



universidad
de león



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

INFLUENCIA DEL CLIMA EN LA EVOLUCIÓN HUMANA

INFLUENCE OF CLIMATE ON HUMAN EVOLUTION

Autor: Diego Ortega Sedano

Tutor: Humildad Rodríguez Otero

GRADO EN BIOLOGÍA

Septiembre, 2022

ÍNDICE

1. Introducción.....	1
2. Evolución humana y clima.....	2
2.1 Evolución humana en África.....	3
2.1.1. Cambios en el tipo de vegetación del Valle del Rift.....	4
2.2. Género <i>Homo</i> en África.....	6
2.3 Expansión de homínidos fuera de África.....	7
2.3.1 Nuevas especies de homínidos en el Pleistoceno Medio.....	8
2.3.2 Migraciones y extinciones por cambios orbitales.....	10
2.4. <i>Homo sapiens</i> y su expansión por el mundo.....	12
3. Adaptaciones biológicas a las presiones selectivas climáticas de <i>Homo</i>.....	15
3.1. Influencia del clima en la forma y tamaño corporal.....	15
3.2. Influencia del clima en la evolución de la pigmentación de la piel en el linaje humano.....	16
4. El futuro de <i>Homo sapiens</i> ante el cambio climático.....	19
4.1 Consecuencias en las poblaciones humanas.....	20
5. Conclusiones.....	22
6. Referencias bibliográficas.....	23

RESUMEN

El presente Trabajo Fin de Grado consiste en una revisión bibliográfica de cuál ha sido la influencia del clima en la evolución humana. El linaje humano ha estado influenciado por las variaciones climáticas, de forma que algunas especies se han extinguido y han aparecido otras. Los cambios en el clima han sido determinantes a lo largo de la evolución, tanto en la aparición de adaptaciones específicas humanas (cambios en el tamaño y forma corporal, pigmentación de la piel, etc.) como en el cambio en las condiciones de su nicho climático, que causó la migración de las distintas especies de homínidos desde África hasta diferentes regiones del planeta ocupando todo el espacio. Actualmente estamos sumidos en un nuevo cambio climático, de consecuencias imprevisibles, propiciado, en parte, por nuestra especie, *Homo sapiens*.

Palabras clave: cambio climático, evolución homínida, migraciones humanas, adaptaciones climáticas, plantas C3 y C4, Valle del Rift.

ABSTRACT

This final degree project consists of a bibliographic review of the influence of climate on human evolution. The human lineage has been influenced by climatic variations, with some species becoming extinct and others appearing. Changes in climate have been determinant throughout evolution, both in the appearance of specific human adaptations (changes in body size and shape, skin pigmentation, etc.) and in the change in the conditions of their climatic niche, which caused the migration of the different species of hominins from Africa to different regions of the planet, occupying the whole of space. We are currently in the midst of a new climate change, with unpredictable consequences, caused in part by our species, *Homo sapiens*.

Key words: C3 and C4 plants, climate change, climatic adaptations, hominin evolution, human migrations, Rift Valley.

ABREVIATURAS

Cresta occipito-nucal (= occipital): formada saliente óseo situado sagitalmente desde la protuberancia occipital externa hasta el foramen magnum.

Cresta sagital: protuberancia ósea que recorre la parte superior del cráneo, pasando por el medio de este.

Holotipo: el espécimen fósil usado por un autor para definir una especie.

Homínido: grupo de primates formado por todos los grandes simios modernos y extintos (es decir, humanos modernos, chimpancés, gorilas y orangutanes, además de todos sus ancestros inmediatos).

Hominino (=hominini): los humanos actuales y todas las demás especies incluidas en el linaje que se separó de los chimpancés hace unos 7 Ma.

Industria Achelense: industria lítica del modo 2, que surgió en África hace 1,8 Ma.

Industria Musteriense: industria lítica de modo 3, que apareció en los inicios del Pleistoceno superior, hace unos 125.000 años y desapareció hace unos 30.000 años. Está asociada a los neandertales.

Industria Olduvayense: industria lítica de modo 1, que surgió en África hace 2,5 Ma, con los primeros representantes del género *Homo*.

Ma: millones de años.

Plantas con metabolismo C3: adaptadas a climas cálidos y secos incluyen árboles, arbustos y matorrales.

Plantas con metabolismo C4: adaptadas a climas frescos y húmedos son pastos de estación cálida o tropicales, hojas u órganos de almacenamiento como raíces y tubérculos. Son comunes en las sabanas y los desiertos africanos.

UVR: radiación ultravioleta.

1. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas terrestres van sufriendo modificaciones con el transcurso del tiempo y, como consecuencia de ello, los humanos sufren variaciones, dispersiones o extinciones que quedan plasmadas en los registros paleoclimáticos, tectónicos y fósiles (National, 2010).

A lo largo del tiempo los humanos se han enfrentado a desafíos y oportunidades ambientales. Estos desafíos afectaron a la obtención de alimento, refugio y protección frente a depredadores, que permitieron no solo desarrollar interacciones sociales, sino que sentaron las bases para establecer nuevas formas de interacción con el entorno (National, 2010).

La paleoecología aborda las influencias del contexto ambiental, biogeográfico y el cambio climático en la evolución humana; se complementa con la paleoantropología que estudia, entre otras cuestiones, los cambios morfológicos, las extinciones y las tasas evolutivas de las distintas especies del linaje humano. Todo ello, junto con la arqueología, que aborda el análisis de las variaciones culturales y tecnológicas. La interacción entre biología, ambiente y cultura es indisociable en el ser humano (Gamble, 2013).

Todo lo aportado por cada una de estas disciplinas supone una fuente de información fundamental para construir cómo fue la historia evolutiva de nuestros antepasados. Sin embargo, hay dos problemas principales que aún afectan a la comprensión de los factores que influyeron en la evolución de los primeros homínidos. En primer lugar, el registro fósil es limitado (Martin, 1993) y en segundo lugar, la mayor parte de este registro fósil se recuperó del Rift de África Oriental y de las cuevas del sur de África (Wood, 2002), por lo que aún queda mucho por descubrir para tener una historia sólida acerca de cómo fue la evolución de nuestra especie.

La reconstrucción de la evolución humana es de utilidad para el conocimiento de los paleoambientes. Son hábitats del pasado donde la climatología, flora y fauna eran distintas a las actuales. Además es fundamental el conocimiento de la paleoclimatología de los lugares donde existió presencia humana, porque algunos grandes saltos evolutivos, como la aparición de cerebros más grandes y el uso de herramientas complejas, parecen coincidir con cambios significativos en el clima (Handwerk, 2014).

Para conocer las variaciones climáticas pasadas, uno de los temas de estudio más importantes se centra en las variaciones que sufre la Tierra en su inclinación y órbita, que implican cambios en su propio clima; esto se conoce como los ciclos de Milankovitch que relacionan la variación

orbital de la Tierra con la distribución y estacionalidad de la irradiación solar. Existen tres grandes movimientos orbitales que condicionan el clima del planeta: a) la oblicuidad, b) la excentricidad y c) la precesión. Estos cambios que se pueden producir en la órbita terrestre están implicados en la formación de las glaciaciones que alteraron la localización geográfica de los humanos (Martín-Chivelet *et al.*, 2015).

Además, los cambios en los ciclos de Milankovitch crearon múltiples corredores de migración humana desde el África Subsahariana hacia el norte de África, la Península Arábiga y Eurasia. Igualmente, en el Sistema del Valle del Rift africano se formaron corredores de vegetación durante episodios de clima estable (excentricidad baja) que estuvieron implicados en la evolución humana generando condiciones óptimas para la supervivencia de los primeros hominini (Joordens *et al.*, 2019).

2. EVOLUCIÓN HUMANA Y CLIMA

Para entender la influencia que tuvo el clima en la evolución humana debemos remontarnos al pasado, concretamente a finales del Mioceno cuando ocurre la divergencia entre chimpancés y humanos hace 7-8 Ma. En la **figura 1** se indican las especies de homininos descubiertas hasta la actualidad (Clarín, 2019).

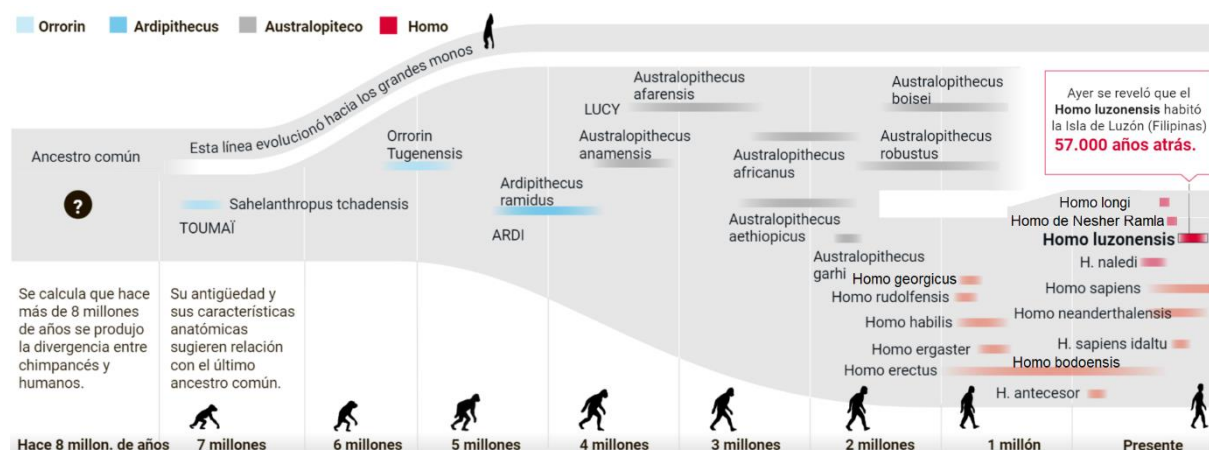


Figura 1. Evolución humana desde la divergencia entre chimpancés y humanos hace 7-8 Ma (Clarín, 2019). La imagen contiene alguna modificación respecto a la original.

2.1 EVOLUCIÓN HUMANA EN ÁFRICA

Los restos fósiles más antiguos de nuestros antepasados se encontraron en el continente africano. Corresponden a *Sahelanthropus tchadensis*, hallado en el desierto de Djurab y datado en alrededor de 7 Ma (Zollikofer *et al.*, 2005); su presencia coincidió con la contracción del mar de Thetys y la formación del desierto del Sáhara (Acosta, 2014).

A finales del Mioceno, en el Valle del Rift, las condiciones climáticas eran húmedas. Esta humedad permitió la presencia de humedales y densos bosques que sirvieron como refugio para diferentes especies de homínidos (Patalano *et al.*, 2021). Estos homínidos estaban adaptados a la vida arbórea mediante su locomoción cuadrúpeda y su alimentación frugívora en la que incluían frutos y brotes (Universidad de Oriente Puebla, 2018). *Orrorin tugenensis* (6,2 - 5,6 Ma), fue descubierto en Tugen Hills (Kenia) (Senut *et al.*, 2001); su miembro anterior muestra adaptaciones a la vida arbórea, mientras que el fémur, tiene rasgos comúnmente asociados con el bipedalismo. Posteriormente apareció en el Afar (Etiopía) una nueva especie, *Ardipithecus ramidus* (4,4 Ma) (White, 2009).

Tanto *Orrorin* como *Ardipithecus* mostraban ciertas adaptaciones a la bipedia, aunque mantuvieron la locomoción cuadrúpeda adaptada a ambientes arbóreos. Recientemente un estudio expone que las adaptaciones a la bipedia aparecieron ya en *Sahelanthropus tchadensis* (Daver *et al.*, 2022).

Las investigaciones sobre cambios orbitales (Timmermann *et al.*, 2022), nos han permitido saber que, durante los últimos 5 Ma, se ha producido una transición gradual en las condiciones climáticas del Plioceno más cálido y húmedo (5,3-2,6 Ma) al Pleistoceno más frío y seco (2,6-0,011 Ma). Durante este tiempo, las sabanas tropicales y los pastizales abiertos se expandieron en el centro-este de África, lo que, según la *hipótesis de la sabana*, contribuyó a la evolución temprana de nuestros ancestros humanos. La variación de los ciclos de Milankovitch en la insolación solar y el clima creó además múltiples corredores de migración humana desde el África subsahariana hacia el norte de África, la Península Arábiga y Eurasia. La existencia de estos corredores está bien respaldada por evidencia fósil, arqueológica y genética (Pagani *et al.*, 2016). Se postula que la evolución, la selección y la especiación de los primeros homínidos estuvieron influenciadas por períodos alternos de alta y baja variabilidad en el clima y en los recursos alimentarios (Timmermann *et al.*, 2022).

