

¿MULTIPLICAR LOS GÉNEROS O  
MOVER LAS ESPECIES?  
UNA NUEVA PROPUESTA  
TAXONÓMICA PARA  
LA FAMILIA HOMINIDAE

CAMILO J. CELA-CONDE  
CRISTIAN R. ALTABA

ABSTRACT. Recent findings and analyses have enriched our knowledge of the human lineage, forcing us to question once more the taxonomy of hominids. On the one hand, new genera are proposed so as to accommodate recently discovered specimens. On the other, the generic position of early hominids has been changing with the purpose of avoiding paraphyletic groups. We argue that multiplying genera may not be the best solution to improve the taxonomy of the Hominidae. Accepting that any genus must be an adaptive, particular unit, we propose to apply a suggestion by Darwin for a new taxonomic convention, *species germinalis*, for classifying doubtful specimens of the human lineage without needing either to designate new genera or to switch taxa from one genus to another. The family Hominidae can, by this means, be classified in terms of four genera and three subfamilies.

KEY WORDS. Taxonomy, Phylogenetics, genus, species, *species germinalis*, Paleoanthropology, Hominidae, Homininae, Preanthropinae, Australopithecinae.

Se han propuesto tres géneros nuevos de ancestros de los humanos, *Ardipithecus*<sup>1</sup>, *Orrorin*<sup>2</sup> y *Kenyanthropus*<sup>3</sup>, para clasificar algunos especímenes tempranos descubiertos recientemente que, en opinión de los autores que proponen los nuevos taxones, no pueden ubicarse dentro de ningún género ya definido<sup>4,5</sup>. Para apoyar dicha propuesta, la introducción del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica destaca “la libertad de los científicos para clasificar a los animales según juicios taxonómicos” y, aclara, “se abstiene de interferir en el juicio taxonómico, que no debe someterse a regulación ni restricción alguna”. Sin embargo,

Departamento de Filosofía, Universidad de las Islas Baleares. / cela-conde@uib.es  
Laboratorio de Sistemática Humana, Universidad de las Islas Baleares. Carretera de Vallde-  
mossa, km 7.5, 07071 Palma de Mallorca, España. / iecra4@clust.uib.es

en nuestra opinión, la creación de nuevos géneros debería apoyarse en argumentos sólidos, a menos que las propuestas taxonómicas se consideren por separado de los acontecimientos evolutivos.

En su búsqueda de una taxonomía adecuada para *Homo*, Wood y Collart <sup>4,5</sup> parten de la base de que todo género debe ser monofilético (es decir, tener un solo origen e incluir a todos sus descendientes) y debe expresar una solución adaptativa novedosa. En *Homo*, la monofilia está bajo sospecha. Dichos autores analizaron seis estudios que han puesto a prueba adecuadamente la monofilia de *Homo*: tres sugieren que el género es monofilético, pero los otros tres sugieren que es parafilético.

Las dificultades para obtener cladogramas precisos no son exclusivas de *Homo*. Para formular hipótesis filogenéticas hacen falta varios pasos definidos: la asignación de caracteres a los hipodigmas a fin de definir los rasgos de una determinada especie, la elección de las especies que se asignan a cada género y la asignación de especímenes individuales a cada especie. Este procedimiento a menudo lleva a problemas irresolubles. Por ejemplo, el punto nueve de las conclusiones del Coloquio Internacional sobre Sistemática Humana realizado en Palma de Mallorca, en febrero de 2000, señala que: "Hasta el momento actual no existe un medio consensual para identificar las especies biológicas en el registro fósil <sup>7,8</sup>". Si no es posible identificar a las especies de forma no ambigua en el registro fósil sin discusiones extensas sobre los taxones, entonces resulta difícil establecer los hipodigmas y, como resultado, muchas especies nominales siguen bajo sospecha. Por fortuna, los géneros parecen ser menos controvertidos. ¿Quizá no?

