

# Sobre la evolución de la capacidad cognitiva en el Reino Animal y el linaje humano

Paul Palmqvist

Catedrático de Paleontología de la Universidad de Málaga

[ppb@uma.es](mailto:ppb@uma.es)

*Paul Palmquist Barrena es Doctor en Ciencias Biológicas y Catedrático de Paleontología de la Universidad de Málaga. Su actividad investigadora se ha centrado en el uso de metodologías cuantitativas (morfometría y estadística multivariante) y su aplicación a la resolución de problemas paleontológicos en el ámbito de la Tafonomía, la Paleobiología, la Paleontología Evolutiva y la Paleoantropología. Autor y coautor de 295 contribuciones científicas, entre ellas 65 artículos publicados en revistas de difusión internacional como *Evolutionary Ecology Research*, *Journal of Evolutionary Biology*, *Journal of Human Evolution*, *Journal of Quaternary Science*, *Journal of Vertebrate Paleontology*, *Journal of Zoology*, *Lethaia*, *Mathematical Geology*, *Naturwissenschaften*, *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, *Paleobiology* o *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, entre otras. Ha dirigido numerosos proyectos y tesis doctorales, en especial sobre las faunas de grandes mamíferos de los yacimientos fósiles del Pleistoceno de la región de Orce (Granada), participando también en actividades de divulgación científica. Entre ellas, ha actuado recientemente como asesor del reportaje de la BBC Earth News titulado "Prehistoric giant hyena's bone-cracking habit" ([http://news.bbc.co.uk/earth/hi/earth\\_news/newsid\\_9412000/9412549.stm](http://news.bbc.co.uk/earth/hi/earth_news/newsid_9412000/9412549.stm)), fundamentado en sus investigaciones sobre los carnívoros del Pleistoceno.*

101

El texto que sigue es una adaptación del discurso de ingreso como miembro honorario de la Real Academia de Ciencias Veterinarias de Andalucía Oriental pronunciado por Paul Palmqvist Barrena, Catedrático de Paleontología de la Universidad de Málaga, el 22 de julio de 2012.

*"Nada tiene sentido en Biología si no es a la luz de la evolución"* (Theodosius Dobzhansky, genetista; 1900-1975).

*"Sin el concurso de la Paleontología no sólo determinados problemas evolutivos no podrían resolverse, sino que muchos otros ni tan siquiera se habrían llegado a plantear, pues son únicamente los paleontólogos, entre todos los biólogos, quienes tienen acceso a la dimensión temporal de los fenómenos evolutivos"* (Ernst Mayr, zoólogo; 1904-2005).

*"La caza del fósil conlleva la incertidumbre y la emoción de poder resucitar a una criatura nunca vista antes por los ojos humanos, lo que nos hace reflexionar sobre los enigmas del significado y la naturaleza de la vida y del hombre, y sobre cómo ambos han llegado a ser así"* (George Gaylord Simpson, paleontólogo; 1902-1984).

Sin los científicos que acabo de parafrasear, quienes junto a otras figuras claves de la Biología de la primera mitad del siglo XX impulsaron lo que dio en llamar la "Nueva Síntesis", la Teoría de la Evolución no sólo sería bien distinta a como la entendemos hoy en día, sino que muy probablemente ni tan siquiera habría llegado a configurarse como hilo unificador de los conocimientos en nuestra disciplina. Ahora bien, pese a sus contribuciones seminales, ninguno de estos autores se ocupó realmente a fondo del problema de la evolución de las capacidades cognitivas. De hecho, el asunto de la "evolución de la mente humana" ha sido un tema bastante elusivo hasta épocas relativamente recientes. Así, Alfred Russel Wallace, codescubridor junto a Charles Darwin de la Teoría de la Evolución y padre de la Biogeografía moderna, cuya longevidad nos permite conmemorar su centenario en el 2013, negaba que un órgano tan complejo como el cerebro humano pudiese haber surgido de un mecanismo tan sencillo, aunque poderoso, como la selección natural, considerando a la mente humana, simbólica y consciente, como una entidad con sustrato inmaterial, el alma regalada por Dios a los hombres, y no como un producto de la evolución orgánica, según mantenía el mesurado Darwin.

De hecho, si reflexionamos sobre lo que entendemos por inteligencia en un contexto cotidiano, previsiblemente caeremos en la cuenta de que resulta difícil encontrar un concepto que se resista más a una definición formal. Así, según la describió Homero en el libro octavo de la Odisea, *"la inteligencia es un regalo de la gracia que no todos los hombres poseen"*. Ya en la década de los veinte del siglo pasado, el psicólogo experimental Edwing Boring la definió, desde una perspectiva positivista, como *"lo que los tests de inteligencia miden"*, mientras que en

la década de los setenta Ulric Gustav Neisser, uno de los padres de la psicología cognitiva moderna, propuso que *"inteligencia es la suma de los atributos de una persona prototípicamente inteligente"*. La última definición podría considerarse como de un cierto consenso, pues conforme a su planteamiento presumimos de saber quiénes son inteligentes y, en consecuencia, aceptamos como medida de la inteligencia lo que nos permite identificar a tales personas. Se trata, pues, de un razonamiento circular y tautológico, que ha impregnado desde sus comienzos la investigación psicométrica.

Los tests de inteligencia nacieron a comienzos del siglo pasado gracias al trabajo del pedagogo Alfred Binet y su discípulo, el psiquiatra Théodore Simon, con la vocación de proporcionar medios objetivos que permitiesen identificar a los alumnos prototípicamente inteligentes en el sistema escolar francés. Al ser capaces de estimar aparentemente bien esta capacidad, los tests se convirtieron automáticamente en un sistema estándar para medir la inteligencia. Ahora bien, desde un principio se advirtió que, a diferencia de otras magnitudes físicas, como el peso o la altura de los individuos, la inteligencia no consta de una simple dimensión. Esto llevó al uso de baterías de tests aplicadas a diversas funciones cognitivas, como los factores de inteligencia verbal, razonamiento analógico y visualización espacial. El hecho de que las puntuaciones obtenidas en tales factores mostraran una cierta correlación entre sí, pareciesen ser estables con la edad y, además, se supusiera que podían usarse para predecir el éxito académico y profesional, abrió las puertas a la posibilidad de que dicha correlación estuviese midiendo un factor general de inteligencia, como pretendieron el test Stanford-Binet o la escala de inteligencia adulta de Wechsler. Ahora bien, dicho cociente de inteligencia, como media ponderada de las puntuaciones en los tests de una escala, no deja de ser una mera abstracción estadística, en lugar de una capacidad cognitiva definible como tal. Además, aunque ciertos aspectos de lo que miden los tests se puedan considerar, hasta cierto punto, como algo objetivamente intrínseco a los individuos, el caso de la memoria a corto plazo, la capacidad de razonamiento deductivo o la habilidad de detectar y manipular patrones en diseños geométricos, otros aspectos no están exentos de influencias culturales, como los que tratan del conocimiento del mundo y el uso de vocabulario, por lo que su interpretación resulta más compleja.