2.1.1 CAMBIOS EN EL TIPO DE VEGETACIÓN DEL VALLE DEL RIFT

Durante el Plioceno-Pleistoceno el este y sur de África estaba cubierto de bosques, pero el clima sufrió variaciones (Vaidyanathan, 2010), lo que implicó un cambio progresivo de plantas con metabolismo C3 a plantas con metabolismo C4 (Agriculturers, 2018). Este cambio fue determinado por medio de carbonatos del suelo, isótopos de carbono de sedimentos marinos y dientes de mamíferos fosilizados (**Figura 2**). Este hecho se ha atribuido, por una parte, a una mayor aridez debido al levantamiento tectónico de África oriental (Maslin *et al.*, 2015) y por otra parte, al aumento de la excentricidad de la órbita terrestre, generándose una mayor radiación solar (Tollefson, 2011).

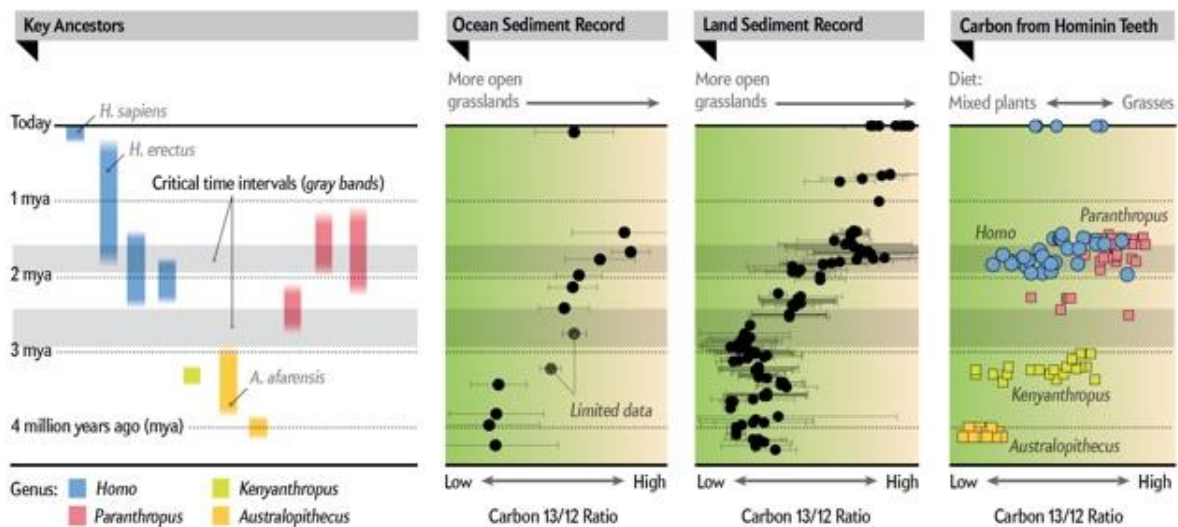


Figura 2. Cambios en la vegetación de África Oriental durante los últimos 4 Ma. En la izquierda (gráfica blanca) se representan las edades que abarca los últimos 4 Ma y los intervalos de tiempo que estuvieron presentes las especies de homínidos, además de los intervalos críticos (color gris) donde hubo grandes cambios. En la derecha (gráficas verdes) están representados los datos obtenidos de las relaciones de isótopos de carbono en sedimentos marinos, sedimentos terrestres y dientes de fósiles de homínidos consecuencia del cambio de vegetación de C3 (bosques) a C4 (sabanas) (Demenocal, 2014).

Para ratificar este cambio de vegetación también se estudiaron en África los bóvidos que compartieron el hábitat con nuestros antepasados durante los últimos 6 Ma, identificándose altas tasas de especiación. Se descubrió que aumentó la vegetación C4 y el carbonato del suelo al igual que el número de bóvidos fósiles, lo que es indicativo de que los pastizales de la sabana de África oriental se expandieron en esos momentos (DeMenocal, 2011).

En esta época (Plioceno) surgió un nuevo género, *Australopithecus* (4,2-1,9 Ma) (Du y Alemseged, 2019), cuyo representante más antiguo es *Australopithecus anamensis* (4,2-3,8 Ma) (Leakey *et al.*, 1995), que vivió en bosques de ribera en los que dominaba la vegetación C3. El

australopiteco más conocido es *Australopithecus afarensis* (denominado “Lucy”), descubierto en el Afar (Etiopía) y datado en 3,2 Ma (Johanson *et al.*, 1978). Esta especie habitó pastizales abiertos donde predominaba la vegetación C4 y bosques de vegetación C3 (Patalano *et al.*, 2021). Lucy presentaba unas características anatómicas especiales que le permitían mantenerse erguida y poder caminar de forma bípeda (Jungers, 1988). Según la *hipótesis de la sabana*, el cambio del bosque a pastizales densos ejerció presión selectiva en las especies de homínidos favoreciendo el bipedismo (Rathmann *et al.*, 2022). Posiblemente este es el inicio de la bipedia habitual en la evolución humana.

La gran mayoría de los homínidos de esta época se localizaron en el Valle del Rift, lo que indica que esta zona actuó como un corredor que sirvió de refugio para estas especies ya que presentaba condiciones óptimas para su desarrollo.

A partir de *Australopithecus* surge una ramificación en el árbol filogenético humano diversificándose en el género *Paranthropus* (2,6-1,2 Ma) (DeMenocal, 2011) y el género *Homo* (2,8 Ma-actualidad) (Villmoare *et al.*, 2015).

Estos dos géneros de homínidos surgieron durante las épocas del Plioceno y el Pleistoceno. Esta última se caracterizó por los ciclos de glaciaciones, sucediéndose períodos glaciares e interglaciares alternativamente en intervalos de entre 40.000 y 100.000 años, aproximadamente.

Los parantropinos presentaban mandíbulas y aparato masticatorio muy potentes, por lo que tenían cresta sagital y occipital-nucal. Este tipo de superestructuras están relacionadas con una dieta basada en vegetales con estructuras duras, por lo tanto, se consideran especialistas de vegetación C4; sin embargo, sorprendentemente, su extinción ocurrió hace 1,2 Ma cuando los pastizales C4 dominaban en el Valle del Rift Africano. Para resolver esta disyuntiva se realizó un estudio sobre las condiciones ambientales en esta zona y la relación que existía con la extinción de *Paranthropus boisei*. Se demostró que el aumento a largo plazo de los pastizales C4 estuvo marcado por un aumento transitorio pero significativo en la vegetación C3 y temperaturas más cálidas, coincidiendo con la transición del Pleistoceno Inferior hacia el Pleistoceno Medio hace 1,3– 0,7 Ma. La contracción de los pastizales C4 intensificó la competencia dietética con especies del género *Homo* y otras especies de mamíferos. Probablemente su inadaptación dietética y conductual frente a perturbaciones ambientales fue la causa de la desaparición de *Paranthropus boisei* (Quinn y Lepre, 2021).

2.2. GÉNERO *HOMO* EN ÁFRICA

Las primeras especies atribuidas al género *Homo*, parecen originarse y extinguirse durante períodos de extrema variabilidad climática (máxima excentricidad) (Fleagle, 2006). En 2015, se encontró una mandíbula fósil y dientes en Ledi-Geraru (holotipo: LD 350-1) en la región de Afar (Etiopía); la mandíbula está datada en 2,8 Ma (Villmoare *et al.*, 2015). Estos primeros humanos vivían en un entorno que era más abierto y árido (Villmoare *et al.*, 2015). Aunque se sabe muy poco del patrón de evolución de los homínidos, durante el periodo de 2,8-2,5 Ma, para forjar vínculos causales con eventos evolutivos específicos.

En Lomekwi 3 (Kenia), se localizaron los artefactos de piedra más antiguos conocidos, de 3,3 Ma, en asociación espaciotemporal con fósiles de homínidos del Plioceno en un paleoambiente boscoso. Lomekwi 3 se ajusta a los modelos que apuntan a la convergencia entre el cambio ambiental, la evolución de los homínidos y los orígenes tecnológicos (Harmand *et al.*, 2015).

Los primeros integrantes del género *Homo* se asociaron a un nicho ecológico determinado por los hábitos no arborícolas y carnívoros hace unos 2,5 Ma; este nuevo nicho se vio favorecido por un cambio climático que lo seleccionó por su alimentación carnívora, su capacidad craneal y la mano prensora (Martínón, 2010).

Un primer integrante de este género fue *Homo habilis* (2,3-1,65 Ma), descubierto inicialmente en Tanzania en 1964 (Leakey *et al.*, 1964). Vivió también en otros lugares del este (Kenia y Etiopía) y sur de África (Sterkfontein). Según Timmermann *et al.* (2022) *Homo habilis* pudo llegar a vivir, sin grandes variaciones climáticas, en corredores que comenzaban en el sur de África y continuaban hacia el norte a lo largo del Valle del Rift. Esta especie presentaba bipedia (López *et al.*, 2015), y su alimentación se basaba en la ingesta de frutos y vegetales, aunque también eran carroñeros, por lo que incluyeron la carne en su dieta. Además, eran capaces de crear herramientas, de tipo Olduvayense (Universidad de Oriente Puebla, 2018).

Hace aproximadamente 1,8 Ma, aparece en el registro fósil *Homo rudolfensis* descubierto en el lago Turkana (Kenia), cuya clasificación fue controvertida debido a su similitud con *Homo habilis* aunque muestra diferencias respecto a esta especie (Wood y Baker, 2011). En el mismo periodo de tiempo ocurre la aparición de *Homo ergaster/erectus* (1,9-1,4 Ma); *Homo ergaster* se denomina a los ejemplares descubiertos en África, más antiguos, mientras que *Homo erectus* son los ejemplares más modernos y encontrados fuera de África. *Homo ergaster* vivió en el este y sur de África coincidiendo con el enfriamiento del clima global (ScienceDaily, 2022).

2.3 EXPANSIÓN DE HOMININOS FUERA DE ÁFRICA

Las condiciones climáticas del Pleistoceno en África empezaron a no ser óptimas para el desarrollo humano, generando falta de recursos; por ello los homínidos del género *Homo* migraron hacia otras regiones buscando mejores condiciones para poder asentarse. Su adaptabilidad y la mayor complejidad cultural, como consecuencia de un aumento de la capacidad cerebral, fueron aspectos cruciales para la expansión de *Homo* en diversos entornos (Elton, 2008). La tecnología Achelense (modo 2) está asociada a *Homo ergaster/erectus* (CENIEH, 2020).

La transformación del bosque africano del Valle del Rift en sabana, además de la desaparición de los efímeros lagos profundos de agua dulce que aparecieron y desaparecieron a lo largo de todo el Valle del Rift, provocaron cambios ambientales que desplazaron a estas nuevas especies fuera de África (Maslin *et al.*, 2015).

En el Pleistoceno inferior *Homo ergaster/erectus* protagonizó la primera gran dispersión fuera de África hacia el sudeste asiático a través del Corredor Levantino hace 1,9 Ma (Carotenuto *et al.*, 2016). Esta especie se expandió por todo el sur del continente Asiático llegando hasta la isla de Java (Indonesia) hace 1,5 Ma y logrando sobrevivir hasta hace 108.000 años (Rizal *et al.*, 2019).

La primera evidencia de la dispersión humana fuera de África fue encontrada en Georgia (Dmanisi); fuera de África, *Homo georgicus* (1,7-1,8 Ma) es el ancestro humano más antiguo (Gabunia *et al.*, 2001). La adaptación al nuevo ambiente requería que los homínidos salieran de la selva a la sabana, lo que se acompañó de cambios anatómicos. El tamaño de su cuerpo y de su cerebro aumentó, gracias a la incorporación de la carne en la dieta; *Homo* se transformó en carnívoro, y por tanto su hábitat natural se expandió. En esa época un paisaje de sabana dominaba Georgia, pero el clima era más húmedo y había más recursos de agua que en su África natal. Los homínidos de Dmanisi eran recolectores y cazadores de pequeños animales, aunque también comían la carroña de grandes animales cazados por otros carnívoros (Medin *et al.*, 2019).

En España se han encontrado restos óseos de la cara parcial de un homínido, datado en 1,4 Ma en la Sima del Elefante (Atapuerca, Burgos) perteneciente al género *Homo* (*Homo sp.*, aún por determinar), marcando un punto importante en el poblamiento de Europa, ya que se trata del ejemplar más antiguo de este género en el continente (Fundación Atapuerca, 2022). También se encontró en el mismo lugar una lasca de cuarzo datado en 1,4 Ma (Sáez, 2021).

Entre 1,3-1,1 Ma, las condiciones climáticas en el hemisferio norte comenzaron a empeorar durante las fases glaciales. En esa época se sucedieron cuatro etapas muy frías de larga duración, con interludios de mejoría en el clima. Las innovaciones tecnológicas de los homínidos aún no les permitían llegar hasta latitudes demasiado elevadas; el control del fuego aún no había llegado.

