Schmitz, R., Doronichev, V.B., Golovanova, L.V., de la Rasilla, M., Fortea, J., Rosas, A., Pääbo, S., 2009. Targeted retrieval and analysis of five Neanderthal mtDNA genomes. *Science* 325: 318-321.
- Burjachs, F., 2001. Paleoeología del *Homo antecessor*: Palinología de las unidades TD5, 6 y 7 de la "Gran Dolina" de Atapuerca (Burgos, España). *Actas del XII Simposio de la Asociación de Palinólogos en Lengua Española (A.P.L.E.)*. Universidad Politécnica de Cartagena, pp. 365-372.
- Burt, D.B. 2001. Evolutionary stasis, constraint and other terminology describing evolutionary patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 509-517.
- Butlin, R., Bridle, J., Schluter, D. (Eds.) 2009. *Speciation and patterns of diversity* Ecological Reviews Series. Cambridge University Press, Cambridge.
- Buxó, R. 1997. *Arqueología de las plantas. La explotación económica de las semillas y los frutos en el marco mediterráneo de la Península Ibérica*. Crítica, Barcelona.

- Cámalich, M.D., Martín, D., 1999. *El territorio almeriense desde los inicios de la producción hasta fines de la antigüedad. Un modelo: la Depresión de Vera y Cuenca del Río Almanzora*. Arqueología, Monografías, Junta de Andalucía, Sevilla.
- Caramelli, D., Milani, L., Vai, S., Modi, A., Pecchioli, E., Girardi, M., Pilli, E., Lari, M., Lippi, B., Ronchitelli, A., Mallegni, F., Casoli, A., Bertorelle, G., Barbujani, G., 2008. A 28,000 years old Cro-Magnon mtDNA sequence differs from all potentially contaminating modern sequences. *PLoS ONE* 3: e2700. doi:10.1371/journal.pone.0002700
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L. (Eds.) 1999d. The Gran Dolina site: TD6 Aurora Stratum (Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 37: 309-700.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Parés, J.M., Pérez-González, A., Cuenca-Bescós, G., Ollé, A., Mosquera, M., Huguet, R., van der Made, J., Rosas, A., Sala, R., Vallverdú, J., García, N., Granger, D.E., Martínón-Torres, M., Rodríguez, X.P., Stock, G.M., Vergès, J.M., Allué, E., Burjachs, F., Cáceres, I., Canals, A., Benito, A., Díez, C., Lozano, M., Mateos, A., Navazo, M., Rodríguez, J., Rosell, J., Arsuaga, J.L., 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452: 465-469.
- Carbonell, E., Esteban, M., Martín Nájera, A., Mosquera, M., Rodríguez, X.P., Ollé, A., Sala, R., Vergés, J.M., Bermúdez de Castro, J.M., Ortega Martínez, A.I., 1999a. The Pleistocene site of Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Spain: a history of the archaeological investigations. *Journal of Human Evolution* 37: 313-324.
- Carbonell, E., García-Antón, M.D., Mallol, C., Mosquera, M., Ollé, A., Rodríguez, X.P., Soahnouni, M., Sala, R., Vergés, J.M., 1999c. The TD6 level lithic industry from Gran Dolina, Atapuerca (Burgos, Spain): production and use. *Journal of Human Evolution* 37: 653-693.
- Carbonell, E., Mosquera, M., Rodríguez, X.P., Bermúdez de Castro, J.M., Burjachs, F., Rosell, J., Sala, R., Vallverdú, J., 2008b. Eurasian gates: The earliest human dispersals. *Journal of Anthropological Research* 64: 195-228.
- Carbonell, E., Mosquera, M., Rodríguez, X.P., Sala, R., Ollé, A., Vergès, J.M., Martínez-Navarro, B., Made, J. van der, 1999e. Out of Africa: the dispersal of the earliest technical systems reconsidered. *Journal of Anthropological Archaeology* 18: 119-136.
- Carbonell, E., Rosas, A., Díez, J.C. (Eds.), 1999b. *Atapuerca: ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería*. Junta de Castilla y León. Valladolid, pp. 390.
- Carrión, J.S., 1992. Late Quaternary pollen sequence from Carihuela Cave, Southern Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 71: 37-77.
- Carrión, J.S., 2003. *Evolución vegetal*. Diego Marín, Murcia.
- Carrión, J.S., 2004. The use of two pollen records from deep sea cores to frame adaptive evolutionary change for humans: a comment on "Neandertal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3" by F. d'Errico, M.F. Sánchez Goñi. *Quaternary Science Reviews* 23: 1217-1224.
- Carrión, J.S., Brink, J.S., Scott, L., Binneman, J.N.F., 2000. Palynology of Pleistocene hyena coprolites from Oyster Bay, southeastern Cape coast, South Africa: the palaeo-environment of an open-air Howieson's Poort occurrence. *South African Journal of Science* 96: 449-453.
- Carrión, J.S., Fernández, S. 2009. Taxonomic depletions and ecological disruption of the Iberian flora over 65 million years. *Journal of Biogeography* 36: 2023-2024.

- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P., Leroy, S.A.G., López-Sáez, J.A., Burjachs, F., Gil-Romera, G., García-Antón, M., Gil-García, M.J., Parra, I., Santos, L., López-García, P., Yll, E.I., Dupré, M., 2009. Sterility cases and causes in Quaternary pollen analysis in the Iberian Peninsula: the advantages of reporting bad luck. *Internet Archaeology* 25: 1-22.
- Carrión, J.S., Finlayson, C., Finlayson, G., Fernández, S., Allué, E., López-Sáez, A., López-García, P., Fuentes, N., Gil, G., González-Sampériz, P., 2008. A coastal reservoir of biodiversity for Upper Pleistocene human populations. *Quaternary Science Reviews* 27: 2118-2135.
- Carrión, J.S., Fuentes, N., Fernández, S., 2006. Una perspectiva paleobotánica –y por tanto, heterodoxa, para las grandes extinciones. En: Carrión, J.S., Fernández, S., Fuentes, N. (Ed), *Paleoambientes y cambio climático*. Quaderna. Fundación Séneca, Agencia Regional de Ciencia y Tecnología, Murcia, pp 31-53.
- Carrión, J.S., Fuentes, N., González-Sampériz, P., Sánchez Quirante, L., Finlayson, C., Fernández, S., Andrade, A., 2007. Holocene environmental change in a montane region of southern Europe with a long history of human settlement. *Quaternary Science Reviews* 26: 1455-1475.
- Carrión, J.S., Guerra, J., 2003. *Tempos y trayectorias macroevolutivas en plantas vasculares. Reconsiderando el nivel superior de la jerarquía de procesos. Acta Botanica Malacitana* 28: 155-177.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Navarro, C., 1998. The palaeoenvironment of Carihuela Cave (Granada, Spain): a reconstruction on the basis of palynological investigations of cave sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99: 317-340.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Navarro, C., Burjachs, F., Dupré, M., Walker, M., 1999. The palaeoecological potential of pollen records in caves: the case of Mediterranean Spain. *Quaternary Science Reviews* 18: 1061-1073.
- Carrión, J.S., Navarro, C., Navarro, J., Munuera, M., 2000. The interpretation of cluster pine (*Pinus pinaster*) in floristic-phytosociological classifications from a palaeoecological perspective. *The Holocene* 10: 243-252.
- Carrión, J.S., Navarro, C., Navarro, J., Munuera, M., 2000a. The distribution of cluster pine (*Pinus pinaster*) in Spain as derived from palaeoecological data: relationships with phytosociological classification. *The Holocene* 10: 243-252.
- Carrión, J.S., Parra, I., Navarro, C., Munuera, M., 2000b. The past distribution and ecology of the cork oak (*Quercus suber*) in the Iberian Peninsula: a pollen-analytical approach. *Diversity and Distributions* 6: 29-44.
- Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P., Mota, J., 2003. Fire and grazing are contingent on the Holocene vegetation dynamics of Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene* 13: 839-849.
- Carrión, J.S., Scott, L., Arribas, A., Fuentes, N., Gil, G., Montoya, E., 2006. Pleistocene landscapes in central Iberia inferred from pollen analysis of hyena coprolites. *Journal of Quaternary Science* 21: 1-12.
- Carrión, J.S., Scott, L., Huffman, T., Dreyer, C., 2000. Pollen analysis of Iron Age cow dung in southern Africa. *Vegetation History and Archaeobotany* 9: 239-249.
- Carrión, J.S., Yll, E.I., Walker, M.J., Legaz, A., Chaín, C., López, A., 2003. Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero North African flora in south-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology and Biogeography* 12: 119-129.

