

Evolución y Filogenia Humana

JUAN NUÑEZ-FARFAN *
LUIS F. JIMENEZ GARCIA **

In each great region of the world the living mammals are closely related to the extinct species of the same region. It is therefore probable that Africa was formerly inhabited by extinct apes closely allied to the gorilla and chimpanzee; and as these two species are now man's nearest allies, it is somewhat more probable that our early progenitors lived on the African continent than elsewhere... Nor should it be forgotten that those regions which are the most likely to afford remains connecting man with some extinct ape-like creature, have not as yet been searched by geologists.

Charles Darwin 1871, pp. 199-201.

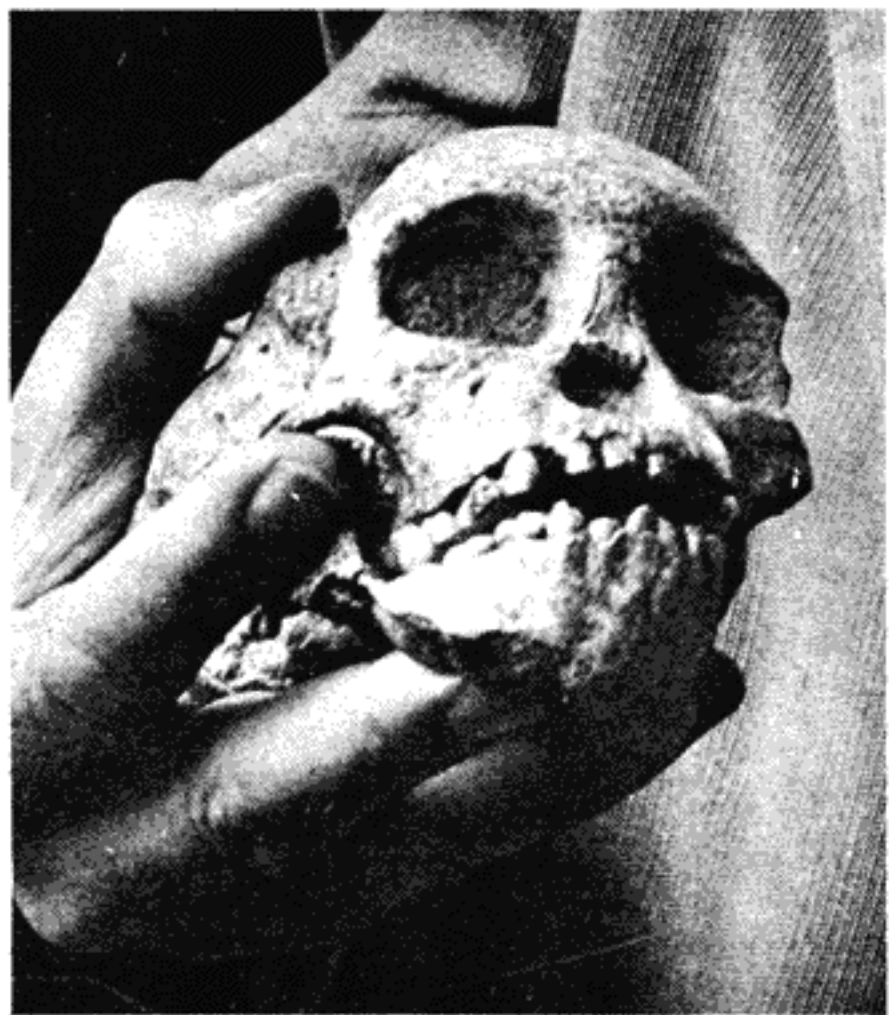
INTRODUCCION

Desde la década de los sesenta la paleoantropología ha dejado de ser la disciplina exclusiva de antropólogos físicos y paleontólogos. A este campo se han sumado los esfuerzos de zoólogos, biólogos moleculares, ecólogos, etólogos, químicos, físicos y geólogos. El trabajo multidisciplinario en la búsqueda de los orígenes del hombre ha podido encontrar la respuesta a muchas preguntas y, a su vez, ha planteado otras tantas. Hasta la fecha existe una gran cantidad de trabajos publicados acerca del origen y evolución humana, tanto libros como artículos; y este hecho destaca el interés que esta cuestión tiene en la ciencia. Pero también refleja un punto todavía más importante: la naturaleza transitoria de tales publicaciones, pues ante hechos nuevos, las teorías cambian.

* *Centro de Ecología, UNAM.*

** *Laboratorio de Microscopía Electrónica,
Facultad de Ciencias, UNAM.*

Tomado de: Time Life



En el área de la paleoantropología, existe hoy en día un gran revuelo por las nuevas evidencias encontradas, el reanálisis de los fósiles, y la interpretación de los datos bajo la luz de nuevas teorías. Pero esta revolución, si la podemos llamar así, no es exclusiva del campo paleoantropológico sino la totalidad de la biología evolutiva (véase Gould 1981).

En el número especial de la revista *Scientific American* (septiembre de 1978), S. L. Washburn expuso las ideas más aceptadas en ese tiempo sobre la evolución humana; sin embargo, en sólo seis años dicha síntesis cambió (véase Pilbeam 1984). Aún más, actualmente parece no existir un consenso. Dos de los puntos sobre los cuales no hay suficiente acuerdo son, por un lado, las relaciones filogenéticas entre las especies de *Australopithecus* y por el otro, el surgimiento de *Homo*.

Hablar de la evolución biológica de cualquier grupo de organismos implica hacer una exposición de las evidencias (los hechos), explicar las relaciones filogenéticas entre las especies de ese grupo, y plantear los mecanismos responsables de tal evolución. No obstante, inferir los mecanismos de evolución que dieron origen a especies nuevas y hoy extintas, parece más que imposible. Por estos motivos y otros expuestos anteriormente, resultaría difícil intentar una síntesis de todo lo que se refiere a evolución humana; sin embargo, en este trabajo queremos exponer las evidencias, los sucesos más relevantes en la historia de la paleoantropología; la filogenia y su discusión con base en las teorías evolutivas contemporáneas. Finalmente hemos dedicado una sección especial a los aportes de la biología molecular a este campo.

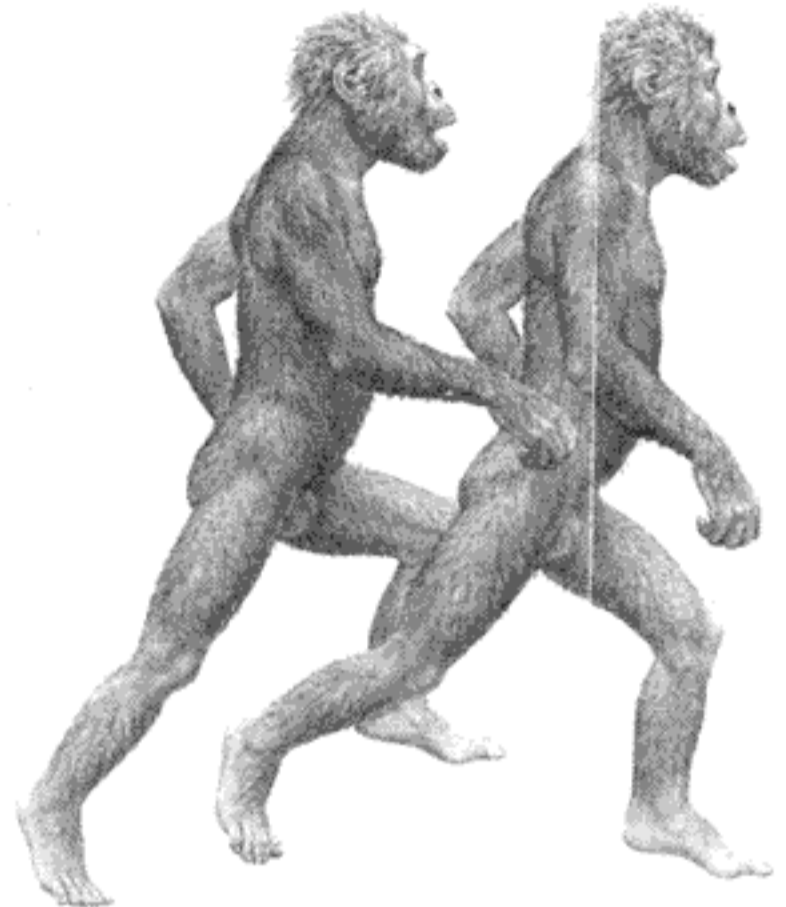
HISTORIA DE LOS HECHOS

Homo sapiens antiguo y *Homo erectus*

Ya en "El origen de las especies" (1859), Darwin deja entrever que el hombre en tanto que animal, no se aparta de los demás seres vivos en cuanto a su origen natural. Para 1871 en el "Origen del hombre y la selección con relación al sexo", a través de una serie de evidencias anatómicas y etológicas entre otras, ubica al hombre como un ser vivo cualquiera y con orígenes humildes. El hombre, bajo la visión evolucionista, no es la etapa culminante de la creación sino el producto de un proceso evolutivo equivalente al ocurrido en otras especies.

Pero antes de las publicaciones de Darwin, antes de la proposición de una teoría para explicar el cambio en los seres vivos, los hallazgos de fósiles no tenían relevancia desde el punto de vista evolutivo. Y esto fue más evidente en los fósiles relacionados con *Homo sapiens* o instrumentos usados por hombres de la antigüedad; sólo muchos años después fueron evidencia. Tal fue el caso del cráneo encontrado en Gibraltar (1848) analizado y descrito quince años más tarde.

Casi tres años antes (1857) de la publicación del "Origen de las especies" de Darwin, en una cueva cercana a Dusseldorf, Alemania, en el valle del río Neander, fueron encontrados unos restos pertenecientes a un hombre. Hubo mucha polémica en torno a si eran o no antepasados del hombre moderno. Fueron revisados y refutados por varios científicos de la época (algunos de ellos muy reconocidos), y finalmente se pensó que se trataba de un hombre corpulento y probablemente enfermo que cayó en esa cueva. Se elaboraron vaciados de la bóveda craneal y se tomaron fotografías de los huesos, los cuales fueron revisados por T. H. Huxley quien en 1863, en su libro "El lugar del hombre en la naturaleza" (donde describe la historia natural de los simios y sus relaciones con el hombre), hace una descripción detallada y completa de los restos del hombre de Neanderthal, nombre con el que se conoce al fósil. Su libro es anterior al de Darwin de 1871, y lo más sobresaliente es su conclusión acerca del hombre de Neanderthal: un organismo más cercano al hombre que a los simios. Huxley señala que a pesar de existir algunas diferencias en el cráneo, la capacidad



Jay Matternes

craneal está en el rango del hombre moderno y es dos veces mayor que la de los simios; estableciendo así como un rasgo distintivo de *Homo*, la capacidad craneal. Un poco más tarde, William King asigna el nombre de *Homo neanderthalensis* a los restos para separarlos del hombre moderno. Desde entonces se usa una distinción zoológica formal para los ancestros del hombre. En 1864, una vez recibido el cráneo encontrado en Gibraltar, George Busk, reconocido anatomista inglés, lo describe y recalca las similitudes con el del Neanderthal, lo cual le da a éste mucha mayor importancia científica.