La segunda condición propuesta por Wood y Collard <sup>5,6</sup> para la existencia de un género es la de la coherencia adaptativa. Esto es un aspecto fundamental, porque toda propuesta taxonómica debería reflejar cambios en la estrategia adaptativa, suponiendo que la sistemática en efecto está dentro del paradigma evolutivo. Si varias especies se mantienen lo bastante cercanas para merecer inclusión en un mismo género, entonces es probable que sus soluciones adaptativas no difieran significativamente. Wood y Collard sostienen que, en el caso de *Homo*, ninguno de los rasgos examinados cumple con estos requisitos:

1. La forma y el tamaño corporales de algunas de las diferentes especies agrupadas dentro del género llegan a ser más cercanas a las de los australopitecinos que a las de *Homo sapiens*.
2. En cuanto a la bipedestación plenamente desarrollada, que podría considerarse el apomorfismo (rasgo derivado) fundamental del género, Wood y Collard señalan rasgos en la estructura de la mano de OH7, así como en el tamaño del brazo de OH62 y de KNM-ER 3735, como evidencia de bipedestación incompleta en *Homo habilis*.

3. La capacidad craneal (otro rasgo que, por su gran incremento a lo largo del tiempo, identifica al taxón *Homo*) genera dudas similares. Los resultados al calcular la capacidad craneal relativa indican que *H. habilis*, lo mismo que *H. rudolfensis*, *H. ergaster* y *H. heidelbergensis*, está más cerca de los australopitecinos que de los humanos vivientes, mientras que *H. erectus* es equidistante.
4. Por último, el aparato masticador apunta a una relación más cercana de *Homo habilis* con los australopitecinos y parantropos que con *Homo sapiens*.

Wood y Collard concluyeron que, cuando se incluyen *H. habilis* y *H. rudolfensis* en *Homo*, el género así definido no refleja una unidad adaptativa. Por consiguiente, propusieron limitar los taxones incluidos en el género *Homo* a aquellos que se acercan más a los seres humanos que a los australopitecinos, es decir, descartar tanto *H. habilis* como *H. rudolfensis* y transferirlos a *Australopithecus*<sup>9</sup>. Según señalaron varios participantes en el coloquio de Palma de Mallorca, dicha transferencia aumentaría la diversidad, ya considerable, y la parafilia del género receptor. Wood y Collard de hecho mencionan este problema, pero lo prefieren a la alternativa de tener que definir un nuevo género dentro de la familia de los homínidos. Sin embargo, algunos de los motivos de Wood y Collard para desechar a *H. habilis* y *H. rudolfensis* como miembros del género *Homo* parecen discutibles. Por ejemplo, la presencia de una prominencia en las zonas cerebrales de Broca y Wernicke en algunos especímenes, clasificados a menudo como *H. habilis*, junto con las evidencias culturales obtenidas en sitios donde se han descubierto, ya sea *H. habilis* o *H. rudolfensis*, hacen difícil pasar por alto las afinidades de estos taxones con nuestra especie.

Empero, dejando de lado la cuestión de cuál es la mejor taxonomía en este caso en particular, la pregunta general que se plantea es la siguiente: al encontrarse con un espécimen temprano difícil de ubicar en un género u otro, ¿estamos obligados a elegir entre una indeseable parafilia y la multiplicación irracional de géneros de homínidos? Este dilema aparece con bastante frecuencia en las taxonomías estrictamente basadas en cladogramas. No obstante, dado que la cladística es una herramienta sumamente útil dentro de la sistemática, parece inevitable tener que elegir. Tobias alguna vez tuvo “la temeridad para sugerir el recurso taxonómico de un nombre bigenérico para el caso en particular de *Australopithecus/H. habilis*” (P.V. Tobias, comunicación personal). Este recurso podría resolver el problema, ya que evita el proponer un nuevo género, a la vez que señala explícitamente que la especie en cuestión es transicional entre géneros. Sin embargo, quisiéramos proponer una solución diferente, más afín a la práctica taxonómica actual.