- Carrión-Marco, Y., 2004. Análisis antracológico del yacimiento de Fuente Álamo (Cuevas de Almanzora, Almería). Usos de la madera y paleovegetación. En: Hernández Alcaraz, L., Hernández Pérez, M.S. (Eds.), *La Edad del Bronce en tierras valencianas y zonas limítrofes*. pp. 477-486.
- Carrión-Marco, Y., 2005. *La vegetación mediterránea y atlántica de la península Ibérica. Nuevas secuencias antracológicas*. Valencia. Trabajos Varios 104. S.I.P. Diputación Provincial de Valencia.
- Cartmill, M., Smith, F.H., 2009. The human lineage. En: Brown, K. (Ed.), *Foundations of human biology*. Wiley-Blackwell, pp. 609.
- Carto, S.L., Weaver, A.J., Lam, Y., Wiebe, E.C., 2008. *Out of Africa* and into an ice age: on the role of global climate change in the late Pleistocene migration of early modern humans out of Africa. *Journal of Human Evolution* 234: 1-13.
- Castro, P.V., Chapman, R.W., Gili Suriñach, S., Lull, V., Mico Pérez, R., Rihuete Herrada, C., Risch, R., Sanahuja Yll, M.E., 1999. *Proyecto Gatas 2. La dinámica arqueológica de la ocupación prehistórica*. Junta de Andalucía, pp. 426.
- Chapman, R.W., 1991. *La formación de las sociedades complejas: El sureste de la Península Ibérica en el marco del Mediterráneo occidental*. Crítica/Arqueología, Barcelona.
- Churchill, S.E., 2006. Bioenergetic perspectives on Neanderthal thermoregulatory and activity budgets. En: Harvati, K., Harrison, T. (Eds.), *Neanderthals revisited: new approaches and perspectives*. Springer, Berlin, pp. 113-134.
- Cohen, A.S., Stone, J.R., Beuning, K.R.M., Park, L.E., Reinthal, P.N., Dettman, D., Scholz, C.A., Johnson, T.C., King, J.W., Talbot, M.R., Brown, E.T., Ivory, S.J., 2007. Ecological consequences of early Late Pleistocene megadroughts in tropical Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104: 16422-16427.
- Conard, N.J., Grootes, P.M., Smith, F., 2004. Unexpectedly recent dates for human remains from Vogelherd. *Nature* 430: 198-201.
- Cox, M.P., Morales, D.A., Woerner, A.E., Sozanski, J., Wall, J.D., Hammer, H., 2009. Autosomal resequence data reveal Late Stone age signals of population expansion in sub-Saharan African foraging and farming populations. *PLoS ONE* 4: e6366. doi:10.1371/journal.pone.0006366
- Cronk, Q.C.B., Bateman, R.M., Hawkins, J.A. 2002. *Developmental genetics and plant evolution*. The Systematics Association. Taylor, Francis, London.
- Cuenca-Bescós, G., García, N., 2007. Biostratigraphic sucession of the Early and Middle Pleistocene mammal faunas of the Atapuerca cave sites (Burgos, Spain). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 259: 99-110.
- Cullen, H.M., deMenocal, P.B., Hemming, S., Hemming, G., Brown, F.H., Guilderson, T., Sirocko. F., 2000. Climate change and the collapse of the Akkadian Empire: Evidence from the deep-sea. *Geology* 28: 379-382.
- Culver, S.J., Rawson, P.F. (Eds.), 2000. Biotic response to global change. The Last 145 million years. *Geological Magazine* 138: 626-627.
- Curat, M., Excoffier, L., 2004. Modern Humans did not admix with Neanderthals during their range expansion into Europe. *PLoS Biology* 2: e421. doi:10.1371/journal.pbio.0020421.

- d'Errico, F., Sánchez Goñi, M. F., 2003. Neanderthal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3. *Quaternary Science Reviews*, 22: 119-129.
- Delson, E., Tattersall, I., van Couverin, J.A., Brooks, A.S. (Eds.) 2000. *Encyclopedia of human evolution and prehistory*. Garland Publishing. 2nd edition.
- de Lumley, M.A., 1973. Anténéandertaliens et Néandertaliens du Bassin méditerranéen occidental européen. *Etudes Quaternaires* 2: 1-626.
- de Lumley, M.A., Gabounia, L., Vekua, A.K., Lordkipanidze, D., 2006. Les restes humains du Pliocène final et du début du Pléistocène inférieur de Dmanisi, Géorgie (1991-2000). *L'Anthropologie* 110: 1-110.
- deMenocal, P.B., 2004. African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letters (Frontiers)* 220: 3-24.
- deMenocal, P.B., 2008. Africa on the edge. *Nature Geoscience* 1: 650-651.
- deMenocal, P.B., Bloemendal, J., 1995. Plio-Pleistocene subtropical African climate variability and the paleoenvironment of hominid evolution: A combined data-model approach. En: Vrba, E., Denton, G., Burckle, L., and Partridge, T., (Eds.), *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins*: New Haven, Yale University Press, pp. 262-288.
- deMenocal, P.B., Cook, E.P., 2005. Agents of collapse: megadroughts in the American West (Book review: *Collapse*, by Jared Diamond). *Current Anthropology* 46: 91-100.
- Dennell, R.W., 2008. Human migration and occupation of Eurasia. *Episodes* 31: 207-210.
- Dennell, R.W., 2009. *The Palaeolithic settlement of Asia*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dennell, R.W., Roebroeks, W., 2005. An Asian perspective on early human dispersal from Africa. *Nature* 438: 1099-1104.
- Diamond, J., 2005. *Collapse. How societies choose to fail or succeed*. Penguin, New York.
- Dias, P.C., 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 326-330.
- Dunlop, D.J., Özdemir, Ö. 1997. Magnetism in nature. En: Dunlop, D.J., Özdemir, Ö., (Eds.), *Rock magnetism: fundamentals and frontiers*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-15.
- Dupont, L.M., Leroy, S.A.G. 1999. Climatic changes in the Late Pliocene of NW Africa from a pollen record on an astronomically tuned timescale. En: Wrenn, J.H., Suc, J.P., Leroy, S.A.G. (Ed.), *The Pliocene: time of change*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Utah, pp. 145-161.
- Eller, E., Hawks, J., Relethford, R., 2001. Local extinction size and recolonization, species effective population size, and modern human origins. *Human Biology* 76: 689-709.
- Eller, E., Hawks, J., Relethford, R., 2001. Population extinction and recolonization in human demographic history. *American Journal of Physical Anthropology* 114: 32- 62.
- Endicott, Ph., Ho, S.Y.W., Mestspalu, M., Stringer, C., 2009. Evaluating the mitochondrial timescale of human evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 515-521.
- Eronen, J.T., Rook, L., 2004. The Mio-Pliocene European primate fossil record: dynamics and habitat tracking. *Journal of Human Evolution* 47: 323-341.