El problema fundamental que existía con los fósiles relacionados con el hombre era que no había un marco donde ubicarlos. Una situación bastante diferente a la actual, ya que cada "nuevo" fósil que aparece, tiene varios 'sitios' donde puede ser colocado!

A partir de "El origen del hombre" de Darwin (1871) y especialmente del libro de Ernst Haeckel: "Historia de la Creación" (1876), existió un "lugar" donde ubicar a los fósiles Hominidae. Es necesario recordar que se debe a Haeckel el primer árbol genealógico (Figura 1) que describe la evolución de la vida, y que incluye al hombre. Y fue Haeckel quien afirmó: "... No existen antepasados humanos directos entre los antropoides de la actualidad"... pero "La prueba fidedigna de su existencia pretérita nos la proporciona la anatomía comparada de los simios antropoides y el hombre". Haeckel acuñó la palabra *filogenia* para describir el desarrollo evolutivo de los organismos desde la forma común (el ancestro), hasta las distintas especies; de manera que para el hombre y los



antropoides debió existir un ancestro. Haeckel consideraba que en realidad los simios eran tan parecidos al hombre, que no se requería un eslabón intermedio que los uniera, sin embargo, señalaba que el habla es un carácter distintivo del hombre por lo que debió existir un hombre mono mudo (o *Pithecanthropus alalus*) que probablemente habitó en los trópicos.

Y fue así como la búsqueda del famoso "eslabón perdido" se inició.

Uno de los influenciados por las hipótesis de Haeckel fue el médico holandés Eugène Dubois, quien después de dos años de trabajos en Sumatra pasó a Java donde, en los márgenes del río Solo, encontró una bóveda craneana con unos 900 cm³ de capacidad, dientes y un fémur. Aunque en un principio Dubois no estaba seguro de su hallazgo, con el tiempo se convenció que los restos pertenecían a un ancestro del hombre. Ya que el fémur indicaba una posición erecta, y en parte en homenaje a Haeckel, Dubois denominó el fósil *Pithecanthropus erectus*. En 1895 presentó en Holanda sus hallazgos, sin que la audiencia quedara convencida de que se trataba de un auténtico ancestro del hombre; actualmente se le conoce como *Homo erectus*.

Ya en este siglo, 1908, se dió el hallazgo del "hombre antiguo" de la Chapelle-aux-Saints, el cual causó impresión. Un esqueleto casi completo asociado a instrumentos de piedra, concordaba con los hallazgos iniciales de Gibraltar y Neanderthal. La reconstrucción hecha por Marcellin Boule, sobresaliente paleoantropólogo francés, le dió a *Homo neanderthalensis* el aspecto corpulento pero de idiota, que hemos visto en infinidad de libros y revistas.

El avance de la Geología en la determinación de la edad de los depósitos, en particular la deducción de la sucesión de las glaciaciones, arrojó los primeros datos sobre la antigüedad de los Neanderthales y del hombre moderno encontrado en el abrigo rocoso de Cro-Magnon (*Homo sapiens*) en Les Eyzies, Francia en 1868. Los datos indicaban que Neanderthal era más antiguo que Cro-Magnon, pero no lo suficiente como para que los neanderthales dieran origen a éstos.

En el mismo año se encontraron los restos del hombre de Heidelberg, Alemania, más antiguos que los del Neanderthal, pero con características similares. No obstante, siguió habiendo polémica, y en general se comentaba que la antigüedad de los fósiles encontrados y su gran semejanza en capacidad craneal, indicaban que el cerebro grande era el carácter distintivo de la humanidad. De manera que quedó listo el panorama para el gran fraude. En 1912, Arthur Smith Woodward reportó el

hallazgo de un homínido de gran cerebro, en depósitos pleistocénicos de Pildown, en Sussex, Inglaterra. Woodward recibió los primeros restos de Charles Dawson, un aficionado, y más tarde ambos recolectaron más material. La reconstrucción del cráneo entero indicó que la bóveda era semejante a la de un hombre actual y la mandíbula inferior similar a la de un antropoide. La especie fue bautizada como *Eoanthropus dawsoni*, y era muestra de que la línea humana desde su origen tenía un gran cerebro; la mandíbula inferior era el único lazo de unión con los antropoides. De manera que el primer hombre fue inteligente y además inglés. La discusión se centró en la reconstrucción, más que en la edad y validez de los fósiles. Las pruebas de fluor practicadas en 1949 por Kenneth P. Oakley y las pruebas de otros anatomistas sembraron dudas sobre la autenticidad del hombre de Pildown. Con el tiempo se descubrió que fue un fraude (aparentemente atribuible a Teilhard de Chardin, véase Gould 1980, 1983): el cráneo pertenecía a un hombre moderno que vivió siglos atrás, la mandíbula era de un antropoide reciente, los dientes fueron limados y todas las partes, así como los fósiles acompañantes, fueron teñidos para que parecieran de la misma edad. En 1953 gracias a K. P. Oakley, J. S. Wiener y W. E. le Gros Clark, se eliminó al hombre de Pildown de la evolución humana. Este hecho es importante, en el sentido negativo, porque impidió que fósiles genuinos como los de *Australopithecus* fuesen aceptados como evidencias de la evolución humana.

Nuevas especies de homínidos

En 1922 Raymond Dart ocupó la cátedra de Anatomía en la Universidad de Johannesburgo, Sudáfrica. Dos años más tarde, en 1924, un estudiante le llevó un cráneo fósil de mandril encontrado en una cantera caliza de la región de Taung. Este hecho despertó su interés y encargó que le enviaran los fósiles que descubrieran. Tiempo después recibió una caja llena de fósiles. El hallazgo más importante fue el vaciado de una caja craneal pequeña, pero además encontró la cara y la mandíbula inferior que acoplaron perfectamente a la caja craneal. El fósil correspondía a un infante, pero aun la caja craneal era demasiado grande para un mono. Los cráneos de primates infantes son más bien similares y algunos rasgos como los arcos superciliares se desarrollan con la edad; sin embargo, este cráneo presentaba el *foramen magnum* (por donde sale la

médula espinal del encéfalo) por debajo y no detrás como en los antropoides. Dart se dio cuenta que tenía en sus manos un eslabón perdido, quizá de mayor importancia que el hombre de Java. Envió una comunicación a la revista inglesa *Nature* y a principios de 1925 apareció su artículo. "*Australopithecus africanus*: The man-ape of South Africa", Dart colocó al "niño de Taung", como se conoce el fósil, en una familia (Australopithecidae) intermedia entre la de los antropoides (Pongidae) y los hombres (Hominidae). La opinión científica británica recibió con muchas reservas el descubrimiento, pues sus ojos se situaban en China y sobre el 'reputado' hombre de Piltown.

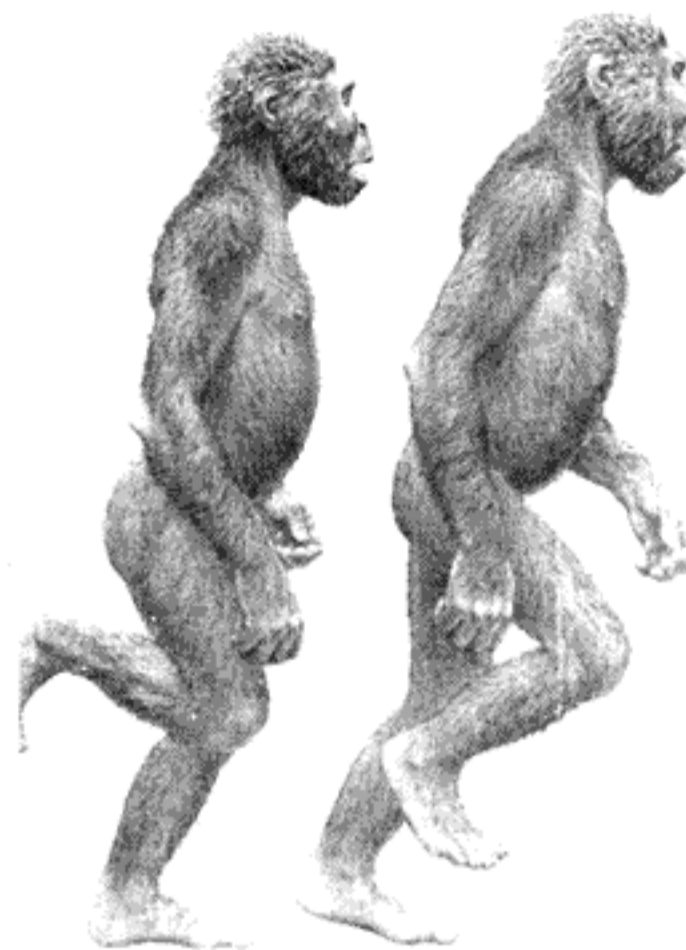
En China, en las excavaciones realizadas desde 1921 hasta 1940 en Choukoutien, región cercana a Pekín, se obtuvieron catorce cráneos, once mandíbulas inferiores y otros huesos. Además, fueron encontrados instrumentos de piedra y fauna asociada, y es ahí donde se encuentra el primer testimonio del uso del fuego por el hombre.

El primer cráneo del *Sinanthropus pekinensis*, como se denominó al fósil, fue encontrado en 1929 por el paleontólogo chino W. C. Pei y era muy similar al del hombre de Java. Los hallazgos en Choukoutien se deben a investigadores suecos, austriacos y chinos. Desafortunadamente, todos los fósiles de Choukoutien se perdieron en su traslado a Estados Unidos, debido a la Segunda Guerra Mundial (véase Reader 1982). Los investigadores chinos han encontrado dos piezas de cráneo (en 1966) que permiten reconstruir uno completo. También se conservan vaciados y fotografías de los originales perdidos. El estatus taxonómico actual de *S. pekinensis* es *Homo erectus*.

A Robert Broom, un médico y paleontólogo escocés, se debe el que *Australopithecus* volviera al escenario de la paleoantropología. En Sterkfontein, lugar cercano a Pretoria, Sudáfrica donde Broom trabajaba como paleontólogo del Museo de Transvaal, éste encontró en 1936 un cráneo de *Australopithecus*, así como un vaciado endocraneal. Él consideró que la cantera de Sterkfontein era de edad distinta a la de Taung (cerca a ésta), por lo que asignó el nombre de *A. transvaalensis* a los fósiles (y más tarde lo cambió de género (*Plesianthropus transvaalensis*)).