Esto nos lleva a plantear hasta qué punto la inteligencia no se puede entender, al menos en el caso humano, fuera de un contexto cultural y ambiental. Así, tanto el ejecutivo neoyorquino que triunfa, cuya actividad se desarrolla en el agresivo entorno bursátil de Wall Street, como el cazador-recolector bosquimano, que tiene éxito en el inhóspito desierto del Kalahari, serían prototipos de personas inteligentes y bien aclimatadas, que se desenvuelven en ambientes particularmente hostiles para la supervivencia del género humano. Ahora bien, si intercambiases sus vidas, el resultado previsible sería desastroso, lo que indica que la mayor parte de los "rasgos adaptativos" que asociamos a sus inteligencias, si no todos, tienen poco sentido fuera de sus respectivos contextos culturales.

En el Reino Animal existen toda una serie de organismos que muestran habilidades cognitivas notables, tanto si las comparamos con las de otras especies de su grupo como si tenemos en cuenta su capacidad de resolver situaciones que se les plantean incluso fuera de su entorno natural. Entre los mamíferos destacan los simios, los cetáceos odontocetos (delfines y marsopas) y los elefantes, tanto por su grado de encefalización como por la complejidad de sus relaciones sociales. Como aves, resultan particularmente reseñables los mirlos, los córvidos, los psitácidos (esto es, la familia de los loros) y las estrígidas (las lechuzas y sus parientes). Igualmente, en el caso de los peces destacan por sus habilidades cognitivas ciertas especies que habitan en arrecifes coralinos. Finalmente, entre los invertebrados se encuentran los pulpos, aunque no precisamente por su capacidad predictiva sobre el desenlace de los encuentros deportivos; también cabría considerar aquí en ciertos aspectos a algunos himenópteros sociales. En estos últimos conviene matizar entre "inteligencia individual" e "inteligencia colectiva", como ocurre en el caso de las hormigas.

Concretamente, el cerebro de uno de estos insectos consta de "tan sólo" unas 250.000 neuronas, cifra que resulta ridícula si la comparamos con los 100.000 millones de tales células que se encuentran en promedio en un cerebro humano, con su billón de células gliales y hasta mil billones de conexiones sinápticas. Pese a ello, las colonias de hormigas muestran comportamientos sumamente elaborados, como evidencian en particular ciertas especies guerreras esclavistas, cuyas tácticas de combate y las decisiones estratégicas que adoptan al enfrentarse a otras hormigas evidencian un grado de complejidad similar al empleado por los ejércitos humanos. Hasta tal punto es así que a partir del estudio de sus mecanismos y movimientos se han desarrollado algoritmos matemáticos utilizables en simuladores tácticos, que permiten diseñar estrategias militares óptimas dentro de un campo de batalla. Ineludiblemente, esto lleva a plantearnos hasta qué punto puede emerger algo que se podría calificar como "inteligencia colectiva" de la suma de los comportamientos individuales de cada una de las hormigas, que en gran medida funcionan como meros autómatas en respuesta a instrucciones químicas e interacciones sociales muy sencillas. La clave está en interpretar el comportamiento de las colonias de estos insectos como el de un verdadero "superorganismo", en el que cada individuo, según su pertenencia a una determinada casta especializada, "trabaja por el bien de la colonia". De hecho, como puso de manifiesto el genetista William Hamilton, la existencia en los insectos himenópteros de un sistema haplodiploide de determinación del sexo es lo que propicia que las obreras sacrifiquen su reproducción individual a expensas de criar a sus hermanas, gracias a las ventajas que les otorga en términos de selección de grupos familiares el hecho de compartir más genes entre sí que los que tienen en común con la madre colectiva, la hormiga reina, o los que compartirían con sus propios hijos en el caso de que se reprodujesen.

Llegados a este extremo, podríamos trazar un paralelismo al considerar en qué grado emerge la "consciencia" de las interacciones no lineales entre las neuronas individuales que conforman colectivamente el cerebro humano y, con ello, plantearnos hasta qué punto nuestro pensamiento complejo no responde también a propiedades emergentes, que configuran un repertorio conductual limitado. En nuestro caso, a ello se le sumaría, además, un

componente de maduración de los propios mecanismos cognitivos, en el que la integración de los conocimientos y las experiencias pasadas determina y condiciona en gran medida el propio proceso de aprendizaje. Por ello, parafraseando a la escritora austriaca Marie von Ebner-Eschenbach, podríamos afirmar que “en la juventud aprendemos, mientras que en la madurez comprendemos” y esto es algo que en gran medida podemos extender a los grandes simios, los delfines, los elefantes y otras especies de vertebrados muy encefalizadas.

El tamaño del cerebro es una variable que ha recibido un exceso de atención por parte de antropólogos y zoólogos durante los dos últimos siglos. La razón radica en la correlación evidente entre sus dimensiones y el repertorio de habilidades intelectuales que observamos en el Reino Animal, algo que se pone particularmente de manifiesto cuando se comparan organismos tan dispares en cuanto a sus capacidades cognitivas como una perca, una rana, un caimán, un avestruz, un loro, un lobo o un chimpancé. Ahora bien, desde un comienzo se advirtió que, aun cuando el tamaño cerebral cuenta en estos aspectos, no se trata aquí de sus dimensiones absolutas, sino más bien de la relación alométrica entre el volumen del encéfalo y el tamaño de los animales. El especialista en neurociencia Harry Jerison fue el pionero en la década de los setenta a la hora de establecer dicha relación a partir del ajuste mediante regresión lineal entre los logaritmos de las masas corporal y cerebral en los vertebrados. Mediante este enfoque comparativo se pudo establecer cómo aumentan las dimensiones del encéfalo en función del tamaño de los organismos según una pendiente próxima al valor 2/3, lo que permitió estimar el volumen cerebral esperable por unidad de masa corporal en los diferentes grupos de vertebrados y, en función de ello, calcular sus respectivos coeficientes de encefalización atendiendo a la proporción entre la masa cerebral observada y la estimada en estos ajustes.

