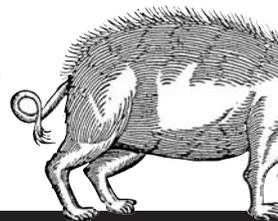




# Registro fósil y evolución de homínidos



Desde el punto de vista de la biología moderna, los seres humanos somos la única especie viviente (*Homo sapiens*) de la subfamilia Homininae, al interior de la cual también se reconocen dos géneros más, *Ardipithecus* y *Australopithecus*, ambos con varias especies que, al igual que las especies extintas del género *Homo*, existieron y desaparecieron en el transcurso de los últimos cuatro millones de años. Todas las especies de estos tres géneros son llamadas homínidos de manera informal por la subfamilia a la que se asignan. Como grupo biológico y desde un punto de vista filogenético, nuestros parientes vivos más cercanos son las dos especies de chimpancés que se conocen, luego los gorilas, seguidos de los orangutanes, todos ellos simios que constituyen la familia Pongidae. Las clasificaciones que se basan en análisis cladísticos cuestionan este esquema y postulan que la familia Hominidae está constituida por humanos, gorilas y chimpancés, dejando solos a los orangutanes en la familia Pongidae. En cualquiera de los dos casos, homínidos y póngidos se unen con los gibones (familia Hylobatidae) para formar la superfamilia Hominoidea y, junto con otras veinte familias de simios y prosimios, integran el orden Primates.

El término primates fue propuesto por Linneo en el siglo XVIII, cuando los naturalistas consideraban que los humanos y sus parientes más cercanos

representábamos a los “primeros” en la escala zoológica por ser los “más desarrollados” o “complejos” del mundo animal. Con el mismo criterio, los mamíferos no primates se integraron en el grupo llamado Secundates y el resto de los animales vertebrados en los Terciates. Actualmente, el nombre de primates en su sentido original nos queda grande, ya que se ha demostrado que poseemos rasgos que se pueden considerar primitivos dado que son idénticos a los que presentan, o presentaban, los grupos de mamíferos más antiguos. También sabemos que otros tipos de mamíferos, como los mamíferos marinos, han sufrido muchas más modificaciones evolutivas a pesar de que su origen es más reciente.

Como monos que somos, los humanos compartimos con los otros primates el mismo patrón anatómico, la misma fisiología, muchos rasgos en nuestra conducta y el mismo tipo de desarrollo, entre otras características. Incluso sabemos que por lo menos 99% de nuestros genes son idénticos a los del chimpancé. Nuestro tipo de vida conserva características que fueron adaptaciones a la vida arborícola y que en la mayoría de los primates son las que han provocado el desarrollo de las principales características de este orden. Así, las modificaciones en el cráneo a expensas del olfato y el oído favorecen la visión estereoscópica, mientras que las largas extremidades anteriores,

los cinco dedos en cada mano y pie, una clavícula grande, la disposición de los músculos pectorales y las articulaciones que hay entre el radio, la ulna y el húmero, son adaptaciones que permiten una amplia variedad de movimientos de los brazos y que facilitaron la vida en los árboles.

Las características propias de nuestra especie nos han permitido alimentarnos de casi cualquier cosa, establecer el lenguaje como medio de comunicación, desarrollar una vida social muy compleja, alcanzar un gran tamaño poblacional y colonizar prácticamente todas las regiones de la Tierra. Para ello algunos de los rasgos de la especie humana se han modificado a lo largo de su evolución a tal grado, que actualmente todavía nos llegamos a jactar, como lo hicieron Linneo y sus contemporáneos, y casi todos nuestros predecesores —y aún lo hacen nuestros contemporáneos—, de ser la especie más perfecta, compleja y evolucionada que existe sobre la Tierra. Por estas razones, entre otras más, los procesos que provocaron el origen y la evolución del linaje del hombre han representado desde siglos pasados uno de los temas científicos y filosóficos más estudiados y discutidos.

Para analizar la evolución humana se han utilizado diferentes fuentes de información aportada por el registro fósil, la anatomía comparada, la biología molecular, la genética, la biología



Francisco Sour Tovar y Sara Alicia Quiroz Barroso

del desarrollo, el estudio de la conducta animal y otras áreas de la biología moderna y de la antropología. Esa información se enriquece con los avances científicos y, por ejemplo, ahora contamos con técnicas moleculares que permiten analizar las diferencias y similitudes genéticas o cromosómicas que presentamos con respecto de los demás primates y otros animales no tan cercanos y así inferir la velocidad a la que se han alcanzado estas diferencias e incluso postular teorías sobre el origen geográfico de nuestra especie.

La información sobre homínidos que proviene del registro fósil es, de todas, la fuente más confiable y rica en datos para conocer con detalle los eventos que han marcado la historia evolutiva de nuestra especie, no solo por los restos fosilizados sino también porque permite comprender los escenarios paleoecológicos y paleoambientales en que ocurrió su evolución.

### Homínidos y otros hominoideos

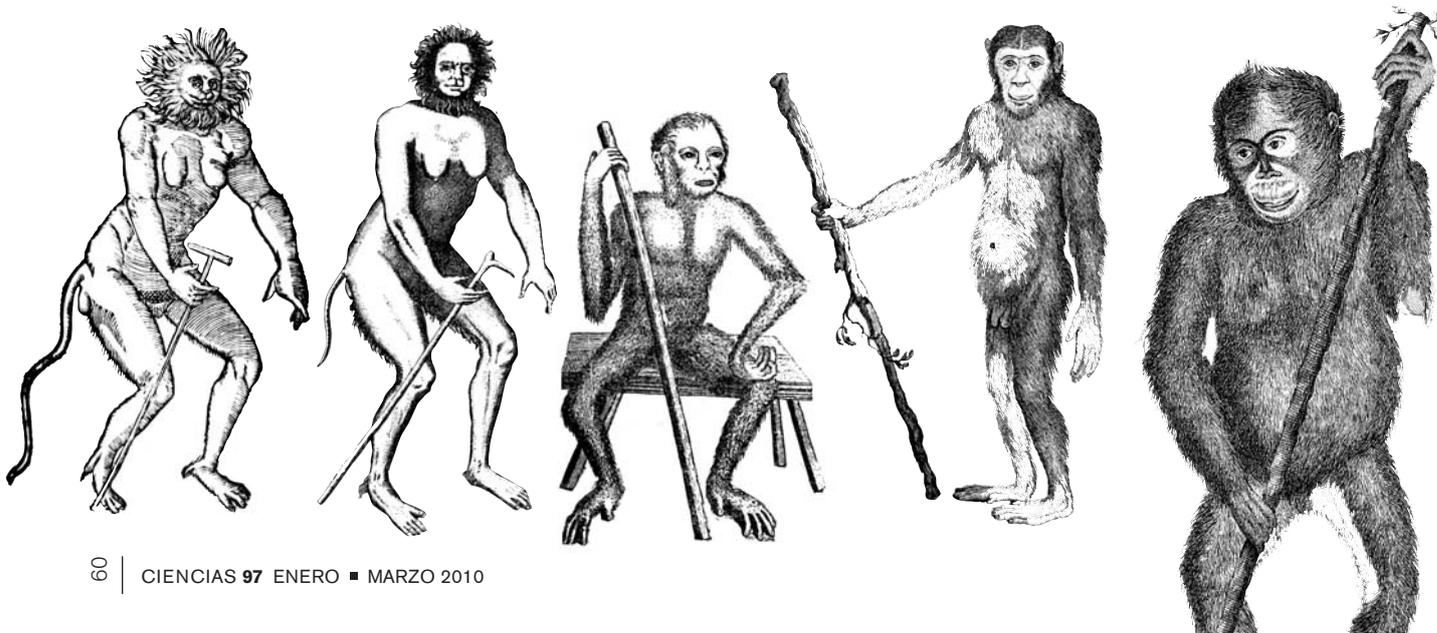
Como ya se mencionó, en tiempos no muy lejanos se consideraba que, dentro de los primates, la familia Homínidae agrupaba chimpancés, gorilas, orangutanes y al ser humano, al cual