El descubrimiento de Broom no entusiasmó a los científicos ingleses; no obstante él continuó buscando fósiles y en 1938 reportó el hallazgo de un paladar proveniente de las cuevas de Kromdraai en Sudáfrica, y que junto con otros restos más, permitió reconstruir el cráneo, encontrando que éste era más robusto, distinto al de Sterkfontein denominándolo *Paranthropus robustus* (hoy *Australopithecus robustus*). En los años de la Segunda Guerra Mundial publicó una monografía del material sudafricano, concluyendo que todos eran Australopithecinos, bípedos y que probablemente usaron herramientas; sin embargo, proponía que un australopitecino más antiguo, aún no descubierto, era el antepasado del hombre. El anatomista Wilfrid Le Gros Clark comentó favorablemente en *Nature* el trabajo de Broom, lo cual fue un apoyo decisivo. En 1947, a los 81 años de edad, Broom encontró en Sterkfontein un cráneo completo de *Australopithecus*, la mandíbula inferior, una pelvis, una columna vertebral y fragmentos de fémures. Esta evidencia indicaba claramente que los restos pertenecían a un ser erecto con una capacidad craneal marginalmente superior a la de los antropoides, pero inferior dos veces a la de *Homo erectus*. La posición erecta precedió al incremento en la capacidad craneal, no a la inversa como sugería el hombre de Piltown.

Mary Leakey y Louis Leakey son personalidades ampliamente reconocidas en el campo de la paleoantropología. A ellos



Jay Matternes

les han correspondido descubrimientos notables en Olduvai y Laetoli en Tanzania. Recientemente su hijo Richard Leakey ha hecho hallazgos sin precedente en los márgenes del lago Turkana (antes Rodolfo), en Kenia (ver Walker & Leakey, 1978).

En 1959 M. Leakey encontró un cráneo homínido en Olduvai, perteneciente a un australopitecino sumamente robusto. En esas fechas se consideraba al *Australopithecus* grácil próximo a los antecesores del hombre, y a la forma robusta, una rama colateral. Este era un organismo robusto, con grandes músculos masticadores, según señalaba la cresta sagital en el cráneo, y molares expandidos y con superficies planas. L. Leakey denominó a este fósil *Zinjanthropus boisei* (hoy *Australopithecus boisei*). Se le estimó una capacidad craneal de 530 cm³.

En 1960 aparecieron huesos craneales de un homínido en la misma localidad donde apareció *A. robustus*. La bóveda craneal era ligera y con una capacidad aproximada de 680 cm³, sensiblemente superior a cualquier *Australopithecus* encontrado; así mismo, los huesos de las piernas y pies indicaban claramente una posición bípeda. En 1964, en colaboración con P. V. Tobias y J. R. Napier publica la descripción del fósil y asigna los fósiles al género *Homo*, y a la especie *Homo habilis*. Leakey asoció a *H. habilis* las herramientas encontradas con *A. robustus*. De manera que se estaba planteando el surgimiento del primer *Homo* en África y muy relacionado con *Australopithecus*. Arriba de los depósitos que contuvieron a *H. habilis*, Leakey encontró huesos craneales que indicaban una bóveda de aproximadamente 1000 cm³.

Sin embargo, él consideraba que *H. habilis* dio origen a *H. sapiens* y que *H. erectus* era una línea aparte. Ya él había expresado algo similar en relación a los restos de Choukoutien.

La aceptación de *H. habilis* ocurrió cuando logró fecharse la edad de los depósitos: 1.8 millones de años y por lo tanto, *H. habilis* y *A. robustus* eran de la misma edad.

En 1967 en Omo, Etiopía, C. Howell y su grupo recolectaron fósiles de al menos cuatro homínidos *Australopithecus africanus*, *A. robustus*, *Homo habilis* y al parecer *H. erectus*. Sin embargo, la región de Omo tiene más importancia por la sucesión de faunas fósiles y su relación con el fechado de homínidos.

Richard Leakey comenzó su exploración en las formaciones del Lago Turkana en 1968 y al año siguiente se encontraron artefactos de piedra en una toba volcánica, la KBS (Sitio Kay Behrensmeyer, su descubridor) de 2.6 millones de años, y dos cráneos. A la fecha, R. Leakey y su grupo han obtenido en las formaciones del Lago Turkana fósiles de *Australopithecus africanus*, *A. boisei*, *Homo habilis* y *Homo erectus*. Este último de aproximadamente 1.5 millones de años de edad, lo cual indica claramente que *Homo erectus* vivió primero en África y posteriormente se dispersó por otros lugares (vrg. Java, China).

D. Johanson y T. White, reportaron en 1979 uno de los hallazgos más sobresalientes de la historia de la paleoantropología. En las excavaciones en Hadar, Etiopía, descubrieron restos de homínidos con una edad entre 2.9 y 3.8 millones de años. Este hallazgo es importante por tratarse de los restos homínidos más antiguos, pero también por ser una muestra de restos de varios individuos ("La familia") y huesos de la pelvis, mandíbula, cráneo, costillas, húmeros, vértebras y un fémur de un individuo hembra ("Lucy"), claramente bípedo al que se le asignó el nombre de *Australopithecus afarensis*. Dicho acontecimiento cambia obviamente la filogenia humana (ver Johanson & White 1979), pues ahora hay una especie más que acomodar.

Una evidencia clara de que el bipedalismo antecede al incremento en capacidad craneal, son las huellas de homínidos encontrados en una superficie de cenizas volcánicas solidificadas en Laetoli en Tanzania. Las cenizas tienen una edad aproximada de 3.6 millones de años, y aunque M. Leakey consideró que eran de *Homo*, sabemos que debieron pertenecer a un homínido como *Australopithecus afarensis*.

Finalmente, en toda la secuencia de hallazgos, deben ser incluidos los descubrimientos de Walker *et al.* (1986) en el Lago Turkana, Kenia y el de T. White (1987), en la garganta de Olduvai, Tanzania. Los primeros descubrieron un cráneo de *Australopithecus boisei* de 2.5 millones de años, y el segundo descubrió huesos de brazos, piernas y cráneo con edad de 1.8 millones de años, pertenecientes a *Homo habilis* (ver Lewin 1987). Ambos descubrimientos repercuten en la filogenia y/o las ideas prevalecientes de cómo eran nuestros antepasados.

Otras evidencias sin duda son las obtenidas por la biología molecular que han ayudado en gran medida a la reconstrucción filogenética (véase Nei, 1987). Esta evidencia es tratada aparte.

FILOGENIA

Con todo y la abundancia de fósiles y evidencias de otro tipo, aún no son totalmente claras las relaciones filogenéticas entre las especies de homínidos fósiles. De cualquier manera, la cantidad de evidencias acumuladas muestran el hecho de la

evolución humana y confirman las hipótesis, quizá improbables en su tiempo, formuladas por Darwin (que aparece en la primera página de este artículo) y Haeckel.

Trataremos de reseñar brevemente la filogenia de los homínidos hasta el presente.

Dentro del Orden de los Primates existe la Superfamilia Hominoidea que incluye a la Familia Hominidae (el hombre y sus antepasados extintos) y la Familia Pongidae (antropoides; sin embargo, en un sentido evolutivo el concepto de simio o mono antropoide no existe ya que el gorila y el chimpancé son más cercanos al hombre que éstos al orangután; ver Gould 1983).

Al parecer, los monos del nuevo mundo divergieron de los del viejo mundo después del Oligoceno medio (hace 30 millones de años) y antes del principio del Mioceno (hace 20 millones de años); de este grupo surgieron los Hominoidea hace entre 20 y 15 millones de años. La separación entre los grandes antropoides de Asia (vrg. el orangután) y África ocurrió probablemente a mediados del Mioceno (hace aproximadamente 16 millones de años). Los fósiles de *Ramapithecus* y *Sivapithecus* encontrados en Siwalik (Pakistán), parecen señalarlo así. Anteriormente se consideraba que mientras *Sivapithecus* había dado origen al grupo de los orangutanes, *Ramapithecus* era la línea que conducía a Hominidae. Hoy se cree que ambos fósiles no son sino especies de un mismo género (Pilbeam 1984), y dieron origen al grupo de antropoides de Asia.

ESPECIE	EDAD GEOLOGICA	VOLUMEN ENDOCRANEAL (cm ³)	SITOS	COMENTARIO
<i>Australopithecus afarensis</i>	2.9-3.6 millones de años	~ 400	Hadar y Laetoli, Tanzania	Grandes incisivos, claramente bípedo, dimorfismo sexual, uso herramientas de piedra muy primitivas, dieta a base de semillas, frutos y carroña
<i>Australopithecus africanus</i>	2.5-3 millones de años	500-550	Taung y Sterkfontein, Sudafrica	Caninos e incisivos poderosos, probablemente omnívoros, bípedos, habitó en zonas de bosque y matorral, útiles de piedra
<i>Australopithecus robustus</i>	1.5-2 millones de años	450-570	Swartkrans, Sudafrica	Poderoso aparato masticador, cresta sagital, frente inopente, habitó en bosques y montes bajos, no asociado a herramienta alguna
<i>Australopithecus boisei</i>	1.8-2.5 millones de años	450-570	Olduvai, Tanzania, Turkana, Kenia	Homínido hiperrobusto, cresta sagital, poderoso aparato masticador, vegetariano (semillas), no asociado a herramienta alguna
<i>Homo habilis</i>	1.5-2.0 millones de años	670-800	Olduvai, Tanzania, Koobi Fora, Kenia	Frente prominente, claramente omnívoro, bípedo perfecto, habitó en sabanas, herramientas de piedra, posiblemente constructor de hábitculos
<i>Homo erectus</i>	0.3-1.5 millones de años	900	Java, China, Turkana, Kenia	Frente prominente, claramente omnívoro, bípedo, diferentes hábitat, herramientas de piedra y metal, uso del fuego, probablemente lenguaje articulado
<i>Homo sapiens (arcaico)</i>	0.25-0.3 millones de años	~ 1400	Petalona, Grecia	
<i>Homo sapiens (Neandertal)</i>	40 000-50 000 años	~ 1400	Valle del río Neander, Alemania, Gibraltar, Lavernac, Francia	Omnívoro, bípedo, desarrollo cultural, diferentes hábitat, herramientas de piedra y metal
<i>Homo sapiens (moderno)</i>	28 000 años	~ 1400	Cro-Magnon, Francia	Distribución cosmopolita, amplio desarrollo cultural, pintura, escultura y monumentos, omnívoro, diferentes hábitat

Tabla 1. Especies de homínidos conocidos hasta el presente. En los cráneos se señalan las zonas de anclaje de los músculos temporales (diagónales) y Masetero (en negro) ambos importantes en la masticación. Nótese por ejemplo que el área de inserción del temporal llega en ocasiones a formar una cresta sagital (*A. robustus* y *A. boisei*), mientras que la posición frontal del masetero en *A. boisei* produce una cara plana.