Aves y mamíferos, vertebrados homeotérmicos o de “sangre caliente”, presentan en general cerebros cuyo tamaño es en promedio un orden de magnitud superior al de peces, anfibios y reptiles, vertebrados poiquilotérmicos o de “sangre fría”. De manera similar, ciertos grupos de mamíferos, como los primates y los cetáceos, se encuentran por lo general más encefalizados que los restantes. A su vez, en el seno de los primates, los antropoides (esto es, simios y monos del Viejo y del Nuevo Mundo) presentan, a igualdad de masa corporal, cerebros más desarrollados que los prosimios (lémures, loris y tarsos). Finalmente, en el seno de los hominoideos, donde se agrupan los simios y los representantes del linaje humano, nuestro género presenta un coeficiente de encefalización superior al de los restantes miembros de esta superfamilia, incluidos los australopitecinos ya extintos, cuya encefalización apenas rebasaba el valor encontrado en un chimpancé. De esta manera, se ha calculado que los humanos anatómicamente modernos tenemos un encéfalo que resulta casi ocho veces mayor del esperable en un mamífero promedio de nuestro tamaño, unas cinco veces superior al de un primate que tuviera nuestra masa corporal y en torno a unas tres veces más voluminoso que el previsible en un simio de nuestro porte.

Así pues, resulta evidente que el tamaño absoluto del encéfalo no permite predecir la inteligencia, como evidencia el hecho de que un macaco, cuyo cerebro no alcanza los 100 gramos, muestre habilidades cognitivas y un repertorio conductual que rebasan ampliamente a los de un caballo o una vaca, cuyos encéfalos cuaduplican al del primate, o de manera similar, el que la capacidad intelectual de un mono capuchino, con un cerebro de apenas 50 gramos, sea netamente superior a la de un capibara, el roedor de mayor porte existente, cuyo encéfalo es un 50% mayor. En tales comparaciones, el coeficiente de encefalización da cuenta de las diferencias observadas, pues los primates se encuentran relativamente más encefalizados que los équidos, los rumiantes o los roedores, lo que justifica que no se pueda considerar a una ballena azul, cuya masa cerebral septuplica a la de un humano, como al más inteligente de los animales. Ahora bien, la situación se invierte cuando nos fijamos en las especies pertenecientes a un mismo grupo filogenético, como ocurre si comparamos el mono capuchino con un gorila. En este caso, aunque el primero muestra un encéfalo de mayor tamaño relativo respecto a su masa corporal y, por ello, un coeficiente de encefalización superior, las capacidades cognitivas del segundo son indiscutiblemente más elevadas. Estas consideraciones justifican el uso del coeficiente de encefalización al efectuar comparaciones entre mamíferos de diferentes órdenes, como estimador de la presión selectiva hacia un mayor potencial cognitivo. Ahora bien, si las diferencias de capacidad intelectual se abordan en el seno de un grupo determinado, como los primates, entonces hay que prestar atención al hecho de que es el tamaño absoluto del encéfalo lo que permite en última instancia liberar excedentes neuronales para su uso como recursos cognitivos, como ocurre en cualquier sistema computacional, cuya potencia depende en última instancia del número absoluto de componentes.

Además, en el caso humano hay que tener en cuenta otra perspectiva a la hora de abordar la tendencia hacia el aumento de encefalización, como es la remodelación biomecánica que experimentaron nuestros ancestros en la pelvis, al adoptar una postura bípeda hace más de 4,5 millones de años. Según indica el registro fósil de los homínidos, dicho cambio postural existía ya en el *Ardipithecus ramidus*, especie que se sitúa cronológica y anatómicamente como forma de transición entre la humanidad moderna y nuestro pariente vivo más próximo, el chimpancé. Las pruebas fósiles del yacimiento de Aramis, en el cauce medio del río Awash en Etiopía, publicadas recientemente por el equipo de Timothy White, apuntan hacia un mosaico de caracteres primitivos y derivados en esta especie. Entre los primeros se encuentran su morfología dentaria y el grosor reducido de la capa de esmalte en sus dientes, que sugieren una dieta blanda de frutos, hojas y tallos tiernos, como en el chimpancé, o la presencia de un antebrazo alargado y un pulgar oponible en el pie, indicativos de la retención de la capacidad de escalar los árboles, condición heredada de los simios africanos. Como caracteres derivados aparecen el canino superior, reducido y con forma de diamante, o sobre todo la morfología de la pelvis, similar a la de homínidos posteriores cuya postura era ya inequívocamente bípeda, como *Australopithecus afarensis*, especie para la que junto a las evidencias anatómicas se dispone del rastro de huellas fósiles conservadas en el yacimiento tanzano de Laetoli. De hecho, el *Ardipithecus ramidus* no es el único candidato a convertirse en el primer homínido representado en el registro paleoantropológico, como propuso Michel Brunet tras el hallazgo del *Sahelanthropus tchadensis* en el yacimiento de Djourab, al Norte del Chad. Así, el cráneo de esta última especie, con una antigüedad en torno a siete millones de años y un volumen cerebral estimado en tan sólo 350 cm<sup>3</sup>, muestra el for-

men magnum en una posición inferior bajo el cráneo, no retrasada como en los simios, lo que sugiere una postura erecta. Igualmente, el descubrimiento por el equipo de Martin Pickford de un fémur de la especie *Orrorin tugenensis* en los Montes Tungen de Kenia, con seis millones de años y una anatomía más humana que la de los propios australopitecinos, abre la posibilidad de que la bipedestación se adquiriese tempranamente en un entorno forestado, antecediendo en varios millones de años al aumento de la encefalización en el linaje humano.