separaba en la subfamilia Homininae, mientras los otros monos quedaban en la subfamilia Pongidae, clasificación que habrá de cambiar ahora que sabemos, gracias a la genética molecular, que los humanos y el chimpancé (género *Pan*) compartimos un ancestro común e independiente del resto de los hominoideos. Este hecho también establece que los homínidos (subfamilia Homininae) son todas aquellas especies que conforman el linaje evolutivo que diverge del chimpancé a partir de un posible ancestro común y que culmina con la aparición de nuestra especie. Tal divergencia se reconoce principalmente en la evolución de varios rasgos morfológicos a lo largo de la historia de nuestro linaje, entre los que sobresalen aquellos en la pelvis y las extremidades inferiores ligados al bipedalismo, la pérdida de adaptaciones para la vida arbórea en extremidades anteriores y manos, y el engrosamiento del esmalte dental. Los cambios en el tamaño corporal y el cerebro en sus proporciones relativas, así como la reducción en el tamaño de los caninos, son también caracteres morfológicos que permiten determinar o identificar a los diferentes géneros y especies que componen nuestro linaje.

### Los primeros homínidos

*Ardipithecus ramidus*. Encontrado en rocas del Plioceno de una edad de 4.39 millones de años, representa hasta el momento el género y el registro fósil más antiguo de un homínido. El hallazgo ocurrió entre 1992 y 1993 a lo largo de varias expediciones dirigidas principalmente por Tim White, en la región de Middle Wash, Etiopía. En fechas más recientes se han encontrado, en diversas localidades del Este de África, los restos parciales de por lo menos 36 individuos. El primer hallazgo consistió en una serie de piezas dentales asociadas a un fragmento mandibular, una pelvis, los huesos de manos y pies y la parte basal de dos cráneos. La forma en v de la mandíbula y los caninos semejantes en sus dimensiones a la de los incisivos, y poco desarrollados en comparación con los de monos no homínidos como chimpancés y gorilas, que son grandes y triangulares, fue la base para que de inmediato fueran asignados a homínidos.

*Ardipithecus* se distingue de otros homínidos por presentar unos caninos relativamente grandes con respecto de los premolares y molares (en los humanos modernos, nuestros caninos son



casi de la misma altura que nuestros incisivos y demás piezas dentales), y una cubierta de esmalte relativamente delgada, similar a la de los chimpancés. El tamaño de estos organismos se ha comparado con el de un chimpancé hembra y, por el corto tamaño y la forma de las bases del cráneo encontradas, se ha inferido que la inserción del *foramen magnum* debió de estar en una región anterior. Este rasgo, y la forma de los huesos de piernas y brazos, indican sin duda que los individuos de esta especie eran capaces de mantenerse erguidos y caminar sobre sus piernas sin ayuda de las manos, característica distintiva en el linaje del género *Homo* y por la cual *Ardipithecus ramidus* se postuló como un representante del linaje humano.

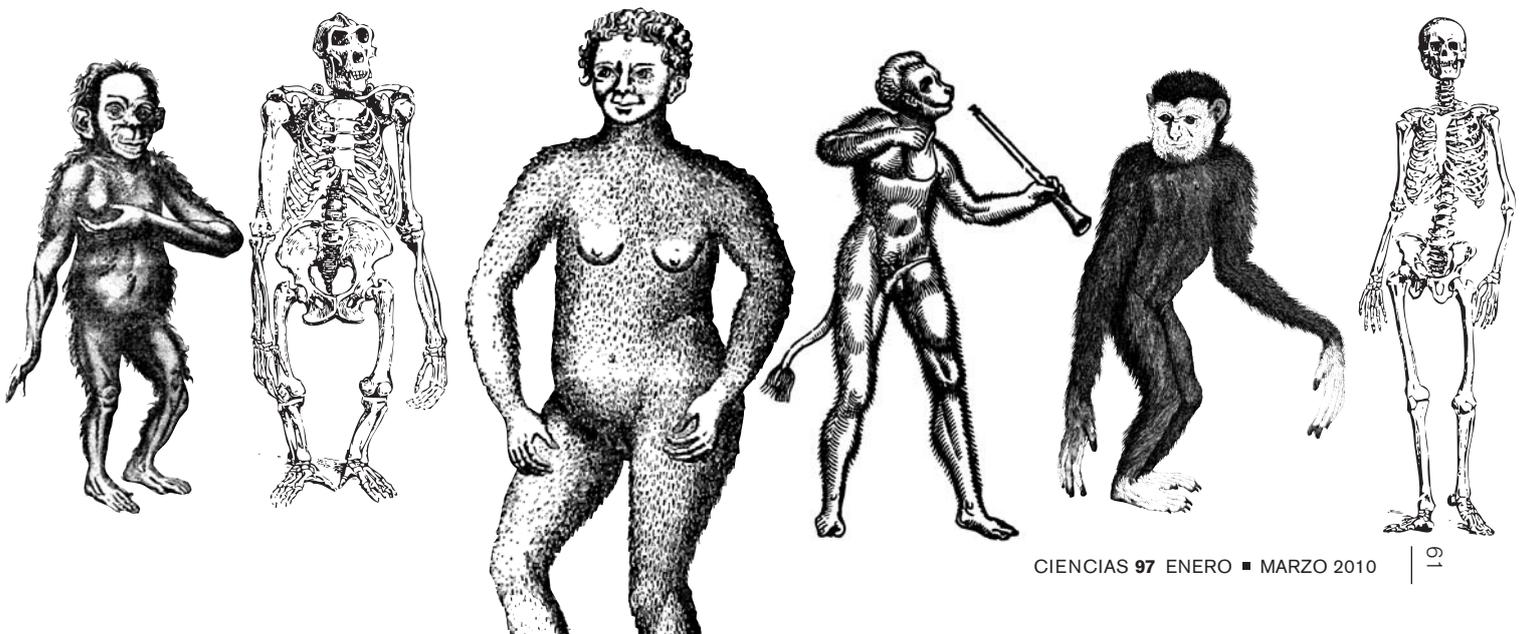
*Ardipithecus ramidus* se considera la especie más antigua en el linaje humano, por lo que representa una fuente de información muy valiosa para la interpretación de varios de los procesos o eventos evolutivos relacionados con los rasgos del grupo y permite establecer cuáles de estos son ancestrales y cuáles son derivados. Uno de los ejemplos más importantes se refiere al desarrollo del bipedalismo y de la posición erecta, cuyas adaptaciones corres-

pondientes fueron consideradas durante mucho tiempo como resultado de un seguimiento adaptativo de los homínidos al cambio climático y ambiental que se ha dado desde el Plioceno hasta el Reciente y que ha provocado un desarrollo paulatino de los pastizales y sabanas africanas a expensas de una disminución en la extensión de los bosques tropicales. Bajo este esquema se planteó que la disminución de los bosques forzó paulatinamente a los homínidos a dejar el hábito arbóreo y favoreció el desarrollo de las características propias para el desplazamiento terrestre. Actualmente no se ha rechazado en su totalidad tales ideas, pero con la interpretación y reconstrucción de las condiciones ambientales en que se desarrollaron y existieron las poblaciones de cada una de las especies de homínidos conocidas han surgido teorías alternativas.