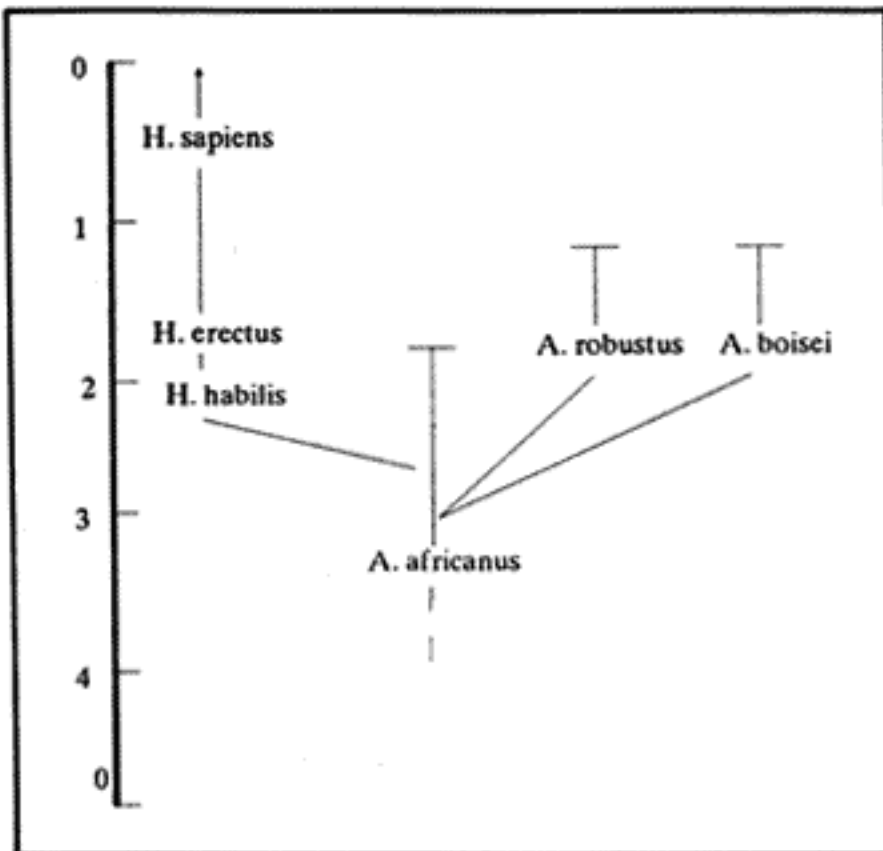




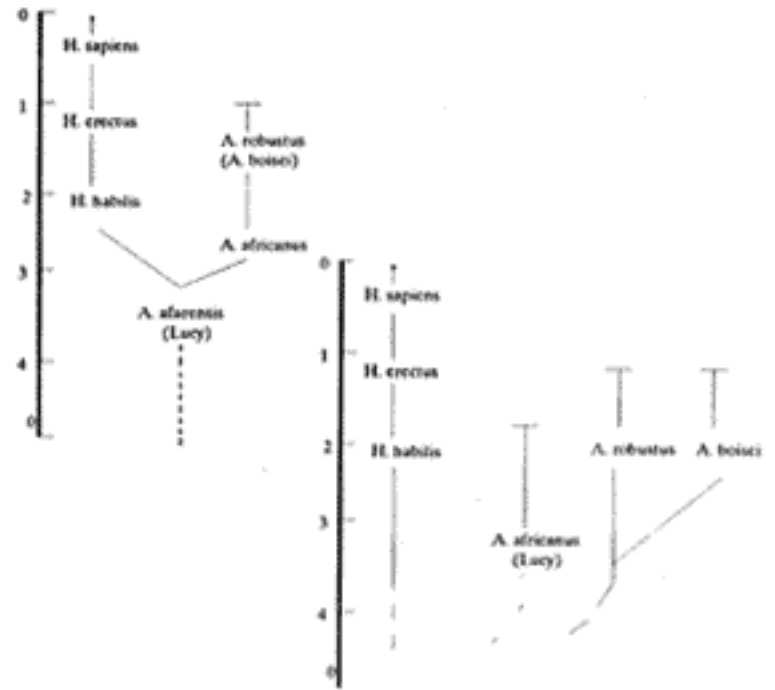
Jay Matterns

Por desgracia no existen fósiles de los homínidos africanos, ni se conoce el tiempo de divergencia entre las líneas que llevan a los gorilas, al chimpancé y al hombre, aunque se infiere (ver evidencias moleculares) que ocurrió hace aproximadamente menos de 10 millones de años.

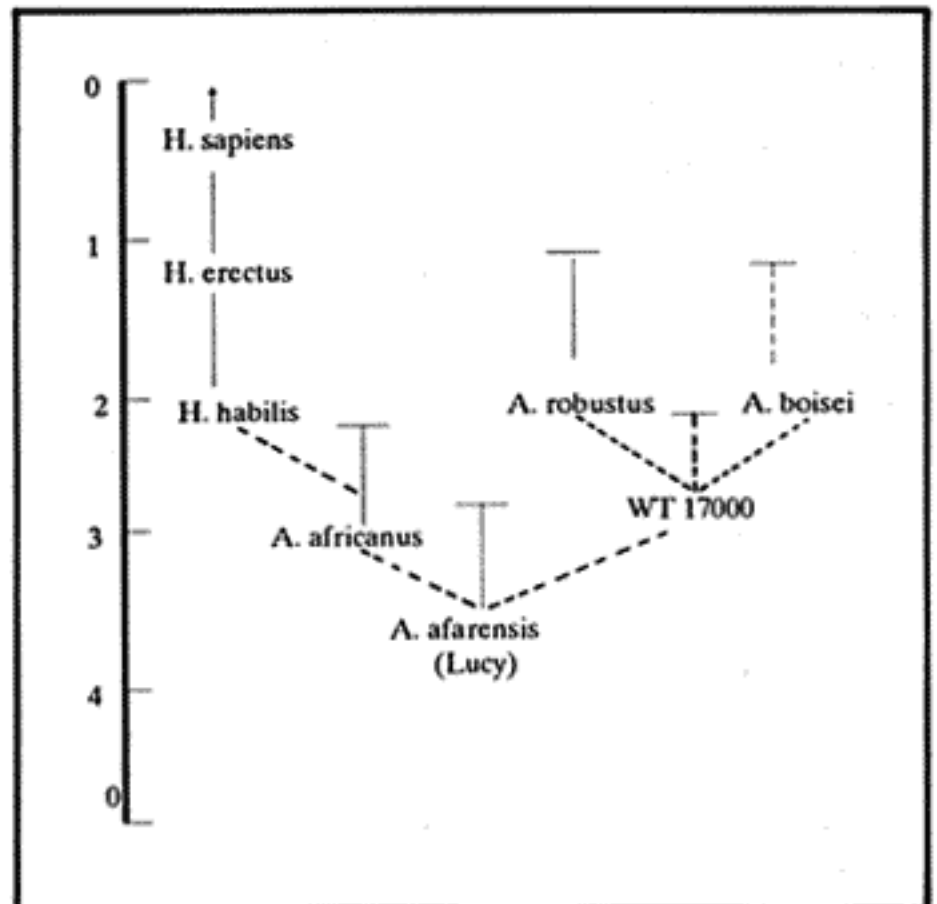
Los homínidos más antiguos que se conocen son aquellos correspondientes al género *Australopithecus* (de 4-3 millones de años), y en particular *A. afarensis*. Hasta antes del descubrimiento de "Lucy" el árbol filogenético que daba origen a *Homo sapiens* tenía como especie ancestral a *Australopithecus* y *africanus*:



Sin embargo con el descubrimiento de un fósil de mayor antigüedad, el de "Lucy", surgieron las discrepancias. Por una parte Johanson y White colocaron a *A. afarensis* como ancestro de *Homo* y de las demás especies de *Australopithecus*, mientras que Leakey consideraba que tal ancestro aún no se conocía:



Finalmente, el descubrimiento de un cráneo perteneciente a *A. boisei* (denominado KNM-WT 17000) en Turkana Oriental (Walker *et al.* 1986) con una edad de 2.5 millones de años indica claramente que *A. boisei* es mucho más antiguo y no una especie derivada de *A. robustus*. De manera que el esquema filogenético, según estos autores sería:



Ahora más que nunca se requiere de más fósiles para resolver el desacuerdo. Especies como *A. africanus* que hace algunos años tenían un "lugar" claro dentro de la filogenia humana, hoy parecen no tenerlo. Por esta razón afirmábamos en un principio que mientras ciertos fósiles como los neanderthales no tenían un "lugar" donde ser ubicados, hoy en día cada fósil de homínido que aparece puede ocupar varios "lugares". Desde luego, sólo debe existir un lugar para cada especie, pero hasta el momento no es posible saber si está en el correcto.

Mioceno (7 000 000-26 000 000 de años)	Plioceno (2 000 000-7 000 000 de años)					Pleistoceno (10 000-2 000 000)		Holoceno (0-10 000)	Epocas Geológicas
									Ramapithecus 7 000 000-14 000 000
									Australopithecus afarensis 2 800 000-3 600 000
									Australopithecus africanus 1 200 000-2 500 000
									Australopithecus robustus 1 000 000-2 000 000
									Homo habilis 1 350 000-1 900 000
									Homo erectus 500 000-1 500 000
									Homo neanderthalensis 35 000-100 000
									Homo sapiens 0-100 000

Cuadro Cronológico de las especies de homínidos (excluyendo a *Ramapithecus*). *A. boisei* ha sido incluido dentro de *A. robustus*, y la edad correcta sería de 2.5 a 1 millón de años

Según P. Shipman (1986) la nueva síntesis o consenso no está cercana en tiempo (véase también Delson 1986); por ejemplo, las características primitivas y especializadas de WT-17000 no eran esperadas por nadie. Por una parte tenía la unión de la mandíbula y la caja craneal semejantes a *A. afarensis*, es decir, son primitivas, y por otra, los dientes y la cara son compartidas con *A. boisei*, el australopitecino más especializado conocido (es decir con características derivadas, en oposición a las primitivas). De manera que, ¿cómo entonces una especie puede parecerse a una en la cara y a otra en la caja craneal, si ambas características son parte de un complejo funcional? En su opinión existen tres soluciones posibles: (1) Quizá las características primitivas no son de mucha ayuda para establecer relaciones filogenéticas; gran parte de la filogenia descansa en agrupar especies con características similares y asignar relaciones dependiendo de que sean derivadas o primitivas. Si las características primitivas no cuentan mucho, entonces la metodología taxonómica debe revisarse. (2) Más complicado aún, podría ser que *A. afarensis* esté mal reconstruido, que su bóveda craneal sea de un homínido robusto y su cara de una forma grácil. El único cráneo de *A. afarensis* completo corresponde a un infante y en éstos la totalidad de las características craneales de los adultos no están presentes. Por lo tanto esta posibilidad es poco factible. (3) La última alternativa es que efectivamente, *A. afarensis* hubiese tenido tales características y que la masividad de dientes y cara evolucionó después; sin embargo, esto reflejaría que la comprensión del funcionamiento y de la biomecánica del complejo cráneo-facial de este ejemplar no es exacta y, al mismo tiempo, que las características primitivas no pueden ser usadas para determinar un linaje.