## UNA SOLUCIÓN TAXONÓMICA NOVEDOSA

En respuesta al dilema arriba planteado, proponemos un enfoque novedoso que se basa en el rigor académico pero sin aumentar los taxones más allá de límites razonables.

Para resolver el problema, ya sea de tener que proponer géneros parafiléticos o de multiplicar los géneros de homínidos del Plioceno al tratar de ubicar a los nuevos especímenes, vale la pena recordar la sabia exhortación de Darwin al respecto:

Que el hombre primigenio, cuando poseía apenas unas cuantas habilidades, y éstas del tipo más rudimentario, y cuando su capacidad de lenguaje era extremadamente imperfecta, mereciera ser llamado "hombre", tiene que depender de la definición que empleemos. En una serie de formas que variaron insensiblemente desde alguna criatura parecida a los simios hasta el hombre tal como hoy existe, sería imposible fijar en un punto definido dónde debe usarse el término "hombre". Pero este es un asunto de muy poca importancia <sup>9</sup>.

Darwin estaba expresando lo que hoy llamamos anagénesis, es decir, el cambio evolutivo dentro de un linaje a lo largo del tiempo. Una cronoespecie, que es una sección diagnosticable de un linaje que evoluciona de esta manera, puede o no tener límites definibles con precisión<sup>10,11</sup>. El registro fósil sugiere que ocurrieron cambios gradualmente (aunque con velocidad variable) a lo largo de las diversas ramas del árbol de los homínidos<sup>12,13</sup>. Así pues, dentro de los episodios tempranos de un linaje evolutivo hay poco lugar, como dice Darwin, para las designaciones nominalistas que exige la taxonomía cladística estricta. Sin embargo, el empleo de cladogramas requiere que la taxonomía basada en ellos produzca grupos monofiléticos.

Cuando Leakey, Tobias y Napier definieron el taxón *H. habilis*, estaban seguros de que los fósiles de Olduvai, incluidas como holotipo y paratipo, pertenecían al género *Homo* porque estos especímenes ya estaban sobre la ruta que a la larga llevaría a *H. sapiens*, a través de capacidades cerebrales y manuales crecientes<sup>14</sup>. Tanto *H. habilis* como *H. rudolfensis* conservan muchos caracteres primitivos que, de hecho, los vinculan con *Australopithecus*, pero también comparten importantes sinapomorfías con taxa posteriores<sup>15</sup>. Reconocer este hecho no implica una crítica al enfoque de Wood y Collard, porque lo que pretendieron estos autores fue establecer criterios morfológicos para una taxonomía no derivada de rasgos funcionales, que siempre son difíciles de valorar. Sin embargo, el significado mismo del género puede volver este objetivo prácticamente imposible. Cuando agrupamos a diferentes especies fósiles en un género, lo hacemos porque estamos de acuerdo en que en el último ancestro común de las especies incluidas en ese género ocurrió un importante paso evolutivo, dando origen a una solución adaptativa novedosa en él y en sus descendientes. Nuestra especie, la de los humanos modernos existentes, es el

espejo en el que nos vemos a nosotros mismos a fin de definir las apomorfías del género *Homo*. Pero, ¿cuáles son los especímenes fósiles más tempranos que de hecho las demuestran?

El comentario de Darwin es pertinente en este punto: es sumamente probable que los primeros individuos del nuevo género fueran difíciles de distinguir de sus equivalentes en su grupo hermano. No habría pasado suficiente tiempo desde la divergencia de linajes y, en consecuencia, el peso de las características primitivas habría sido muy elevado. Por consiguiente, puede ser inapropiado ubicar a *Homo sapiens* por separado de los australopitecinos al comparar especímenes dudosos, ya que este es un enfoque puramente fenético. Inevitablemente, los primeros especímenes del nuevo género todavía no habrían desarrollado plenamente las apomorfías del clado y, por lo tanto, deben mostrar una mayor semejanza global con los individuos contemporáneos pertenecientes al grupo hermano. Aparece una dificultad paralela con los especímenes clasificados como *Orrorin tugenensis* y *Kenyanthropus platyops*. De hecho, el espécimen tipo de este último, KNM-WT 4000, ha sido descrito como “un mosaico desconcertante de características <sup>16</sup>”.