Resulta importante saber que las poblaciones de *Ardipithecus ramidus* vivían en ambientes de sabana similares a los existentes en diversas regiones del África actual, en donde se desarrollan pequeños manchones de árboles tropicales caducifolios acompañados de higueras y palmas con tamaños de alrededor de veinte metros.

En estos ambientes las lluvias no son abundantes y las pequeñas selvas subsisten principalmente gracias a la presencia de acuíferos. Allí, *Ardipithecus*, que se cree fue más omnívoro de lo que son chimpancés y gorilas, desarrolló una dieta basada en frutas, nueces y tubérculos, y la complementó con insectos, huevos y animales pequeños; para ello se desplazaba de un manchón de bosque tropical hacia otro cruzando, con su caminar bípedo, las sabanas que los separaban. Las adaptaciones a este tipo de locomoción se presentan en todos los individuos que se han encontrado y cuyo registro fósil se acumuló en un periodo de no más de 100 000 años; este dato señala que no fue forzosamente un cambio ambiental paulatino la fuerza de selección que moldeó el bipedalismo; la capacidad en ciertos individuos de poder desplazarse erectos y andar por espacios abiertos para poder visitar los pequeños bosques y conseguir alimento pudo ser el carácter que la selección natural favoreció y fijó en la población en un periodo de tiempo relativamente corto.

Es importante mencionar que en la misma región etíope en donde se han encontrado los restos de *Ardipithecus* se han colectado piezas dentales y huesos





largos de seis millones de años de otro primate que ha sido llamado *Orrorin tugenensis*. Podría representar el registro más antiguo de un homínido y algunos investigadores lo han asignado a el género *Ardipithecus*. *Orrorin* se caracterizó principalmente por presentar una capa de esmalte muy fina en su dentadura, parecida a la de primates frugívoros; su tamaño era similar al de *Ardipithecus* y se ha inferido, por la forma de su fémur, que tenía una posición bípeda. Esta interpretación no es del todo confiable y persiste la discusión sobre la posición taxonómica de esta especie, ya que para algunos investigadores que defienden la denominación original de *Orrorin tugenensis*, bien podría representar la forma ancestral que da origen a los linajes de *Homo* y *Pan*. La idea de un ancestro común para los linajes del hombre y el chimpancé, a pesar de ser antigua y estar apoyada en estudios moleculares y genéticos recientes, no ha sido documentada por el registro fósil. Aquí, *Orrorin tugenensis* podría representar la prueba de ello e indicaría que tal ancestro tuvo una apariencia más similar a la del chimpancé moderno que a la de un humano, pero diferenciándose del primero sobre todo en la posición erecta del cuerpo.

#### El género *Australopithecus*

El registro fósil indica que hace poco más de cuatro millones de años aparece en África un nuevo grupo de homínidos conocidos como australopitecinos. Poseen rasgos que denotan claramente su bipedalismo, pero con proporciones en su pelvis y en sus extremidades que les dan una apariencia todavía simiesca. Por ejemplo, sus piernas aún son cortas con relación al tamaño de sus brazos, rasgo que aunado a la forma del

torso señala que aún tenían algunos hábitos arborícolas. Al interior de este grupo existen diferentes especies, cada una con rasgos morfológicos propios y una distribución espacial y temporal determinada. Las especies más importantes del grupo que forman parte del linaje directo del hombre son *Australopithecus anamensis*, *A. afarensis* y *A. africanus*. Otras especies que representan ramificaciones independientes de la línea filética que lleva a *Homo* son *A. boisei* y *A. robustus*.

*Australopithecus anamensis*. Los primeros restos de individuos de esta especie se encontraron en 1995 en dos estratos diferentes de una secuencia que se hallan en la costa oeste del lago Turkana, en Kenia. El estrato inferior fue datado radiométricamente en 4.17-4.12 millones de años y el superior en 4.1-3.9 millones años. Meave Leakey (segunda esposa del reconocido paleoantropólogo Louis Leakey) y su equipo, analizaron el material y propusieron la especie diferenciándola de otros australopitecinos, principalmente de *A. afarensis*, con quien guarda mucha similitud por el tamaño y peso corporal, la raíz de los caninos superiores —de mayor tamaño— y que están inclinados posteriormente, los molares superiores, inclinados hacia la región lingual, y los inferiores, inclinados hacia la región bucal y con sínfisis mandibular retraída. Para muchos paleoantropólogos, sólo la diferencia de tamaños es un rasgo significativo, ya que las características dentarias y mandibulares de *Australopithecus anamensis* pueden representar grados de variabilidad que es posible encontrar en especímenes de *A. afarensis*. Independientemente de las discusiones, el material referido a *A. anamensis* representa a homínidos completamente bípedos, lo que se infiere por el tipo de tibia y



halux (hueso del primer dedo del pie) encontrados.

*Australopithecus afarensis*. Es la especie más famosa de los australopitécidos. Los primeros hallazgos los hizo en 1967 el francés Maurice Taieb en la región de El Afar, en el noreste de Etiopía. Posteriormente, entre 1973 y 1975, varias expediciones colectaron en diversas localidades de la misma región más de 250 restos con edades de alrededor de tres millones de años, que se cree pertenecieron al menos a 35 individuos y que, en aquél tiempo, simplemente fueron descritos como pertenecientes a homínidos. Entre esos restos destaca la presencia de un grupo de individuos de diferentes edades llamado “la familia”, ejemplo de la abundancia de restos fósiles del grupo y en parte la causa de la fama de la especie. Sin embargo, gran parte de esta fama se debe al hallazgo del esqueleto casi completo del espécimen conocido como Lucy, encontrado en 1985 por el equipo de Donald Johanson en Etiopía, en rocas con una edad de 3.18 millones de años y que fue considerado,

principalmente por la morfología de la cintura pélvica y la posición del foramen occipital, como uno de los primeros fósiles que demuestran que en nuestro linaje el desarrollo del bipedalismo fue un evento previo al desarrollo de los grandes cerebros. El bipedalismo de la especie se comprobó también con el hallazgo de la famosa secuencia de huellas de Laetoli, dejadas sobre una ceniza volcánica datada radiométricamente en 3.6 millones de años que, en aquél tiempo, era un suelo suave y ahora está litificada. En ella se observa el caminar bípedo de dos individuos, un adulto acompañado de otro juvenil, que primero se desplaza en paralelo y después empieza a caminar sobre las huellas del mayor. Varias localidades contemporáneas al sustrato de la secuencia poseen restos de *A. afarensis*.

Los ejemplares de *A. afarensis* sólo se han encontrado en el este de África, en sedimentos con edades de 4 a 2.5 millones de años. A partir de ellos se infiere que la altura de los individuos adultos variaba entre 1 y 1.5 metros, el volumen cerebral entre 400 y 500 centímetros cúbicos, la frente era baja y plana, la cara pronunciada, los arcos supraciliares prominentes, los incisivos y caninos relativamente gran-

des, con un espacio claro entre incisivos y caninos superiores y los molares de tamaño moderado. A pesar de su apariencia, todavía similar a la de un chimpancé, sobre todo en la forma de la mandíbula, el delgado grosor del esmalte dental y un cerebro apenas ligeramente mayor, la proporción en el tamaño de las extremidades ya es más parecida a la humana.