- Fabre, V., Condemni, S., Degioanni, A., 2009. Genetic evidence of geographical groups among Neanderthals. *PLoS ONE* 4: e5151. doi:10.1371/journal.pone.0005151.
- Favre, A., Guitton, H., Guitton, J., Lichnerowicz, Wolff, E. 1995. *Chaos and determinism*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Fernández, S., Fuentes, N., Carrión, J.S., González-Sampériz, P., Montoya, E., Gil Romera, G., Vega Toscano, L.G., Riquelme, J.A., 2007. The Holocene and Upper Pleistocene pollen sequence of Carhuela Cave, southern Spain. *Geobios* 40: 75-90.
- Finlayson, C., 2005. Biogeography and evolution of the genus *Homo*. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 457-63.
- Finlayson, C., 2008. Neanderthal extinction. En: MacGraw-Hill (Ed.), *Yearbook of Science & Technology 2008*. McGraw-Hill, New York, pp.228-230.
- Finlayson, C., 2009. *The humans who went extinct*. Oxford University Press, New York.
- Finlayson, C., Carrión, J.S., 2006. Neandertales y humanos modernos en ecosistemas mediterráneos. En: Carrión, J.S., Fernández, S., Fuentes, N. (Eds.), *Paleoambientes y cambio climático*. Quaderna. Fundación Séneca, Agencia Regional de Ciencia y Tecnología, Murcia, pp. 177-190.
- Finlayson, C., Carrión, J.S. 2007. Rapid ecological turnover and its impact on Neanderthal and other human populations. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 213-222.
- Finlayson, C., Fa, D. A., Finlayson, G., Giles Pacheco, F., Rodríguez Vidal, J., 2004. Did moderns kill off the Neanderthals? A reply to F. d'Errico and Sánchez Goñi. *Quaternary Science Reviews* 23: 1205-1216.
- Finlayson, C., Fa, D., Jiménez Espejo, F., Carrión, J.S., Finlayson, G., Giles Pacheco, F., Rodríguez Vidal, J., Stringer, C., Martínez Ruiz, F., 2008a. Gorham's Cave, Gibraltar. The persistence of a Neanderthal population. *Quaternary International* 181: 64-71.
- Finlayson, C., Finlayson, G., Fa, D., (Eds.), 2000. *Gibraltar during the Quaternary. The southernmost part of Europe in the last two million years*. Gibraltar Government Heritage Publications. Monographs 1.
- Finlayson, C., Giles Pacheco, F., Rodríguez-Vidal, J., Fa, D.A., Gutierrez López, J.M., Santiago Pérez, A., Finlayson, G., Allué, E., Baena Preysler, J., Cáceres, I., Carrión, J.S., Fernández Jalvo, Y., Glead-Owen, C.P., Jiménez Espejo, F., López, P., López Sáez, J.A., Riquelme Cantal, J.A., Sánchez Marco, A., Giles Guzman, F., Brown, K., Fuentes, N., Valarino, C.A., Villalpando, A., Stringer, C.B., Martínez Ruiz, F., Sakamoto, T., 2006. Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe. *Nature* 443: 850-853.
- Finlayson, C., Mosquera, M., Finlayson, G., 1997. Birds as indicators of climatic and environmental change: current distribution patterns in the Iberian Peninsula and evidence from Pleistocene and Holocene cave deposits. *Cuaternario Ibérico*. 297-304. Huelva.
- Finlayson, G., Finlayson, C., Giles Pacheco, F., Rodríguez Vidal, J., Carrión, J.S., Recio Espejo, J.M., 2008b. Caves as archives of ecological and climatic changes in the Pleistocene- The case of Gorham's Cave, Gibraltar. *Quaternary International* 181: 55-63.
- Finlayson, G., Finlayson, C., Recio Espejo J.M., 2008c. Dynamics of a thermo-Mediterranean coastal environment – the Coto Doñana National Park. *Quaternary Science Reviews* 27: 2145-2152.

- Flenley, J., Bahn, P., 2003. *The enigmas of Easter Island*. Oxford University Press, Oxford.
- Foley, R.A., 1994. Speciation, extinction and climatic change in hominid evolution. *Journal of Human Evolution* 26: 275-289.
- Futuyma, D.J. 2009 *Evolution*. Sinauer Associates. Hardcover. Edition 2.
- Gamble, C., 1999. *The Palaeolithic societies of Europe*. Cambridge University Press, Cambridge.
- García, N., Arsuaga, J.L., 2003. Late pleistocene cold-resistant faunal complex: Iberian occurrences. *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*, pp. 149-159.
- García-Antón, M., Sainz-Ollero, H., 1991. Pollen records from the middle Pleistocene Atapuerca site (Burgos, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 85: 199-206.
- Gill, R.B., 2000. *The Great Maya droughts: water, life, and death*. University of New Mexico Press, Albuquerque.
- Gluckman, P.D., Hanson, M.A., Spencer, H.G., 2005. Predictive adaptive responses and human evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 527-533.
- González-Sampériz, P., Valero-Garcés, B.L., Moreno, A., Jalut, G., García-Ruiz, J.M., Martí-Bono, C., Delgado-Huertas, A., Navas, A., Otto, T., Dedoubat J.J., 2006. Climate variability in the Spanish Pyrenees for the last 30,000 yr: El Portalet peatbog sequence. *Quaternary Research* 66: 38-52.
- Green, R. E., Malspinas, A.S., Krause, J., Briggs, A.W., Johnson, P.L.F., Uhler, C., Meyer, M., Good, J.M., Maricic, T., Stenzel, U., Prüfer, K., Siebauer, M., Burbano, H.A., Ronan, M., Rothberg, J.M., Egholm, M., Rudan, P., Brajkovic, D., Kucan, Z., Gusic, I., Wikström, M., Laakkonen, L., Kelso, J., Slatkin, M., Pääbo, S., 2008. A complete Neandertal mitochondrial genome sequence determined by high-throughput sequencing. *Cell* 134: 416-426.
- Henry, A.G., Piperno, D.R., 2008. Using plant microfossils from dental calculus to recover human diet: A case study from Tell al-Raqa'i , Syria. *Journal of Archaeological Science* 35: 1943-1950.
- Hofreiter, M., 2007. Pleistocene extinctions: haunting the survivors. *Current Biology* 17: 609-611.
- Holton, G. 1998. *Einstein, historia y otras pasiones. La rebelión contra la ciencia en el final del siglo XX*. Taurus, Madrid.
- Hotton, N., MacLean, P.D., Roth, J.J., Roth, E.C., 1997. *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Howell, F.C., 1999. Paleo-demes, species clades, and extinctions in the Pleistocene hominin record. *Journal of Anthropological Research* 55: 191-243.
- Hsü, K.J. 1983. *The Mediterranean was a desert*. Princeton University Press, Princeton.
- Hsü, K.J. Montadert, L., Bernoulli, D., Cita, M.B., Erickson, A., Garrison, R.E., Kidd, R.B., Melieres, F., Müller, C., Wright, R. 1977. History of Mediterranean salinity crisis. *Nature* 267: 399-403.
- Jacobs, B.F. 2004. Palaeobotanical studies from tropical Africa: relevance to the evolution of forest, woodland and savannah biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359:1573-83.
- Janis, C.M. 1993. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation and tectonic events. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 467-500.

- Jiménez-Espejo, F.J., Martínez-Ruiz, F., Finlayson, C., Paytan, A., Sakamoto, T., Ortega-Huertas, M., Finlayson, G., Iijima, K., Gallego-Torres, D., Fa, D., 2007. Climate forcing and Neanderthal extinction in Southern Iberia: insights from a multiproxy marine record. *Quaternary Science Reviews* 26: 836-852.
- Jimenez-Moreno, G., Rodriguez-Tovar, F.J., Pardo-Iguzquiza, E., Fauquette, S., Suc, J.P., Muller, P., 2005. High-resolution palynological analysis in late early-middle Miocene core from the Pannonian Basin, Hungary: climatic changes, astronomical forcing and eustatic fluctuations in the Central Paratethys. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 216: 73-97.
- Kikvidze, Z., Ohsawa, M., 2001. Richness of Colchic vegetation: comparison between refugia of south-western and East Asia. *BMC Ecology* 1: 6-16.
- Klein, R.G., 2009. *The human career: human biological and cultural origins*. University of Chicago Press.
- Kozłowski, J.K., 2005. Paléolithique supérieur et Mésolithique en Méditerranée: cadre culturel. *L'Anthropologie* 109 : 520-540.
- Langton, C. 1989. *Artificial life*. Addison-Wesley, New York.
- Lebatard, A.E. et al 2008. Cosmogenic nuclide dating of *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali*: Mio-Pliocene hominids from Chad. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105: 3226-3231.
- López de Heredia, U., Carrión, J.S., Jiménez, P., Collada, C., Gil, L., 2007. Molecular and palaeobotanical evidences of multiple glacial refugia for evergreen oaks in the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* 34: 1505-1517.
- Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., Ponce de León, M., Zollikofer, C., Rightmire, G.P., Pontzer, H., Ferring, R., Oms, O., Tappen, M., Bukhsianidze, M., Agustí, J., Kahlke, R., Kiladze, G., Martínez-Navarro, B., Mouskhelishvili, Nioradze, M., 2007. Postcranial evidence of early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Nature* 449: 305-310.
- Lordkipanidze, D., Vekua, A., Ferring, R., Rightmire, G.P., Agustí, J., Kiladze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Ponce de León, M., Tappen, M., Tvalchreidze, M., Zollikofer, C., 2005. The earliest toothless hominin skull. *Nature* 434: 717-718.
- Lordkipanidze, D., Vekua, A., Ferring, R., Rightmire, G.P., Zollikofer, C., Ponce de León, M., Agustí, J., Kiladze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Tappen, M., 2006. *A Fourth Hominin Skull from Dmanisi*, Georgia. *The Anatomical Record Part A* 288A, pp.1146-1157.
- Lull, V., 1983. *La 'cultura' de El Argar. Un modelo para el estudio de las formaciones económico-sociales prehistóricas*. Akal, Madrid.
- Mackay, A., Battarbee, R., Birks, J., Oldfield, F. (Eds.), 2005. *Global change in the Holocene*. Oxford University Press, Oxford.
- Magri, D., 1999. Late Quaternary vegetation history at Lagaccione near Lago di Bolsena (central Italy). *Review of Palaeobotany and Palynology* 106: 171-208.
- Manzi, G., Mallegni, F., Ascenzi, A., 2001. A cranium for the earliest Europeans: phylogenetic position of the hominid from Ceprano, Italy. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 98: 10011-10016.

- Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., 1995. Presence of the African machairodont *Megantereon withei* (Broom, 1937) (Felidae, Carnivora, Mammalia) in the Lower Pleistocene of Venta Micena (Orce, Granada, Spain), with some considerations on the origin, evolution and dispersal of the genus. *Journal of Archaeological Science* 22: 569-582.
- Martínez-Navarro, B., Turq, A., Agustí, J., Oms, O., 1997. Fuente Nueva -3 (Orce, Granada, Spain) and the first human occupation of Europe. *Journal of Human Evolution* 33: 611-620.
- Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J. M., Gómez-Robles, A., Arsuaga, J. L., Carbonell, E., Lordkipanidze, D., Manzi, G., Margvelashvili, A., 2007b. Dental evidence on the hominin dispersals during the Pleistocene. *Proceedings of the National Academy of Science of USA* 104: 13279-13282.
- Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez-Robles, A., Bastir, M., Sarmiento, S., 2007a. Gran Dolina-TD6 and Sima de los Huesos dental samples: preliminary approach to some dental traits of interest for phylogenetic studies. En: Bailey, S., Hublin, J.J. (Eds.), *Dental perspectives on Human Evolution*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 65-79.
- Martrat, B., Grimalt, J.O., López-Martínez, C., Cacho, I., Sierro, F.J., Flores, J.A., Zahn, R., Canals, M., Curtis, J.H., Hodell, D.A., 2004. Abrupt temperature changes in the Western Mediterranean over the Past 250,000 years. *Science* 306: 1762-1765.
- Matthewson, A.P., Shimmield, G.B., Kroon, D., Fallick, 1995. A 300 kyr high-resolution aridity record of the North African continent. *Paleoceanography* 10: 677-692.
- Meyen, S.V. 1987. Geography of macroevolution in higher-plants. *Zhurnal Obshchei Biologii* 48: 291-309.
- Mounier, A., Marchal, F., Condemi, S., 2009. Is *Homo heidelbergensis* a distinct species? New insight on the Mauer mandible. *Journal of Human Evolution* 56: 219-246.
- Niklas, K.J., 1997. *The evolutionary biology of plants*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Nocete, F., 2001. *Tercer milenio antes de nuestra era. Relaciones y contradicciones centro/periferia en el Valle del Guadalquivir*. Bellaterra, Arqueología, Barcelona.
- Nocete, F., Álex, E., Nieto, J.M., Sáez, R., Bayona, M.R., 2005. An archaeological approach to regional environmental pollution in the south-western Iberian Peninsula related to Third millennium BC mining and metallurgy. *Journal of Archaeological Science* 32: 1566-1576.
- Novembre, J., Di Rienzo, A., 2009. Spatial patterns of variation due to natural selection in humans. *Nature Reviews Genetics* 10: 745-755.
- Parfitt, S.A., Barendregt, R.W., Breda, M., Candy, I., Collins, M.J., Coope, G.R., Durbridge, P., Field, M.H., Lee, J.R., Lister, A.M., Mutch, R., Penkman, K.E.H., Preece, R.C., Rose, J., Stringer, C.B., Symmons, R., Whittaker, J.E., Wymer, J.J., Stuart, A.J., 2005. The earliest record of human activity in northern Europe. *Nature* 438: 1008-1012.
- Pierre Pontarotti, P. (Ed.) 2009. *Evolutionary biology. Concept, modeling, and application*. Springer-Verlag, Berlin.
- Piperno, D.R., 1988. Phytolith analysis an archaeological and geological perspective. Academic Press, San Diego.
- Piperno, D.R., 2006. Quaternary environmental history and agricultural impact on vegetation in Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 274-296.

- Plummer T.W., Ditchfield, P.W., Bishop, L.C., Kingston, J.D., Ferraro, J.V., Braun, D.R., Hertel, F., Potts, R., 2009. Oldest evidence of toolmaking hominins in a grassland-dominated ecosystem. *PLoS ONE* 4: e7199. doi:10.1371/journal.pone.0007199
- Ponce de León, M.S., Zollikofer C.P.E., 2001. Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature* 412: 534-538.
- Postigo Mijarra, J.M., Barrón, E., Gómez Manzanque, F., Morla, C., 2009. Floristic changes in the Iberian Peninsula (SW Europe) during the Cenozoic. *Journal of Biogeography* 36: 2025-2043.
- Postigo Mijarra, J.M., Burjachs, F., Gómez Manzanque, F., Morla Juaristi, C., 2007. A palaeoecological interpretation of the lower-middle Pleistocene Cal Guardiola site (Terrassa, Barcelona, NE Spain) from the comparative study of wood and pollen samples. *Review of Palaeobotany and Palynology* 146: 247-264.
- Prentiss, A.M., Ian Kuijt, I., Chatters, J.C. (Eds.) 2009. *Macroevolution in human prehistory*. Springer Verlag, Berlin.
- Raup, D.M., 1988. Extinction in the geologic past. En: Osterbrock, D.E., Raven, P.H. (Eds.), *Origins and extinctions*. Yale University Press, New Haven, pp. 109-119.
- Reed, K.E., 1997. Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. *Journal of Human Evolution* 32: 289-322.
- Retallack, G.J. 1992. Paleosols and changes in climate across the Eocene/Oligocene boundary. En: Prothero, D.R., Berggren, W.A., (Eds.), *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press, pp. 382-398.
- Robinson, S.A., Black, S., Sellwood, B.W., Valdés, P.J., 2006. A review of palaeoclimates and palaeoenvironments in the Levant and Eastern Mediterranean from 25,000 to 5,000 years BP: setting the environmental background for the evolution of human civilisation. *Quaternary Science Reviews* 25: 1517-1541.
- Rodríguez, J., 2004. Stability in Pleistocene Mediterranean mammalian communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207: 1-22.
- Rodríguez, X.P., 2004. Technical systems of lithic production in the Lower and Middle Pleistocene of the Iberian Peninsula. *B.A.R. International Series* 1323: 1-199.
- Rodríguez-Ariza, M.O., 1992. *Las relaciones hombre-vegetación en el sureste de la Península Ibérica durante las edades del Cobre y Bronce a partir del análisis antracológico de siete yacimientos arqueológicos*. PhD thesis, Universidad de Granada, Spain.
- Rodríguez-Ariza, M.O., 1995. Una aproximación a la vegetación de la Depresión de Vera durante la Prehistoria Reciente. En: Lull, V. (Coord.), *Informe anual del Proyecto Aguas: reconstrucción paleoclimática y dinámica de la ocupación humana y del uso de la tierra en la cuenca media del Río Aguas) en el sudeste de la Península Ibérica*, Programa de Investigación medioambiental de la CE., Brussels, pp. 93-107.
- Rosas, A., 2001. Occurrence of Neanderthal features in mandibles from the Atapuerca SH-site. *American Journal of Physical Anthropology* 114: 74-91.
- Sahnouni, M., Hadjouis, D., van der Made, J., Derradji, A., Canals, A., Medig, M., Belahrech, H., Harichane, Z., Rabhi, M., 2002. Further research at the Oldowan site of Ain Hanech, northeastern Algeria. *Journal of Human Evolution* 43: 925-937.