En la Sierra de Atapuerca (Burgos, España) el registro paleontológico y arqueológico de los yacimientos de la Trinchera del Ferrocarril (Sima del Elefante, Gran Dolina, Sector Inferior y Galería) representa periodos clave en la evolución biológica y cultural de *Homo* y en la historia faunística, ambiental y climática de Europa.

Hace 900.000 años, el hemisferio norte tuvo una de las épocas más cálidas del Pleistoceno. Esta fecha coincide con la presencia en la Península Ibérica de *Homo antecessor*, descubierto en 1994 en el yacimiento de la Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos) (Bermúdez De Castro *et al.*, 1997). Los restos fósiles encontrados pertenecían a individuos juveniles con una antigüedad aproximada de 900.000 años (Calabriense, Pleistoceno medio), situando a *Homo antecessor* como el homínido conocido más antiguo de Europa. Existe evidencia de que fueron cazadores-recolectores y es un linaje hermano cercano a los homínidos posteriores del Pleistoceno medio y superior, incluidos los humanos modernos, los neandertales y los denisovanos (Welker *et al.*, 2020). En este momento, el clima era cálido, húmedo y relativamente estable, un verdadero vergel donde no faltaban el agua y el alimento, como muestra el hecho de que los fósiles humanos hallados no presentan signos evidentes de falta de alimentación. Todo esto cambió hace unos 600.000 a 500.000 años, cuando las condiciones se volvieron relativamente duras y frías. Tiempo después los humanos que vivían en Europa comenzaron a desarrollar características similares a las de los neandertales, muchas de las cuales parecen ser adaptaciones a ambientes muy fríos (Bermúdez De Castro *et al.*, 1997).

2.3.1. NUEVAS ESPECIES DE HOMININOS EN EL PLEISTOCENO MEDIO

En el Pleistoceno medio surgieron nuevas especies: *Homo heidelbergensis*, *Homo rhodesiensis*, *denisovanos*, *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* (Gulf News Report, 2021). Sin embargo, existe confusión de cómo fue la evolución filogenética en este periodo que abarca desde hace 774.000-129.000 años, al que se denomina periodo Chibaniano (BBC, 2020). La confusión viene dada porque los fósiles que se asociaron inicialmente a *Homo heidelbergensis* y *Homo rhodesiensis* aún no están bien definidos y, además, no está claro que especie dio origen a cuál.

Se descubrió por medio del análisis de ADN que algunos restos fósiles de *Homo heidelbergensis* en realidad eran de neandertales (Mazza, 2021).

Por ello recientemente a *Homo heidelbergensis* y *Homo rhodesiensis* se les agrupó como una única especie, *Homo bodoensis*, considerando a éste el ancestro directo los humanos modernos, mientras que muchos fósiles europeos se reclasificaron como neandertales (Roksandic *et al.*, 2022).

Homo neanderthalensis vivió en Europa, Oriente y el centro y norte de Asia hace 400.000-28.000 años (Llobet, 2021) cuando las condiciones climáticas eran frías debido a las glaciaciones, con los casquetes polares ocupando gran parte del norte de Europa. Esta especie pudo sobrevivir a estas condiciones climáticas debido a las adaptaciones morfológicas que presentaba (Gavan, 2018). La presión ejercida por las bajas temperaturas del último ciclo glaciario (Glaciación Würm) obligó a los neandertales a dispersarse hacia el sur de Europa buscando refugios donde las condiciones ambientales fuesen más favorables, llegando hasta el sur de la Península Ibérica, donde se han encontrado restos óseos y de industria lítica Musteriense (modo 3) (Krause *et al.*, 2010).

En el Paleolítico Medio (100.000-35.000 años a.C.) los neandertales vivieron numerosos episodios de cambio cultural, migraciones y posiblemente extinciones a escala local. El empeoramiento climático provocó la regionalización de las poblaciones de neandertales (en un mismo momento en distintos lugares los neandertales evolucionaron de distinta forma), abandonando incluso regiones enteras (Rios-Garaizar *et al.*, 2022).

Se han encontrado neandertales en el sur de la Península Ibérica (Gorham's cave, Gibraltar) asociados a industria Musteriense (modo 3), en uno de los últimos asentamientos de neandertales conocidos, de hace 28.000 años (Mayens, 2019). La desaparición de esta especie, pudo deberse a un cúmulo de numerosos factores como son el cambio de las condiciones climáticas, la baja diversidad genética (Vaesen *et al.*, 2019), la competencia con *Homo sapiens* y la transmisión de enfermedades entre otros (Timmermann, 2020).

La primera evidencia de la existencia de los denisovanos, aún no designada como especie, fue hallada a través de la identificación del ADN de un pequeño fragmento de un dedo encontrado en la Cueva de Denisova (Montes de Altai, Siberia) (Krause *et al.*, 2010). Tanto los denisovanos como los neandertales ocuparon esta Cueva intermitentemente desde hace 200.000 años hasta hace unos 50.000 años durante las fases climáticas tanto frías como cálidas (Jacobs *et al.*, 2019).

Los denisovanos, a su vez, se extendieron por gran parte de Asia, desde Siberia hasta el sudeste asiático y Oceanía (Reich *et al.*, 2010).

El mestizaje entre denisovanos y *Homo sapiens* condujo a la incorporación de ADN arcaico en el genoma de numerosas poblaciones del sudeste asiático y de los tibetanos actuales; a éstos les permite estar adaptados a zonas elevadas, donde existe menor concentración de oxígeno, gracias a la introgresión del gen *EPAS1* heredado de los denisovanos (Huerta-Sánchez *et al.*, 2014).

Al igual que ocurrió en Europa, en Asia los humanos fueron alejándose de las zonas frías y descendieron hacia el sur, donde las condiciones eran más favorables. Llegaron por primera vez a la isla de Flores (Indonesia) cuando el nivel del mar era bajo, debido a las glaciaciones, y la isla era fácilmente accesible desde el continente (Callaway *et al.*, 2014). Cuando el nivel del mar subió de nuevo, algunos individuos quedaron aislados en la isla, evolucionando hacia el enanismo insular para adaptarse a las presiones ecológicas y a las condiciones ambientales de la isla. Se trata de *Homo floresiensis*, descubierto en la cueva de Liang Bua (Isla de Flores, Indonesia) y datado en 100.000-60.000 años, con características de homínido de pequeño tamaño, destacando su baja estatura de un metro (Roberts y Sutikna, 2022).

2.3.2. MIGRACIONES Y EXTINCIONES POR CAMBIOS ORBITALES

Una reciente investigación (Sáez, 2022) modeló los cambios en el clima de la Tierra de durante los últimos 2 Ma y se vincularon a las áreas en que se habían descubierto yacimientos arqueológicos y fósiles conocidos de *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis* y otras especies de *Homo*; con ello, se obtuvo un mapa de distribución potencial de las especies de homínidos analizadas y su relación con el clima (**Figura 3**).

El grupo *heidelbergensis* se dividió en dos ramas hace 850.000-600.000 años (**Figura 3**):

- a. La del **norte de África** se expandió hacia **Eurasia** gracias a una mayor excentricidad en la órbita terrestre que generó mejores condiciones climáticas en regiones anteriormente inhóspitas. Las poblaciones euroasiáticas, a su vez, se bifurcaron hace alrededor de 430.000 años, lo que posiblemente dio lugar a los denisovanos, que poblaron el norte, centro y este de Asia.

Dentro de **Europa central**, *Homo heidelbergensis*, experimentó un fuerte estrés climático local debido a los ciclos de la edad de hielo modulados por la excentricidad de la órbita terrestre. La convergencia de hábitats favorables con *Homo neanderthalensis* entre 400.000 años y 300.000 años indica una posible transición evolutiva de *Homo heidelbergensis* a *Homo neanderthalensis*, respaldado por estimaciones genéticas (Timmermann *et al.*, 2022).

- b. La del **sur de África** experimentó dos periodos de empeoramiento de su hábitat en que el clima se volvió mucho más seco (415.000-360.000 años y 340.000-310.000 años) mientras que una mejoría posterior del hábitat (310.000-200.000 años) coincidió con la desaparición de *Homo heidelbergensis* y la aparición de nuestra especie *Homo sapiens*. El verano austral en el perihelio (mayor cercanía de la Tierra al sol) hace 210.000-200.000 años supuso un nuevo estrés climático sobre *sapiens*, que habría provocado su dispersión y diversificación genética (Sáez, 2022).

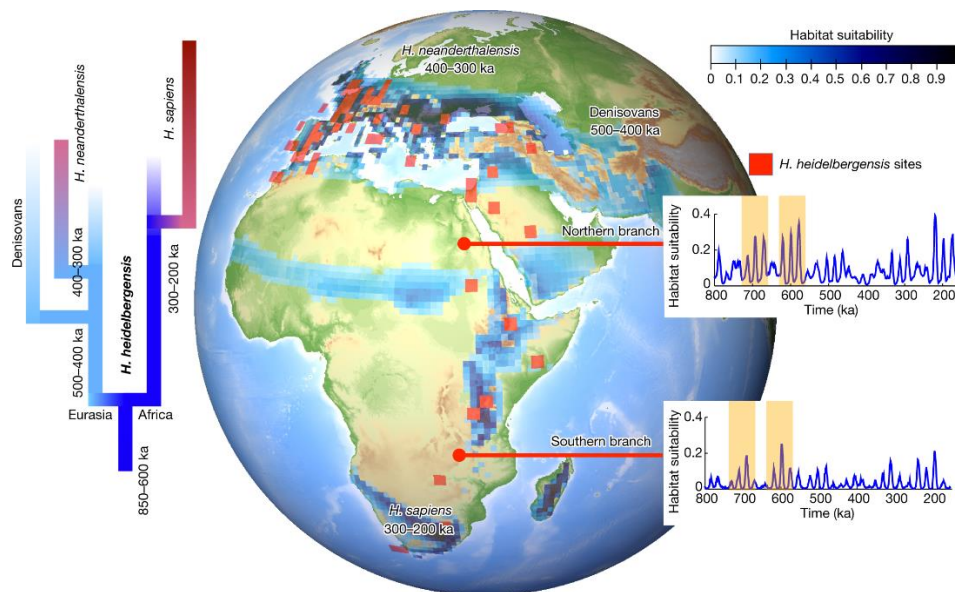


Figura 3. División de *Homo heidelbergensis* en ramas norte y sur (sombreado azul, idoneidad del hábitat) alrededor de 850.000–650.000 años. La transición gradual en 300.000–200.000 años de *Homo heidelbergensis* en *Homo sapiens* en el sur de África está respaldado por datos fósiles y arqueológicos en esta región y estimaciones de superposición de hábitats. La divergencia propuesta en 400.000–300.000 años de *Homo heidelbergensis* en *Homo neanderthalensis* en Europa es consistente con estimaciones genéticas recientes. Este escenario también está de acuerdo con los datos del genoma completo de los neandertales que sugieren una división de la población entre neandertales y denisovanos y linajes humanos modernos entre 550.000 y 765.000 años (Timmermann *et al.*, 2022).

2.4. HOMO SAPIENS Y SU EXPANSIÓN POR EL MUNDO

En el Pleistoceno Medio surge *Homo sapiens*, el homínido con mayor desarrollo cognitivo, lo que favoreció la evolución cultural de sus poblaciones. Los restos más antiguos se localizaron en el yacimiento de Jebel Irhoud (Marruecos) y están datados en alrededor de 300.000 años (Hublin *et al.*, 2017).

La expansión de *Homo sapiens* por Eurasia marcó un hito importante en la evolución humana que eventualmente llevaría a que nuestra especie se extendiera a todos los continentes.

Con *Homo sapiens* tuvo lugar la segunda gran migración fuera de África, con dos episodios de salida migratoria diferentes: una hace 120.000 años y otra hace 60.000 años (**Figura 4**) (Bae *et al.*, 2017).

Desde África, existieron dos posibles vías de salida: a) a través del Puente Nilo-Sinaí-Tierra y b) a través del Estrecho de Bab-el-Mandeb.