*Australopithecus africanus*. El primer resto fósil de esta especie —y también del género— es el famoso cráneo conocido como “el niño de Taung”, encontrado en 1925 por Raymond Dart en una cantera de rocas calcáreas que eran explotadas para la obtención de cemento y cal en Sudáfrica. Dart acuñó el nombre genérico de *Australopithecus*, que significa “simio o mono austral”, y lo empleó para describir su hallazgo en una publicación que desató más controversias que festejos, sobre todo porque en ese momento se discutían y aceptaban gustosamente las implicaciones que los hallazgos del falsificado “Hombre de Pilttdown” y del hombre de Pekín tenían sobre el origen del hombre —recibidos como la gran noticia y sobrevalorados porque apoyaban las ideas reinantes acerca del origen humano en el hemisferio norte. Pese a lo anterior, la búsqueda de





más restos en Sudafrica se amplió y dio muchos resultados, entre ellos los de Sterkfontein, varios cráneos y moldes endocraneales que reproducen la morfología externa del cerebro, y una pelvis articulada en parte a la columna vertebral, lo que es una evidencia del bipedalismo y la posición erecta del australopitécido.

El registro fósil de *A. africanus* indica que sus poblaciones se distribuyeron principalmente en el sur de África. Los ejemplares que se han encontrado van de 3 a 2.3 millones de años, sus características indican que la talla de los individuos era entre 1.10 y 1.40 metros, y que poseían una capacidad craneal de 400 a 500 centímetros cúbicos, dimensiones similares a las de *Australopithecus afarensis*, de quien se diferencia por poseer una frente alta, cara relativamente corta, arcos supraciliares menos prominentes, incisivos y caninos pequeños, por carecer de un espacio entre incisivos y caninos superiores y presentar molares grandes. En *A. africanus* el cráneo es más redondeado y las extremidades anteriores son relativamente más largas, lo que da una apariencia menos simiesca que la de *A. afarensis*. Para varios autores estas dos especies son variedades de una sola, y sus diferencias se deben a la distribución geográfica —aunque existe controversia sobre el tema. Algo notable

es que ambos grupos llegan a coexistir durante cerca de 500 000 años, y no es claro si una da origen a otra por un proceso gradualista o por eventos de especiación geográfica en periodos muy cortos de tiempo.

*Australopithecus boisei* y *Australopithecus robustus* son dos especies que no se incluyen en la línea filética que lleva a *Homo*, pero son formas que permiten inferir y demostrar que a lo largo de la historia de los homínidos han ocurrido diversos eventos de especiación y con ellos la existencia de especies que ocuparon nichos o ambientes alternos, áreas geográficas determinadas o que existieron en periodos de tiempo diferentes a los de la existencia de especies con las que pudieron competir. Por ejemplo, *A. boisei* vivió en el este de África entre 2.6 y 1.2 millones de años atrás, llegando a coexistir con *A. afarensis* por cerca de 300 000 años, con *Homo habilis* alrededor de 900 000 años y con *Homo erectus* por cerca de 100 000 años. Esta coexistencia temporal fue posible debido a las diferencias que tuvieron en el hábitat que ocuparon, ambientes posiblemente boscosos para *A. boisei* y zonas de estepas o de bosques menos densos para *A. afarensis*, *Homo habilis* y *H. erectus*.

*Australopithecus boisei* alcanzó tallas de cerca de 1.5 metros, tenía una capacidad craneal de 410 a 530 centímetros

cúbicos, una cresta sagital muy prominente, la cara ancha, algo plana y muy larga; las mandíbulas eran muy gruesas y pesadas, sus incisivos y caninos pequeños y los molares y premolares muy grandes. En las poblaciones de este homínido es notable la existencia de un marcado dimorfismo sexual, ya que los machos llegan a ser hasta 1.3 veces más grandes que las hembras.

*Australopithecus robustus* medía entre 1.1 y 1.3 metros y tenía una capacidad craneal promedio de 530 centímetros cúbicos. Era ligeramente similar a *A. boisei*, pero su cresta sagital era más pequeña, la cara más ancha, algo plana y muy larga. Presentaba mandíbulas muy gruesas y pesadas, incisivos y caninos pequeños y molares y premolares muy grandes. Estos rasgos implican que la capacidad masticatoria de los individuos de esta especie fue extraordinaria, pudiendo comer prácticamente todo tipo de alimentos pero prin-





principalmente granos, tallos y otras partes vegetales a semejanza de como lo hacen los gorilas. Sus poblaciones ocuparon el sur de África entre hace 2 y 1 millón de años, y su desaparición se asocia al paulatino aumento en las poblaciones de *Homo habilis* y *Homo erectus*, con quienes llegó a coexistir.

### El género *Homo*

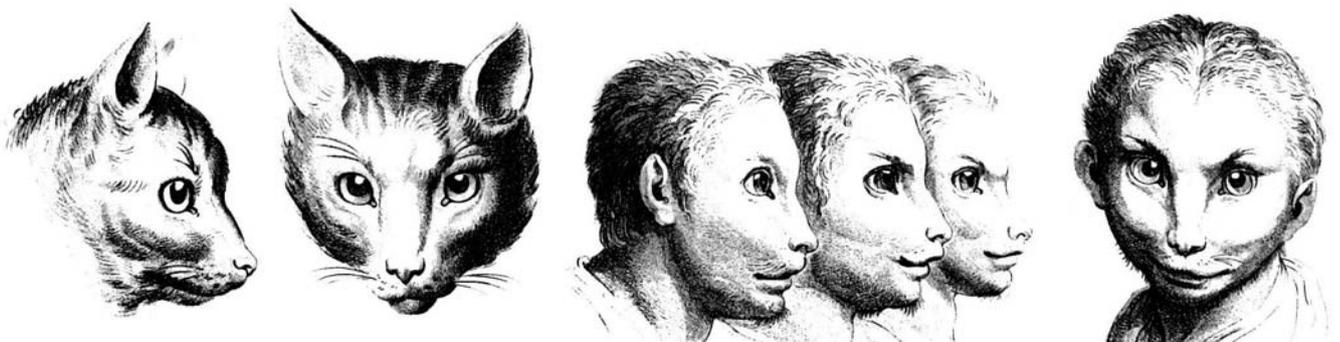
*Homo habilis*. Los hallazgos fósiles más antiguos de individuos del género *Homo* ocurrieron en 1960, en un yacimiento de la región de Olduvai, en Tanzania, con la participación protagónica de Mary Leakey, esposa de Richard Leakey, y consistieron en diversos fragmentos esqueléticos de al menos tres individuos que se hallaron asociados a diversas herramientas líticas y a restos fragmentados de varias especies de vertebrados. Se dedujo que las herramientas encontradas poseían caracte-

rísticas que sólo se podían atribuir a un homínido con la “habilidad” de manipular dos objetos al mismo tiempo, en este caso dos fragmentos de roca, golpeándolos con una técnica muy precisa, razón por la cual Louis S. R. Leakey, Phillip V. Tobias y John R. Napier nombraron a la especie *Homo habilis*. Posteriormente, con la localización de varios yacimientos en otras regiones africanas, algunos más antiguos y otros más recientes, y dada la gran similitud entre los conjuntos de herramientas, se planteó que la técnica de elaboración seguramente fue enseñada de un individuo a otro y transmitida de una población a otra.