- Sahnouni, M., van der Made, J., 2009. The Oldowan in North Africa within a biochronological framework. En: Toth, N., Schick, K., (Eds.), *The cutting edge: new approaches to the archaeology of human origins*. Stone Age Institute Press, Bloomington, pp. 179-210.
- Sánchez-Marco, A., 1999. Implications of the avifauna for palaeoecology in the early Pleistocene of the Iberian Peninsula. *Journal of Human Evolution* 37: 375-388.
- Ségalen, L., Lee-Thorp, J.A., Cerling Th., 2007. Timing of C₄ grass expansion across sub-Saharan Africa. *Journal of Human Evolution* 53: 549-559.
- Sepulchre, P., Ramstein, G., Kageyama, M., Vanhaeren, M., Krinner, G., Sánchez-Goñi, M.F., d'Errico, F., 2007. H4 abrupt event and late Neanderthal presence in Iberia. *Earth and Planetary Science Letters* 258: 283-292.
- Sereno, P.C., Garcea, E.A.A., Jousse, H., Stojanowski, C.M., Saliège, J.F., 2008. Lakeside cemeteries in the Sahara: 5000 years of Holocene population and environmental change. *PLoS ONE* 3: e2995. doi:10.1371/journal.pone.0002995
- Serre, D., Langaney, A., Chech, M., Teschler-Nicola, M., Paunovic, M., Menecier, P., Hofreiter, M., Possnert, G., Pääbo, S., 2004. No evidence of Neanderthal mtDNA contribution to early Modern Humans. *PLoS BIOLOGY* 2: 313-317.
- Shea, J.J., 2008. Transitions or turnovers? Climatically-forced extinctions of *Homo sapiens* and Neanderthals in the East Mediterranean Levant. *Quaternary Science Reviews* 27: 2253-5570.
- Smol, J.P., Birks, H.J.B., Last, W.L., 2001. Using biology to study long-term environmental change. En: Smol, J.P., Birks H.J.B. y Last W.L. (eds.). *Tracking environmental change using lake sediments*. Volume 3: terrestrial, algal, and siliceous indicators. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Spathelf, M., Waite, T.A., 2007. Will hotspots conserve extra primate and carnivore evolutionary history?. *Diversity and Distributions* 13: 746-751.
- Specht, M., Lebrun, R., Zollikofer, C.P.E., 2007. Visualizing shape transformation between chimpanzee and human braincases. *Visual Computer* 23: 743-751.
- Speth, J.D., 2004. News flash: negative evidence convicts Neanderthals of gross mental incompetence. *World Archaeology* 36: 519-526.
- Stewart, J.R., 2005. The ecology and adaptation of Neanderthals during the non-analogue environment of Oxygen Isotope Stage 3: Armageddon or entente? The demise of the European Neanderthals in Isotope Stage 3. *Quaternary International* 137: 35-46.
- Stewart, J., Lister, A.M., 2001. Cryptic northern refugia and the origins of modern biota. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 608-613.
- Stewart, J.H., van Kolfschoten, T., Markova, A., Musil, R., 2004. Neanderthals as part of the broader Late Pleistocene megafaunal extinctions? En: van Andel, T. H. and Davies, W., (Eds.), *Neanderthals and Modern Humans in the European landscape during the Last Glaciation*. McDonald Institute Monographs, pp. 221-231.
- Stokes, S. 1999. Luminescence dating applications in geomorphological research. *Geomorphology* 29: 153-171.
- Stokes, S. 2000. Luminescence dating methods. En: Thomas, D.S.G., Goudie, A., (Eds.), *Dictionary of physical geography*. Blackwell Scientific, Oxford, 3^a ed.

- Stringer, C., 2006. *Homo Britannicus: The incredible story of human life in Britain*. Allen Lane, London.
- Stringer, C., Andrews, P., 2005. *The complete world of human evolution*. Thames, Hudson Ltd, London.
- Stringer, C., Finlayson, J.C., Barton, R.N.E., Cáceres, I., Fernández-Jalvo, Y., 2008. Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105: 14319-14324.
- Suc, J.P., Violanti, D., Londeix, L., Poumot, C., Robert, C., Clauzon, G., Gautier, F., Turon, J.L., Ferrier, J., Chikhi, H., Cambon, G. 1995. Evolution of the Messinian Mediterranean environments: the Tripoli Formation at Capodarso (Sicily, Italy). *Review of Palaeobotany and Palynology* 87: 51-79.
- Tattersall, I., Mowbray, K., 2005. Species and paleoanthropology. *Theory in Biosciences* 123: 371-379.
- Tattersall, I., 1996. Paleoanthropology and preconception. En: Meikle, W.E., Howell, F.C., Jablonski, N.G. (Eds.), *Contemporary issues in human evolution*, California Academy of Sciences Memoir 21: 1-193.
- Trauth, M.H., Maslin, M.A., Deino, A., Strecker, M.R., 2005. Late Cenozoic moisture history of East Africa. *Science* 309: 2051-2053.
- Trauth, M.H., Maslin, M.A., Deino, A., Strecker, M.R., Bergner, A.G.N., Dühnforth, M., 2007. High- and low-latitude forcing of Plio-Pleistocene African climate and human evolution. *Journal of Human Evolution* 53: 475-486.
- Traverse, A., 1982. Response of world vegetation to Neogene tectonic and climatic events. *Alcheringa* 6: 197-209.
- Trinkaus, E., 1990. Cladistics and the hominid fossil record. *American Journal of Physical Anthropology* 83: 1-11.
- Trinkaus, E., 1986. Les Hommes de Neandertal. *La Recherche* 180: 1040-1047.
- Tzedakis, C., 2007. Seven ambiguities in the Mediterranean palaeoenvironmental narrative. *Quaternary Science Reviews* 26: 2042-2066.
- Tzedakis, P.C., Andrieu, V., de Beaulieu, J.L., Crowhurst, S., Follieri, M., Hooghiemstra, H., Magri, D., Reille, M., Sadori, L., Shackleton, N.J., Wijmstra, T.A., 1997. Comparison of terrestrial and marine records of changing climate of the last 500,000 years. *Earth and Planetary Science Letters* 150: 171-176.
- Tzedakis, P.C., Hughen, K.A., Cacho, I., Harvati, K., 2007. Placing late Neanderthals in a climatic context. *Nature* 449: 206-208.
- Vallverdú, J., Courty, M.A., Carbonell, E., Canals, A., Burjachs, F., 2001. Les sédiments d'*Homo Antecessor* de Gran Dolina, (Sierra de Atapuerca, Burgos, Espagne). Interprétation micromorphologique des processus de formation et enregistrement paléoenvironnemental des sédiments. *L'Anthropologie* 105: 45-69.
- Vekua, A., Lordkipanidze, D., Rightmire, G.P., Agustí, J., Ferring, R., Maisuradze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Ponce de León, M., Tappen, M., Tvalchreidze, M., Zollikofer, C., 2002. A new skull of early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Science* 297: 85-89.

- Vrba, E.S., Denton, G.H., Partridge, T.C., Burckle, L.H. (Eds.), 1995. *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins*. Yale University Press, New Haven.
- Wagensberg, J., 1998. *Ideas para la imaginación impura. 53 reflexiones en su propia sustancia*. Metatemas, Barcelona.
- Walker, I.R., 2001. Midges: Chironomidae and related Diptera. En: Smol, J.P., Birks, H.J.B., Last, W.L. (Eds.), *Tracking environmental change using lake sediments*. Volume 4: zoological indicators. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Walker, M.J., 2001. Excavations at Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar and Sima de las Palomas del Cabezo Gordo: two sites in Murcia (south-east Spain) with Neanderthal skeletal remains, Mousterian palaeolithic assemblages and late Middle to early Upper Pleistocene fauna. En: Milliken, S., Cook, J. (Eds.), *A very remote period indeed. Papers on the Palaeolithic*. Oxbow Books, Oxford. pp. 153-159.
- Walker, M.J., Gibert, J., López, M.V., Vincent Lombardi, A., Pérez-Pérez, A., Zapata, J., Ortega, J., Higham, T., Pike, A., Schwenninger, J.-L., Zilhão, J., Trinkaus, E., 2008. Late Neanderthals in Southeastern Iberia: Sima de las Palomas del Cabezo Gordo, Murcia, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105: 20631-20636.
- Whitlock, C., Larsen, C., 2001. Charcoal as a fire proxy. En: Smol, J.P., Birks H.J.B., Last, W.L. (Eds.), *Tracking environmental change using lake sediments*. Volume 3: terrestrial, algal, and siliceous indicators. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Willis, K.J., McElwain, J.C., 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, Oxford.
- Willis, K.J., Kleczkowski, A., Briggs K.M., Gilligan, C.A., 1999b. The role of sub-Milankovitch climatic forcing in the initiation of the northern hemisphere glaciation. *Science* 285: 568-571.
- Willis, K.J., Kleczkowski, A., Crowhurst, S.J., 1999a. 124,000-year periodicity in terrestrial vegetation change during the late Pliocene epoch. *Nature* 397: 685-688.
- Wolpoff, M.H., 1980. Cranial remains of Middle Pleistocene European hominids. *Journal of Human Evolution* 9: 339-358.
- Wood, B., Lonergan, N., 2008. The hominin fossil record: taxa, grades and clades. *Journal of Anatomy* 212: 354-376.
- Wood, B., 1992. Origin and evolution of the genus *Homo*. *Nature* 355: 783-790.
- Zhu, R.X., Potts, R., Pan, Y.X., Yao, H.T., Lü, L.Q., Zhao, X., Gao, X., Chen, L.W., Gao, F., Deng, C.L., 2008. Early evidence of the genus *Homo* in East Asia. *Journal of Human Evolution* 55: 1075-1085.
- Zilhão, J., 2000. The Ebro Frontier: A model for the late extinction of Iberian Neanderthals. En: Stringer, C.B., Barton, R.N.E., Finlayson, C. (Eds.), *Neanderthals on the edge*. Oxbow Books, Oxford. pp. 111-121.
- Zilhão, J., Pettitt, P., 2006. On the new dates for Gorham's Cave and the late survival of Iberian Neanderthals. *Before Farming* 2006/3: 1-9.
- Zollikofer, C.P.E., Ponce de León, M.S., Lieberman, D.E., Guy, F., Pilbeam, D., Likius, A., Mackaye, H.T., Vignaud, P., Brunet, M., 2005. Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature* 434: 755-759.