Con independencia de estas cuestiones, el hecho relevante aquí es que la remodelación anatómica de la pelvis tuvo consecuencias importantes sobre la configuración del canal del parto, al traducirse en un espacio más restringido para la salida de la cabeza del feto y en un cambio acusado de dirección en la trayectoria de expulsión. Tales limitaciones, unidas a la notable expansión cerebral que tendría lugar de manera continuada a partir de la aparición del género *Homo* hace 2,5 millones de años, desde los escasos 600 cm<sup>3</sup>, del *Homo habilis* al promedio de 1.350 cm<sup>3</sup>, en nuestra especie, se tradujeron ineludiblemente en un aumento de la tasa de crecimiento postnatal del encéfalo, lo que resultó en un grado creciente de prematuridad y dependencia del recién nacido, si lo comparamos con el nivel de autonomía que muestra un chimpancé al nacer. Así, la relación entre las masas del encéfalo en el adulto y el neonato es de 3,7 en humanos y de 2,8 en el chimpancé. Por ello, en términos evolutivos, esta limitación anatómica se podría traducir en un límite al nivel máximo de encefalización alcanzable por un homínido adulto, pues un aumento sustancial en el futuro en las dimensiones del encéfalo podría implicar la no viabilidad del feto tras su alumbramiento, al presentar su cerebro un grado tan temprano de maduración que no podría coordinar siquiera las funciones más básicas, como la respiración autónoma o la digestión. Evidentemente, aquí intervendría el hecho de que, gracias a los avances en la obstetricia, buena parte de la humanidad no se halla sujeta ya al dominio de la selección natural en estos aspectos, por lo que estas reflexiones se quedan entonces en el campo de la mera especulación, aunque cabría plantearse tales argumentos en otros grupos animales, como los proboscídeos o los cetáceos, que muestran también altas tasas de expansión cerebral postnatal. Así, las dimensiones del cerebro en un elefante neonato representan un 35% de las del adulto y en el delfín mular un 42%, valores que resultan próximos al del chimpancé, un 36%, aunque superiores al de los humanos, un 27%. En todo caso, aquí intervienen otros factores, que servirían de contrapeso a lo argumentado, como el hecho de que la reducción extrema de los elementos esqueléticos que conforman la cintura pélvica y las extremidades posteriores de los cetáceos, en el curso de su adaptación al medio acuático, se tradujo en la desaparición de las limitaciones anatómicas sobre el parto descritas anteriormente, lo que posiblemente ha permitido alcanzar en ciertas especies de odontocetos, como delfines y marsopas, una encefalización bastante superior a la de los grandes simios sin necesidad de que se vea acompañada de un aumento en el grado de precocidad de sus neonatos, algo que resultaría inviable en su entorno acuático.

Por otro lado, cabe plantearse hasta qué punto las diferencias cognitivas apreciables entre la humanidad y otros grupos de organismos particularmente encefalizados, como los delfines, cuyo coeficiente de encefalización duplica al de los grandes simios, radican exclusivamente en las extraordinarias dimensiones de nuestro encéfalo o dependen más de otros aspectos, como los relativos a la organización cerebral o incluso a la propia arquitectura neuronal. Así, en el encéfalo humano destaca el extraordinario desarrollo del córtex cerebral, que supone el 82% de la masa total del encéfalo, y en particular el agrandamiento del córtex prefrontal en relación a las dimensiones del cerebelo, lo que en su día se consideró como una marca distintiva del encéfalo humano frente a otros mamíferos. De hecho, el córtex cerebral representa más del 65% de la masa cerebral en los primates, mientras que en otros grupos de mamíferos, como insectívoros y roedores, su tamaño relativo es considerablemente menor, como en el caso del ratón, donde alcanza sólo un 42%. Ahora bien, el tamaño de las estructuras cerebrales no se correlaciona con la proporción de neuronas que albergan. Así, en todas las especies estudiadas se ha comprobado que el córtex cerebral contiene sólo entre el 13% y el 28% de las neuronas del encéfalo, fracción que no se corresponde con la esperable de su volumen relativo. Esto se hace patente especialmente en el neocórtex humano, que aunque representa el 82% de la masa cerebral sólo reúne al 19% de las neuronas. En cambio, los números de neuronas del neocórtex y del cerebelo sí se escalan proporcionalmente, lo que permite argumentar en contra de la independencia funcional de ambas estructuras, pese a la larga tradición de los estudios antropológicos y evolutivos en los que se argumenta que el desarrollo del primero trajo aparejada la reducción del segundo.

Por otra parte, al comparar los diferentes órdenes de mamíferos se aprecian diferencias importantes de arquitectura neuronal. Así, en los roedores el tamaño del encéfalo aumenta más rápidamente al incrementarse las dimensiones corporales que el número de neuronas, pues estas células aumentan de tamaño a la vez que se multiplican. En cambio, el número de neuronas se escala de manera aproximadamente isométrica con el tamaño cerebral en los primates, por lo que la densidad neuronal apenas cambia con las dimensiones del encéfalo. Por ello, el cerebro de un roedor debe aumentar de tamaño unas 35 veces para que el número de neuronas se incremente en un orden de magnitud, mientras que el de un primate sólo necesita hacerlo unas 11 veces. Esta relación es posiblemente la que da cuenta de las diferencias de capacidad cognitiva citadas anteriormente entre el mono capuchino y el capibara, pues el cerebro de 53 gramos del primate aloja 3.690 millones de neuronas, mientras que los 76 gramos de tejido cerebral del roedor incluyen "sólo" 1.600 millones. Ello significa, en definitiva, que nuestro cerebro alberga un número de neuronas unas siete veces mayor del que hipotéticamente esperaríamos encontrar en un roedor que tuviese nuestro tamaño cerebral, diferencia que en última instancia radica en el hecho de que los humanos nos encuadramos evolutivamente en el orden de los primates.

Dado que a estos efectos el encéfalo humano no es sino un cerebro de primate desarrollado a mayor escala, resulta entonces tentador considerar que si las habilidades cognitivas superiores de estos mamíferos se relacionan con el elevado número de neuronas que albergan sus encéfalos, entonces las diferencias de tamaño entre un cerebro humano y uno de chimpancé, al cual triplica en volumen el nuestro, serían las que justificarían las diferencias de capacidad intelectual entre ambas especies. Extendiendo el razonamiento, al triplicar en tamaño el cerebro de un chimpancé al de un babuino, dicha diferencia le otorgaría al primero una capacidad cognitiva

superior en la misma medida, como evidencia el hecho de que los chimpancés sean capaces de aprender el lenguaje de signos de los sordomudos para comunicarse con los seres humanos, según mostró el excelente trabajo desarrollado por el equipo del etólogo Roger Fouts, superando con ello la barrera anatómica que impone la posición adelantada de su laringe a la vocalización.