Se reconocen dos tipos de poblaciones de *Homo habilis*: una de individuos de talla pequeña, que se extendió a lo largo del este y sur de África entre 2 y 1.6 millones de años atrás; poseían una altura de alrededor de un metro, capacidad craneal promedio de 575 centímetros cúbicos, cara corta, nariz prominente y delgada y, en comparación con australopitecinos, sus molares eran estrechos y pequeños. El segundo tipo de *H. habilis* se diferencia por su mayor talla, de hasta metro y medio de altura, mandíbulas muy fuertes y molares muy altos; vivió hace 2.5 y 1.6 millones de años antes del presente, es decir, aparece y se desarrolla 500 000 años antes que la variedad pequeña, pero restrin-

gen su distribución al este de África. Debido a que el registro fósil de sus primeros 500 000 años para el conjunto de la especie es muy escaso, y después es abundante hasta su extinción, se deduce que la radiación —poblacional y geográfica— de la especie fue un proceso lento y gradual; las diferencias morfológicas entre la población de individuos pequeños y la de grandes indican ambientes y hábitos alimentarios distintos.

*Homo erectus*. El hallazgo de los primeros fósiles de esta especie se envuelve en una serie de historias y anécdotas en las que diversos y reconocidos paleoantropólogos están involucrados. En 1895, diez años después de que Darwin publicara *La descendencia del hombre*, Eugene Dubois, tras tortuosos trámites para conseguir fondos económicos y llevar a cabo largas temporadas de excavación y búsqueda de restos fósiles en el sureste asiático y en Indonesia, presentó al mundo científico de la época el *Pithecanthropus erectus*, el hombre-mono erguido, especie cuya descripción se basó en un diente, una bóveda craneal y un fémur que encontró en la isla de Java. A pesar de no encontrarse asociados los tres restos, Dubois postuló que la morfología observada correspondía a un individuo de rasgos de simio y humano, y por ello lo considero un ser intermedio, un eslabón evolutivo.





La historia del segundo hallazgo de fósiles de *Homo erectus* inicia con el encuentro de un molar semejante al de los primates, entre muchas otras de las piezas que el naturalista alemán K. A. Haberes había comprado en una farmacia de algún puerto de China. Esto era posible, y lo es aún, porque en las droguerías tradicionales de Asia es común encontrar restos fósiles, en su mayoría piezas dentales de diversos vertebrados que son vendidos como dientes de dragón, por lo que se les atribuyen propiedades curativas y mágicas. El molar en cuestión, junto con muchas otras piezas, fueron estudiadas en 1903 por Max Schlosser, otro naturalista alemán, quién remarcó en la descripción que el famoso molar poseía características de simio y humano, y que ello implicaba que Asia era el lugar más adecuado para la búsqueda de los restos del antepasado del hombre.

Esta idea y muchos eventos paralelos propiciaron que se dieran diversas expediciones y trabajos de búsqueda de yacimientos fósiles en localidades chinas. Una de ellas, auspiciada por el Comité sueco de investigación en China, creado *ex profeso*, fue dirigida en 1921 por el sueco Johan G. Andersson y el austriaco Otto Zdansky; este último inició la búsqueda en la región de Chou K'ou Tien, muy cercana a Pekín. A la labor se unieron Andersson y Walter Granger, del Museo americano de

historia natural. En pocos días, con mucha ayuda de la gente del lugar, coleccionaron una amplia variedad de restos de vertebrados fósiles. Entre el material sobresalió el hallazgo de piezas de pedernal con evidentes rasgos de haber sido trabajadas. Esto alentó la búsqueda y generó el hallazgo de un molar con rasgos indudablemente humanos; posteriormente, en otras expediciones y temporadas de campo, se encontraron varias piezas dentales y fragmentos de una mandíbula y de un cráneo, que fueron descritos con el nombre de *Sinanthropus pekinensis*.

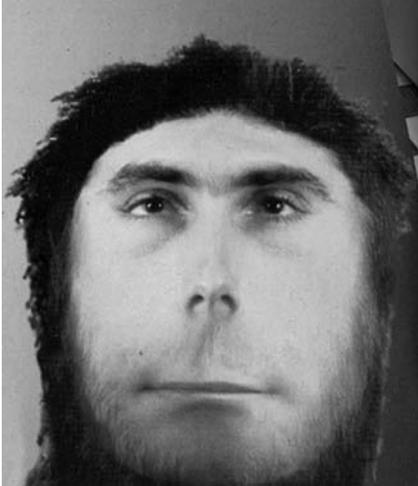
Actualmente, *Pithecanthropus erectus* y *Sinanthropus pekinensis* son asignados a *Homo erectus*, especie de la que se conocen poblaciones fósiles en África, Asia, Indonesia y seguramente Europa, con una antigüedad máxima de 1.8 millones y una mínima de posiblemente 100 000 años. Los individuos poseían una altura promedio de 1.40 metros pero llegaron a medir hasta 1.80 metros, y su capacidad craneal fue muy variable, de 750 a 1 250 centímetros cúbicos; en general su cara era achata, sus huesos largos y gruesos, el occipital grande y los arcos supraciliares prominentes. Esta descripción implica que en ciertas poblaciones de *Homo erectus* los individuos desarrollaron características muy similares a la del hombre moderno. También es notable que *H. erectus* es la primera especie

de nuestro linaje que sale de África y llega a todas aquellas regiones en donde se ha encontrado.

*Homo neanderthalensis*. El campo moderno de la paleoantropología comenzó a principios del siglo XIX con los descubrimientos del hombre de Neandertal. Los primeros fósiles fueron encontrados en Engis, Bélgica, en 1829 y en Forbes Quarry, Gibraltar, en 1848. Sin embargo no se reconoció el significado de estos dos descubrimientos hasta después de que se diera a conocer el esqueleto casi completo del famoso Neandertal 1, hallado en 1856 en una cueva cerca del valle del río Neander en la región de Düsseldorf, Alemania —de ahí que se bautizaran los restos como el “hombre de Neandertal”.

La abundancia de fósiles de esta especie en toda Europa continental, sus rasgos “primitivos”, la antigüedad que se infirió que tenían y su ausencia en las islas británicas, hicieron sentir or-





gulos a los europeos continentales de finales del siglo XIX, ya que con ello “probaban” —en un ambiente intelectual exaltado por la teoría de la evolución recién propuesta por Charles Darwin— que el origen del hombre había ocurrido en el continente.

Desde aquellos tiempos, y hasta el presente, los hallazgos de restos de neandertales son comunes y se tienen registros que indican que la especie surgió hace aproximadamente 120 000 años y se extinguió hace 30 000, un periodo caracterizado por una serie de glaciaciones, en donde los hielos del Ártico llegaban hasta el norte de España y cubrían gran parte de Norteamérica. A partir de todos los hallazgos se han hecho reconstrucciones de los individuos de la especie, por lo que se sabe que tenían una pelvis ancha, extremidades cortas, tórax amplio, cráneo alargado y amplio —con una capacidad craneal promedio de 1 500 centímetros