Discurso de contestación del Académico de Número
Ilmo. Sr. D. José Orihuela Calatayud

Excmo. Señor Presidente

Dignísimas Autoridades

Ilmos. Señores Académicos

Señoras y Señores,

Agradezco muy sinceramente a mis queridos colegas de la Academia de Ciencias el honor que me dispensan procediendo a mi designación para contestar hoy el Discurso de Ingreso en la Academia de Ciencias de la Región de Murcia del Profesor Dr. José Sebastian Carrión García.

Con profundidad y nitidez nos ha guiado el Dr. Carrión por sus ideas, conjeturas e investigaciones sobre el cambio ecológico y la evolución humana. Hemos podido disfrutar de sus palabras y nos ha cautivado con sus experimentos paleoecológicos, sus procedimientos de reconstrucción, sus análisis históricos, sus reflexiones sobre el futuro y, en definitiva, con su fascinación por el placer de descubrir. En una *laudatio* de contestación a un nuevo Académico puede optarse por glosar su currículum y contestar la lección del electo. Yo lo haré solo de forma muy sucinta.

El Dr. Carrión ocupa hoy la única Cátedra de Evolución Vegetal de todo el país, liderando el grupo de *Palinología y Estudios Paleoambientales* de la Universidad de Murcia. Esta línea parte de 1986 cuando decide lanzarse a una tesis pionera sobre paleoecología dentro de un departamento de Botánica. Había sido Premio Extraordinario de Licenciatura y luego lo fue de Doctorado. En estos momentos, esa nueva línea de investigación se ha consolidado a nivel nacional, compitiendo exitosamente con universidades y centros de investigación mucho mejor dotados

en materiales y recursos humanos. Así, debido a su iniciativa, es desde esta Universidad desde donde hoy se coordinan buena parte de los proyectos del Plan Nacional de I+D+i relacionados con la paleoecología cuaternaria en la Península Ibérica. El Dr. Carrión ha explotado sus métodos sobre materiales del continente africano y euroasiático y ha sido el representante español, durante varios años, de uno de los grupos temáticos del PAGES, *Past Global Changes*, del Panel intergubernamental sobre cambio climático.

Si tuviéramos que estimar sus méritos curriculares sobre la base de las publicaciones, cabe mencionar que firma 154 publicaciones, incluyendo 92 artículos y capítulos de libro en revistas internacionales, así como 9 libros. Las publicaciones abarcan revistas de muy diversa índole, que van desde la divulgación hasta las más altas cotas de excelencia, habiendo expuesto el nombre de la Universidad de Murcia repetidas veces en medios de comunicación como la BBC, Science Daily o National Geographic. Podemos agrupar sus publicaciones en ocho grandes grupos de acuerdo con los repertorios utilizados: revistas multidisciplinares como *Nature*, *Holocene* o *PLOS ONE*, de biología vegetal como *New Phytologist*, de biología evolutiva como *Trends in Ecology and Evolution* o *Journal of Human Evolution*, de paleontología-paleoecología como *Palaeo-3* y *Review of Palaeobotany*, de ecología como *Journal of Ecology*, *Journal of Biogeography*, *Global Ecology*, de arqueología como *Journal of Archaeological Science*, de cambio climático como *Chemosphere*, y finalmente de Geociencias, como *Quaternary Science Reviews* de la cual forma parte del Comité Editorial desde hace 3 años. Esta diversidad da buena cuenta de sus intereses, pero también del éxito en la concurrencia de varias disciplinas.

Nuestro nuevo académico es revisor de numerosas publicaciones nacionales e internacionales, ha sido miembro del Panel de Ciencias Naturales en la Comisión Nacional para la Evaluación de la Actividad Investigadora, incluso jurado de los premios nacionales de investigación. Ha conferenciado por todo el mundo, es miembro de los comités científicos del Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana y del Centro de Interpretación sobre el Hombre de Neandertal del Principado de Asturias. Muy pronto lo tendremos que felicitar de nuevo por su incorporación como Editor Asociado precisamente de *Quaternary Science Reviews*, que constituye desde hace décadas la mejor revista de Cuaternario cifrada en los repertorios del *Science Citation Reports*.

Además de ello, ha compatibilizado su pasión por la investigación con una prolija actividad en difusión de la ciencia, destacando su trabajo en torno al colapso de sociedades primitivas y a la extinción del Neandertal. Y no quiero olvidar su labor como ensayista y comentarista periodístico en materias universitarias. Algunos de sus artículos de prensa se comprometen con una idea nada ortodoxa de la Universidad sobre la que hablaré más adelante. Valgan sus propias palabras de hace unos días, en la Columna de la Academia. En relación con el proceso de Bolonia, nos dice: *"Pobre Universidad. Caricaturizada, contaminada y dirigida por comerciantes que, para replicar su existencia acomodada, abdican al reglamentismo impuesto por cuatro iluminados. Justo cuando más necesitamos reflexión libre y serena, nos vienen con normas, controles y prisas"*. Y concluye: *Merecemos que un cisne negro caiga sobre nuestro corral de pavos prenavideños. Un acontecimiento impredecible y de gran impacto. Algo que amenace con cortarnos el gaznate. Algo maravilloso que nos devuelva el dolor de la lucidez"*.

Hoy hemos podido comprobar en directo sus ideas, hoy han quedado disipadas las dudas que cualquiera de nosotros pudiera tener, hoy quedan claras las razones para su incorporación a nuestra Academia. Para mí son: su reconocimiento internacional, su liderazgo, el desarrollo conceptual y metodológico que ha impulsado, los descubrimientos, la capacidad para el trabajo en contexto pluridisciplinar, la creación y mantenimiento de nuevas líneas de investigación, la captación constante de recursos, la oportunidad de disfrutar de la paleobiología en la Academia, su perfil académico como Catedrático de Evolución Vegetal, sus actividades en divulgación científica y su compromiso con la ciencia y la sociedad. En el año conmemorativo de *Charles Robert Darwin* y en la vísperas del *Año Internacional de la Biodiversidad* no podíamos haber realizado mejor elección para el ingreso de un nuevo académico electo, profundizando los estudios sobre la evolución de las especies y sobre cómo la biodiversidad cambia en el tiempo profundo.

Quédense con todo ello puesto que yo no voy a contestar a su discurso; sería pretencioso por mi parte el hacerlo y siempre es saludable practicar la autocrítica y limitarnos a aquello que realmente sepamos hacer. Yo no puedo glosar su discurso, mi querido amigo, lo que sí creo poder hacer en el mío es trasladar a los presentes las inquietudes que me mueven, desde hace ya más de quince años, en favor de la investigación de altísima calidad que viene desarrollando en su

laboratorio, así como darle la bienvenida a nuestra Academia de Ciencias de la Región de Murcia en nombre del Sr. Presidente y de todos los miembros de la misma.

Hoy en éste solemne recinto, debo decir que me siento respirando aire puro gracias a la lección magistral con que el Profesor Carrión nos acaba de deleitar para su ingreso en la Academia. Creo mi obligación el así resaltarlo aquí, como sin duda lo es el tratar de analizar con todos ustedes las razones que me llevaron a solicitar de la Junta directiva de la Academia el contestar hoy al Profesor Carrión. Lo haré con un análisis evolutivo entre los primeros años de contacto entre nosotros y la actualidad de las investigaciones del Dr. Carrión, para terminar proponiendo a nuestras autoridades que no dejen escapar este momento, este soplo de aire nuevo, esta atmósfera que ahora nos envuelve, solicitándoles que forjen las decisiones y conexiones necesarias para crear un entorno local que impida la defunción prematura de una disciplina tan particular como es la que el Profesor Carrión ha promovido en la Universidad de Murcia, alcanzando cuotas de excelencia sobre la base del esfuerzo individual.