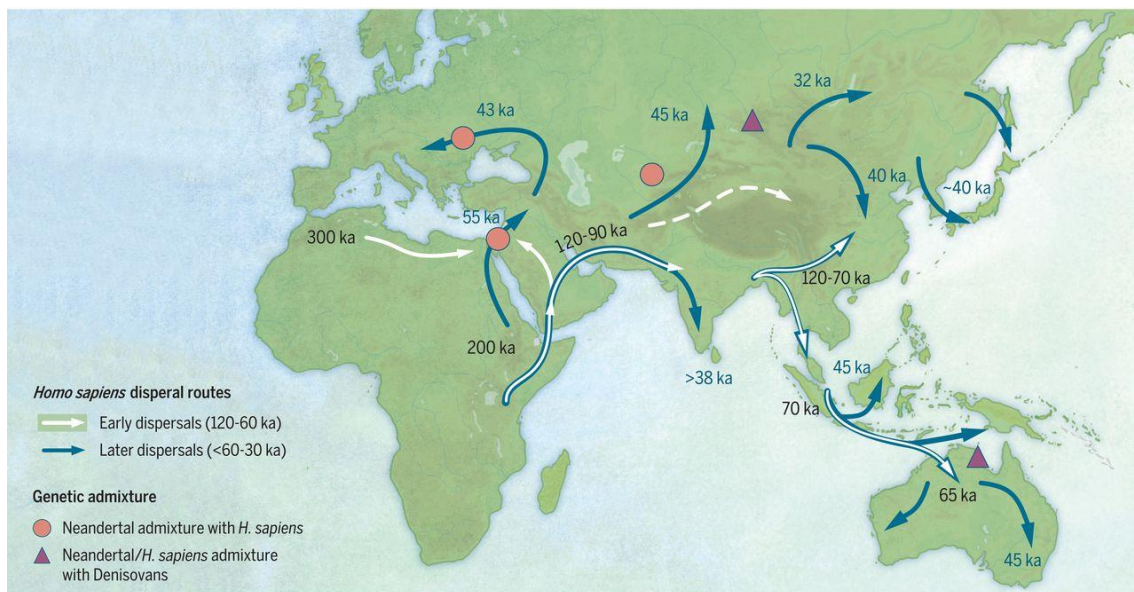


Figura 4. Mapa con edades y vías postuladas, asociadas con la dispersión de los humanos modernos por Asia, Oceanía y Europa durante el Pleistoceno superior (Bae *et al.*, 2017).

Para determinar por qué pudieron darse esas migraciones se utilizaron simulaciones del paleoclima de los últimos 300.000 años para estimar la tolerancia a las bajas precipitaciones y la aridez que habría sido necesaria para que los humanos salieran con éxito de África. Se estimó que algunos corredores pudieron existir mucho antes de hace 120.000 años (Beyer *et al.*, 2021), si se tienen en cuenta los hallazgos de *Homo sapiens* en Israel (mandíbula de Misliya, 194.000

años) (Hershkovitz *et al.*, 2018) y en la cueva de Apidima (Grecia) de hace 210.000 años (Harvati *et al.*, 2019).

Homo sapiens llegó a Arabia hace unos 85.000 años, como demuestra una falange encontrada en el yacimiento de Al Wusta (Arabia Saudí) (Groucutt *et al.*, 2018). A medida que avanzaba hacia el este, *Homo sapiens* llegó a China (Qiu, 2016), India (Akhilesh *et al.*, 2018) y Rusia (Ust-Ishim, Siberia) (Fu *et al.*, 2014), ocupando muchos tipos de hábitats y sus diferentes condiciones climáticas, lo que indica la capacidad de adaptación a diferentes ambientes de la especie. Fueron varias y pequeñas las dispersiones que *Homo sapiens* realizó durante este primer episodio de salida, pero ninguna de ellas le permitió establecerse definitivamente por todo el mundo.

El segundo episodio de salida de África de *Homo sapiens* ocurrió hace 60.000 años (Bae *et al.*, 2017). A partir de ese momento se produjo la expansión de *Homo sapiens* por todo el mundo, y su establecimiento permanente empezando por el sur de Asia seguido de Europa, América y finalmente Oceanía.

En el sur de Asia, existen pruebas arqueológicas de que *Homo sapiens* se adaptó rápidamente a la vida en las selvas tropicales (Panera y Rubio, 2008). En la cueva de Niah (Isla de Borneo), las plantas tóxicas obtenidas de los hábitats de la selva tropical cercana se procesaban para eliminar las toxinas, desde hace 45.000 años (Curnoe *et al.*, 2018). En Sri Lanka y Sumatra, hay evidencia de dependencia directa de los recursos de la selva tropical desde hace 70.000 años (Westaway *et al.*, 2017).

La llegada de *Homo sapiens* a Australia se produjo hace 65.000 años, fecha que se pudo determinar por un conjunto distintivo de herramientas de piedra que incluía piedras de moler, ocre molidos, aditivos reflectantes y cabezas de hacha de borde esmerilado (O'Connell *et al.*, 2018). No está claro cómo fue la llegada al continente, pero pudo ser debido al descenso del nivel del mar (hasta 125 metros) producido en el Pleistoceno Superior durante la Glaciación Würm; esto facilitó la conexión entre islas anteriormente sumergidas que formaban la región de Sunda (actuales islas de Indonesia) divididas por la ficticia línea de Wallace de la antigua región de Sahul (actual Australia) (O'Connell y Allen, 2015). Estas dos regiones biogeográficas estaban separadas por mar, y aunque la distancia era relativamente pequeñas (máximo de 100 km), fueron necesarias embarcaciones para poder cruzar de una región a otra, por tanto, es posible que los antiguos pobladores de Australia lograsen su asentamiento en el continente por medio de pequeñas embarcaciones (**Figura 5**) (Bird *et al.*, 2019).

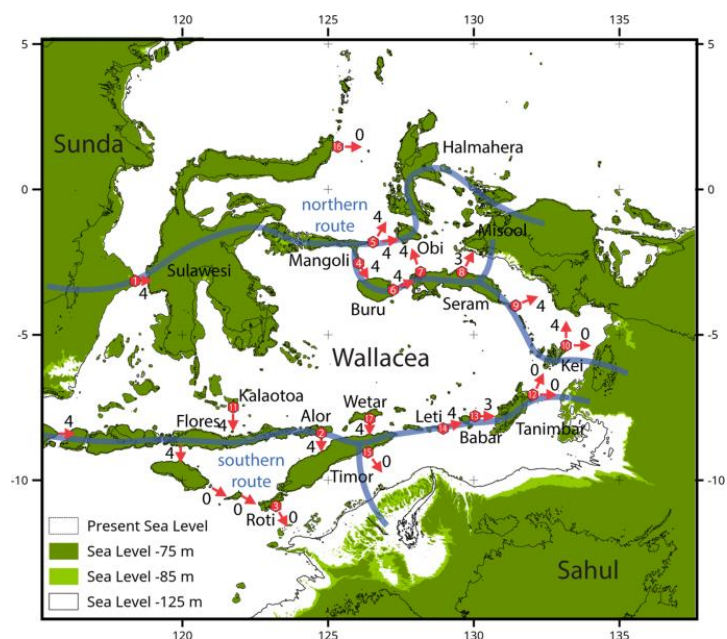


Figura 5. Regiones de Sunda y Sahul con niveles del mar a -125, -85 y -75 m respecto al nivel actual con las posibles rutas norte y sur indicadas por líneas azules (Bird *et al.*, 2019).

La llegada de *Homo sapiens* a Europa fue posterior a la de Asia, aunque hubo incursiones tempranas que no progresaron (Harvati *et al.*, 2019). Estos homínidos se establecieron permanentemente en el continente en torno a hace unos 56.800-51.700 años durante el último periodo glacial (Slimak *et al.*, 2022).

En este periodo según los datos obtenidos a partir de los análisis isotópicos de estroncio y oxígeno depositados en el esmalte dental de los dientes de animales en la cueva de Bacho Kiro en Bulgaria, se determinó que los primeros *Homo sapiens* vivieron en un clima frío, en promedio, unos 14°C por debajo de los actuales en la misma zona, lo que demuestra su resiliencia y capacidad de adaptación al entorno (Pederzani *et al.*, 2021).

El resto más antiguo de *Homo sapiens* localizado en Europa es un diente de hace 54.000 años, descubierto en la gruta Mandrin (Francia). Además, en este yacimiento se encontraron restos intercalados de neandertales, confirmándose por tanto, que ambas especies llegaron a convivir (Slimak *et al.*, 2022).

Los modelos de la expansión del *Homo sapiens* postulan que sus dispersiones en Europa y Asia central durante el Pleistoceno tardío ocurrieron en gran medida durante las fases cálidas del último período glacial (Hublin, 2015; Staubwasser *et al.*, 2018). Según estos modelos, la ola temprana de esta expansión hacia Europa, desde el sudoeste de Asia, siguió a la fase fría del

evento 5 de Heinrich (hace 45.000 años) (Heinrich, 1988), que potencialmente desencadenó un declive de las poblaciones neandertales (*Homo neanderthalensis*) (Kuhn y Zwyns, 2014).

En cuanto al poblamiento de América existen varias teorías, aunque la más reciente considera que los primeros pobladores de América no pudieron llegar desde Siberia a través del estrecho de Bering, como sugería la teoría de Clovis, puesto que el hielo se habría retirado mucho después de los primeros indicios de población humana en el continente americano.

Por lo tanto, se respalda la teoría de que los primeros pobladores de América llegaron al continente a través de la costa del Pacífico y, por lo tanto, por vía marítima, cuando los niveles del mar eran bajos (Blasco, 2022; Clark *et al.*, 2022).

3. ADAPTACIONES BIOLÓGICAS A LAS PRESIONES SELECTIVAS CLIMÁTICAS DE *HOMO*

Los cambios climáticos han actuado como presión selectiva en la evolución humana favoreciendo a los organismos mejor adaptados al entorno. Nuestra especie conserva adaptaciones a climas extremos que evolucionaron en nuestros antepasados, que tenían menos capacidad tecnológica para amortiguar el estrés ambiental. Algunas de las adaptaciones morfológicas que podemos observar a lo largo de la evolución humana se corresponden con la forma y el tamaño corporal y la pigmentación de la piel. Estas características físicas están determinadas por la genética, pero también se ven influenciadas por el medio ambiente (Dorey *et al.*, 2021).

3.1. INFLUENCIA DEL CLIMA EN LA FORMA Y TAMAÑO CORPORAL

Los factores que afectan al tamaño del cuerpo son complejos, ya que implican interacciones entre la genética, el medio ambiente y las prácticas de estilo de vida, como la dieta y la tecnología (Bonfante *et al.*, 2021).

La adaptación al clima es uno de los determinantes clave de la forma corporal y algunos de los patrones termorreguladores más conocidos en la morfología de los mamíferos son las reglas de Bergmann (Bergmann, 1847) y Allen (Allen, 1877; Meiri y Dayan, 2003).

Ambas reglas se consideran ejemplos de termorregulación ecogeográfica en relación con la forma del cuerpo. El principio fisiológico es que, en climas fríos, la gran masa corporal

(Bergmann) y las extremidades relativamente cortas (Allen) aumentan la relación entre el volumen y el área superficial y proporcionan una forma corporal que maximiza la retención de calor metabólico. Por el contrario, en climas más cálidos, el tamaño corporal pequeño con extremidades relativamente largas aumenta el área de superficie en relación con el volumen y permite una mayor pérdida de calor. La relación entre el área superficial y la pérdida de calor sustenta estas reglas (Bogin *et al.*, 2022).

En homínidos, al igual que en muchas otras especies de mamíferos (Ashton *et al.*, 2000; Meiri y Dayan, 2003), la adecuación a las reglas de Bergmann y Allen se puede ver en las diferentes proporciones corporales entre poblaciones de *Homo sapiens* recientes adaptadas a diferentes climas. Las poblaciones que viven en áreas más frías tienden a presentar un pecho en forma de barril (y no cónico) y caderas más anchas (Ruff, 1994, 2003; Ruff *et al.*, 1997; Stock, 2006).

Los efectos climáticos sobre la morfología esquelética de los homínidos también se han inferido del registro fósil, en particular con respecto a los neandertales en la Eurasia glacial (Stegmann *et al.*, 2002), ya que muchos de los rasgos poscraneales distintivos de los neandertales son adaptaciones climáticas (Holliday, 1997). Tienen extremidades cortas, en relación con la altura del tronco, según la regla de Allen. Poseen troncos largos y masa corporal elevada obedeciendo también las reglas de Allen y Bergmann (Holliday, 1997). La robustez postcranial extrema y los diámetros articulares más grandes observados en los neandertales, en comparación con *Homo sapiens*, probablemente estén relacionados con temperaturas más frías a través de sus relaciones con la masa corporal y las proporciones (Ruff, 1994).

La adaptación al frío también se asocia con una mayor amplitud y **menor proyección facial** de acuerdo con la regla de Allen, y con la **forma de la estructura nasal** (Betti *et al.*, 2010; Evteev *et al.*, 2014). En climas fríos, la apertura nasal es generalmente más estrecha pudiendo ser esta morfología una adaptación para calentar el aire (Evteev *et al.*, 2014; Hubbe *et al.*, 2009). Sin embargo, en poblaciones de climas cálidos, la nariz es más ancha para disipar mejor el aire caliente (Zaidi *et al.*, 2017).

3.2 INFLUENCIA DEL CLIMA EN LA EVOLUCIÓN DE LA PIGMENTACIÓN DE LA PIEL EN EL LINAJE HUMANO

La pigmentación de la piel viene determinada por la cantidad de melanina existente en los melanocitos (Cadena *et al.*, 2019). Este pigmento, tiene la función de proteger las capas de la

piel de los efectos dañinos de la UVR. La pigmentación está fuertemente correlacionada con el clima y la geografía (Hancock *et al.*, 2011), y controlada por numerosos genes (Sturm y Duffy, 2012). A modo de ejemplo pueden citarse el gen *SLC24A5* (codifica la proteína NCKX5, que regula la concentración de calcio en el melanosoma), y el gen *MC1R* (se expresa en los melanocitos y juega un papel clave en la acumulación de feomelanina y la formación eumelanina) (Deng y Xu, 2017).