Finalmente, cabe plantearse qué ocurre en el caso de los elefantes y de aquellos cetáceos, como las orcas, que evidencian notables capacidades cognitivas y muestran cerebros de mayor tamaño que el nuestro. Así, en el caso de las orcas se han documentado estrategias de caza muy elaboradas, como su varamiento intencional en las playas para atrapar a las crías de los leones marinos. Estos comportamientos son exclusivos de ciertas poblaciones, como la que habita en la península de Valdés, donde su aprendizaje se transmite generacionalmente. Por ello, tales conductas se podrían entender como rasgos culturales propios de estas poblaciones. Ahora bien, la proporción que representa el córtex cerebral sobre el conjunto del encéfalo en estos mamíferos acuáticos y en los elefantes, así como las estimaciones de densidad neuronal en su materia gris, son ambas sensiblemente inferiores a las del cerebro humano, donde el grado de empaquetamiento neuronal es muy superior debido a nuestra condición de primates. Igualmente, el diámetro de las fibras mielínicas es menor que en el caso humano, lo que se traduce en una velocidad de conducción nerviosa inferior. Además, en los mamíferos acuáticos el número de conexiones sinápticas por neurona es mucho menor, lo que explica que no igualen nuestra capacidad cognitiva o ni tan siquiera la de un chimpancé. De hecho, el repertorio conductual de estos simios es considerablemente más amplio que el de los elefantes y los cetáceos, pues se han registrado diferencias en toda una serie de comportamientos muy elaborados entre poblaciones próximas de chimpancés del África occidental y, sobre todo, entre las que rodean el lago Victoria, como la del santuario del Gombe, en Tanzania, donde desarrolló su trabajo Jane Goodall. Tales conductas abarcan desde el manejo de técnicas sofisticadas y la fabricación de utensilios para explotar determinados recursos, como la habilidad de “pescar termitas” valiéndose de ramitas o el uso de piedras a modo de martillos y yunques para abrir nueces, habilidades que desarrollan los jóvenes por imitación, hasta el uso del lenguaje de signos corporales o toda una serie de hábitos sociales, como la desparasitación o el “danzar bajo la lluvia”. Dado que ciertas conductas se encuentran en determinadas localidades pero están ausentes en las restantes, se pueden considerar entonces con propiedad como rasgos culturales distintivos de estas poblaciones.

Todo lo discutido hasta ahora nos lleva a considerar qué ventajas pudo representar el aumento de encefalización para los primates en general y, de manera más particular, para las especies del género humano. Un aspecto importante a considerar aquí son los gastos fisiológicos asociados a la encefalización, pues el tejido cerebral representa una fracción considerable de la economía metabólica. Así, el coste de mantenimiento del cerebro por unidad de masa corporal es entre ocho y diez veces mayor que el que representa el músculo esquelético, por ejemplo, siendo sólo superado por el miocardio. Esto significa que las tareas en las que está implicado el tejido cerebral deben exceder del mero control de las funciones corporales. Por ello, el aumento continuado en las dimensiones del encéfalo durante el curso de la evolución de las aves y los mamíferos, en general, y de los homínidos en particular, requiere de una explicación funcional.

En el caso de los primates, las razones esgrimidas tradicionalmente para dar cuenta de su elevada encefalización tienen que ver con dar solución a problemas ecológicos, en la medida en que las especies más encefalizadas podrían explotar territorios más amplios y, con ello, alimentarse de recursos que requieren de una mayor capacidad de predicción por parte de los organismos. Esto es lo que ocurre en el caso de los primates frugívoros, que consumen frutos de alto rendimiento calórico, los cuales maduran estacionalmente y se concentran en determinados árboles, lo que conlleva un mayor grado de interacciones sociales entre los individuos que se reúnen para consumirlos. Esta situación contrasta con la de las especies de alimentación folívora, que se alimentan de hojas y brotes tiernos, recursos menos nutritivos y, sobre todo, más lentos de digerir, pero que se distribuyen espacial y temporalmente de forma más homogénea. Por ello, cuando se comparan un mono araña, cuya dieta incluye un 72% de frutos y sólo un 22% de hojas, con un mono aullador, en el que las hojas representan un 48% de su alimentación y los frutos un 42%, se aprecia como el primero está mucho más encefalizado. Así, la masa corporal oscila entre seis y ocho kilogramos en ambas especies de primates del Nuevo Mundo, pero el cerebro del mono araña pesa 107 gramos, mientras que el del mono aullador sólo alcanza unos 50 gramos. Tales diferencias explican que el radio de acción diario del primero sea de 915 metros, mientras que en el segundo representa menos de la mitad, 443 metros. Ahora bien, aunque estas comparaciones apoyan la existencia de una relación en los primates entre sus requerimientos ecológicos y su capacidad cognitiva, no dan cuenta del hecho obvio de que tanto un mono como una ardilla, esta última mucho menos encefalizada, tengan dietas similares.

Por otra parte, el tamaño de los organismos tiene consecuencias importantes sobre el tipo de recursos alimentarios que pueden explotar. La razón estriba en la relación alométrica que muestran los requerimientos metabólicos frente a la masa corporal, ya que la cantidad de alimento que precisa una especie para sobrevivir se escala conforme a la potencia  $3/4$  de la masa de los animales. Esto significa que la tasa metabólica por unidad de masa corporal es más alta en las especies de primates de menor tamaño corporal, como los tarseros, lo que les fuerza a explotar recursos más energéticos, como las larvas de insectos, mientras que las especies grandes pueden tener una alimentación más omnívora y frugívora, como en el caso del chimpancé, o incluso completamente folívora, como ocurre en el gorila. Tales diferencias tienen, a su vez, implicaciones evolutivas debido a sus consecuencias anatómicas y fisiológicas. Así, el tracto digestivo de los primates presenta variaciones importantes en función de su dieta, de forma que las especies de alimentación herbívora muestran un mayor desarrollo del intestino en comparación con las omnívoras y las carnívoras, lo que viene motivado por las mayores dificultades a la hora de digerir los carbohidratos estructurales de la materia vegetal. De hecho, en el caso de ciertos monos colobinos asiáticos, como los langures, el estómago se encuentra dividido en una cámara anterior alcalina, que contiene microorganismos que albergan bacterias con capacidad celulolítica, y en una porción posterior ácida, similar a la de los monos cercopitecinos y los restantes primates, que muestran un estómago simple. Esta espe-

cialización, convergente con los rumiantes, permite a sus simbioses estomacales efectuar una degradación más eficiente de la celulosa. Además, el ciego intestinal aparece más desarrollado en los primates folívoros que en los omnívoros, lo que les ayuda a asimilar los carbohidratos liberados de la celulosa. En cambio, en los humanos este apéndice es vestigial y no resulta funcional desde el punto de vista digestivo, llegando incluso a plantear serios problemas de salud en algunos individuos, aunque posiblemente no ha sido eliminado por completo en el curso de la evolución al tratarse de un órgano rico en tejido linfático.