Este problema está muy extendido, no sólo entre los homínidos ni sólo a nivel de géneros. Los Plesiadapiformes (un suborden del Paleógeno, que quizá se remonte hasta el Cretácico y que se extinguió en el Eoceno tardío) fueron clasificados como primates por Simons y Tattersall<sup>17</sup> por la morfología de sus molares, y varios estudiosos los han considerado como tales<sup>18-21</sup>. Estos Plesiadapiformes, en particular las musarañas arborícolas, ptilocercinas <sup>29</sup>, retienen muchas plesiomorfías que las relacionan con diversos arcontes, como garras en todos los dedos, un hállux o dedo pulgar divergente pero no oponible y falta de anillos orbitarios. Se les ha clasificado ya sea como un grupo externo, los “preprimates <sup>24</sup>”, o un grupo interno, los “primates arcaicos <sup>24,26</sup>”, lo cual reconoce un vínculo filogenético temprano que no obstante aún requiere determinarse con mayor precisión. A un nivel más alto, los parafiléticos sinápsidos han sido considerados de diversas maneras, bien como reptiles mamiferoides <sup>24</sup> o bien como ya mamíferos (aunque reptilianos <sup>24,25</sup>). *Branisella boliviana*, del Oligoceno de Sudamérica, parece cercana a la base de la radiación de los monos del Nuevo Mundo. Dado que no puede asignarse a ninguno de los dos principales clados existentes, se le ubicó dentro de los Platyrrhines, pero como un grupo *incertae sedis* <sup>26</sup>. Esta denominación parece adecuada para *Ardipithecus ramidus*, ya que todavía no está claro si pertenece al linaje humano o no <sup>2</sup>. Sin embargo, es inadecuada cuando el problema no es la imposibilidad de ubicar un espécimen incompleto, sino el tratamiento de un representante temprano de una radiación adaptativa posterior clasificada en clados definibles.

El tema suscitado por estos casos no se restringe al registro fósil. Grupos vivientes que tradicionalmente se consideran pertenecientes a taxones superiores bien reconocidos plantean los mismos problemas metodológicos. Por ejemplo, los “heterobranquios inferiores” y los “cefalaspídeos” son grupos diversos y sin duda parafiléticos de gasterópodos, con conjuntos de caracteres mosaico de los prosobranquios y opistobranquios, que se han colocado ya sea cerca de *Euthyneura* o claramente dentro de ellos <sup>26,27,28</sup>.

Para definir un linaje, es necesario cuantificar rasgos morfológicos, establecer un hipodigma e identificar caracteres significativos. Por consiguiente, siempre enfrentaremos un problema grave al confrontar un mosaico de plesiomorfismos numerosos, los cuales coexisten con rasgos novedosos que sugieren la aparición de un nuevo género. Este problema está ampliamente reconocido y lleva a extensas discusiones sobre la necesidad de polarizar correctamente los estados de caracteres y minimizar los caracteres redundantes, labor que, por cierto, requiere del uso de criterios funcionales.

Así pues, debemos tomar en cuenta tres hechos. Primero: por definición, los primeros especímenes de cualquier género nuevo serán muy similares a los especímenes coetáneos de su grupo hermano. Segundo: a pesar de ello, tiene sentido considerar a tales especímenes tempranos como miembros iniciales de una fórmula adaptativa novedosa. Tercero: usar sólo criterios morfológicos dificulta la clasificación de tales especímenes, mientras que considerar los criterios funcionales puede ser arriesgado.