Hace 3 Ma, los australopitecinos, al igual que los primeros miembros del género *Homo*, tenían el cuerpo cubierto de pelo y, por debajo, su pigmentación era clara dado que la pilosidad cubría la piel protegiéndola del sol.

Desde hace 1,6 Ma los homínidos, bípedos habituales, fueron perdiendo la pilosidad corporal dejando la piel al descubierto. Además, el sistema de transpiración cambió y desarrollaron glándulas propias de nuestro linaje, las glándulas ecrinas, que son más eficientes en términos de evacuación de calor. La selección natural favoreció la evolución hacia la pérdida de la pilosidad corporal para mejorar la termorregulación durante los altos niveles de actividad física, en condiciones de elevado calor ambiental (Bramble y Lieberman, 2004; Wheeler, 1985). Pero la pérdida de vello corporal estuvo acompañada de desventajas, en particular, la pérdida de protección contra la UVR. El sol se convirtió en una agresión para las pieles claras (Hominídeos, sin fecha).

Mientras estos cambios ocurrían, también lo hicieron otros, como fue el aumento de eumelanina en la piel (Rogers *et al.*, 2015); este proceso ocurrió cuando los miembros del género *Homo* se convirtieron en habitantes de ambientes de sabana abierta en África. Evidencias fósiles y genéticas sugieren que hace unos 1,2 Ma la mayoría de los humanos tenía piel oscura (Jablonski, 2004; Lieberman, 2015; Zihlman y Cohn, 1988).

El proceso de evolución seleccionó a individuos de piel oscura, más resistentes a la radiación solar (Harding *et al.*, 2000). La eumelanina proporcionó protección frente a la UVR que provoca la degradación del folato y daña el ADN, al tiempo que permitía la producción cutánea de vitamina D (Jablonski, 2013).

La pigmentación de la piel ha variado mucho entre los humanos durante, al menos, los últimos 900.000 años, debido al hecho de que las poblaciones se han dispersado en ambientes con

distintos niveles de UVR (Crawford *et al.*, 2017). La piel de los hombres prehistóricos evolucionó según las regiones donde se establecieron nuestros antepasados.

La piel muy pigmentada en los primeros *Homo sapiens* fue posible gracias a la eliminación de la variación en el locus *MC1R* y la selección positiva en el *MFSD12*, *DDB1* y probablemente también en otros loci (**Figura 6**).

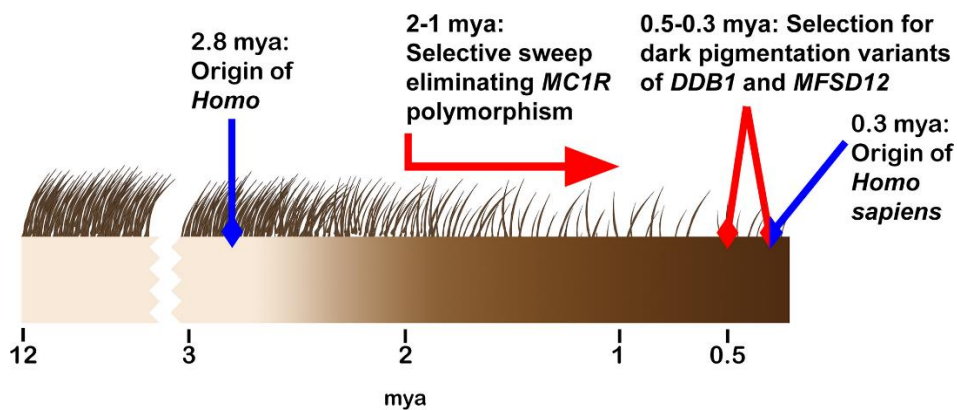


Figura 6. Línea temporal que ilustra esquemáticamente la pigmentación y pérdida de pilosidad de la evolución humana. Antes de la evolución de los primeros miembros del género *Homo*, alrededor de 2,8 millones de años, la piel de los homínidos, estaba ligeramente pigmentada y cubierta de pelo. La evolución hacia una menor densidad pilosa ocurre a partir de aproximadamente 2 millones donde se elimina el polimorfismo de *MC1R*. Hace 0,5-0,3 Ma se seleccionan variantes de pigmentación oscura de *DDB1* y *MFSD12* que permanecen en el origen de *Homo sapiens*, aproximadamente hace 0,3 Ma (Jablonski, 2021).

Según las distintas latitudes se observan distintos grados de pigmentación. En África, las poblaciones de *Homo sapiens* experimentaron una selección positiva hacia una pigmentación rica en eumelanina, lo mismo que en el sudeste asiático y diferentes regiones de Oceanía. Es por ello que las poblaciones que se dispersaron y se asentaron a lo largo de las costas del sur y sudeste de Asia en el Pleistoceno tardío estuvieron expuestas a niveles de UVR fuertes, favoreciendo el mantenimiento de la pigmentación oscura.

En Europa los estudios genómicos de poblaciones modernas y antiguas han demostrado que la despigmentación en los europeos, ocurrió de manera gradual. Uno de estos estudios corresponde al hombre de Cheddar descubierto en la cueva de Gough (Somerset, Inglaterra), y datado en 10.000 años de antigüedad. El análisis de su genoma reveló que tenía la piel marrón oscura y ojos azules, perteneciendo a la primera ola de inmigrantes que se establecieron en Gran Bretaña hace unos 11.700 años (Sadurní, 2021). Una menor radiación solar y el aislamiento de las personas en el norte de Gran Bretaña al final del Pleistoceno y principios del Holoceno

favoreció la despigmentación máxima de la piel y una casi ausencia de eumelanina en la misma (Harding *et al.*, 2000).

4. EL FUTURO DE *HOMO SAPIENS* ANTE EL CAMBIO CLIMÁTICO

Los humanos, en las últimas décadas, hemos modificado profundamente la configuración y el funcionamiento de la Tierra, siendo el cambio climático uno de los mayores retos ambientales a los que se enfrentan las sociedades en la actualidad (Trischler, 2017).

El futuro se caracterizará por desajustes a nivel climático que ya está provocando una serie de fenómenos naturales de gran impacto, tales como sequías e incendios, inundaciones, olas de calor, un aumento en la frecuencia de las tormentas tropicales y una pérdida irreparable de la biodiversidad en las zonas más importantes del planeta, como las selvas y los bosques (Manos Unidas, 2022).

Para mitigar el efecto del cambio climático, el Acuerdo de París estableció, en 2015, objetivos a largo plazo para conminar a todas las naciones a reducir sustancialmente las emisiones globales de gases de efecto invernadero para limitar el aumento de la temperatura global en este siglo a 2 °C, proponiendo esfuerzos para limitar el aumento a 1,5 °C (United Nations, 2016). Además, en febrero de 2021, la Comisión Europea adoptó una nueva *Estrategia de Adaptación de la UE* (European Commission, 2021), que es una parte clave del Pacto Verde Europeo (Comisión Europea, sin fecha), y tiene como objetivo aumentar y acelerar los esfuerzos de la UE para proteger la naturaleza, las personas y los medios de subsistencia contra los impactos inevitables del cambio.

A pesar de estas políticas el Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC) ha revelado en un informe de abril de 2022, que los fenómenos extremos relacionados con el calentamiento global tendrán consecuencias nefastas irreversibles (IPCC, 2022). Preocupan los llamados *puntos de inflexión* que, si se activan, tendrán consecuencias globales para millones de personas. Una investigación reciente (McKay *et al.*, 2022) ha identificado 16 hitos climáticos que pueden ocurrir, como consecuencia de la activación de los *puntos de inflexión* (**Figura 7**).

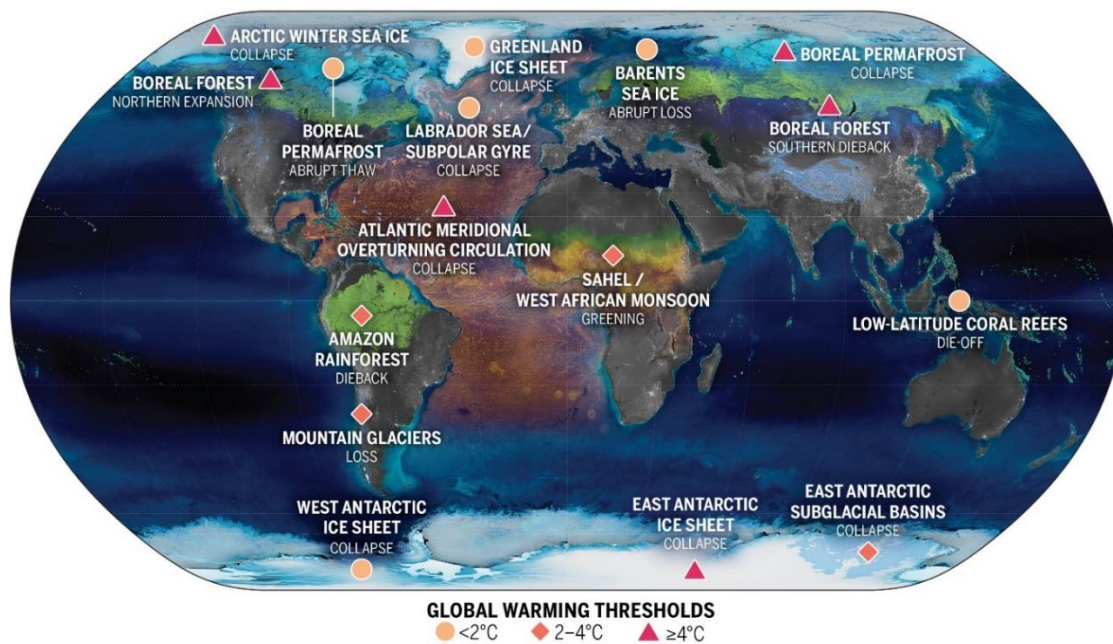


Figura 7. La ubicación de los 16 hitos climáticos en la criosfera (azul), la biosfera (verde) y el océano/atmósfera (naranja), y los niveles de calentamiento global en los que es probable que se activen sus *puntos de inflexión*. Los puntos están coloreados de acuerdo con la estimación del umbral de calentamiento global por debajo de los 2 °C, es decir, dentro del rango del Acuerdo de París (círculos naranjas); entre 2 y 4°C, es decir, accesible con las políticas actuales (rombos naranjas); y 4°C o más (triángulos rojos), si se alcanzan tales aumentos de temperatura, es probable que se den estos hitos climáticos (McKay *et al.*, 2022).

Los hitos que es posible que se superen, incluso con el actual nivel de calentamiento, son: el colapso de la capa de hielo de Groenlandia y en la Antártida occidental, que producirá un enorme aumento del nivel del mar; la pérdida abrupta del permafrost boreal, rico en carbono; la muerte masiva de los corales tropicales y el colapso de las corrientes en el Mar de Labrador, ubicado frente a Canadá en el Atlántico, que interrumpe la lluvia de la que dependen miles de millones de personas para alimentarse. Por cada décima de calentamiento extra, la probabilidad de sobrepasarlos se vuelve más real. Hasta el punto de que los investigadores consideran que esos *puntos de inflexión* se rebasarán, aunque el Acuerdo de París contra el cambio climático, firmado en 2015, se cumpliera (Ahmed, 2022).

4.1 CONSECUENCIAS EN LAS POBLACIONES HUMANAS

Según un reciente estudio, durante los próximos 50 años se proyecta que, en ausencia de mitigación climática, la temperatura alcance unos niveles equivalentes a lo que lo ha hecho en los últimos seis milenios. 3.500 millones de personas estarán expuestas a temperaturas medias anuales $\geq 29,0$ °C (Xu *et al.*, 2020).

En comparación con la situación preindustrial 300 años a.C., el aumento medio de la temperatura en el planeta en 2070 ascenderá 7,5 °C, unas 2,3 veces el aumento medio de la temperatura global. La mayoría de las zonas que ahora están cerca del modo históricamente prevalente de ~13 °C tendrán, en 50 años, una temperatura media anual en torno a 20 °C (Xu *et al.*, 2020).

Es por ello que, en las próximas décadas nuestro nicho climático (conjunto de condiciones climáticas dentro de las cuales una especie es capaz de persistir y mantener una población estable) (INABIO, 2020) se traslade a latitudes más altas donde las condiciones medioambientales serán mejores.

Según algunos investigadores, para el año 2050, alrededor de 200 millones de personas, principalmente de países tropicales y del hemisferio sur, sufrirán las consecuencias del cambio climático. Los bosques se transformarán en desiertos por el aumento de la temperatura y la escasez de precipitaciones, provocando la **migración** de millones de personas (“desplazados climáticos”) hacia regiones del norte donde las condiciones serán más favorables (Mohorte, 2021).