Por otra parte, el hecho de que el volumen del neocórtex se correlacione bien en las especies que muestran hábitos sociales con el tamaño medio de los grupos de organismos ha llevado al concepto de “cerebro social” o “inteligencia maquiavélica”. La vida en grupo ofrece ventajas, como minimizar el riesgo de depredación o propiciar la colaboración entre congéneres, aunque también acarrea una mayor competencia por los recursos, según se aprecia en los babuinos que se desenvuelven en los hábitats áridos del Sahel. En tales poblaciones, centenares de individuos se concentran para dormir, momento en el que son más vulnerables a los depredadores, pero durante el día se disgregan en grupos pequeños para forrajear en estos ambientes poco productivos.

La vida en grupo trae aparejadas demandas cognitivas, como reconocer la vocalización y el aspecto físico de los restantes miembros del grupo, sus alianzas y jerarquías, devolver favores, invertir tiempo en la desparasitación o establecer nuevas alianzas, todo lo cual precisa manejar información socialmente relevante. Ahora bien, algunas de estas necesidades cognitivas coinciden con las que se plantean en la hipótesis ecológica, como recordar donde se localizan los recursos y cuando fructifican. No obstante, la ausencia de correlación en la mayoría de las especies, con excepción de las ya comentadas, entre el tamaño corporal y las dimensiones del territorio, la distancia de forrajeo diario o la diversidad de recursos explotados es un argumento de peso contra los planteamientos meramente ecológicos, por lo que los cerebros de las especies frugívoras, de mayor tamaño relativo, podrían reflejar sólo la tendencia hacia un mayor tamaño corporal en los folívoros.

En todo caso, no resulta sencillo diferenciar entre ambos escenarios, pues la eficiencia como depredador o evitando convertirse en una presa implican aspectos similares a los que se plantean en la hipótesis de la “inteligencia maquiavélica”. Así, durante el curso de la evolución de los mamíferos en la era Cenozoica se han producido tendencias hacia una mayor encefalización tanto en los carnívoros como en los herbívoros, mostrando los primeros coeficientes de encefalización por lo general más elevados, lo que no viene sino a reflejar un aspecto más de la “carrera armamentística” entre los depredadores y sus presas. Igualmente, la reducción del tamaño absoluto y relativo del encéfalo en determinadas especies que evolucionaron en entornos insulares carentes de depredadores, como el bóvido *Myotragus balearicus* de las Islas Baleares o la especie humana miniaturizada *Homo floresiensis*, que habitó en la isla indonesia de Flores hace escasos milenios, apoyan este planteamiento ecológico.

En nuestra especie, hay toda una serie de características anatómicas y fisiológicas que sólo cobran sentido al considerar la adaptación temprana del género humano hacia una dieta con mayor aporte de proteínas y grasas de origen animal que la que tienen los grandes simios, como el chimpancé. Entre tales aspectos se encuentran las proporciones entre la longitud del intestino y la del cuerpo, o entre la superficie gastrointestinal y la corporal, pues ambas son más similares en los humanos a las de carnívoros como el lobo o el león que a las de primates de alimentación omnívora y folívora, como el chimpancé o el gorila, nuestro parientes vivos más próximos. Igualmente, el hecho de que asimilemos mejor el hierro de la hemoglobina que el ligado a la materia vegetal, como ocurre en los carnívoros pero no en los simios, evidencia nuestra adaptación al consumo de carne. Otro hecho significativo es el que los humanos seamos hospedadores definitivos de diversas especies de cestodos del género *Taenia*, que parasitan también a los grandes carnívoros. El análisis evolutivo de estas especies aporta información interesante sobre cuándo pudo tener lugar su adaptación a infectarnos y, con ello, en qué momento se produjo nuestra transición hacia una dieta más carnívora. Así, hay tres especies de tenias que pueden infectar al ser humano, *Taenia saginata*, *T. asiatica* y *T. solium*. Sus hospedadores intermedios son las especies de ganado bovino y porcino, de forma que las personas que consumen carne cruda de estos animales se pueden ver infectadas. Pues bien, un análisis sobre las relaciones filogenéticas de las 35 especies de cestodos pertenecientes a este género mostró que *T. saginata* y *T. asiatica* son especies hermanas y, según indican las secuencias nucleotídicas de su ADN mitocondrial, divergieron entre sí hace en torno a unos novecientos mil años. Ambas especies se relacionan estrechamente con las tenias que parasitan a los leones. En cambio, *T. solium* resulta más próxima evolutivamente a una especie de cestodo que infecta a las hienas, lo que sugiere que estos parásitos se adaptaron independientemente a infectar nuestro linaje en dos ocasiones, lo que aconteció con mucha anterioridad a la domesticación del ganado, posiblemente tras el momento en el que se produjo un cambio hacia una dieta más carnívora en nuestros antepasados, antes de que aparezcan en el registro arqueológico las primeras evidencias documentadas sobre el dominio del fuego.

Tales datos sugieren la adaptación temprana de nuestros ancestros al consumo de carne, lo que quizás se podría situar hacia el origen del propio género *Homo*, en el límite Plio-Pleistoceno, hace en torno a 2,5 Ma, pues es precisamente en estas fechas cuando tiene lugar la aparición de los primeros artefactos líticos, encuadrables en la tecnocultura olduvayense, en yacimientos como Kada Gona en Etiopía. Así, el uso de tales industrias sería lo que permitiría a los homínidos acceder a esta nueva fuente de recursos, obtenidos mediante el carroñeo de los cadáveres parcialmente consumidos de las presas que eran abandonadas por los depredadores. De hecho, el tránsito hacia una dieta más carnívora habría desempeñado un papel clave en el origen del propio género humano, al favorecer el incremento del tamaño corporal y la expansión cerebral ligada al desarrollo de la tecnología lítica, el aumento del grado de sociabilidad requerido para explotar estos recursos en competencia con otros carnívoros carroñeros y, en definitiva, su capacidad de dispersión desde el continente natal africano hacia el resto del Viejo Mundo, al propiciar el aumento del tamaño de los grupos y, con ello, de la superficie de territorio a prospectar en la búsqueda de los cadáveres de animales. Sobre estos aspectos volveremos más adelante.