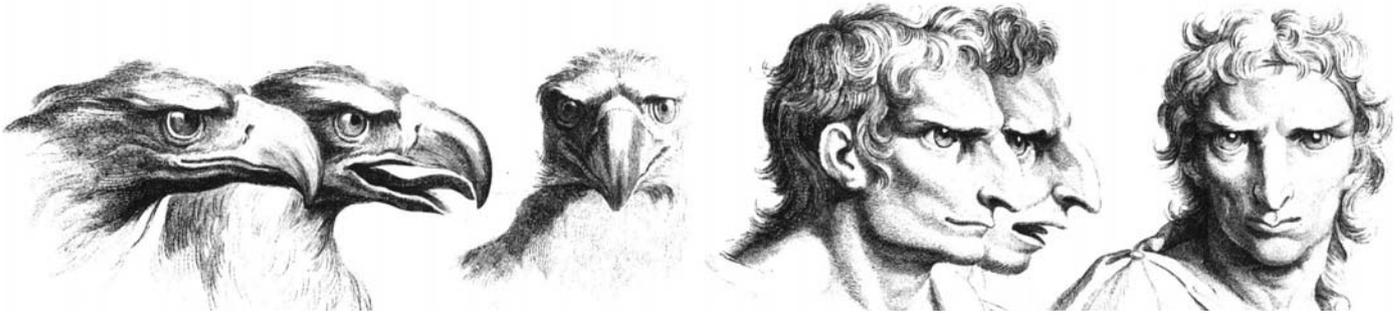
cúbicos, grande en comparación con la del hombre moderno—, los arcos supraciliares prominentes, la frente baja e inclinada, la cara prominente y las mandíbulas sin mentón. Al igual que los pobladores actuales del Ártico, eran de estatura baja, complexión robusta y nariz amplia con aletas prominentes, seguramente con muchos vasos sanguíneos que permitían calentar el aire antes de que llegara a los pulmones. En El Sidrón, yacimiento de 43 000 años de antigüedad ubicado en Asturias, España, se han tomado muestras que permiten reconocer el gen MCR1 de la pigmentación, cuya presencia indica que en vida el individuo debió ser rubio o pelirrojo, al igual que el gen FOXP2, asociado con el habla y el lenguaje, por lo que es posible pensar que los neandertales eran capaces de hablar tan bien como el humano moderno, con una estructura sintáctica y gramatical, utilizando un número limitado de palabras combinadas para crear un número ilimitado de frases. Sin embargo, existen muchos otros genes involucrados en el habla y el lenguaje no detectados aún en el genoma neandertal, por lo que todavía no puede concluirse nada al respecto.

Otro rasgo del grupo son las herramientas que utilizó y que fueron producidas usando piedras y martillos de percusión como huesos o madera. Es-

tas herramientas provienen del Paleolítico medio, de las culturas musteriense y chatelperroniense, esta última de carácter autóctono. Con una tecnología muy simple, pero efectiva, lograron elaborar cuchillos, raspadores y puntas de proyectil con un acabado muy fino. Estos logros, aunados a un mayor conocimiento de su registro fósil, han erradicado la idea errónea que se tuvo de ellos desde finales del siglo XIX hasta mediados del XX, cuando se les consideraba torpes y deformes. Ahora se afirma que los neandertales vivían en grupos organizados, de más de treinta miembros, que fueron cazadores hábiles, de gran inventiva ante situaciones adversas, especializados en la caza de renos y caballos. Sus grandes campamentos hacen suponer que los ocupaban durante varios meses, posiblemente para soportar las inclemencias del clima, por lo que eran semisedentarios, y desarrollaban actividades sociales complejas.

Así, por ejemplo, en los yacimientos de El Sidrón y Atapuerca en España, en Moula-Guercy y Combe Grenal, Francia, en Vindija y Kaprina, Croacia, y en la cueva de Guattari, en Italia, se han encontrado restos óseos con marcas de corte realizadas con herramientas de piedra, que han sido interpretados como evidencias de un canibalismo ritual. También se tiene evidencias de





que enterraban a sus muertos en actos ceremoniales, ya que los acostaban sobre lechos de piedras apoyando la cabeza en su antebrazo, y en sus manos colocaban un artefacto lítico, además de que los adornaban con flores y, debido a los restos de antorchas en las tumbas, se cree que usaban el fuego en sus ceremonias.

Las causas de la extinción de los neandertales es aún un enigma, pero las explicaciones que existen señalan, en general, que el cambio climático pudo ser determinante, al igual que la expansión de las poblaciones de *Homo sapiens*, cuyas técnicas de caza y adaptaciones a las nuevas condiciones ambientales, desarrolladas durante su evolución en Asia y África, pudieron ser los factores que provocaron el desplazamiento paulatino y la desaparición de los neandertales. Otra hipótesis se basa en la expansión de los cromañones, una variedad de *Homo sapiens* exclusiva de Europa, con la que convivieron en los últimos milenios de su vida como especie. Sin embargo persiste la duda, ya que numerosas pruebas arqueológicas demuestran que *Homo sapiens* y *Homo neanderthalensis* habitaron los mismos territorios en muchas regiones de Europa y Oriente Medio durante miles de años, e inclusive se cree que pudieron haberse dado hibridaciones entre las dos especies y que pudieron coexistir pacíficamente.

*Homo sapiens*. Como ya se mencionó, los primeros hallazgos de fósiles considerados como representantes del hombre moderno ocurrieron en Europa a lo largo del siglo XIX. Entre ellos, el de la cueva de Cro-Magnon en Francia, en 1868, provocó que tal nombre se hiciera extensivo a todos los *Homo sapiens* de esas poblaciones. Como ya se conocía parte del registro fósil de los neandertales, a los cromañones se les distinguió por presentar arcos supraorbitales mucho menos prominentes, cráneos más altos, cortos y redondeados, mandíbulas inferiores más cortas, un mentón más desarrollado, y un esqueleto

menos robusto con huesos púbicos en sus caderas, las cuales son idénticas a las del humano moderno. Además de las diferencias morfológicas, uno de los rasgos más característicos de los cromañones es la producción de grabados y esculturas que constituyeron parte de una expresión artística que comenzó a desarrollarse en Europa, cuyo esplendor se halla en techos y paredes de cuevas como las de Lascaux, en Francia, y Altamira, en España.

Del siglo XIX al presente, los descubrimientos de yacimientos con fósiles de *Homo sapiens* han sido muy abundantes y entre ellos sobresale el que se dio en 1997 en Herto, Etiopía, y que consta de tres cráneos y numerosas herramientas de piedra de hace casi 160 000 años. Es el registro más antiguo que se ha descubierto, y establece en África el lugar de origen de nuestra especie así como su ubicación en el tiempo. El origen del hombre moderno en el continente africano también es apoyado por el hallazgo de fósiles de otras localidades, como las cuevas Border y las de la desembocadura del río Klasies, en Sudáfrica, con edades de entre 100 000 y 70 000, y la Omo-Kibish, en Etiopía, que tiene depósitos fluviales de 130 000 años. Fuera de África, otros sitios que sobresalen por su antigüedad son los de Qafzeh y Skhul, en Israel, cuya datación ha sido estimada en 100 000 años, y los hallazgos





en China y Australia de fósiles de por lo menos 30 000 y 50 000 años, respectivamente, y que han sido utilizados para inferir las edades más antiguas en que *Homo sapiens* pudo llegar a esas regiones.

La información que han dado todos los hallazgos ha sido interpretada de distintas maneras, tratando de explicar cómo nuestra especie, a partir de su origen, llegó a diversificarse en las razas conocidas y a alcanzar su distribución actual. Dos teorías han sobresalido en esta discusión: la hipótesis multirregional, que plantea que los humanos modernos surgieron en varias partes del planeta a lo largo de los últimos 180 000 años, proceso en donde cada raza se deriva de un ancestro diferente; y la que sostiene que África es la cuna de la humanidad, y que *Homo sapiens*, ya como especie, se dispersa a partir de allí, coloniza la mayor parte del planeta, y en cada región evoluciona hacia las razas modernas como resultado de la influencia ambiental. La diferencia básica entre estas dos teorías reside en aceptar o no si cada raza humana deriva de una especie de homínidos diferentes o si todas derivan de una sola.