Se espera que el rango de temperatura ideal para la sociedad humana se amplíe hacia los polos; sin embargo, el crecimiento demográfico se produce principalmente en los países en desarrollo de los trópicos y la región subsahariana, lo que exacerba la desconexión entre la forma en que los humanos se distribuyen y el futuro clima, mucho más cálido y extremo (Freedman, 2020).

Igualmente, esta inestabilidad climática es un factor importante en el aumento del **hambre** en el mundo y es una de las principales causas de las futuras graves crisis alimentarias según la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) (FAO, 2022).

Actualmente más de 690 millones de personas en el mundo padecen hambre por diversas causas y el cambio climático es una de ellas. Según el Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD), si no se toma ninguna solución, 600 millones de personas más podrían pasar hambre en 2080 debido al cambio climático (Acción Contra el Hambre, 2020).

El cambio climático también está empeorando cientos de **enfermedades**. Ha exacerbado más de 200 enfermedades infecciosas haciendo que algunos patógenos sean más virulentos o hayan aumentado su transmisión; estas incluyen infecciones propagadas o provocadas por bacterias, virus, animales, hongos y plantas (Mora *et al.*, 2022; Prillaman, 2022).

5. CONCLUSIONES

1. El nicho climático humano ha ido variando a lo largo de su evolución, pero a pesar de ello, las diferentes especies de homínidos han sido capaces de afrontar este desafío, migrando hacia nuevos lugares de asentamiento más favorables para aumentar su supervivencia y el desarrollo óptimo de sus poblaciones.
2. Las distintas adaptaciones morfológicas en los homínidos han permitido la adaptación a diferentes tipos de ambientes, como es el caso de los parantropinos, con potentes superestructuras que les permitieron adaptarse a un tipo de vegetación caracterizada por su dureza, o la pigmentación de la piel en *Homo sapiens*.
3. Lograr una rápida descarbonización global para estabilizar el clima depende de manera crítica de activar procesos de cambio social y tecnológico de rápida expansión en los próximos años, para alcanzar los objetivos del Acuerdo Climático de París y evitar cruzar puntos de inflexión peligrosos en el sistema climático de la Tierra.
4. Somos una especie capaz de darse cuenta de que hemos ido demasiado lejos. Pero somos lo suficientemente inteligentes para dar marcha atrás y reparar el daño. Como somos una especie egoísta, ahora nos damos cuenta de que necesitamos el medio ambiente porque se puede volver en nuestra contra. Nuestra adaptación futura puede ser biológica y genética, pero también cultural, es decir, preservar el medio ambiente.
5. A *Homo sapiens* le corresponde asumir el compromiso, cuidado y mantenimiento del planeta, porque en ello radica su existencia como especie.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acción Contra el Hambre (2020) *Cambio climático: ¿Qué impactos tiene en el hambre?* Disponible en: <https://www.actioncontrelafaim.org/a-la-une/changement-climatique-quels-impacts-sur-la-faim/> (Accedido: 11 de septiembre de 2022).
- Acosta, A. (2014) *El Sahara se formó por la contracción del antiguo mar de Thetys hace 7 millones de años.* Disponible en: <https://www.abc.es/ciencia/20140917/abci-sahara-contraccion-201409171652.html>. (Accedido: 1 de agosto de 2022).
- Agriculturers (2018) *C3,C4,CAM... ¿Qué las diferencia?*. Disponible en: <https://agriculturers.com/c3-c4-cam-que-las-diferencia/> (Accedido: 1 de agosto de 2022).
- Ahmed, I. (2022) *Earth Is Teetering on The Edge of Five Disastrous Climate Tipping Points, Study Finds.* Disponible en: <https://www.sciencealert.com/earth-is-teetering-on-the-edge-of-five-disastrous-climate-tipping-points-study-finds> (Accedido: 11 de septiembre de 2022).
- Akhilesh, K., Pappu, S., Rajapara, H. M., Gunnell, Y. *et al.* (2018) "Early Middle Palaeolithic culture in India around 385–172 ka reframes Out of Africa models", *Nature* 2018 554:7690. Nature Publishing Group, 554(7690), pp. 97–101. doi:10.1038/nature25444.
- Allen, J.A. (1877) "The influence of Physical conditions in the genesis of species", *Radical Review*, 1, pp. 108–140.
- Ashton, K. G., Tracy, M. C. y De Queiroz, A. (2000) "Is Bergmann's Rule Valid for Mammals?", *The American naturalist*. Am Nat, 156(4), pp. 390–415. doi:10.1086/303400.
- Bae, C. J., Douka, K. y Petraglia, M. D. (2017) "On the origin of modern humans: Asian perspectives", *Science*. American Association for the Advancement of Science, 358(6368). doi:10.1126/SCIENCE.AAI9067/ASSET/88686B97-369F-42AB-AD18-E30E350E5A83/ASSETS/GRAPHIC/358_AAI9067_FA.JPEG.
- BBC (2020) *El Chibaniano, la última etapa geológica de la Tierra en ser bautizada por los expertos (y por qué es relevante para el presente).* Disponible en: <https://www.bbc.com/mundo/noticias-51534766> (Accedido: 4 de agosto de 2022)
- Bergmann, C. (1847) "Ueber die Verhältnisse der Warmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse", *Gottinger Studien*, 3, pp. 595-708.
- Bermúdez De Castro, J. M., Arsuaga, J. L., Carbonell, E., Rosas, A. *et al.* (1997) "A hominid from the lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans", *Science (New York, N.Y.)*. Science, 276(5317), pp. 1392–1395. doi:10.1126/SCIENCE.276.5317.1392.
- Betti, L., Balloux, F., Hanihara, T. y Manica, A. (2010) "The relative role of drift and selection in shaping the human skull", *American journal of physical anthropology*. Am J Phys Anthropol, 141(1), pp. 76–82. doi:10.1002/AJPA.21115.
- Beyer, R. M., Krapp, M., Eriksson, A. y Manica, A. (2021) "Climatic windows for human migration out of Africa in the past 300,000 years", *Nature Communications* 2021 12:1. Nature Publishing Group, 12(1), pp. 1–10. doi:10.1038/s41467-021-24779-1.
- Bird, M. I., Condie, S. A., O'Connor, S., O'Grady *et al.* (2019) "Early human settlement of Sahul was not an accident", *Scientific Reports* 2019 9:1. Nature Publishing Group, 9(1), pp. 1–10. doi:10.1038/s41598-019-42946-9.
- Blasco, L. (2022) *Cómo la genética está reconstruyendo la fascinante travesía de los primeros humanos a América.* Disponible en: <https://www.bbc.com/mundo/resources/idt-3c7cd43a-42e9-4379-a5f1-a02af109fabf> (Accedido: 21 de julio de 2022)
- Bogin, B., Hermanussen, M. y Scheffler, C. (2022) "Bergmann's rule is a "just-so" story of human body size", *Journal of Physiological Anthropology*. BioMed Central Ltd, 41(1), pp. 1–13. doi:10.1186/S40101-022-00287-Z/FIGURES/5.

- Bonfante, B., Faux, P., Navarro, N., Mendoza-Revilla, J. *et al.* (2021) "A GWAS in Latin Americans identifies novel face shape loci, implicating VPS13B and a Denisovan introgressed region in facial variation", *Science Advances*. American Association for the Advancement of Science, 7(6), p. 25. doi:10.1126/SCIADV.ABC6160/SUPPL_FILE/ABC6160_TABLES_S2_TO_S6.XLSX.
- Bramble, D. M. y Lieberman, D. E. (2004) "Endurance running and the evolution of Homo", *Nature* 2004 432:7015. Nature Publishing Group, 432(7015), pp. 345–352. doi:10.1038/nature03052.
- Cadena, L., Darío, I. y Jairo, V. C. (2019) "Anatomía y Fisiología del Melanocito: revisión de tema", *Archivos Argentinos de Dermatología*, pp. 1–6.
- Callaway, E., Sutikna, T., Roberts, R., Saptomo, W. *et al.* (2014) "The discovery of Homo floresiensis: Tales of the hobbit", *Nature*, 514(7523), pp. 422–426. doi:10.1038/514422A.
- Carotenuto, F., Tsikaridze, N., Rook, L., Lordkipanidze, D. *et al.* (2016) "Venturing out safely: The biogeography of Homo erectus dispersal out of Africa", *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 95, pp. 1–12. doi:10.1016/J.JHEVOL.2016.02.005.
- CENIEH (2020) *Un estudio evidencia que "Homo erectus" usó tanto industria olduvayense como achelense*. Disponible en: <https://www.cenieh.es/actualidad/noticias/un-estudio-evidencia-que-homo-erectus-uso-tanto-industria-olduvayense-como> (Accedido: 6 de septiembre de 2022).
- Clarín, S. (2019) *"Homo Luzonensis": descubrieron una nueva especie de homínido de fines del Pleistoceno*. Disponible en: https://www.clarin.com/sociedad/homo-luzonensis-descubrieron-nueva-especie-hominido-fines-pleistoceno_0_d3wuj4Chg.html (Accedido: 1 de agosto de 2022)
- Clark, J., Carlson, A. E., Reyes, A. V., Carlson, E. C. B. *et al.* (2022) "The age of the opening of the Ice-Free Corridor and implications for the peopling of the Americas", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. NLM (Medline), 119(14), p. e2118558119. doi:10.1073/PNAS.2118558119/SUPPL_FILE/PNAS.2118558119.SAPP.PDF.
- Comisión Europea (sin fecha) *Un pacto Verde Europeo*. Disponible en: https://ec.europa.eu/info/strategy/priorities-2019-2024/european-green-deal_es (Accedido: 3 de septiembre de 2022).
- Crawford, N. G., Kelly, D. E., Hansen, M. E. B., Beltrame, M. H. *et al.* (2017) "Loci associated with skin pigmentation identified in African populations", *Science*. American Association for the Advancement of Science, 358(6365). doi:10.1126/SCIENCE.AAN8433/SUPPL_FILE/AAN8433_TABLE_S8.XLSX.
- Curnoe, D., Datan, I., Zhao, J. xin, Charles, L. M. U. *et al.* (2018) "Rare Late Pleistocene-early Holocene human mandibles from the Niah Caves (Sarawak, Borneo)", *PLOS ONE*. Public Library of Science, 13(6), p. e0196633. doi:10.1371/JOURNAL.PONE.0196633.
- Daver, G., Guy, F., Mackaye, H. T., Likius, A. *et al.* (2022) "Postcranial evidence of late Miocene hominin bipedalism in Chad", *Nature* 2022. Nature Publishing Group, pp. 1–7. doi:10.1038/s41586-022-04901-z.
- Deménil, P. B. (2014) "Climate shocks", *Scientific American*. Scientific American Inc., 311(3), pp. 48–53. doi:10.1038/SCIENTIFICAMERICAN0914-48.
- DeMenocal, P. B. (2011) "Climate and human evolution", *Science*, 331(6017), pp. 540–542. doi:10.1126/science.1190683.
- Deng, L. y Xu, S. (2017) "Adaptation of human skin color in various populations", *Hereditas* 2017 155:1. BioMed Central, 155(1), pp. 1–12. doi:10.1186/S41065-017-0036-2.
- Dorey, J. B., Groom, S. V. C., Velasco-Castrillón, A., Stevens, M. I. *et al.* (2021) "Holocene population expansion of a tropical bee coincides with early human colonization of Fiji rather than climate change", *Molecular Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd, 30(16), pp. 4005–4022. doi:10.1111/MEC.16034.
- Du, A. y Alemseged, Z. (2019) "Temporal evidence shows Australopithecus sediba is unlikely to be the ancestor of Homo", *Science Advances*. American Association for the Advancement of Science, 5(5). doi:10.1126/SCIADV.AAV9038/SUPPL_FILE/AAV9038_SM.PDF.
- Elton, S. (2008) "The environmental context of human evolutionary history in Eurasia and Africa", *Journal of Anatomy*. Wiley-Blackwell, 212(4), p. 377. doi:10.1111/J.1469-7580.2008.00872.X.