Tal vez debería regresarse a la filogenia en la cual *Homo* se derivaba de *A. africanus* o mejor aún, a una en la cual derivásemos *Homo* de un ancestro homínido no conocido. Quizá lo sabremos, mas no será pronto.

EVIDENCIAS MOLECULARES DEL ORIGEN Y FILOGENIA HUMANA

Las especies difieren en su contenido genético tanto cuantitativa como cualitativamente. Las especies más relacionadas filogenéticamente presentan menor número de diferencias que las que están menos relacionadas. La especie humana se relaciona con los monos más que con cualquier otra especie actual

y se han intentado establecer patrones de divergencia evolutiva a partir de ancestros comunes.

El origen y filogenia del hombre se ha discutido previamente, tomando en cuenta principalmente evidencias paleontológicas. Aparte de este enfoque, que utiliza parte del fenotipo fosilizado como fuente de estudio, se han tratado de establecer filogenias a través del uso de la morfología y embriología comparativas. En éstas, el fenotipo constituye también el aspecto fundamental sobre el que se trabaja.

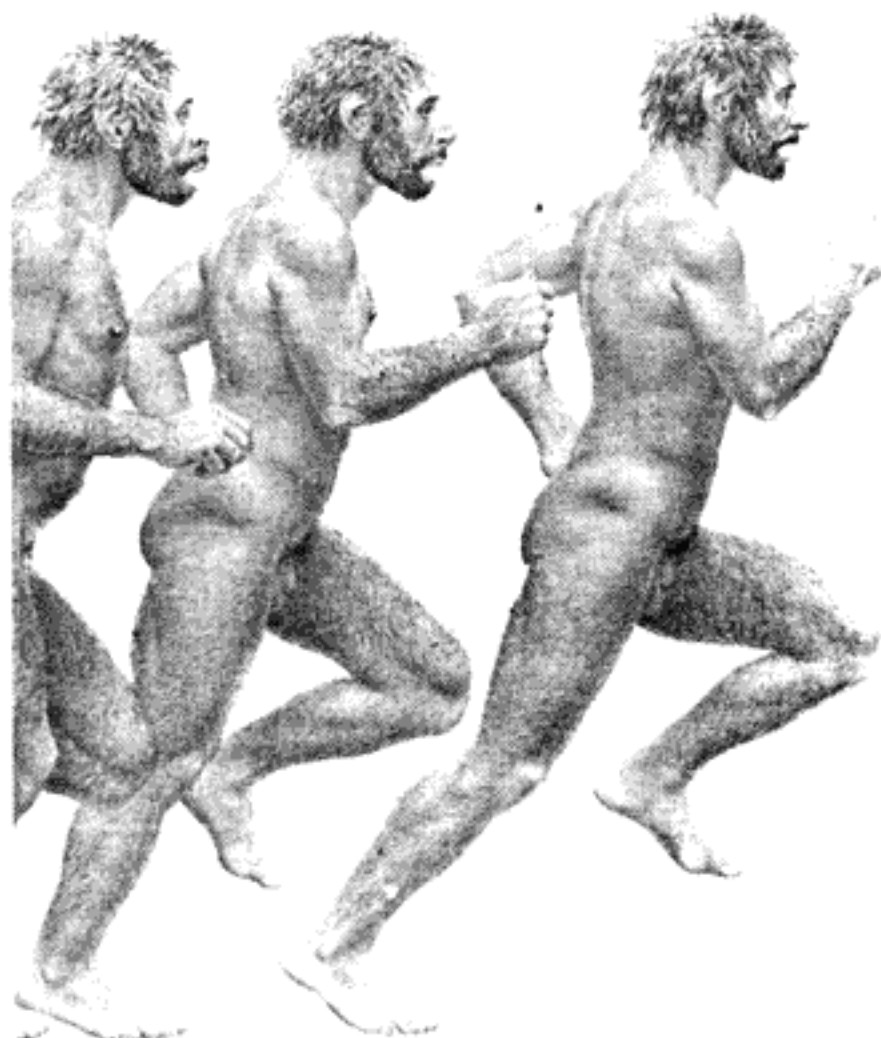
Para obtener una información más precisa de la relación filogenética entre diferentes especies actuales, se puede analizar el grado de semejanza molecular de su material genético, esto es, el ADN, pues es ahí donde reside la variabilidad genotípica. Al menos cuatro técnicas en biología molecular permiten llevar a cabo tal análisis. Cada una de ellas ofrece distinto grado de resolución, desde la semejanza de la localización relativa de genes similares en cromosomas metafásicos, hasta la comparación lineal de la secuencia nucleotídica de esos genes.

1. Técnicas utilizadas.

- En la técnica de hibridación molecular *in situ*, un gene aislado y clonado puede ser marcado con una molécula que permita su detección posterior con el microscopio de luz, ya sea por medio de citoquímica o inmunocitoquímica. Tal gene marcado es desnaturado *in vitro* y colocado por separado sobre cromosomas de células de las especies que se desea comparar, a las cuales previamente se les ha tratado con un agente desnaturante que separa el ADN en sus dos cadenas. Esto permite la formación, en condiciones adecuadas, de moléculas de ADN híbrido en los cromosomas, pero únicamente en regiones del ADN complementarias al gene clonado. Otros genes no forman híbridos con la clona. Posteriormente el híbrido es detectado en los cromosomas por medio de alguna técnica citoquímica y puede establecerse la localización precisa en regiones cromosómicas particulares. La localización del gene es similar dentro de una especie pero puede variar en especies diferentes con complementos cromosómicos similares.
- En la técnica de hibridación molecular *in vitro*, el ADN aislado de una especie es desnaturado y colocado para formar un híbrido con el ADN de otra especie. La velocidad de formación de híbridos entre las especies comparadas

depende de la semejanza en la secuencia de bases de sus ADNs, de tal manera que en especies semejantes, el ADN formará híbridos más rápidamente que en el de especies menos relacionadas.

- c) La elaboración de mapas de restricción se basa en que el ADN puede ser cortado por enzimas de restricción en secuencias cortas y específicas, produciendo fragmentos de ADN que pueden ser separados por electroforesis y caracterizados por su peso molecular. Si un ADN es cortado en cuatro fragmentos por una enzima de restricción determinada (e.g. Hind I) se dice que ese ADN tiene tres sitios Hind I. Como se conocen gran cantidad de enzimas de restricción actualmente, cada una de las cuales corta en secuencias diferentes, un mismo ADN puede ser cortado por varias de ellas, produciendo una molécula que esté caracterizada por tener o no sitios de restricción para determinadas enzimas y por tener diferente número de sitios para una enzima específica. De igual manera, el mapa de restricción puede ser caracterizado por las posiciones relativas de cada una de las enzimas. La comparación de mapas de especies diferentes ofrece información sobre la semejanza en el tipo, posición relativa y número de sitios de restricción comunes a los ADNs. Como las enzimas cortan secuencias específicas, entonces el mapa indica, en cierta medida, la semejanza en secuencias de nucleótidos.
- d) La elaboración de secuencias nucleotídicas de genes particulares en diferentes especies nos permite comparar con mayor detalle el grado de similitud entre genomas. Esta comparación es útil cuando se trata de definir con una mayor resolución los sitios génicos comunes y los que difieren, ya sea por inserciones, deleciones o sustituciones en regiones del gene estructural o en regiones reguladoras.



Jay Matterns

2. Resultados

Estas técnicas se han aplicado al estudio del origen y de la filogenia del hombre. En particular se han aplicado al estudio comparativo de genes mitocondriales, aunque se han estudiado genes nucleoplásmicos y nucleolares. A continuación se comentan algunos de estos trabajos.

a) ADN ribosómico (ADNr).

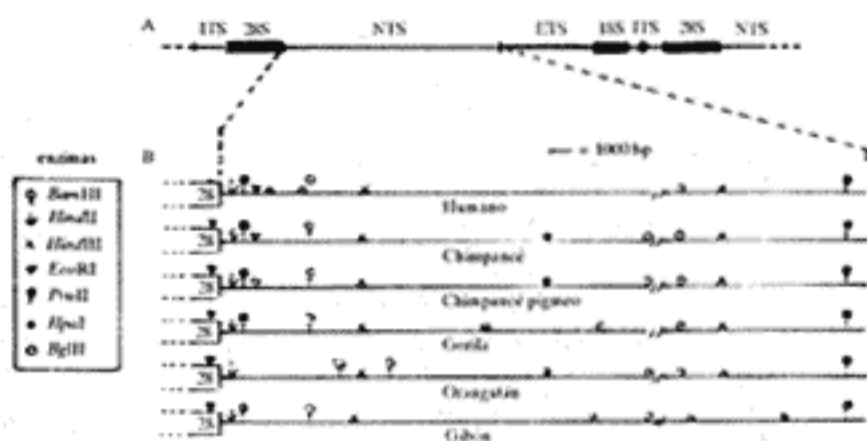
El ADN ribosómico (ADNr) se localiza en el nucleolo. En eucariontes se presenta como copias múltiples colocadas en hilera. Cada copia genera varias moléculas de ARN prerribosómico (pre-ARNr), que es el precursor molecular de los ARNs 18S, 5.8S y 28S del ribosoma. El primero se asocia a la subunidad pequeña y los dos últimos se asocian a la subunidad grande, en donde también se une otro ARNr, el 5S, cuyo gene se localiza fuera del nucleolo. En humanos se encuentran alrededor de 200 copias del gene ADNr en cada célula. Cada copia (repetido) de ADN consta de la secuencia codificante que incluye un espaciador transcrito externo (ETS), las regiones del gene 18S, un espaciador transcrito interno (ITS1), la región del gene 5.8S, un segundo espaciador transcrito interno (ITS2) y la región del gene 28S en el extremo 5'. Entre cada copia del gene se localiza un espaciador externo no transcrito [(NTS) aunque actualmente se sabe que si hay transcripción de ciertas secuencias en ese espaciador], que ocupa la mayor parte del ADNr (un 60% del ADNr). En esta región se encuentran los sitios reguladores (promotor, terminador, secuencias que incrementan la transcripción). El precursor ribosómico 45S pre-ARNr luego de ser transcrito es procesado y produce los diferentes ARNr ya descritos.