La *paleontología* (del griego *palaios* =antiguo, *onto* =ser, *logos* =ciencia) es la ciencia que estudia e interpreta el pasado de la vida sobre la Tierra. Entre los objetivos están, además de la reconstrucción de los seres vivos pretéritos, el estudio de su origen, de sus cambios en el tiempo, de las relaciones entre ellos y con su entorno (paleoecología, evolución de la biosfera), de su distribución espacial y migraciones (paleobiogeografía), de las extinciones, de los procesos de fosilización (tafonomía) o de la correlación y datación de las rocas que los contienen (bioestratigrafía). La paleontología permite entender la actual composición y distribución de los seres vivos sobre la Tierra (biogeografía) -antes de la intervención humana-, ha aportado pruebas indispensables para la solución de dos de las más grandes controversias científicas del pasado siglo, la evolución de los seres vivos y la deriva de los continentes, y de cara a nuestro futuro, ofrece herramientas para el análisis de cómo los cambios climáticos pueden afectar al conjunto de la biosfera.

Erwin Schrödinger en su libro *What is life?* de 1944 nos plantea cuestiones fundamentales sobre la química básica de los procesos de la vida; *Von Neumann* aclaró las relaciones lógicas entre replicación y metabolismo en "*The General and Logical Theory of Automata*", 1948, describió una analogía entre el funcionamiento

de los organismos vivos y el funcionamiento de autómatas mecánicos. Sus autómatas eran una extensión de sus consideraciones acerca de los ordenadores electrónicos, no en vano *Von Neumann* construyó el primer computador electrónico en el sótano del paraíso platónico del Instituto de Estudios Avanzados de Princeton en los EEUU. El autómata de *Von Neumann* tiene como componentes esenciales el *hardware*, que procesa información, y el *software* que la incorpora. Hoy sabemos la gran cantidad de código basura que los ordenadores generan. Uno de los avances más interesantes de la genética moderna ha sido precisamente el descubrimiento del "ADN basura", un componente considerable de nuestra herencia genética que no parece tener función biológica alguna. La tolerancia a la basura es una de las características más esenciales de la vida. La evolución temprana de la vida con gran probabilidad siguió el mismo modelo que el desarrollo del cerebro humano individual, comenzando con un enorme conjunto de conexiones al azar y eliminando poco a poco las conexiones sin sentido, mediante prueba y error. Es la muestra aleatoria de basura neurológica en nuestras cabezas lo que nos hace a cada uno de nosotros diferentes.

Freeman Dyson nos presenta en su "*Origins of life*" un modelo matemático elemental bajo la hipótesis del origen doble, el metabolismo y la replicación de forma independiente. Nos dice que la universalidad del aparato genético es una prueba sólida de que todas las células descienden de un antepasado común. Debió existir un único antepasado común más reciente, una sola célula cuya progenie se diversificó en la miriada de ramas del árbol evolutivo. Para datar el antepasado común más reciente es imprescindible una conexión fiable de los puntos de ramificación del árbol evolutivo con los diversos grupos de fósiles. Un problema es establecer la calibración de las edades relativas determinadas por afinidades genéticas, en función de las edades absolutas determinadas mediante la geología. Por el momento no podemos determinar la edad de nuestro antepasado común más reciente. El intervalo de tiempo entre el comienzo de la vida y el antepasado común más reciente pudo ser muy largo. Sin embargo, parece desprenderse del análisis de las rocas terrestres más antiguas que se conocen, que la vida ya existía sobre la tierra muy poco después del intenso bombardeo que formó los muchos cráteres de las tierras altas de la luna hasta hace 3,8 eones.

La película bien conocida de 1992 "*El club de los poetas muertos*" trata la historia de una escuela preparatoria para la clase alta estadounidense y un

profesor de literatura inglesa que se mete en problemas por no atenerse al programa establecido. El tema de la película es la rebelión. El programa establecido es una estupidez, el director del centro es un estirado y el único rasgo de la escuela que puede compensar en cierto modo lo anterior es el profesor de literatura y un grupo de chicos rebeldes a los que él anima a incumplir las normas. La película es un adecuado homenaje a todos los científicos rebeldes, aquellos que luchan sin pausa contra los baluartes del desatino, armados con la razón de la palabra, el razonamiento lógico y la contundencia de la verdad, aquellos a los que debemos que algo cambie, que haya evolución en nuestro entramado social. No hay contradicción alguna entre el hecho de tener un espíritu rebelde y la búsqueda independiente de la excelencia con una disciplina intelectual rigurosa.

En la historia de la ciencia se ha dado a menudo el caso de que la rebeldía y la competencia profesional vayan de la mano: *Benjamin Franklin, Lord James de Rusholme, Thomas Gold, Joseph Rotblat, Norbert Wiener, Desmond Bernal, Richard Feynman* son solo algunos de los ejemplos tratados por *Freeman Dyson* en su libro "*El científico rebelde*". Nos dice Dyson que el científico que describió con más elocuencia el papel del rebelde en la ciencia fue precisamente el paleontólogo *Loren Eiseley*.

Las distintas visiones científicas tienen en común la rebelión contra las restricciones impuestas por la cultura dominante en el ámbito local, occidental u oriental. Un hecho central en cuanto a la ciencia es que ésta no repara en lo que sea Oriente y Occidente, norte y sur, y negro, amarillo o blanco. Pertenece a todo aquel que esté dispuesto a hacer el esfuerzo de entenderla. Desde *Galileo* hasta *Einstein* ha habido grandes científicos que han sido rebeldes. He aquí como describía la situación el propio *Einstein*: "*Cuando estaba en séptimo grado en el Luitpold Gymnasium de Munich, fui convocado por mi tutor, que me expresó el deseo de que yo abandonara el centro. Al decirle yo que no había hecho nada malo, se limitó a contestar: su mera presencia hace que la clase me pierda el respeto.*" *Einstein* se alegró de poder ayudar al profesor. Siguió su consejo y abandonó el instituto a los quince años de edad. La ciencia como actividad subversiva tiene una larga historia. Si la ciencia dejara de revelarse contra la autoridad, no merecería los talentos de nuestros niños más brillantes.

El Dr. Carrión es un científico rebelde. Desde que le conocí, en los años en los que trabajaba como Vicerrector de Planificación y Profesorado para mi Rector, el

Dr. Juan Roca Guillamon, se estableció entre nosotros una notable conexión intelectual, una simbiosis universitaria de proyección y pensamiento que me llevó a profundizar en una estrecha relación de la que me enorgullezco. Siempre encontré en el Dr. Carrión a un investigador de excepcional valía. Se preguntarán cómo un matemático puede hacer tales afirmaciones de alguien tan lejano a sus intereses profesionales. La respuesta es sencilla, el Dr Carrión constituía en 1992 el prototipo de joven doctor ayudante al que el rectorado del Dr. Roca Guillamon cuidaría para cimentar nuestra querida Universidad. Unas cuantas ideas innovadoras entonces nos condujeron a propiciar las condiciones necesarias para que la carrera docente e investigadora de ayudantes como él culminara en una brillante carrera profesional entre nosotros, en nuestra querida Región de Murcia.

Desgraciadamente, vientos distintos parecen soplar en la actualidad hacia nuestro académico electo. Nuestra cercanía me ha permitido conocer las incertidumbres sobre el futuro de su grupo de investigación en la Universidad de Murcia, sus desvelos frustrados por mantenerlo a flote en un entorno local en el que usted se sentía confiado, tal vez por su naturaleza optimista y su carácter emprendedor. Usted, querido amigo, ha decidido que yo no me exprese abiertamente sobre este particular. Quizá sea lo más gentil. Hay un proverbio chino que afirma: "una persona es esclava de lo que dice y dueña de lo que calla". Debo, pues, respetar su decisión de silencio, puesto que hoy es su día. Sólo afirmo, en un terreno más general, que mientras nuestras autoridades no contemplen al mismo nivel las obligaciones docentes e investigadoras del profesorado universitario, no saldremos del atasco. Del suyo y del de tantos otros, especialmente investigadores jóvenes que no encuentran ni su camino ni su sitio. También afirmo que hay grandeza en su compromiso con el progreso de nuestra universidad, en su valentía para decir y escribir lo que piensa. Hay generosidad en el modo en que usted ha regalado su tiempo a la elaboración de proyectos e idearios sobre política universitaria. Sin ambición de puestos honoríficos, simplemente por amor a nuestra profesión.