Una forma de evitar las contradicciones derivadas de estos tres hechos es incluir tales especímenes tempranos y problemáticos como pertenecientes a una “especie germinal” del nuevo género: *species germinalis* (*spec. germ.*). Una *species germinalis* es una especie completamente desarrollada, de modo que el término tiene un sentido muy diferente del “especie *in statu nascendi*” que se usaba antes. Aplicado en la forma en que proponemos, *spec. germ.* debe usarse para designar una especie que representa las etapas tempranas de un nuevo taxón supraespecífico. Por cierto, el descubrimiento de especímenes de gran relevancia a menudo ha originado reinterpretaciones taxonómicas mayores, tanto entre los homínidos como en otras áreas <sup>31</sup>.

Los especímenes deben ser incluidos en la *species germinalis* de un nuevo género cuando: 1) se tengan motivos sólidos para sospechar que son los primeros miembros de un nuevo conjunto cuando los rasgos derivados típicos del nuevo clado sean difíciles de identificar en esos primeros especímenes, y 2) esos especímenes aún conserven muchos rasgos primitivos que los vinculen con el grupo ancestral o hermano. De este modo, pueden evitarse tanto la parafilia como la multiplicación de nuevos géneros.

Cuando se combina la definición de un género como lo postulan Wood y Collard <sup>4,5</sup> con nuestra propuesta de *species germinalis*, no debería constituirse ningún género a menos de que pueda aclararse explícitamente distintividad adaptativa. Toda especie que muestra un mosaico de rasgos, incluyendo apomorfías de un género que no están plenamente desarrolladas, debería ser considerada como una *species germinalis* de ese género. Si aplicamos esta propuesta taxonómica a los géneros recientemente definidos en Hominidae, una solución demasiado parsimoniosa sería rechazar *Orrorin* hasta que se hagan explícitas sus novedades adaptativas. En ausencia de tal análisis, *O. tugenensis* debe considerarse la *spec. germ.* de *Australopithecus*. En el caso de KNM-WT 4000, parece más apropiado aceptar *Kenyanthropus* como un conjunto adaptativo aparte que constituye el linaje “grácil” de la alternativa clásica. Sin embargo, si al cabo se ubica a *H. rudolfensis* dentro de él <sup>2,29</sup>, entonces la morfología nasal y neurocranial más primitiva de *K. platyops* justifica definir a ésta como la *spec. germ.* de *Kenyanthropus*. Esta clasificación no entra en conflicto con el hecho de que sea la especie típica de *Kenyanthropus*. En cuanto al linaje “robusto”, todas las especies pueden ser ubicadas dentro de *Australopithecus*, haciendo de *Paranthropus* un sinónimo subjetivo posterior. El taxón más antiguo, *A. africanus* (también la especie típica del género), no exhibe los rasgos altamente apomórficos de los parantropos más derivados, y por consiguiente debe ser considerada como la *spec. germ.* del género. A su vez, *H. habilis*, por ser difícil de distinguir de *H. rudolfensis*, debe clasificarse como *spec. germ.* de *Homo*.

Al aplicar el método aquí descrito, la taxonomía de la familia Hominiidae <sup>30</sup> incluye a tres subfamilias: la nueva Praeanthropinae; la redefinida Australopithecinae, y una restringida Homininae (cuadro 1). Esta taxonomía refleja el hecho de que varias especies fósiles tienen una condición de *spec. germ.*, como iniciadoras de los géneros que constituyen a cada una de las subfamilias propuestas. Los preantropinos fueron homínidos tempranos que adquirieron gradualmente la bipedestación. Los australopitecinos fueron homínidos que se especializaron gradualmente en alimentarse de plantas duras en la sabana abierta. Los homininos fueron homínidos que desarrollaron gradualmente cerebros grandes y fabricaron herramientas cada vez más sofisticadas. Cada taxón superior tuvo una *spec. germ.* que exhibía un mosaico de apomorfías y plesiomorfías, lo que dificulta distinguir a esa especie de los especímenes coetáneos del grupo hermano. En la figura 1 se muestran los posibles vínculos filogenéticos.