En las diferentes especies este ADNr se localiza en el nucleolo de células en interfase. En metafase, se localiza en las constricciones secundarias de los cromosomas, en la región del organizador nucleolar (RON). Para conocer la posición relativa del gene en humanos y monos, se utilizó la técnica de hibridación molecular *in situ*. Los resultados indican la presencia del gene en múltiples sitios en los humanos y en el chimpancé, pero en un solo sitio en el gibón. La misma técnica indicó la presencia del gene ADNr 5S (no nucleolar) en la banda 1q 42-43 del brazo largo del cromosoma número 1 en humanos, chimpancé, gorila y orangután. Es decir, los genes del ADNr se localizan espacialmente en regiones similares en estos grupos de primates, indicando que no ha habido movimiento de los genes en los cromosomas.

El estudio de la secuencia nucleotídica del ADNr indicó que la región codificante se ha conservado entre las especies relacionadas. Esto no ocurre así con la región del espaciador no transcrito, que es heterogéneo en longitud y secuencia de bases. Sin embargo, hay regiones que se han conservado evolutivamente: las regiones codificantes 18S, 5.8S y 28S, los sitios de unión con los espaciadores internos transcritos (lo cual es razonable puesto que son sitios de procesamiento postranscripcional, lo que es común en los eucariontes) y los sitios del promotor. Las regiones variables se localizan dentro de los espaciadores internos y el espaciador externo.

Haciendo uso de enzimas de restricción para el análisis del ADNr de varios primates se observó que en efecto la región variable se da principalmente en el espaciador externo no transcrito. La mayor variabilidad ocurrió en el gibón. El parentesco resulta ser más cercano entre el humano y el chimpancé. El menor parentesco, en orden decreciente, es entre el humano y el gorila, el orangután y el gibón.

En la figura se observan sitios idénticos, ▽, ↓, X y ■ a todas las especies. Estos sitios corresponden a regiones importantes del ADNr. El símbolo ▽ indica la región de señal para el término de la transcripción y el símbolo ↓ indica la secuencia de bases necesaria para el término de la transcripción. Asimismo, la región ■ indica el inicio de la transcripción.



El humano y el chimpancé prácticamente comparten sitios idénticos, esto es, secuencias de bases nucleotídicas idénticas. El gorila presenta dos variaciones ligeras respecto de los anteriores. Esto ocurre en regiones lejanas a los sitios de término o inicio de la transcripción. El orangután y el gibón se alejan más del patrón humano. Aún cuando las variaciones más grandes se dan lejos de los sitios de inicio o término, estas variaciones son más numerosas que en el gorila. Las regiones de terminación e inicio de la transcripción, así como la región interna del gene del 45S pre-ARNr han sido secuenciadas y, además de ser prácticamente idénticas entre ellas, lo son también al resto de los eucariontes; lo cual indica la conservación evolutiva de regiones indispensables para el funcionamiento de este abundante gene.

b) ADN nucleoplásmico.

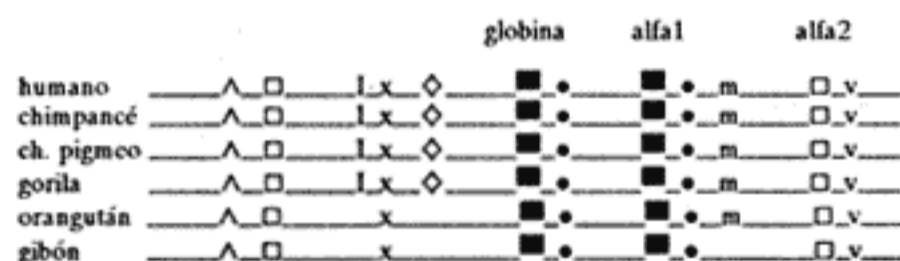
La mayor parte de los genes en eucariontes se encuentran compartimentalizados en el núcleo, en regiones extranucleolares o nucleoplásmicas, conformando la cromatina. Muchos de estos genes han sido aislados, clonados y secuenciados en diversas especies. En experimentos de hibridación molecular *in vitro*, se ha observado el grado de semejanza entre el ADN de los humanos y el de los monos:

Tabla 2

Miliones de años ramificación entre las especies	% de divergencia respecto de la secuencia promedio	especies comparadas
5-15	1.6	humano/chimpancé
5-15	2.4	humano/gorila
5-15	3.8	humano/orangután
15-25	5.2	humano/gibón
23-40	7.0	humano/monos del viejo mundo
40-55	13.0	humano/monos del nuevo mundo
50-75	27.0	humano/lemur

Esta tabla indica nuevamente la mayor relación entre el humano y el chimpancé. El humano se relaciona menos, en orden decreciente, con el gorila, el orangután y el gibón. En particular, cuando se compara el gene de globina eta, se observa que el porcentaje de divergencia entre el humano respecto del gorila y el chimpancé es igual, es decir de 1.6. Comparando el mismo gene, pero entre el humano y el lemur por ejemplo, se obtiene un valor de 27, lo que indica el parecido de la especie humana con aquellos dos tipos de monos.

En otra serie de trabajos, utilizando también mapas de restricción del gene de globina alfa del humano y de los monos, se encontraron los mismos resultados que con los fragmentos de restricción del gene ADNr, es decir, la mayor relación es la existente entre humanos y chimpancé, aparece la misma semejanza decreciente de los primeros con respecto del gorila, el orangután y el gibón.



Se observa en general una identidad de sitios dentro de la región codificante y en los sitios cercanos, que corresponden a promotores, terminadores o señales de procesamiento postranscripcional similares a todos los eucariontes (\wedge , o , x , I , \bullet , ∇ , v). Algunos sitios son comunes en humano, chimpancé y gorila (I , \diamond) y otros lo son en humano, chimpancé, gorila y orangután (m). Estos sitios, sin embargo, no aparecen en el gibón.

c) ADN de mitocondria (ADNmt)

Alan C. Wilson ha contribuido de manera significativa en el estudio de la evolución del hombre utilizando técnicas modernas de biología molecular. Él propone el estudio del ADN mitocondrial (ADNmt) como una manera de establecer posibles relaciones filogenéticas entre el humano y los monos. Se basa en el argumento de que, a diferencia del ADN nuclear,

el ADNmt evoluciona más rápidamente (por lo que ofrece una visión aumentada de la diversidad de una especie), no se ve sometido a la variabilidad genética debida a la recombinación y es heredado por lo tanto, de las células progenitoras, es decir, es de herencia materna. Por otro lado, es una molécula abundante en los eucariontes, lo que facilita enormemente su estudio. Tomando en cuenta estos argumentos, se ha estudiado el ADNmt de humano y se ha comparado con el de los monos en un intento por aclarar el posible origen y la filogenia de *Homo sapiens*. Es necesario hacer notar que estos estudios pretenden en cierto modo, apoyar los esquemas evolutivos ya propuestos por medio de otras metodologías. El estudio comparativo del ADNmt actual puede contribuir al establecimiento del origen y filogenia de nuestra especie al tratar de conocer el origen geográfico de nuestros ancestros. Asimismo, puede contribuir al conocimiento de las relaciones filogenéticas de los monos actuales con el humano. Las moléculas se pueden también utilizar como relojes geológicos, si se toma en cuenta al registro fósil como punto de referencia.

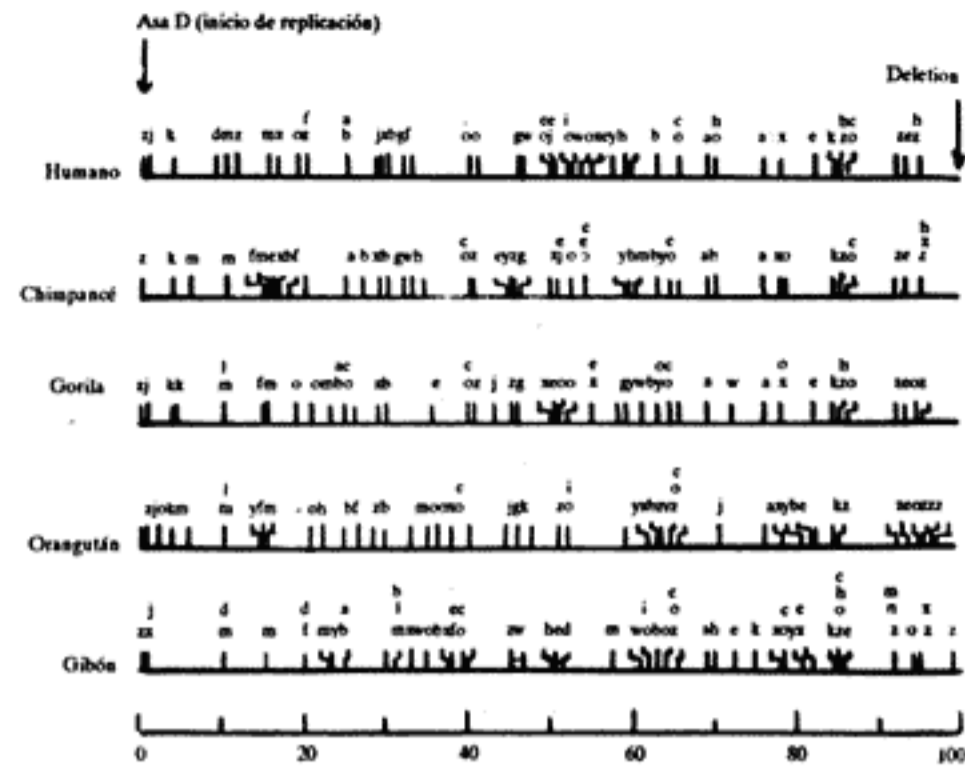
Alan C. Wilson y su grupo de trabajo han llevado a tres niveles el estudio comparativo del ADNmt en primates:

- 1) Estudio del ADNmt por medio de mapeo con enzimas de restricción en diferentes primates.
- 2) Estudio comparativo entre diferentes primates de la secuencia nucleotídica de un gene incluido en el ADNmt.
- 3) Estudio del ADNmt por medio de mapeo con enzimas de restricción en diferentes poblaciones geográficas humanas