En todo caso, en este contexto debemos considerar una vez más el enorme coste metabólico, en términos de consumo de glucosa, que representa para cualquier animal su tejido nervioso, planteándonos las posibles ventajas adaptativas asociadas a la expansión cerebral en el transcurso de la evolución humana y sus implicaciones evolutivas. Así, la masa de nuestro encéfalo representa en promedio tan sólo un 2,5% de nuestra masa corporal, pero su consumo asciende al 22% de la tasa metabólica basal. En cambio, en los grandes simios, cuyo encéfalo es de dimensiones considerablemente menores a las nuestras, las exigencias de este tejido tan costoso de mantener no superan el 8% del gasto energético. Por ello, podemos considerar que nuestro gran cerebro compite en términos energéticos con otros órganos vitales que suponen también un alto coste metabólico, como el tracto digestivo, el corazón, los riñones y el hígado, en la misma medida en que ciertas partidas económicas de los presupuestos generales del estado, como los gastos en pensiones o en sanidad, terminan entrando en colisión con lo presupuestado en otras, como la inversión en infraestructuras o en investigación y cultura. Así, resulta evidente que el tamaño del corazón, de los riñones y del hígado no se puede reducir de manera significativa sin que se vea alterada gravemente nuestra fisiología, de igual manera que las inversiones en el estado del bienestar parece que son intocables, pues dan hoy día su razón de ser a nuestra sociedad. Por ello, las masas de estos tres órganos, 300 gramos aproximadamente en los dos primeros y unos 1.400 en el tercero, no difieren significativamente de las esperables en un simio de nuestro porte, 320 gramos para el corazón, 238 para los riñones y 1.563 para el hígado. En consecuencia, la expansión cerebral que tuvo lugar en el transcurso de la evolución humana, donde se alcanzó un cerebro de 1.350 gramos, tres veces mayor que el esperable en un simio de nuestro tamaño corporal, llevó de forma ineludible, simplemente por razones de economía energética, a que se redujesen las dimensiones de nuestro tracto digestivo, al tratarse del único apartado en el que podían aplicar recortes. Así, el peso del aparato digestivo, 1.100 gramos, representa sólo un 58% del esperable en un simio, 1.881 gramos, reducción que permitió disminuir la fracción de energía que se precisa para su mantenimiento. Esto significó que las proporciones del sistema digestivo humano pasaron a ser más similares a las encontradas entre los carnívoros, lo que supuso una transición ineludible hacia una dieta en la que los recursos animales tomarían progresivamente mayor protagonismo.

Este modelo, desarrollado por la antropóloga Leslie Aiello y el fisiólogo Peter Wheeler, se ha denominado como la "hipótesis del tejido caro de mantener". En su opinión, el desarrollo cerebral progresivo que caracterizó a la evolución humana desde el momento en que nuestro género hizo irrupción en el escenario evolutivo, hace 2,5 millones de años, estuvo forzosamente asociado a la adaptación gradual a una dieta más carnívora, al tratarse del único recurso que podía satisfacer las necesidades energéticas crecientes del cerebro, el órgano más exigente del metabolismo animal. A su vez, el cambio en la dieta requirió desarrollar una tecnología lítica para procesar extraoralmente estos recursos, como las lascas de sílex de borde cortante que permitían cortar la piel y la carne de los cadáveres de los ungulados, o el uso de bloques calizos para fracturar por percusión los huesos largos y acceder al tuétano de su interior. La razón estriba en nuestro legado evolutivo como primates, que supone entre otros aspectos la ausencia de una dentición secodontia apropiada para practicar una dieta carnívora, como ocurre en los grandes depredadores. El desarrollo de estos primeros sistemas tecnoculturales traería consigo demandas cognitivas crecientes, lo que a su vez se traduciría en una retroalimentación positiva sobre las dimensiones del cerebro, de forma tal que la tendencia hacia una mayor encefalización sería ya algo imparabile en nuestro linaje.

Son precisamente las nuevas posibilidades que abrió el desarrollo de la tecnología lítica y sus implicaciones en cuanto a la dieta de los homínidos lo que nos permite explicar la salida temprana del género *Homo* del continente africano, dispersión que ha sido fechada en el yacimiento georgiano de Dmanisi, en el Cáucaso, en hace alrededor de un millón ochocientos mil años. En este momento se producen importantes trasvases faunísticos entre África y el continente euroasiático, como han puesto de manifiesto nuestras investigaciones en los importantes yacimientos granadinos del sector Orce-Venta Micena en la cuenca de Guadix-Baza, detectándose la llegada a nuestras latitudes de una serie de especies de grandes mamíferos, entre las que se encuentran diversos carnívoros, como el félido con dientes de sable (*Megantereon whitei*), la hiena gigante caricorta (*Pachycrocuta brevirostris*) o el cánido hipercarnívoro (*Lycaon lycaonoides*).

La clave para interpretar la llegada de estos primeros contingentes humanos hay que situarla en la adopción de una dieta más carnívora que la de los homínidos anteriores, como los australopitecinos gráciles, de alimentación omnívora, o coetáneos, como los australopitecinos robustos, cuya dieta se presume básicamente vegetariana. Así, como se argumentó con anterioridad, el cambio hacia una dieta más carnívora propició un aumento tanto en el tamaño del territorio prospectado en la búsqueda de los recursos de origen animal como en las dimensiones de los grupos familiares, lo que conllevaría la necesidad de poder mantener relaciones sociales más elaboradas. Todo esto requeriría una mayor capacidad cognitiva y se traduciría en un mayor potencial de dispersión, como ocurre en los grandes carnívoros. Además, tales recursos habría que defenderlos frente a otros carroñeros de gran porte, como las hienas, debiendo elegirse lugares apropiados a los que transportar los cadáveres de los animales para procesarlos. Finalmente, la dieta carnívora, rica en grasas de origen animal con un elevado rendimiento energético, fue un factor clave a la hora de colonizar las latitudes templadas de Eurasia, donde en el transcurso de la estación invernal los recursos vegetales son más escasos que en el África subtropical, ayudando a combatir el frío en una época en la que todavía no se había conseguido el dominio del fuego. Por todo ello, no es un hecho contingente que la primera salida humana del continente africano se produzca precisamente tras la aparición del género *Homo* y no antes, como revela el registro de Dmanisi, Orce y Atapuerca, pues tal salida vendría favorecida por las innovaciones tecnológicas y la ampliación del ambiente explotable que supuso el cambio en la dieta.

A este respecto, el yacimiento de Dmanisi, situado a las puertas de Europa, ofrece una información excepcional. Así, entre los abundantes restos fósiles de homínidos recuperados en esta localidad por el equipo de David Lordkipanidze se encuentran el cráneo y la mandíbula de un individuo desdentado, el cual perdió la dentición en

vida varios años antes de que le sobreviniese la muerte, según prueba el grado avanzado de reabsorción del tejido óseo alveolar. La carencia de dientes supondría la imposibilidad de que procesase oralmente el alimento, algo en lo que el resto de sus congéneres podría haberle asistido, por lo que el hallazgo representa posiblemente la evidencia más antigua en nuestro linaje evolutivo sobre un comportamiento altruista hacia los individuos discapacitados, algo que hasta su descubrimiento se pensaba que tuvo lugar con bastante posterioridad, ya en tiempos de los neandertales, como indicaba el hallazgo del “viejo de la Chapelle”.