Semejantes propuestas podrían considerarse demasiado radicales. No obstante, están bien fundamentadas en la evidencia disponible, correctamente formuladas en términos de las convenciones taxonómicas y adecuadamente orientadas a resolver uno de los problemas más persistentes de la paleoantropología.

## CUADRO 1

Modificación de la taxonomía de Wood y Collard, incluyendo las designaciones taxonómicas formales y las distribuciones geográficas aproximadas. El símbolo † indica que el taxón está extinto.

Familia Hominidae Gray, 1825. Mioceno a la actualidad, todo el mundo.

Género † *Ardipithecus* White y cols., 1995, *incertae sedis*. Plioceno, África Oriental.

† *Ardipithecus ramidus* (White y cols., 1994). Plioceno, África Oriental.

Subfamilia Praeanthropinae subfam. nov.

Género † *Praeanthropus* Senyürek 1955 [incluye *Orrorin* Senut y cols. 2001]. Mioceno-Plioceno, África.

† *Praeanthropus* (spec. germ.) *tugenensis* (Senut y cols., 2001). Plioceno, África Oriental.

† *Praeanthropus africanus* (Weinert, 1950) (= *A. afarensis* Johanson y cols., 1978).

Plioceno, África Oriental.

† *Praeanthropus bahrelghazali* (Brunet y cols, 1996). Plioceno. África Subsahariana.

† *Praeanthropus anamensis* (M.G. Leakey y cols, 1995). Plioceno, África Oriental.

† *Praeanthropus garhi* (Asfaw y cols., 1999). Plioceno, África Oriental.

Subfamilia Australopithecinae Gregory y Hellman, 1939. Plioceno. África.

Género † *Australopithecus* Dart 1925 [incluye *Plesianthropus* Broom, 1938; *Paranthropus* Broom, 1938; *Zinjanthropus* L.S.B. Leakey, 1959, y *Paraustralopithecus* Arambourg y Coppens, 1967]. Plioceno, África.

† *Australopithecus* (spec. germ.) *africanus* Dart, 1925. Plioceno, África.

† *Australopithecus aethiopicus* (Arambourg y Coppens, 1968). Plioceno, África Oriental.

† *Australopithecus boisei* (L.S.B. Leakey, 1959). Plioceno-Pleistoceno, África Oriental.

† *Australopithecus robustus* (Broom, 1938). Pleistoceno, África del Sur.

Subfamilia Homininae Gray, 1825. Plioceno a la actualidad, todo el mundo.

Género † *Kenyanthropus* M.G. Leakey y cols., 2001. Plioceno, África Oriental.

† *Kenyanthropus* (spec. germ.) *platyops* M.G. Leakey y cols., 2001. Plioceno, África Oriental.

† *Kenyanthropus rudolfensis* (Alexeev 1986). Plioceno, África Oriental.

Género *Homo* Linneo 1758 [incluye, por ejemplo, *Pithecanthropus* Dubois, 1884;

*Prothanthropus* Haeckel, 1895; *Sinanthropus* Black, 1927; *Cyphanthropus* Pycraft,

1928; *Africanthropus* Dreyer, 1935; *Telanthropus* Broom y Robinson, 1949;

*Atlantropus* Arambourg, 1954, y *Tchadanthropus* Coppens, 1965]. Plioceno a la

actualidad, todo el mundo.

† *Homo* (spec. germ.) *habilis* L.S.B. Leakey y cols., 1965. Plioceno, África.

† *Homo ergaster* Groves y Mazák, 1975. Plio-Pleistoceno, África y ?Eurasia.

† *Homo erectus* (Dubois 1892). Pleistoceno, África y Eurasia.