- European Commission (2021) *EU Adaptation Strategy*. Disponible en: https://ec.europa.eu/clima/eu-action/adaptation-climate-change/eu-adaptation-strategy_en (Accedido: 3 de septiembre de 2022).
- Evteev, A., Cardini, A. L., Morozova, I. y O'Higgins, P. (2014) "Extreme climate, rather than population history, explains mid-facial morphology of northern asians", *American Journal of Physical Anthropology*. John Wiley & Sons, Ltd, 153(3), pp. 449–462. doi:10.1002/AJPA.22444.
- FAO (2022) *Hambre e inseguridad alimentaria*. Disponible en: <https://www.fao.org/hunger/es/> (Accedido: 11 de septiembre de 2022).
- Fleagle, J. G. (2006) *The First Humans - Origin and Early Evolution of the Genus Homo*. USA: Springer
- Freedman, A. (2020) *Global warming to push billions outside climate range that has sustained society for 6.000 years, study finds*. Disponible en: <https://www.washingtonpost.com/weather/2020/05/04/human-climate-niche/> (Accedido: 3 de septiembre de 2022).
- Fu, Q., Li, H., Moorjani, P., Jay, F. *et al.* (2014) "Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia", *Nature* 2014 514:7523. Nature Publishing Group, 514(7523), pp. 445–449. doi:10.1038/nature13810.
- Fundación Atapuerca (2022) *Atapuerca 2022: Otra vez haciendo historia*. Disponible en: <https://www.atapuerca.org/es/ficha/ZE1E0FF7C-0D78-9211-BAA0D1A1E350697D/atapuerca-2022-otra-vez-haciendo-historia> (Accedido: 6 de septiembre de 2022).
- Gabunia, L., Antón, S. C., Lordkipanidze, D., Vekua, A. *et al.* (2001) "Dmanisi and dispersal", *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. John Wiley & Sons, Ltd, 10(5), pp. 158–170. doi:10.1002/EVAN.1030.
- Gamble, C. (2013) "ARCHAEOLOGICAL RECORDS | Overview", *Encyclopedia of Quaternary Science: Second Edition*. Elsevier, pp. 49–58. doi:10.1016/B978-0-444-53643-3.00349-6.
- Gavan, Z. (2018) "Neanderthals (Homo neanderthalensis) : An adaptive paradox", *The Human Voyage*, 2, pp. 1-6.
- Groucutt, H. S., Grün, R., Zalmout, I. A. S., Drake, N. A. *et al.* (2018) "Homo sapiens in Arabia by 85,000 years ago", *Nature Ecology & Evolution* 2018 2:5. Nature Publishing Group, 2(5), pp. 800–809. doi:10.1038/s41559-018-0518-2.
- Gulf News Report (2021) *New species of human ancestor*. Disponible en: <https://gulfnews.com/world/new-species-of-human-ancestor-1.1635679067784> (Accedido: 4 de agosto de 2022)
- Hancock, A. M., Witonsky, D. B., Alkorta-Aranburu, G., Beall, C. M. *et al.* (2011) "Adaptations to climate-mediated selective pressures in humans", *PLoS Genetics*, 7(4). doi:10.1371/journal.pgen.1001375.
- Handwerk, B. (2014) "How Climate Change May Have Shaped Human Evolution | Science | Smithsonian Magazine", *Smithsonian Magazine*, pp. 1–8. Available at: <https://www.smithsonianmag.com/science-nature/how-climate-change-may-have-shaped-human-evolution-180952885/>.
- Harding, R. M., Healy, E., Ray, A. J., Ellis, N. S. *et al.* (2000) "Evidence for variable selective pressures at MC1R", *American Journal of Human Genetics*. University of Chicago Press, 66(4), pp. 1351–1361. doi:10.1086/302863.
- Harmand, S., Lewis, J. E., Feibel, C. S., Lepre, C. J. *et al.* (2015) "3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya", *Nature* 2015 521:7552. Nature Publishing Group, 521(7552), pp. 310–315. doi:10.1038/nature14464.
- Harvati, K., Röding, C., Bosman, A. M., Karakostis, F. A. *et al.* (2019) "Apidima Cave fossils provide earliest evidence of Homo sapiens in Eurasia", *Nature* 2019 571:7766. Nature Publishing Group, 571(7766), pp. 500–504. doi:10.1038/s41586-019-1376-z.
- Heinrich, H. (1988) "Origin and Consequences of Cyclic Ice Rafting in the Northeast Atlantic Ocean During the Past 130,000 Years", *Quaternary Research*, 29(2), pp. 142-152.
- Hershkovitz, I., Weber, G. W., Quam, R., Duval, M. *et al.* (2018) "The earliest modern humans outside Africa", *Science*. American Association for the Advancement of Science, 359(6374), pp. 456–459. doi:10.1126/SCIENCE.AAP8369/SUPPL_FILE/AAP8369_HERSHKOVITZ_SM.PDF.

Holliday T. W. (1997) "Postcranial evidence of cold adaptation in European Neandertals". *American journal of physical anthropology*, 104(2), pp. 245–258.

Hominidés (sin fecha) *La couleur de la peau et les poils des hommes préhistoriques*. Disponible en: <https://www.hominides.com/dossiers/la-couleur-de-la-peau-et-les-poils-des-hommes-prehistoriques/> (Accedido: 11 de septiembre de 2022).

Hubbe, M., Hanihara, T. y Harvati, K. (2009) "Climate signatures in the morphological differentiation of worldwide modern human populations", *Anatomical record (Hoboken, N.J. : 2007)*. *Anat Rec (Hoboken)*, 292(11), pp. 1720–1733. doi:10.1002/AR.20976.

Hublin, J. J. (2015) "The modern human colonization of western Eurasia: when and where?", *Quaternary Science Reviews*. Pergamon, 118, pp. 194–210. doi:10.1016/J.QUASCIREV.2014.08.011.

Hublin, J. J., Ben-Ncer, A., Bailey, S. E., Freidline, S. E. *et al.* (2017) "New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of Homo sapiens", *Nature 2017 546:7657*. Nature Publishing Group, 546(7657), pp. 289–292. doi:10.1038/nature22336.

Huerta-Sánchez, E., Jin, X., Asan, Bianba, Z. *et al.* (2014) "Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA", *Nature 2014 512:7513*. Nature Publishing Group, 512(7513), pp. 194–197. doi:10.1038/nature13408.

INABIO (2020) *Estudio examina los rasgos del nicho climático para predecir la invasividad de un conjunto de plantas exóticas*. Disponible en: <http://inabio.biodiversidad.gob.ec/2020/10/15/estudio-examina-los-rasgos-del-nicho-climatico-para-predecir-la-invasividad-de-un-conjunto-de-plantas-exoticas/> (Accedido: 3 de septiembre de 2022).

IPCC (2022) *Mitigation of Climate Change*. Disponible en: <https://www.ipcc.ch/report/sixth-assessment-report-working-group-3/> (Accedido: 11 de septiembre de 2022).

Jablonski, N. G. (2004) "The Evolution of Human Skin and Skin Color", <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.anthro.33.070203.143955>. *Annual Reviews*, 33, pp. 585–623. doi:10.1146/ANNUREV.ANTHRO.33.070203.143955.

Jablonski, N. (2013) *La piel humana: entre la protección contra el sol y la síntesis de vitamina D*. Disponible en: https://www.nutri-facts.org/es_ES/news/articles/la-piel-humana--entre-la-proteccion-contra-el-sol-y-la-sintesis-.html (Accedido: 3 de septiembre de 2022).

Jablonski, N. G. (2021) "The evolution of human skin pigmentation involved the interactions of genetic, environmental, and cultural variables", *Pigment Cell & Melanoma Research*. John Wiley & Sons, Ltd, 34(4), pp. 707–729. doi:10.1111/PCMR.12976.

Jacobs, Z., Li, B., Shunkov, M. V., Kozlikin, M. B. *et al.* (2019) "Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia", *Nature*. Nature, 565(7741), pp. 594–599. doi:10.1038/S41586-018-0843-2.

Johanson, D.C., White, T.D. y Coppens, Y. (1978) "A new species of the genus Australopithecus (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa". *Kirtlandia*, 28, pp 2-14.

Joordens, J. C. A., Feibel, C. S., Vonhof, H. B., Schulp, A. S. *et al.* (2019) "Relevance of the eastern African coastal forest for early hominin biogeography", *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 131, pp. 176–202. doi:10.1016/J.JHEVOL.2019.03.012.

Jungers, W. L. (1988) "Lucy's length: Stature reconstruction in Australopithecus afarensis (A.L.288–1) with implications for other small-bodied hominids", *American Journal of Physical Anthropology*. John Wiley & Sons, Ltd, 76(2), pp. 227–231. doi:10.1002/AJPA.1330760211.

Krause, J., Fu, Q., Good, J. M., Viola, B. *et al.* (2010) "The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia", *Nature 2010 464:7290*. Nature Publishing Group, 464(7290), pp. 894–897. doi:10.1038/nature08976.

Kuhn, S. L. y Zwyns, N. (2014) "Rethinking the initial Upper Paleolithic", *Quaternary International*. Pergamon, 347(1), pp. 29–38. doi:10.1016/J.QUAINT.2014.05.040.

- Leakey, L. S. B., Tobias, P. V. y Napier, J. R. (1964) "A New Species of The Genus Homo From Olduvai Gorge", *Nature* 1964 202:4927. Nature Publishing Group, 202(4927), pp. 7–9. doi:10.1038/202007a0.
- Leakey, M. G., Feibel, C. S., McDougall, I. y Walker, A. (1995) "New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya", *Nature*. Nature, 376(6541), pp. 565–571. doi:10.1038/376565A0.
- Lieberman, D. E. (2015) "Human Locomotion and Heat Loss: An Evolutionary Perspective", *Comprehensive Physiology*. John Wiley & Sons, Ltd, 5(1), pp. 99–117. doi:10.1002/CPHY.C140011.
- Llobet, D. (2021) *El hombre de Neandertal, mucho más humano de lo que se creía*. Disponible en: https://www.nationalgeographic.com.es/ciencia/hombre-neandertal-mas-humano-que-se-creia_14381#:~:text=Los%20neandertales%20habitaron%20Eurasia%20aproximadamente,su%20desaparici%C3%B3n%20hace%2040.000%20a%C3%B1os (Accedido: 4 de agosto de 2022)
- López, A., López, E., Vispalia, S. y Afonine, M.C. (2015) *Homo habilis*. Trabajo de Ciencias para el Mundo Contemporáneo. IES do Milladoiro.
- Manos Unidas (2022) *El clima del futuro*. Disponible en: <https://www.manosunidas.org/observatorio/cambio-climatico/clima-futuro> (Accedido: 3 de septiembre de 2022).
- Martín-Chivelet, J., Palma, R. M. y Domingo, L. (2015) "Cicloestratigrafía , Cambio Climático y la Escala de", 2015, pp. 136–145.
- Martin, R. D. (1993) "Primate origins: plugging the gaps", *Nature* 1993 363:6426. Nature Publishing Group, 363(6426), pp. 223–234. doi:10.1038/363223a0.
- Martinón, M. (2010) *El homínido emigrante: clima, barreras y caminos*. Disponible en: <http://climantica.org/roller/climanticaFront/es/entry/201012151> (Accedido: 3 de septiembre de 2022).
- Maslin, M. A., Shultz, S. y Trauth, M. H. (2015) "A synthesis of the theories and concepts of early human evolution", *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1663). doi:10.1098/rstb.2014.0064.
- Mayens, C. (2019) *El momento y la causa de la desaparición de los neandertales aún es un tema controvertido entre los investigadores*. Disponible en: https://www.nationalgeographic.com.es/ciencia/descubierta-gibraltar-ultima-pisada-neandertal_15010#:~:text=reforzar%20esta%20teor%C3%ADa.-.Hay%20estudiosos%20que%20consideran%20que%20el%20sur%20de%20la%20pen%C3%ADnsula,un%20sa%20piens%20por%20diversos%20motivos. (Accedido: 19 de julio de 2022)
- Mazza, E. (2021) *Homo bodoensis, un nuevo ancestro de los seres humanos*. Disponible en: https://www.nationalgeographic.com.es/ciencia/homo-bodoensis-nuevo-ancestro-seres-humanos_17482 (Accedido: 19 de julio de 2022)
- McKay, D. I. A., Staal, A., Abrams, J. F., Winkelmann, R. *et al.* (2022) "Exceeding 1.5°C global warming could trigger multiple climate tipping points", *Science*. American Association for the Advancement of Science, 377(6611). doi:10.1126/SCIENCE.ABN7950.
- Medin, T., Martínez-Navarro, B., Madurell-Malapeira, J., Figueirido, B. *et al.* (2019) "The bears from Dmanisi and the first dispersal of early Homo out of Africa", *Scientific Reports* 2019 9:1. Nature Publishing Group, 9(1), pp. 1–16. doi:10.1038/s41598-019-54138-6.
- Meiri, S. y Dayan, T. (2003) "On the validity of Bergmann's rule", *Journal of Biogeography*. John Wiley & Sons, Ltd, 30(3), pp. 331–351. doi:10.1046/J.1365-2699.2003.00837.X.
- Mohorte (2021) *Así quedará el mundo cuando las temperaturas hayan ascendido hasta 4°C por encima de la media*. Disponible en: <https://magnet.xataka.com/en-diez-minutos/asi-queda-mundo-cuando-temperaturas-hayan-ascendido-4o-c-encima-media> (Accedido: 3 de septiembre de 2022).
- Mora, C., McKenzie, T., Gaw, I. M., Dean, J. M. *et al.* (2022) "Over half of known human pathogenic diseases can be aggravated by climate change", *Nature Climate Change* 2022. Nature Publishing Group, pp. 1–7. doi:10.1038/s41558-022-01426-1.
- National, T. (2010) "Understanding climate's influence on human evolution", *Understanding Climate's Influence on Human Evolution*, pp. 1–128. doi:10.17226/12825.
- O'Connell, J. F. y Allen, J. (2015) "The process, biotic impact, and global implications of the human colonization

of Sahul about 47,000 years ago", *Journal of Archaeological Science*. Academic Press, 56, pp. 73–84. doi:10.1016/J.JAS.2015.02.020.