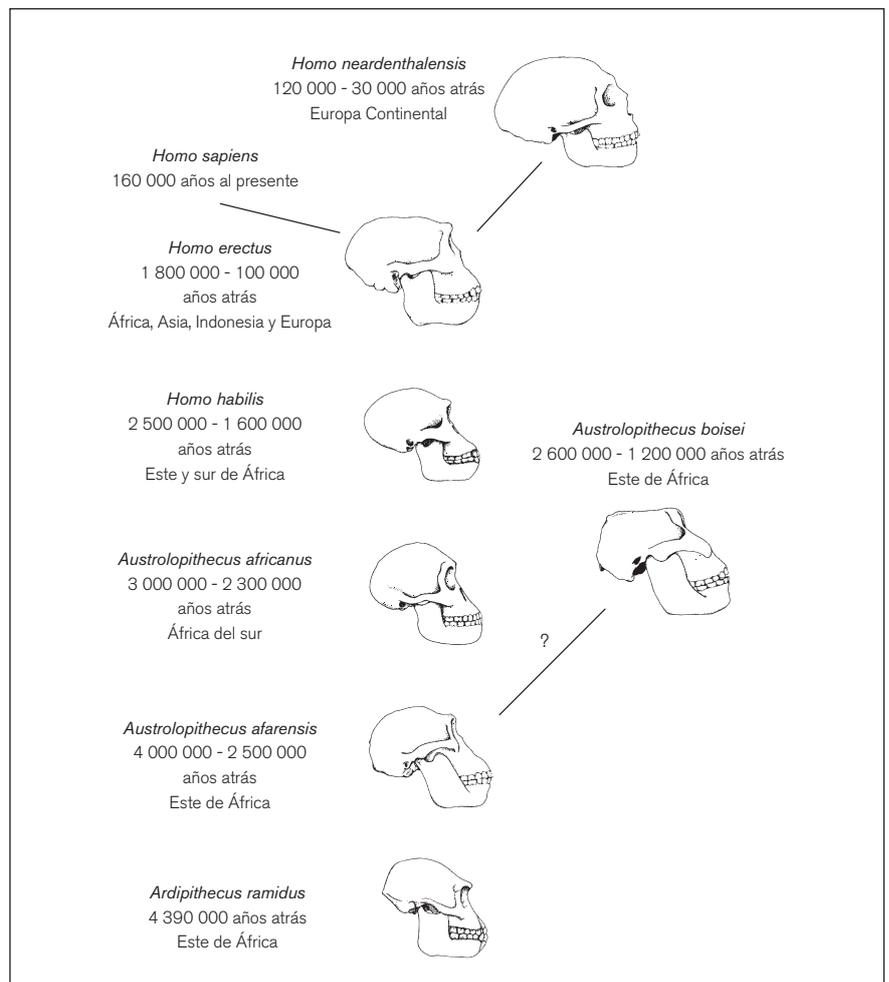
El hallazgo de Herto ofrece argumentos que respaldan totalmente la segunda hipótesis y, además, por esos fósiles contemporáneos de los de poblaciones de *Homo erectus* que vi-

vieron en la misma región, se confirma la idea de que esta especie es el ancestro inmediato de *Homo sapiens*. Siguiendo esta teoría, se puede decir que la dispersión del hombre moderno, desde África hacia el resto del mundo, ocurrió en un marco geográfico muy similar al presente, pero con una desaparición de conexiones terrestres a causa de las glaciaciones pleistocénicas. Se estima que los ancestros de las poblaciones europeas, asiáticas, americanas y australianas llegaron a sus respectivas regiones hace aproxima-

damente 60 000 años —aun cuando el registro fósil de humanos no es más antiguo de 50 000 años en Australia y de 30 000 en América—, tras lo cual el cambio ambiental y el posterior aislamiento geográfico fueron los responsables de la evolución de las llamadas razas humanas.

### La historia evolutiva de los homínidos

Cuando se publicó *El origen de las especies*, llamó la atención de paleontólogos y otros naturalistas de la época



**Figura 1.** Del lado izquierdo de la figura se esquematiza el perfil de los cráneos de las especies de homínidos que son aceptados como parte de la línea evolutiva que da origen al hombre moderno (*Homo sapiens*). Los dos cráneos del lado derecho son ejemplos de otras especies de la familia Hominidae que no forman parte de la línea filética *Ardipithecus ramidus* → *Homo sapiens*. Las fechas de existencia que se señalan para cada especie denotan que varias de ellas fueron el resultado de procesos de especiación y no producto de la transformación gradual de una especie en otra.



el que Darwin dedicara dos capítulos de su libro para tratar de explicar el por qué el registro fósil se observaba tan sesgado e incompleto. Darwin lo hizo tratando de justificar que los datos de la historia de la vida que brindaba el registro no era acorde con el modelo evolutivo gradualista que proponía en su teoría. Desde entonces se han desarrollado muchas discusiones sobre cuáles son los principales patrones que caracterizan la evolución orgánica y cómo enmarcarlos en el tiempo. En la actualidad la discusión persiste, pero se ha enriquecido por el hecho de conocer con más detalle y tener muchísimos más registros fósiles de prácticamente todos los grupos biológicos. La lista de los géneros y especies de homínidos que brevemente se han descrito es una prueba de lo anterior, ya que en tiempos de Darwin lo único que se conocía eran registros de algunos neandertales.

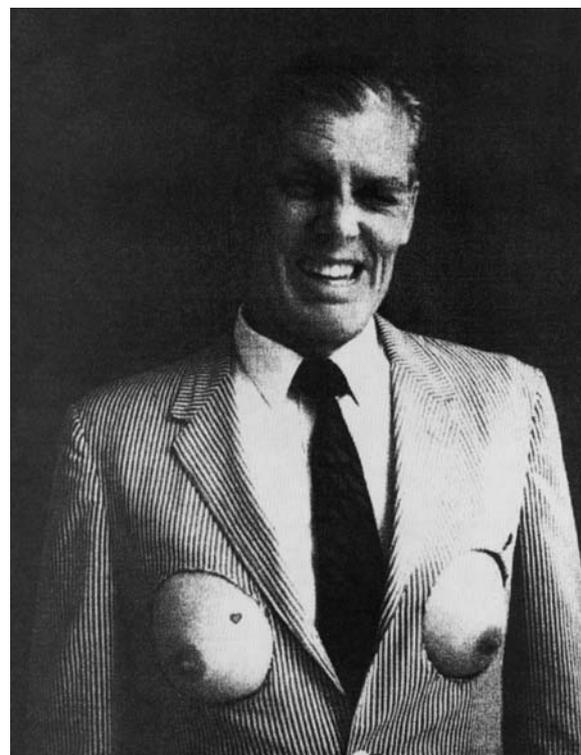
Ahora sabemos que las diferentes especies no se sucedieron paulatinamente unas a otras en el tiempo, y que a pesar de que aun cuando no se han encontrado dos o más especies de homínidos en un mismo yacimiento, es

un hecho que varias de ellas coexistieron a lo largo de extensos periodos de tiempo y que en algunos casos lo hicieron también en el espacio geográfico. Por ejemplo, *Australopithecus afarensis* fue contemporáneo a *A. africanus* por cerca de 700 000 años; a su vez *A. africanus* coexistió con *Homo habilis* por lo menos durante 200 000 años, mismo lapso en que vivieron conjuntamente *H. habilis* y *H. erectus*. Esta coexistencia temporal, que podría implicar competencia entre especies ecológicamente equivalentes, se explica en varios casos por la distribución geográfica particular de cada especie, como es el caso de *A. afarensis*, exclusiva del este de África, y *A. africanus*, casi exclusivo del sur del mismo continente. Sin embargo hay varios casos que llaman la atención; por ejemplo, el que se encuentren poblaciones de formas robustas de *Homo habilis* en la misma región del sur de África donde se halla *A. africanus*, el encontrar poblaciones de formas pequeñas de *H. habilis* en el este de África, en donde son comunes las localidades con *Homo erectus*, o bien en la distribución geográfica de *Homo erectus*, que se traslapa en el tiempo con la de *H. neanderthalensis* en Europa oriental y con la de *Homo sapiens* en el este de África.