† *Homo antecessor* Bermúdez de Castro y cols, 1997, Plio-Pleistoceno, Europa y ?África.

† *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908. Pleistoceno, África y Eurasia.

† *Homo neanderthalensis* King, 1864. Pleistoceno, Eurasia Occidental.

*Homo sapiens* Linneo, 1758. Pleistoceno a la actualidad, todo el mundo.



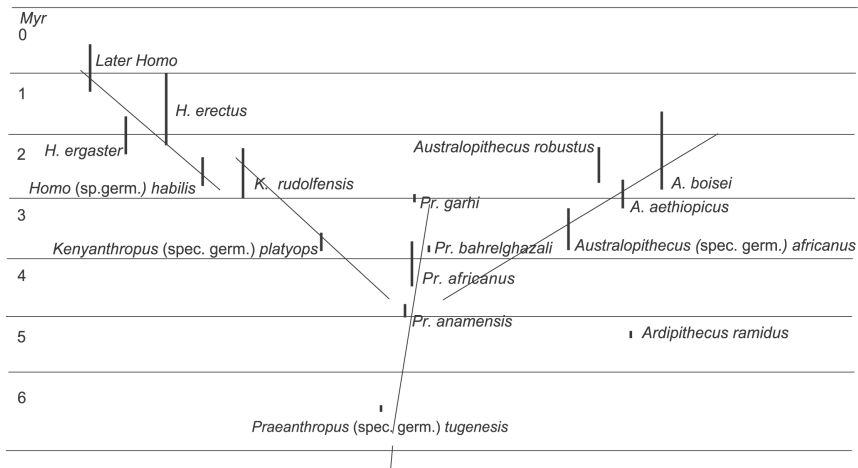


FIGURA 1

Ubicación de las especies de homínidos en el tiempo, considerando a *H. habilis*, *Kenyanthropus platyops*, *Australopithecus africanus* y *Praeanthropus tugenensis* como *species germinalis* de sus respectivos géneros.

Los autores agradecen a Francisco J. Ayala, Mark Collard, Jeffrey H. Schwartz, Frederick S. Szalay, Ian Tattersall, Phillip V. Tobias, Milford H. Wolpoff y Bernard Wood por la revisión crítica de una primera versión del manuscrito.

“Multiplying genera versus moving species: a new taxonomic proposal for the family Hominidae,” *South African Journal of Science* **98**: 229-232. Traducción de **María Emilia Picazo**.