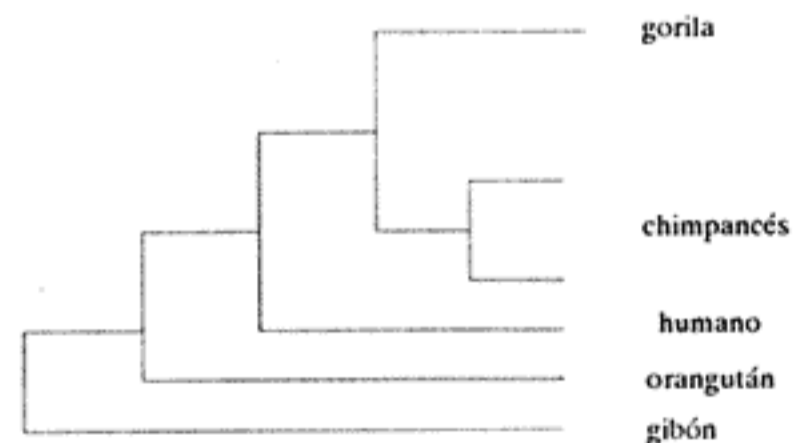
El ADNmt de mamíferos es una molécula circular pequeña (en humanos, de 16569 pares de bases [bp]), muy compacta, que presenta genes adyacentes o superpuestos y no presenta intrones. Posee una región particular denominada asa D, que es una secuencia de bases involucrada en la replicación del ADNmt. En humanos, la secuencia de ADNmt contiene genes a partir de los cuales se producen 22 diferentes ARNt, 2 ARNr y unas 13 proteínas, algunas de las cuales se sabe que intervienen en la cadena respiratoria, como las 3 subunidades de la citocromo oxidasa, el citocromo b, una subunidad de la ATPasa y 6 subunidades de la NADH deshidrogenasa. Del ADNmt se copia un solo transcrito (que contiene una "cola" corta de poli A) debido a la presencia de una sola región promotora. Este transcrito es procesado en los diferentes ARNt, ARNr y ARNm y por lo tanto presenta regulación génica postranscripcional. El ADNmt entonces presenta una estructura similar al genoma de los procariontes.

1. El humano se relaciona genéticamente más con el chimpancé que con el orangután o el gibón.

Utilizando ADNmt de humano, de chimpancé, de gorila, de orangután y de gibón, se compararon los mapas de restricción conteniendo aproximadamente 50 sitios de corte producidos por 29 enzimas diferentes. Los mapas se alinearon en las regiones conservadas y se estudiaron las diferencias encontradas. Los resultados indicaron diferencias en cerca de 120 sitios, debidas a mutaciones puntuales. Sin embargo, en el gorila se presentó una delección de 95 bp cerca del asa D (origen de replicación del ADNmt).

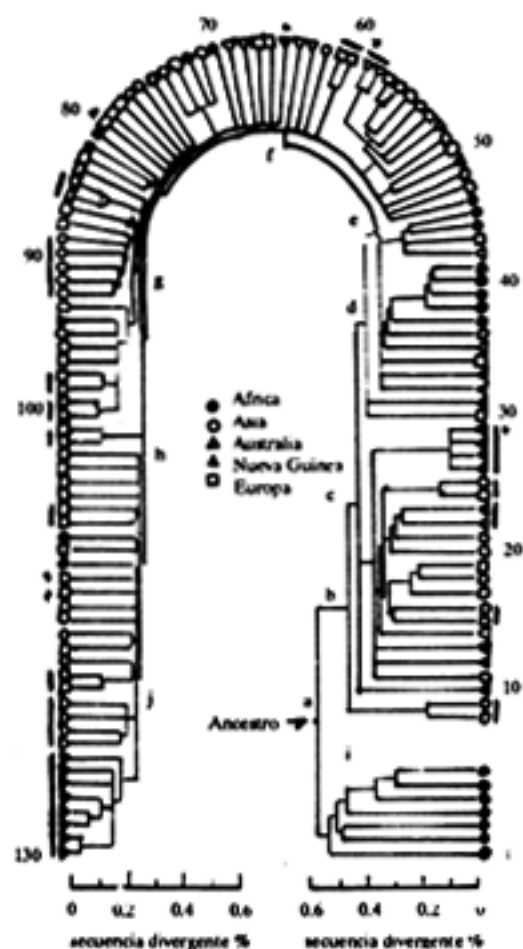


En la figura se observan varias características al comparar 5 mapas de restricción de primates (las letras indican diferentes enzimas usadas): a) en posición 0, la secuencia es idéntica en todas las especies. Este sitio, que es el asa D, es cortado por la enzima z (BglI). Esta asa ha sido preservada por la evolución y sirve como punto de comparación y alineamiento de secuencias. La conservación de esta región indica la importancia del sitio de inicio de la replicación del ADNmt en eucariontes en general. b) Los mapas más similares son los de chimpancé y los de chimpancé pigmeo (no mostrado), con un total de 40 sitios idénticos. Las secuencias menos parecidas son las de orangután y las de gibón, que sólo comparten 19 sitios. c) El ADNmt de gorila tiene una delección de 95 bp, por detrás del sitio de inicio de la replicación. Con estos mapas se calculó, con base en el menor número de mutaciones posibles, el probable ancestro que había dado origen a las diferentes especies. El árbol evolutivo resultante requiere un mínimo de 67 mutaciones en 42 puntos escogidos. Con la utilización del método de la parsimonia, se observa que este esquema concuerda con el propuesto por Simpson, el cual está basado en evidencias morfológicas.



Para obtener un árbol que hiciera divergir al humano, al chimpancé y al gorila al mismo tiempo, se requerirían 71 mutaciones. Además, para obtener un árbol que considere a las 6 especies y todos los sitios encontrados, se requieren 147 mutaciones, 80 de las cuales ocurren en posiciones únicas. A pesar de la variación encontrada, hay sitios en el genoma que se conservan más que otros y por lo tanto son comunes a todas las especies. Así ocurre con las regiones del gene para el ARNr

Los datos anteriores permitieron a Cann y colaboradores elaborar un árbol filogenético con el método de la parsimonia. Ellos consideran que las variaciones en el ADNmt no se deben a recombinación sino a mutaciones reales en los ancestros, ya que la herencia del ADNmt es materna. Por esto, el árbol tendría en su base un ancestro femenino con el ADNmt a :



En la figura se ven los 133 tipos diferentes de ADNmt humano. En el origen se observa el ancestro común a. De éste salen dos ramas, una de ADNmt africano (●) y otra que incluye a todos los demás. Las poblaciones actuales nacen de linajes variados que se conectan al árbol en varias posiciones. En el mapa, el ADNmt tipo 1 corresponde a una línea celular de un aborigen sudafricano; el número 45 es el ADNmt de células HeLa cuya secuencia ha sido publicada como ADNmt humano. Las barra negras son los tipos de ADN característico de cierta región. Los asteriscos son tipos de ADNmt comunes a varios individuos; el más común es el tipo 134.

Cada una de las ramas da origen a ADNmt africano, y se puede afirmar que en humanos este ADN se originó en ese continente. La otra rama tiene un ancestro común b que se obtiene considerando el número mínimo de migraciones del ancestro hacia otros continentes. De igual manera se infiere que los genomas de mitocondria que no son africanos tienen varios orígenes. Esto se nota en el parentesco más cercano entre poblaciones distintas más que entre poblaciones iguales de ADNmt. En la figura se observa que el ADNmt tipo 30 (europeo) es más similar a ADNmt tipo australiano (31) que a otro europeo (34).

Si se considera una tasa constante de cambio para el ADNmt humano y se relaciona con la posible época de colonización de las diferentes regiones geográficas, se puede pensar que el ADNmt varía entre 2 y 4% cada millón de años. Como este árbol relaciona ADNmt con un promedio de divergencia de 0.5%, entonces el ADNmt ancestral ya existía en un periodo comprendido entre los 250 000 (para el 2%) y 125 000 años (para el 4%).

En efecto, los datos moleculares presentados aquí indican que la evolución del hombre pudo haber ocurrido como se ha planteado con base en los datos del registro fósil. Es decir, el hombre se originó en una población de África hace unos 100 000 a 140 000 años. Sin embargo, se debe tener cuidado con las interpretaciones aventuradas. Los restos fósiles no se pueden fechar con exactitud y los cambios en el ADNmt no necesariamente implican cambios correlativos en la organización corporal o el fenotipo de una especie.

Se ha propuesto también un origen asiático para el hombre, sin embargo, esta hipótesis no se correlaciona con los datos de ADNmt. Se puede pensar entonces que el *Homo erectus* asiático no es ancestro de *Homo sapiens* y que aquél fue sustituido por poblaciones africanas que migraron. Esta propuesta se apoya en los hallazgos de restos humanos modernos hace unos 70 000 y 150 000 años. Como no se encuentran en Asia más formas divergentes de ADNmt que en África, se piensa que no debió haberse dado recombinación alguna entre las formas asiáticas de *H. erectus* y las formas migratorias de *H. sapiens*. Si hubo recombinación ésta fue escasa y quizá se perdieron esos alelos en la población.

Aunque se han presentado evidencias moleculares que sustentan algunas de las ideas acerca del origen y filogenia de *Homo sapiens*, este enfoque tiende a ser reduccionista cuando se restringe la comparación exclusivamente a la estructura de los genomas. Es necesario considerar también los diferentes aspectos moleculares que influyen en la función de esos genomas como son las variaciones durante el desarrollo embrionario, la disposición de los genes en las células interfásicas, los elementos que modulan su expresión en el ciclo celular y diversos elementos que quizá aún no estén descritos. Trabajar con poblaciones en su ambiente, indudablemente no es del todo equiparable a trabajar con moléculas en individuos.

CONCLUSION

En este trabajo hemos intentado hacer acopio de la mayor parte de la evidencia fósil de la evolución humana, así como del conocimiento aportado por la biología molecular para su aclaración. No obstante, es evidente que mucha información respecto a la evolución cultural misma del hombre ha sido dejada a un lado. No queremos decir que esto sea de menor importancia, pues en el hombre, como en pocas especies, la evolución cultural ha tenido un papel probablemente muy importante en la conformación de muchos de los aspectos que caracterizan a nuestra especie. Pero, ¿hasta qué punto o en qué momento la cultura afectó a la evolución biológica de nuestra especie? No podemos saberlo con certeza, pero ciertamente estas cuestiones merecen un análisis aparte.