Considerando estos patrones de distribución espacio-temporal y analizando los cambios morfológicos que se presentan en las especies del linaje humano, se obtienen varias deducciones sobre los procesos evolutivos que dan origen a cada especie de la línea filética *Ardipithecus ramidus* → *A. afarensis* → *A. africanus* → *Homo habilis* → *H. erectus* → *H. sapiens*.

Es necesario recalcar que no existe un consenso entre todos los estudiosos de la evolución humana en cuanto a dicha línea evolutiva pero, entre las

deducciones posibles, y a manera de conclusiones, se puede mencionar lo siguiente: 1) hace cuatro millones de años, en el este de África, en particular en la región de Afar, *Ardipithecus ramidus* evoluciona hacia *A. afarensis* con cambios de una morfología asociada a una vida arbórea hacia una de mayor actividad terrestre. Como se mencionó, este cambio se pudo dar en un periodo relativamente corto y no implica forzosamente que el cambio climático haya sido el factor determinante; 2) la evolución de *A. afarensis* hacia *A. africanus* ocurre aproximadamente hace tres millones de años y se puede interpretar como un proceso de especiación geográfica en el cual algunas poblaciones de *A. afarensis* lograron llegar y establecerse en el sur de África, y desarrollaron las características de *A. africanus*. Las poblaciones originales de *A. afarensis* permanecieron prácticamente sin cambio hasta su extinción en el Este de África.



3) Alrededor de 2.4 millones de años atrás, en el sur de África, alguna o algunas poblaciones de *A. africanus* evolucionaron hacia *Homo habilis*; este evento se relaciona sobre todo con el desarrollo de la capacidad de elaborar herramientas líticas y con un aislamiento reproductivo posiblemente conductual, dada la no existencia de aislamiento geográfico claro entre ambas especies; 4) algunas poblaciones de la forma pequeña de *Homo habilis* evolucionan hacia *H. erectus*; este proceso de especiación es favorecido a finales de la existencia de *H. habilis* como es-

pecie, dada la amplia distribución geográfica que había alcanzado. El este de África es señalado como el área de origen de *H. Erectus*, dado que ahí se encuentran los registros más antiguos de la especie, de cerca de 1.8 millones de años; y 5) por su existencia de cerca de un millón y medio de años, sin sufrir cambios morfológicos notables,



*Homo erectus* es visto como una especie sumamente exitosa. Es el primer homínido que logra dispersarse hacia la mayor parte de África e incluso hacia Europa, Asia y Oceanía. Una de sus poblaciones, registrada en la península Ibérica y nombrada por algunos especialistas como *Homo heidelbergensis*, es considerada como el ancestro que da origen a los neandertales hace cerca de 120 000 años; otra población, que conservó su residencia en el este de África, alrededor de 160 000 años antes del presente, evolucionó y dio origen a nuestra especie: *Homo sapiens*. 🐔

**Francisco Sour Tovar**  
y **Sara Alicia Quiroz Barroso**

Facultad de Ciencias,  
Universidad Nacional Autónoma de México.

#### AGRADECIMIENTOS

Los dibujos de los cráneos que ilustran la evolución de homínidos fueron elaborados por Talía Mendoza Pachuca, a excepción del correspondiente a *Ardipithecus ramidus*, realizado por Oscar Hernández Monzón. Los autores agradecen a ambos su colaboración, al igual que a Daniel Navarro Santillán por sus observaciones al manuscrito original.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Reader, J. 1982. "Eslabones perdidos." Fondo Educativo Interamericano, México. Este texto describe la his-

toria de los primeros descubrimientos de fósiles de las especies más importantes en la interpretación de la evolución de homínidos.

Gibbons, A. 2009. "rdipithecus ramidus", en *Science*, vol. 326. núm. 5960, pp. 1598-1599. Este número especial de la revista publica una serie de artículos que describen los hallazgos de *Ardipithecus ramidus*, la especie más antigua conocida de un homínido, su morfología, ecología y sus implicaciones en la interpretación de la historia evolutiva del linaje del hombre.

Eldredge, N. y Tattersall, I. "Mitos de la Evolución Humana". 1986. fce, México. "Mitos de la Evolución Humana". En este libro se analizan ciertos mitos creados alrededor del origen y naturaleza de *Homo sapiens* como especie biológica y se discute qué procesos son los responsables de la evolución de nuestro linaje.

#### IMÁGENES

P. 58: A. Paré, *Bestia Tlanach*, 1585; A. Paré, *Bestia llamada Haiit*, 1585. P. 59: K. Gesner, puerco con cabe-

za, pies y manos de hombre, 1585; K. Gesner, monstruo medio hombre y medio puerco, 1585; K. Gesner, *Historiae animalium*, 1551; ilustración de hombre salvaje, s. XIII; ilustración, Nabuconododor, s. XI. P. 60: K. Gesner, *Cercopithecus*, 1551; E. Hoppius, Lucifer y Pigmeo, 1760. P. 61: E. Hoppius, sátiro, 1760; s.d.; E. Hoppius, troglodita, 1760; K. Gesner, *Historiae animalium*, 1551. P. 62: N. Tulp, orangután, 1641; hombre silvestre medieval, ms, 1500; Jean Bourdichon, *homo sylvestris*, s.f. P. 63: Maestro bxg, grabado, 1470-1490; soldados de Alejandro Magno, s.f. P. 64: Le Brun, *Jabalí y hombre*, 1698; W. Wulz, *Cat and I*, 1932. P. 65: D. Lee, *1949-Year of the Ox*, 1993; Le Brun, *Gato y hombre*, 1698. P. 66: Grandville, *Hombre descendiendo hacia la bestia*, 1843. P. 66: N. Burson, 1989. P. 67: deformación facial; Le Brun, *Zorro y hombre*, 1698. P. 68: Le Brun, *Águila y hombre*, 1698; Lionel, hombre león, ca. 1907. P. 69: D. Gordon, *Monster*, 1997. P. 70: K. Wetzel y E. Ling, *pupilo: pose 1*; 1997-1999; P. Gardner, *Manet*, autoretrato, 1992. P. 71: O. Kulik, Perro depósito, 1995.

#### FOSSIL RECORD AND EVOLUTION OF HOMINIDS

**Palabras clave:** registro fósil, homínidos, género, especie, historia evolutiva.

**Key words:** fossil record, hominids, genus, species, evolutionary history.

**Resumen:** Se discuten los patrones que caracterizan la evolución orgánica. Los géneros y especies de homínidos analizados permiten concluir que éstas no se sucedieron en el tiempo sino que coexistieron por largos periodos de tiempo.

**Abstract:** This article discusses the patterns that characterize organic evolution. The genera and species of hominids analyzed support the authors' conclusion that they did not succeed one another in time but coexisted for extended periods.

Francisco Sour Tovar es investigador del departamento de Biología Evolutiva de la Facultad de Ciencias de la UNAM y actualmente coordinador del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Sara Alicia Quiroz Barroso es investigadora titular del departamento de Biología Evolutiva de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Recibido el 3 de noviembre 2009, aceptado el 20 de noviembre de 2009.