En este contexto, resulta igualmente sorprendente un descubrimiento efectuado por nuestro equipo en el yacimiento de Venta Micena, en el altiplano granadino, pues refuerza los argumentos en favor del desarrollo de la sociabilidad con la dieta carnívora. Se trata de un cráneo y una mandíbula de licaón fósil, pertenecientes a un individuo adulto. Lo insólito radica en que este ejemplar presenta una fuerte asimetría bilateral, asociada a fenómenos de agenesia dental. La interpretación del hallazgo se apoya en el hecho de que en diversos carnívoros modernos, como el guepardo y el lobo gris, se producen alteraciones similares como resultado de la homocigosis genética, producto de la endogamia en las poblaciones. Por ello, el descubrimiento de este fósil nos ha permitido efectuar inferencias sobre la demografía de la especie que habitaba en la cuenca de Guadix-Baza durante el Pleistoceno inferior, siguiendo un razonamiento que el filósofo de la ciencia Antonio Diéguez califica de abductivo. Así, se trataría de una población reducida de cánidos, aislada en la cuenca de otras similares, cuyo tamaño efectivo sería incluso más limitado si consideramos que probablemente sólo se reproducían el macho y la hembra alfas de cada jauría, como ocurre en los licaones modernos. Lo interesante aquí es que el hallazgo aporta pistas sobre la evolución del altruismo y la sociabilidad en estos carnívoros, pues la carencia de un canino superior, entre otros dientes, incapacitaría para la caza a este individuo. Por ello, su supervivencia probablemente se debió al apoyo prestado por el resto de la jauría, que le permitiría alimentarse de sus capturas. Esto sugiere un paralelismo interesante con el individuo desdentado de Dmanisi, pese a que la etiología de ambas patologías sea imputable a factores diferentes, pues no viene sino a abundar en la relación entre la dieta carnívora y la evolución de la sociabilidad en ciertas especies.

Por último, en una localidad próxima a Venta Micena, el yacimiento Fuente Nueva-3 ha suministrado una importante asociación de útiles tallados según una tipología olduvayense, similar a las de Dmanisi y Sima del Elefante en Atapuerca, en la que está representada toda la cadena lítica operativa. En este yacimiento aparecen, además, evidencias de acción antrópica sobre una serie de restos esqueléticos de grandes mamíferos, como huellas de descarnación efectuadas con lascas de sílex y huesos fracturados por percusión, aunque también se encuentran marcas en la superficie de los restos óseos ocasionadas por la dentición de grandes carnívoros, como las hienas. Lo más destacable del yacimiento es que se han identificado numerosos restos de elefante, entre ellos un esqueleto desmembrado de un individuo femenino de *Mammuthus meridionalis*, cuya edad de muerte se ha calculado en torno a sesenta años. Pues bien, resulta que estos restos aparecen rodeados por treinta y cuatro coprolitos de hiena y diecisiete lascas de sílex, según reveló el estudio efectuado por Patrocinio Espigares en su tesis doctoral, desarrollada en el seno de nuestro equipo de investigación. Este hallazgo permite, pues, avanzar en el estudio sobre la competencia entre las hienas gigantes y los homínidos por el acceso a los cadáveres de los megaherbívoros, lo que junto a las inferencias obtenidas en otras localidades, como las de la sierra de Atapuerca, permitirá definir con mayor precisión el nicho ecológico que ocupaban los primeros inmigrantes del género *Homo* en Europa occidental.

Atravesamos tiempos de crisis y de cambio, cuya profundidad no podemos siquiera anticipar, pero desearía hacer desde aquí un llamamiento a que los ajustes que inevitablemente quedan por llegar no supongan, como tristemente parece ser la costumbre en nuestro país, un freno a las inversiones de carácter cultural y científico. Tales estudios representan la única posibilidad de innovar en estos tiempos difíciles, en los que los valores más genuinos de la sociedad tienden a volatilizarse. La investigación sobre el patrimonio natural e histórico, su adecuado retorno a la ciudadanía mediante la divulgación científica, la puesta en valor de dicho patrimonio como seña de identidad de las comarcas donde se inserta y, con ello, su papel como motor para generar nuevos recursos económicos, son todas funciones básicas de la ciencia que deben servir como mecanismos de integración social y desarrollo en este nuevo siglo.

#### Para saber más:

1. Aiello, L.C. & Wheeler, P. 1995. The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Curr. Anthropol.* 36, 199-221.
2. Dunbar, R.I.M. & Shultz, S. 2007. Evolution in the social brain. *Science* 317, 1344-1347.
3. Espigares, M.P., Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., Ros-Montoya, S., Toro, I., Agustí, J. & Sala, R. 2012. Homo vs. Pachycrocuta: earliest evidence of competition for an elephant carcass between scavengers at Fuente Nueva-3 (Orce, Spain). *Quat. Internat.*, en prensa.
4. Jerison, H.J. 1985. Animal intelligence as encephalization. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 308, 21-35.
5. Herculano-Houzel, S. 2009. The human brain in numbers: a linearly scaled-up primate brain. *Front. Hum. Neurosci.* 3, 1-11.
6. Kamil, A.C. 2004. Sociality and the evolution of intelligence. *Trends Cogn. Sci.* 8, 195-197.
7. Marino, L. 2002. Convergence of complex cognitive abilities in cetaceans and primates. *Brain Behav. Evol.* 59, 21-32.
8. Palmqvist, P., Pérez-Claros, J.A., Janis, C.M., Figueirido, B., Torregrosa, V. & Gröcke, D.R. 2008. Biogeochemical and ecomorphological inferences on prey selection and resource partitioning among mammalian carnivores in an early Pleistocene community. *Palaios* 23, 724-737.
9. Robson, S.L. & Wood, B. 2008. Hominin life history: reconstruction and evolution. *J. Anat.* 212, 394-425.
10. Roth, G. & Dicke, U. 2005. Evolution of the brain and intelligence. *Trends Cogn. Sci.* 9, 250-257.
11. Schoenemann, P.T. 2006. Evolution of the size and functional areas of the human brain. *Annu. Rev. Anthropol.* 35, 379-406.
12. Whiten, A. & van Schaik, C.P. 2007. The evolution of animal ‘cultures’ and social intelligence. *Phil. Trans. R. Soc. B* 362, 603-620.