O’Connell, J. F., Allen, J., Williams, M. A. J., Williams, A. N. *et al.* (2018) "When did homo sapiens first reach Southeast Asia and Sahul?", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. National Academy of Sciences, 115(34), pp. 8482–8490. doi:10.1073/PNAS.1808385115/SUPPL_FILE/PNAS.1808385115.SAPP.PDF.

Pagani, L., Lawson, D. J., Jagoda, E., Mörseburg, A. *et al.* (2016) "Genomic analyses inform on migration events during the peopling of Eurasia", *Nature* 2016 538:7624. Nature Publishing Group, 538(7624), pp. 238–242. doi:10.1038/nature19792.

Panera, J. y Rubio, S. (2008) "La colonización humana de la Tierra", *Revista A distancia*, 23(4), p.12-21

Patalano, R., Hamilton, R., Finestone, E., Amano, N. *et al.* (2021) "Microhabitat Variability in Human Evolution", *Frontiers in Earth Science*. Frontiers Media S.A., 9, p. 1208. doi:10.3389/FEART.2021.787669/BIBTEX.

Pederzani, S., Britton, K., Aldeias, V., Bourgon, N. *et al.* (2021) "Subarctic climate for the earliest Homo sapiens in Europe", *Science Advances*. American Association for the Advancement of Science, 7(39), pp. 4642–4664. doi:10.1126/SCIADV.ABI4642/SUPPL_FILE/SCIADV.ABI4642_SM.PDF.

Prillaman, M. (2022) "Climate change is making hundreds of diseases much worse", *Nature*. Springer Science and Business Media LLC. doi:10.1038/D41586-022-02167-Z.

Qiu, J. (2016) "The Forgotten Continent: Fossil finds in China are challenging ideas about the evolution of modern humans and our closest relatives", *Nature*. Nature Publishing Group, 535(7611), pp. 218–220. doi:10.1038/535218A.

Quinn, R. L. y Lepre, C. J. (2021) "Contracting eastern African C4 grasslands during the extinction of Paranthropus boisei", *Scientific Reports*. Nature Publishing Group UK, 11(1), pp. 1–10. doi:10.1038/s41598-021-86642-z.

Rathmann, J., Korpela, K. M. y Stojakowits, P. (2022) "Pleistocene Hypothesis – Moving Savanna Perceptual Preference Hypothesis Beyond Savanna", *Frontiers in Psychology*. Frontiers, 0, p. 2891. doi:10.3389/FPSYG.2022.901799.

Reich, D., Green, R. E., Kircher, M., Krause, J. *et al.* (2010) "Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia", *Nature* 2010 468:7327. Nature Publishing Group, 468(7327), pp. 1053–1060. doi:10.1038/nature09710.

Rios-Garaizar, J., Iriarte, E., Arnold, L. J., Sánchez-Romero, L. *et al.* (2022) "The intrusive nature of the Châtelperronian in the Iberian Peninsula", *PLOS ONE*. Public Library of Science, 17(3), p. e0265219. doi:10.1371/JOURNAL.PONE.0265219.

Rizal, Y., Westaway, K. E., Zaim, Y., Van den Bergh, G. D. *et al.* (2019) "Last appearance of Homo erectus at Ngandong, Java, 117,000–108,000 years ago", *Nature* 2019 577:7790. Nature Publishing Group, 577(7790), pp. 381–385. doi:10.1038/s41586-019-1863-2.

Roberts, R. G. y Sutikna, T. (2022) "Discovering the “Hobbit”", *Science*. American Association for the Advancement of Science, 377(6603), pp. 269–269. doi:10.1126/SCIENCE.ABQ8248.

Rogers, A. R., Iltis, D. y Wooding, S. (2015) "Genetic Variation at the MC1R Locus and the Time since Loss of Human Body Hair1", <https://doi.org/10.1086/381006>. The University of Chicago Press, 45(1), pp. 105–108. doi:10.1086/381006.

Roksandic, M., Radović, P., Wu, X. J. y Bae, C. J. (2022) "Resolving the “muddle in the middle”: The case for Homo bodoensis sp. nov.", *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. John Wiley & Sons, Ltd, 31(1), pp. 20–29. doi:10.1002/EVAN.21929.

Ruff, C. B. (1994) "Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids", *American Journal of Physical Anthropology*. John Wiley & Sons, Ltd, 37(S19), pp. 65–107. doi:10.1002/AJPA.1330370605.

Ruff, C. B., Trinkaus, E. y Holliday, T. W. (1997) "Body mass and encephalization in Pleistocene Homo", *Nature* 1997 387:6629. Nature Publishing Group, 387(6629), pp. 173–176. doi:10.1038/387173a0.

- Sadurní, J. M. (2021) *El hombre de Cheddar, un joven de ojos azules en la Inglaterra de hace diez mil años*. Disponible en: https://historia.nationalgeographic.com.es/a/hombre-cheddar-joven-ojos-azules-inglaterra-hace-diez-mil-anos_17474 (Accedido: 3 de septiembre de 2022).
- Sáez, R. (2021) *Paleoantropología: novedades 3er trimestre 2021*. Disponible en: <https://nutcrackerman.com/2021/10/02/paleoantropologia-novedades-3er-trimestre-2021/> (Accedido: 4 de agosto de 2022)
- Sáez, R. (2022) *Dos millones de años de cambios climáticos y evolución humana*. Disponible en: <https://nutcrackerman.com/2022/04/14/dos-millones-de-anos-de-cambios-climaticos-y-evolucion-humana/> (Accedido: 12 de julio de 2022)
- ScienceDaily (2022) *Homo ergaster*. Disponible en: https://www.sciencedaily.com/terms/homo_ergaster.htm (Accedido: 3 de septiembre de 2022).
- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P. *et al.* (2001) "First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya)", *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science*. Elsevier Masson, 332(2), pp. 137–144. doi:10.1016/S1251-8050(01)01529-4.
- Slimak, L., Zanolli, C., Higham, T., Frouin, M. *et al.* (2022) "Modern human incursion into Neanderthal territories 54,000 years ago at Mandrin, France", *Science Advances*. American Association for the Advancement of Science, 8(6), p. 20. doi:10.1126/SCIADV.ABJ9496/SUPPL_FILE/SCIADV.ABJ9496_SM.PDF.
- Staubwasser, M., Dragu şin, V., Onac, B. P., Assonov, S. *et al.* (2018) "Impact of climate change on the transition of Neanderthals to modern humans in Europe", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. National Academy of Sciences, 115(37), pp. 9116–9121. doi:10.1073/PNAS.1808647115/SUPPL_FILE/PNAS.1808647115.SD01.XLSX.
- Stegmann, A. T., Cerny, F. J. y Holliday, T. W. (2002) "Neandertal cold adaptation: physiological and energetic factors", *American journal of human biology : the official journal of the Human Biology Council*. Am J Hum Biol, 14(5), pp. 566–583. doi:10.1002/AJHB.10070.
- Stock, J. T. (2006) "Hunter-gatherer postcranial robusticity relative to patterns of mobility, climatic adaptation, and selection for tissue economy", *American journal of physical anthropology*. Am J Phys Anthropol, 131(2), pp. 194–204. doi:10.1002/AJPA.20398.
- Sturm, R. A. y Duffy, D. L. (2012) "Human pigmentation genes under environmental selection", *Genome Biology*. BioMed Central Ltd., 13(9), pp. 1–15. doi:10.1186/GB-2012-13-9-248/FIGURES/2.
- Timmermann, A. (2020) "Quantifying the potential causes of Neanderthal extinction: Abrupt climate change versus competition and interbreeding", *Quaternary Science Reviews*. Pergamon, 238, p. 106331. doi:10.1016/J.QUASCIREV.2020.106331.
- Timmermann, A., Yun, K.-S., Raia, P., Ruan, J. *et al.* (2022) "Climate effects on archaic human habitats and species successions", *Nature*, 604, p. 495. doi:10.1038/s41586-022-04600-9.
- Tollefson, J. (2011) "The drying of East Africa", *Nature*. Springer Science and Business Media LLC. doi:10.1038/NEWS.2011.204.
- Trischler, H. (2017) "El Antropoceno, ¿un concepto geológico o cultural, o ambos?", *Desacatos. Revista de Ciencias Sociales*, (54), p. 40. doi:10.29340/54.1739.
- United Nations (2016) *El Acuerdo de París*. Disponible en: <https://unfccc.int/es/process-and-meetings/the-paris-agreement/el-acuerdo-de-paris> (Accedido: 11 de septiembre de 2022).
- Universidad de Oriente Puebla (2018) *La alimentación en la evolución del hombre*. Disponible en: <https://www.uo.edu.mx/vida-estudiantil/noticias/la-alimentaci%C3%B3n-en-la-evoluci%C3%B3n-del-hombre#:~:text=La%20mayor%20eficiencia%20de%20la,de%20tecnolog%C3%ADas%20alimentarias%20y%20sociales> (Accedido: 1 de agosto de 2022).
- Vaesen, K., Scherjon, F., Hemerik, L. y Verpoorte, A. (2019) "Inbreeding, Allee effects and stochasticity might be sufficient to account for Neanderthal extinction", *PLOS ONE*. Public Library of Science, 14(11), p. e0225117. doi:10.1371/JOURNAL.PONE.0225117.

- Vaidyanathan, G. (2010) *How Have Hominids Adapted to Past Climate Change?* Disponible en: <https://www.scientificamerican.com/article/hominids-adapt-to-past-climate-change/> (Accedido: 16 de julio de 2022)
- Villmoare, B., Kimbel, W. H., Seyoum, C., Campisano, C. J. *et al.* (2015) "Early Homo at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia", *Science*. American Association for the Advancement of Science, 347(6228), pp. 1352–1355. doi:10.1126/SCIENCE.AAA1343/SUPPL_FILE/AAA1343-VILLMOARE-SM.PDF.
- Welker, F., Ramos-Madriral, J., Gutenbrunner, P., Mackie, M. *et al.* (2020) "The dental proteome of Homo antecessor", *Nature* 2020 580:7802. Nature Publishing Group, 580(7802), pp. 235–238. doi:10.1038/s41586-020-2153-8.
- Westaway, K. E., Louys, J., Awe, R. D., Morwood, M. J. *et al.* (2017) "An early modern human presence in Sumatra 73,000–63,000 years ago", *Nature* 2017 548:7667. Nature Publishing Group, 548(7667), pp. 322–325. doi:10.1038/nature23452.
- Wheeler, P. E. (1985) "The loss of functional body hair in man: the influence of thermal environment, body form and bipedality", *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 14(1), pp. 23–28. doi:10.1016/S0047-2484(85)80091-9.
- White, T. D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y. *et al.* (2009) "Ardipithecus ramidus and the paleobiology of early hominids", *Science (New York, N.Y.)*, 326(5949), pp. 75–86.
- Wood, B. (2002) "Hominid revelations from Chad", *Nature* 2002 418:6894. Nature Publishing Group, 418(6894), pp. 133–135. doi:10.1038/418133a.
- Wood, B. y Baker, J. (2011) "Evolution in the Genus Homo", <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144653>. Annual Reviews , 42. doi:10.1146/ANNUREV-ECOLSYS-102209-144653.
- Xu, C., Kohler, T. A., Lenton, T. M., Svenning, J. C. *et al.* (2020) "Future of the human climate niche", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(21). doi:10.1073/pnas.1910114117.
- Zaidi, A. A., Mattern, B. C., Claes, P., McEcoy, B. *et al.* (2017) "Investigating the case of human nose shape and climate adaptation", *PLOS Genetics*. Public Library of Science, 13(3), p. e1006616. doi:10.1371/JOURNAL.PGEN.1006616.
- Zihlman, A. L. y Cohn, B. A. (1988) "The adaptive response of human skin to the savanna", *Human Evolution* 1998 3:5. Springer, 3(5), pp. 397–409. doi:10.1007/BF02447222.
- Zollikofer, C. P. E., Ponce De León, M. S., Lieberman, D. E., Guy, F. *et al.* (2005) "Virtual cranial reconstruction of Sahelanthropus tchadensis", *Nature* 2005 434:7034. Nature Publishing Group, 434(7034), pp. 755–759. doi:10.1038/nature03397.