- 1 White T.D., Suwa G., Asfaw B. (1994). "Australopithecus ramidus, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia." *Nature* 371, 306-312.
- 2 Senut B., Pickford M., Gommery D., Mein P., Cheboi K., Coppens Y. (2001). "First hominid from the Miocene (Kuleino formation, Kenya)." *C.R. Acad. Sci.* 332: 137-144. No obstante, Haile-Selassie sostiene que los *Ardipithecus* comparten muchos caracteres derivados con homínidos posteriores, por lo cual pertenecen a la familia Hominidae [Haile-Selassie Y. (2001). "Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia." *Nature* 412, 178-181.]
- 3 Leakey M.G., Spoor F., Brown F.H., Gathogo P.N., Kiarie C., Leakey L.N. y McDougall I. (2001). "New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages." *Nature* 410: 433-440.
- 4 Wood B. y Collard M. (1999). "The human genus." *Science* 284: 65-71.
- 5 Wood B. y Collard M. (1999). "The changing face of the *Homo* genus." *Evol. Anthropol.* 8: 195-207.
- 6 Cela-Conde C.J., Aguirre E., Ayala F.J., Tobias P.V., Turbón D., Aiello L.C., Collard M., Goodman M., Groves C.P., Clark Howell F., Pérez-Pérez A., Schwartz J.H., Serrallonga J., Strait D.S., Szalay F., Tattersall I., Wolpoff M.H. y Wood B. (2000). "Systematics of humankind." *Ludus Vitalis* 13: 126-134.
- 7 Schwartz J.H., Collard M. y Cela-Conde C.J. (2001). "Systematics of 'Human-kind'." *Evol. Anthropol.* 10: 1-3.
- 8 Wood B. y Brooks A. (1999). "We are what we ate." *Nature* 400: 219-220.
- 9 Darwin C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, Londres.
- 10 Michaux B. (1989). "Morphological variation of species through time." *Biol. J. Linn. Soc.* 38: 239-255.
- 11 Spaan A. Sondaar P.Y. y Hartman W. (1994). "The structure of the evolutionary process." *Geobios* 27: 385-390.
- 12 Cronin J.E., Boaz N.T., Stringer C.B. y Rak Y. (1981). Tempo and mode in hominid evolution. *Nature* 29: 113-122.
- 13 McHenry H.M. (1994). "Tempo and mode in human evolution." *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 6780-6786.
- 14 Lieberman D.E. (2001). "Another face in our family tree." *Nature* 410: 419-420.
- 15 Leakey L.S.B., Tobias P.V. y Napier J.R. (1964). "A new species of the genus *Homo* from Olduvai," *Nature* 20: 7-9.
- 16 McHenry H.M. and Coffing K. (2000). "Australopithecus to *Homo*: transformations in body and mind." *Ann. Rev. Anthropol.* 29: 125-146.
- 17 Simons E.L. (1972). *Primate Evolution: An Introduction to Man's Place in Nature*. MacMillan, Nueva York.
- 18 Schwartz J.H., Tattersall I., y Eldredge N. (1978). "Phylogeny and classification of the Primates revisited." *Ybk Phys. Anthropol.* 21: 95-133.
- 19 Szalay E.S. y Delson E. (1979). *Evolutionary History of Primates*. Academic Press, Nueva York.
- 20 Fleagle J.C. (1988). *Primate Adaptation and Evolution*. Academic Press, San Diego.
- 21 McKenna M.C. y Bell S.K. (1997). *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, Nueva York.
- 22 Remane A. (1956). "Paläontologie und Evolution der Primaten." En *Primatologia, vol. 1*, eds. H. Hofer, A.H. Schultz y D. Starck, pp 267-378. Karger, Basilea.

- 23 Martin R.D. (1990). *Primate Origins and Evolution. A Phylogenetic Reconstruction*. Chapman and Hall, Londres.
- 24 Kemp T.S. (1982). *Mammal-Like Reptiles and the Origin of Mammals. Vol. 2: Mammals*. Academic Press, Londres.
- 25 Gosliner T.M. y Ghiselin M.I. (1984). Parallel evolution in opisthobranch gastropods and its implication for phylogenetic methodology. *Syst. Zool.* 33: 255-274.
- 26 Rosenberg A.L. (1981). "A mandible of *Branisella boliviana* (Platyrrhini, Primates) from the Oligocene of South America." *Int. J. Primatol.* 2: 1-7.
- 27 Bieler R. (1992). "Gastropod phylogeny and systematics." *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 300-338.
- 28 Mikkelsen P.M. (1996). "The evolutionary relationships of Cephalaspidea s.l. (Gastropoda: Opisthobranchia): a phylogenetic analysis." *Malacologia* 37: 375-442.
- 29 Aiello L. y Collard M. (2001). "Our newest older ancestor?" *Nature* 410: 526-527.
- 30 El uso de un taxón con jerarquía de familia para el linaje humano se discute y defiende en: Cela-Conde C.J. (1998). "The problem of hominoid systematics, and some suggestions for solving it." *S. Afr. J. Sci.* 94: 255-262.
- 31 Weischampel D.B. (1996). "Fossils, phylogeny, and discovery: a cladistic study of the history of tree topologies and ghost lineage durations." *J. Vert. Paleontol.* 16: 191-197.