Una idea básica en mi etapa rectoral consistió en que el profesorado de la UMU debía ser siempre de la máxima categoría profesional. Hablo de Profesores Titulares y Catedráticos de Universidad, de que las Escuelas Universitarias debían de tener también como profesorado Catedráticos y Titulares de Universidad, y por ende doctores debían de ser todos los profesores universitarios con independencia

de su asignación a diplomaturas o licenciaturas. Los actuales grados nos han dado la razón. La segunda idea era que la carga docente no podía ser la única consideración para la generación de plazas de profesorado, que una apuesta por la investigación de calidad era fundamental para el desarrollo futuro de la Universidad. Se diseñaron convocatorias completamente nuevas para la absorción de los mejores becarios de investigación y para la promoción del profesorado en base a su potencial investigador, dejando en un segundo plano los rutinarios cálculos de déficit o excedente por motivos docentes y defendiendo a las minorías con fuerte proyección investigadora. Estos principios fueron defendidos con entusiasmo por el Dr. Carrión, que por aquel entonces me servía de lazo conector con becarios y ayudantes a través de su puesto de representación en Junta de Gobierno. Estos principios prevalecieron incluso en épocas donde la falta de recursos externos era la tónica general y donde el "coste cero" nos abrumaba en todas las decisiones a tomar. Estos principios son hoy más válidos todavía, y ciertamente vemos hoy, como estas ideas se han consolidado en programas nacionales como el I3, Juan de la Cierva y Ramón y Cajal.

Como Vicerrector de Profesorado debía yo de planificar el desarrollo de estas políticas. Desde entonces me consta que los méritos del Dr. Carrión ya eran excepcionales, que sus trabajos comenzaban a ser seminales para los estudios de paleobotánica y evolución vegetal, que su alta cualificación profesional le permite desarrollar y coordinar equipos interdisciplinarios y que sus investigaciones han sido objeto de estudio posterior por un gran número de científicos de todas las latitudes. Gran parte de sus trabajos se basan en distintos análisis con granos de polen fosilizados. En el laboratorio del Dr. Carrión muchas horas se pasan analizando al microscopio sedimentos de los más diversos lugares del mundo buscando, entre otras cosas, granos de polen, esporas y otros fósiles microscópicos que ayuden a reconstruir los ecosistemas del pasado.

Los granos de polen nos van a servir para establecer un movimiento evolutivo entre el Dr. Carrión y la matemática más actual, matemática que sin duda marcará el devenir para los modelos evolutivos que se puedan proponer en un futuro cercano. El movimiento errático que los granos de polen experimentan cuando se sumergen en agua fue descrito por el botánico escocés *Robert Brown* en 1827. *Albert Einstein* lo describiría en su año maravilloso de 1905 para el análisis de la

estructura atómica de la materia. *Norbert Wiener* formalizaría con todo rigor matemático su construcción en 1923.

Entre los meses de Noviembre y Febrero de los años 1939 a 1940, *Wolfgang Doeblin*, alemán, judío y soldado del ejército francés, bajo el nombre de *Vincent Doblin*, ejercía labores de telegrafista mientras redactaba un manuscrito en el frente franco-alemán. *Doeblin* envió su trabajo a la Academia de Ciencias de París como una *pli cacheté*, procedimiento que desde el siglo XVIII se utilizaba para proteger los derechos de autor. *Doeblin* había defendido su tesis doctoral unos meses antes con el patrocinio de *J. Hadamard* y *M. Fréchet*. Su carta a éste último anunciándole el envío no fue suficiente para que la *pli* se abriera después de la guerra, durante la que *Vincent Doblin* se suicidó, quemando todos sus escritos, horas antes de la rendición de su batallón a las tropas alemanas el 21 de junio de 1940, en la villa francesa de Housseras. La *pli* permaneció sellada y cerrada en los archivos de la Academia de Ciencias en París hasta que gracias al empuje y fortaleza de la comunidad matemática internacional, encabezada por *Bernard Bru*, se consiguiera de la familia *Doeblin* la autorización para abrir la *pli* tras el Congreso de Blauberen, que en honor a la tesis doctoral del propio *Doeblin* se hiciera en 1991, siquiera sin conocerse la existencia de la *pli*. En el año 2000, finalmente, la Comisión competente desarrolló el manuscrito que *Doeblin* redactó 60 años antes.

La *pli* es un trabajo pionero y adelantado a su tiempo. *Doeblin* utilizaba el movimiento Browniano, movimiento de las partículas de polen sumergidas en agua, para resolver la ecuación que *Kolmogoroff* había planteado para describir procesos aleatorios sin memoria, con métodos basados en la noción de martingala, la representación a través del movimiento browniano y el cambio en la variable tiempo, todos ellos impensables en 1940.

En el año 2001, tras el análisis del manuscrito de *Doeblin*, la *pli* se publica en los *Comptes Rendus* de la Academia y se pone de manifiesto como las fórmulas que el japonés *Kiyosi Itô* descubriera mucho después en la otra parte del mundo habían sido desarrolladas mucho antes por *Doeblin*. Fue asombroso comprobar como resultados sin los cuales hoy no podrían entenderse ecuaciones con parámetros de incertidumbre, como las de los mercados financieros, se encontraban en la *pli*, escrita en el mismo frente de batalla, en sólo tres meses y mientras *Vincent Doblin* era soldado telegrafista, con más de 25 años de adelanto. *Wolfgang Doeblin*

recuperó su nombre, ya no era alemán ni francés, era un genio matemático y fue entonces cuando se dispararon los temores de la familia. En Housseras pasó de ser suicida a recibir la medalla al honor del ejército, inscribiendo su nombre en el Monumento a los Caídos.

El movimiento browniano es la herramienta adecuada para modelar los procesos con incertidumbre. *Jean Perrin*, premio Nobel de Física en 1927, verificó las predicciones de Einstein calculando con precisión el número de Avogadro. En sus escritos nos dice: "*I did not believe it was possible to study Brownian motion with such a precision*". Benoit Mandelbrot nos asegura que paralelamente a los tres estados de la materia: gaseoso, líquido y sólido, existen tres estados de aleatoriedad posibles: salvaje, lenta y suave, que dan lugar al movimiento browniano fraccionario que nos debe ayudar a modelar con mayor precisión ecuaciones que describan procesos estocásticos, procesos que dependan del tiempo y que a través del mismo surja la incertidumbre, procesos que no modelen exclusivamente fenómenos ajustados a leyes invariantes con el paso del tiempo.

Hoy es para mí un día grande; me siento orgulloso de haber participado activamente en todo esto. No siempre salen las cosas tan extraordinariamente bien. Hoy, todos podemos ya reconocer la valía científica del Dr. Carrión, lo que de nuevo resalta al recordar que no hace tanto tiempo, la misma cuestión no era tan clara para algunos de los miembros de nuestra querida comunidad. Muchas gracias, Rector Juan Roca, por apostar con tanta fuerza por la investigación de calidad en la Universidad de Murcia. Muchas gracias, Rector José Ballesta, por saber culminar un camino no exento de dificultades por los ruidos de siempre. Muchas gracias, Pepe, por tu paciencia con todos nosotros.

No quisiera terminar mi discurso sin agradecer al Ilmo. Académico Juan Guerra su constante apoyo a Pepe Carrión. Creo que ha sido el maestro a seguir, siempre cercano y presente, en buenos y malos momentos, ha sabido formar y dejar hacer, dirigir y aprender, respaldar y empujar, promocionar y saber estar.

Mención especial merece Maria Teresa, mujer de nuestro electo Académico, que siempre está a su lado. Desde aquí quiero agradecerle en nombre de todos nosotros su templanza, su inspiración, su constante apoyo, su permanente ir y venir para que nada falte, sus aportaciones a la estabilidad emocional, su cariño para contigo y su lealtad a los principios que rigen vuestro hacer diario.

En nombre de todos los compañeros de esta *Academia de Ciencias de la Región de Murcia*, bienvenido seas Pepe. Sirvan los versos de Bartolomé Carrión López, tu padre, para cerrar éste discurso, expresándote nuestra admiración, respeto y cariño para contigo y todos los tuyos,

*Abonando en el pensamiento
de la pasión de mi vida
dejo crecer el amor
aunque se agrande mi herida.*

*Porque el camino que largo
al principio nos parezca
sus pasos quedan sin vidas
y allí se cierra la cuenta.*

*Caminante del amor
que en tu pecho amor anida
no dejes correr el tiempo
que pronto se apaga en vida.*

Muchas gracias por su paciencia y amable atención.