Con respecto a la filogenia humana, la visión actual no es del todo satisfactoria. Es cierto, se ha avanzado mucho, y no es necesario decir que la evidencia es abrumadora respecto a la que se tenía por ejemplo hace veinte años. Sin embargo, con todo, las relaciones filogenéticas entre especies fósiles de homínidos no son del todo claras. La evidencia molecular indica que los monos antropomorfos son especies emparentadas evolutivamente al hombre en un grado similar al deducido a partir de la anatomía, por ejemplo. Es obvio decir que el alcance de la biología molecular con los fósiles es nula.

Otros aspectos críticos tales como el conocimiento de los tiempos de divergencia, y otros aún más importantes, como la

determinación de las relaciones ancestro-descendiente en los homínidos, no son aún aclaradas: ¿Tenemos entre los fósiles conocidos al ancestro de *Homo* o aún no lo conocemos?

Los paleoantropólogos están reexaminando el material e interpretándolo a la luz de nuevas teorías. Por ejemplo, ¿ha sido la evolución humana gradual?, ¿existen tendencias evolutivas (v. gr. incremento en la talla o en el volumen cerebral) reconocibles en la evolución humana? Según la síntesis moderna de la evolución, sí, mas si éstas existieran, no se han producido gradualmente, en opinión de la Teoría del Equilibrio Puntuado propuesta por Eldredge y Gould (ver Eldredge & Tattersall 1986, Gould 1987a, b, c).

El punto de vista neodarwinista sobre la evolución de linajes durante largos periodos de tiempo, es que gran proporción del cambio está dado por anagénesis (evolución progresiva y gradual de una característica en un segmento de un linaje evolutivo), y las discontinuidades morfológicas entre las líneas ancestro- descendientes, se deben a imperfecciones en el registro fósil. Por otra parte, la Teoría Puntualista hace énfasis en la evidencia encontrada en el registro fósil, es decir, que muchos linajes evolutivos no presentan cambios morfológicos durante prolongados periodos de tiempo, y cuando aparecen especies o líneas descendientes, éstas presentan cambios abruptos con respecto al ancestro, sin existir entonces formas intermedias. En resumen, la Teoría del Equilibrio Puntuado propone que en la evolución las especies presentan periodos prolongados de estasis, y que ésta se encuentra puntuada por periodos de cambios rápidos a nuevas morfologías. Para explicar estos cambios rápidos, ellos se han apoyado en el modelo de especiación peripátrica de Mayr (cambios génicos rápidos en colonias aisladas de una especie, a través del principio del fundador (es decir, deriva génica)), con la cual una colonia fundadora alcanza el status de especie al adquirir mecanismos de aislamiento reproductivo; una expansión posterior en su distribución la hace detectable en el registro fósil. De esta manera, el componente principal de cambio durante la evolución ocurre, según esta teoría, durante la especiación. Una objeción importante a esta teoría es que no necesariamente la especiación produce cambios morfológicos; y otra es que requiere explicar la estasis.

Las tendencias morfológicas a largo plazo, las que observamos, (inclusive en la evolución humana) no son debidas entonces a cambios anagénéticos en los linajes, sino más bien a la



selección de especies: pueden establecerse tendencias evolutivas en la morfología dentro de los clados (bifurcación de los linajes) a través de diferencias en las tasas de especiación y extinción entre ellos; aun si la dirección del cambio morfológico varía al azar con respecto a la tendencia (ver figura):

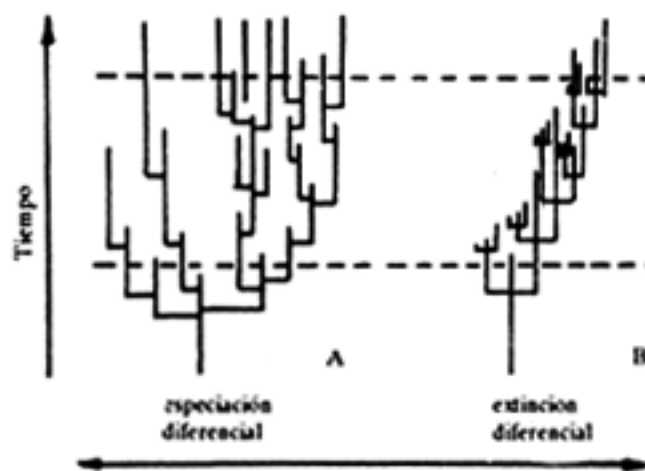


Figura 13. Tendencias evolutivas a partir de selección de especies en dos clados. (A) A través de especiación diferencial donde las especies de la derecha tienen tasas de especiación mayores (v. gr. tamaño mayor), y (B) a través de extinción diferencial donde las especies originan, por ejemplo, tanto especies grandes como pequeñas, pero las especies grandes sobreviven por más tiempo (geológico).

Estos aspectos planteados por la Teoría del Equilibrio Puntuado y la selección de especies tienen mucho que ver con la evolución humana, ya que ésta puede ser explicada según los argumentos tratados anteriormente (ver Gould 1987a, b, c). En cierta forma, la evolución humana ha ocurrido a lo largo de un tiempo relativamente corto desde el punto de vista geológico, y en otra, existen discontinuidades morfológicas entre las especies de homínidos fósiles encontrados a la fecha con respecto a ciertas características (v. gr. capacidad craneal, bipedalismo). Algunos paleoantropólogos están actualmente apoyando con evidencias la Teoría del Equilibrio Puntuado (ver Lewin 1987).

Además, Gould (1987a, b, c) propone que el mecanismo de selección de especies puede ser aplicado en el caso de la evolución humana: después de una radiación de homínidos en los últimos 5 millones de años, sólo un linaje ha sobrevivido (*Homo sapiens*) a través de especiación y/o extinción diferencial (?). La topología de la evolución, según esta visión, no es pues la abstracción de la "escalera" gradual por donde los linajes "ascienden", sino un "arbusto" enmarañado donde las ramificaciones conducen a "yemas" (las especies) que se extinguen o sobreviven; en el caso de la evolución humana, la única yema es *Homo sapiens*. Paradójicamente, dice Gould, la visión gradualista sólo puede aplicarse a linajes poco "exitosos" (como muchas formas vivientes actualmente) como el del hombre, pero no los hay para linajes exitosos como el de los antílopes, el de los roedores, el de los murciélagos, entre otros.

Desde el punto de vista de la genética de poblaciones la evolución humana no requiere de la explicación puntualista, ya que si supusiéramos que todo el cambio fenotípico (por ejemplo en capacidad craneal) ocurrido de *H. erectus* a *H. sapiens* (donde es más evidente el "salto", de 900 cm³ a 1400 cm³ respectivamente) fue dado sólo por mutación a una tasa similar a la observada en *Drosophila pseudoobscura* (8 x 10⁻⁴), el cambio se daría en aproximadamente 540 generaciones. Este resultado indica que tal cambio podría ocurrir en menos de 30 000 años, lo que es ciertamente un instante en el registro fósil. Esto muestra claramente que los mecanismos microevolutivos (selección, deriva, mutación, migración) son compatibles tanto con el

puntuacionismo como con el gradualismo (véase Stebbins & Ayala 1981).

La selección de especies, por otra parte, parece ser una explicación poco adecuada para la evolución humana. Por ejemplo, sería necesario encontrar evidencia de que la especie ancestral persiste simpátricamente con la especie descendiente modificada (ver Futuyma 1986 para la argumentación); en el caso de los homínidos hubo al parecer contemporaneidad y probablemente simpatria entre algunas especies; pero no sabemos si hablamos de ancestros y descendientes. Por ejemplo en el caso de *A. boisei* y *H. habilis* se supone que fueron simpátricos, no obstante, se cree que *A. boisei* es un homínido especializado y difícilmente puede ser ubicado como ancestro de *Homo*.

Probablemente el acuerdo sobre que teoría explica mejor la evolución humana (y de otros grupos) no llegue nunca; pero esto no es motivo de preocupación ya que esta discusión al seno de la biología evolutiva no ha hecho más que enriquecerla y estimular el trabajo científico en esta disciplina.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a Luis Eguiarte F. por la revisión del manuscrito y a Sonia Careaga O. por la ayuda brindada en la elaboración de este trabajo. ⊕

LITERATURA CITADA

Alberts, B., Bray, D., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K. & Watson, J. D. 1983. *Molecular biology of the cell*. Garland Publish. Inc. New York.

Britten, R. J. 1986. Rates of DNA sequence evolution differ between taxonomic groups. *Science* 231:1393-1398.

Cann, R. L., Stoneking, M. & Wilson A. C. 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325:31-36.

Darwin, C. R. 1871. *The descent of Man, and Selection in relation to sex*. John Murray, London.

Delson, E. 1986. Human phylogeny revised again. *Nature* 322: 496-497.

Eldredge, N. & Tattersall, I. 1986. *Los mitos de la evolución humana*. Fondo de Cultura Económica, México.

Ferris, S. D., Wilson, A. C. & Brown, W. M. 1981. Evolutionary tree for apes and humans based on cleavage maps of mitochondrial DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 78: 2432-2436.

Futuyma, D. J. 1986. *Evolutionary biology*. Sinauer Inc. Publish., Mass.

Gould, S. J. 1980. Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology* 61(1): 119-130.

Gould, S. J. 1982. *The Panda's thumb*. W. W. Norton & Co. N.Y.

Gould, S. J. 1983. *Hen's teeth and horses toes*. W. W. Norton Co. N.Y.



Gould, S. J. 1987a. Life's little joke. *Natural History* 96(4): 16-25.

Gould, S. J. 1987b. Empire of the apes. *Natural History* 96(5): 20-25.

Gould, S. J. 1987c. Bushes all the way down. *Natural History* 96(6): 12-19.

Johanson, D. C. & White, T. D. 1979. A systematic assessment of early African hominids. *Science* 203: 321-330.

Lewin, R. 1987. The earliest "humans" were more like apes. *Science* 236: 1061-1063.

Nci, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York.

Pilbeam, D. 1984. The descent of hominoids and hominids. *Scientific American* 250 (3): 60-69.

Reader, J. 1982. *Eslabones Perdidos*. Fondo Educativo Interamericano México.

Stebbins, L. G. & Ayala F. J. 1981. Is a new evolutionary synthesis necessary? *Science* 213: 967-971.

Walker, A. & Leakey, R. E. 1978. Los homínidos de Turkana. *Investigación y Ciencia (Sci. Am.)* No. 25.

Walker, A., Leakey, R. E., Harris, J. M. & Brown F. H. 1986. 2.5-Myr *Australopithecus boisei* from west of Lake Turkana, Kenya. *Nature* 322: 517-522.

Washburn, S. L. 1978. The evolution of man. *Scientific American* 239 (3): 146-154.

Wilson, A. C. 1985. The molecular basis of evolution. *Scientific American* 12: 164-173.