

Origen y Evolución

de los

Seres Vivos.

Alumnos:

Visión histórica del problema del origen de la Vida.

Hasta el siglo XVII la validez de la teoría de generación espontánea propuesta por Aristóteles, no se había puesto en duda pero fue Pasteur quien demostró que era falsa.

Se creía que los gusanos se formaban espontáneamente en la carne en descomposición, y fue un italiano, *Redi*, quien puso en duda esto. Colocó una fibra de muselina cubriendo un pedazo de carne, y pasado varios días, no se formaron los gusanos. Esto se vio apoyado por *Van Leeuwenhock*, quien con ayuda de su microscopio, demostró que siempre había animaluchos, microorganismos, en las sustancias en descomposición.

En el siglo XVIII *Louis Joblot*, su correcta experiencia de hervir extractos de plantas, cubrir unas y dejar abiertas otras, y observar cómo sólo en la abierta se formaron los microorganismos no convenció a sus compañeros.

Needham expuso que se tomen las medidas que se tomen, los microorganismos aparecen espontáneamente en todas las sustancias previamente esterilizadas, pero *Spallanzani*, tomó más precauciones y obtuvo el resultado contrario, con lo que la discusión fue muy fuerte.

Todo esto se complicó al obtener soluciones estériles y comprobar que el oxígeno es parte fundamental para el desarrollo de los microorganismos. Pero los partidarios de la generación espontánea pedían que las experiencias se realizasen sin aire estropeado, por lo que no se podía esterilizar a altas temperaturas.

Pero **Louis Pasteur**, demostró que el aire contiene gran cantidad de microorganismos al hacer pasar aire por un filtro de algodón, con lo que todos estos seres se quedaban atrapados. Posteriormente ideó la manera de esterilizar a temperatura ambiente; cerró un matraz con un cuello estrecho, parecido al de un cisne, pero abierto al exterior. Hirvió el contenido del matraz, que era un caldo de cultivo, y lo dejó enfriar. Pero aunque el matraz estaba en contacto con el aire no se desarrollaban los microorganismos al quedar atrapados en la superficie del cuello de cisne, y al abrirlo, la proliferación de microorganismo era la normal, y el aire no había sido estropeado al no haber sido calentado.

Todo esto dio lugar a que comenzasen las investigaciones sobre cuál fue el origen de la vida, planteado por químicos, físicos, filósofos, biólogos, etc.

Teorías modernas sobre los orígenes de la Vida.

Hasta la segunda mitad del siglo XIX, la sociedad era creacionista, es decir, pensaba que había sido Dios el creador de todos los animales superiores, como dice la Biblia.

En el siglo XIX algunas teorías intentaron sustituir a la generación espontánea, como la de la preformación. Según esta teoría, en el momento de la concepción, cualquier organismo en fase embrionaria está preformado y es una réplica perfecta de la estructura del adulto. Esta estructura crece gradualmente nutriéndose del huevo y del ambiente. Algunas preformistas propusieron que este adulto en miniatura estaba contenido en el óvulo

materno (ovistas), mientras otros sugerían que estaba en el fluido seminal paterno (animalculistas). La forma más extrema de esta teoría era el emboitement (encajamiento), propuesto por Bonnet y otros, en el que el miembro inicial de una especie contenía en su interior y los gérmenes preformados de todas las generaciones futuras. Para Bonnet resulta más sencillo (para los preformacionistas) imaginar una época en la que la naturaleza elaboró y originó al mismo tiempo al todo el conjunto de la creación, presente y futuro, que imaginar una creación continua.

Otra teoría creacionista fue la epigénesis, según la cual, el desarrollo de un embrión avanza a través de una diferenciación gradual de tejidos inicialmente uniformes e indiferenciados, hasta llegar a formar órganos que no estaban presentes en el momento de la concepción. Al principio se pensó que esta diferenciación se producía gracias a fuerzas místicas, no explicable por principio físico o químico; en la época de Von Baer, diferenciación y crecimiento eran aceptados como fenómenos naturales y explicables. Además, la primera síntesis bioquímica extra orgánica de un compuesto orgánico (urea), realizada por Wohler en 1828, demostró que no había esencias místicas.

Fue en este ambiente de biología racional donde aparecieron los primeros conceptos evolutivos.

Uno de los primeros evolucionistas fue Charles Darwin, que respondió científicamente a varios interrogantes más significativos de los creacionistas; su teoría se basa en :

- 1.) en cualquier especie existen numerosas variaciones de un individuo a otro.
- 2.) los hijos tienden a parecerse más a los padres que a cualquier otro miembro de la población escogido al azar; de este modo, los hijos de los mejor adaptados al medio, sobrevivirán mejor y tendrán más descendencia, evolucionando la especie.

Darwin supone que el mundo orgánico puede haber surgido por transformaciones del inorgánico.

Hubo otras teorías sobre el origen de la vida como la Panespermia, propuesta por Svente Arrhenius, según el cual como la vida ya no surgía en la tierra, debía haber sido introducida desde otro planeta. Como esta teoría no resolvía el problema del origen de la vida declaró que la vida era eterna, anulando la cuestión del origen.

Otra teoría fue la de Oparín que surgió en la URSS en 1923 propuso que la vida se podía haber originado espontáneamente bajo la influencia de la luz solar y descargas eléctricas sobre una atmósfera primitiva.

Experiencia de Stanley Miller.

El experimento de Miller consistía en un circuito cerrado compuesto por un pequeño matraz con su cuello y dos comunicaciones, una de salida y otra de entrada que conectaban el circuito. Se llenaba el matraz con agua y el resto del aparato con una mezcla de metano, hidrógeno y amoníaco. Además de las anteriores partes se encuentra una cámara de descargas con electrodos de tungsteno y un condensador con agua en la parte inferior del matraz.

El procedimiento era el siguiente: se calentaba el agua y se mantenía en ebullición. El vapor de agua y los gases del circuito pasaban por la cámara y recibían una descarga de electrodos que poseían un gran potencial eléctrico. Los productos formados en la anterior fase se disolvían en el agua licuada del condensador y pasaban al matraz pequeño. Los productos volátiles estaban constantemente destilándose junto con vapor fuera del matraz, después son sometidos a las descargas. Los productos no volátiles, se almacenan en el matraz. Después de una semana de este procedimiento, Miller cerró el circuito eléctrico dejando enfriar el aparato y los resultados son los siguientes:

- El 15% del carbono atmosférico se encontraba presente en el océano.

- El 5% del carbono estaba transformado en productos bioquímicos.
- Se habían sintetizados aminoácidos naturales en grandes cantidades: glicina, alanina, ácido asiático y ácido glutámico.

Después de la publicación de algunos trabajos de Miller en los aminoácidos naturales se identifican como productos de las síntesis bióticas experimentadas.

La atmósfera primitiva y la aparición de la vida.

Cuando la vida apareció sobre la tierra, en la atmósfera había muy poco oxígeno. La primera atmósfera de la tierra, de más de 4,5 millones de años, estaba compuesta por Hidrógeno y Helio, que procedían de la niebla original. Sobre la tierra había volcanes activos, que expulsaron a lo largo de millones de años dióxido de carbono, nitrógeno y vapor de agua, además de, en menores cantidades, también hidrógeno, monóxido de carbono, metano, amoníaco y ácido sulfúrico. Estos gases formaron durante probablemente dos millones de años la atmósfera en la que tuvieron su origen las primeras etapas de la vida. La hidrosfera que se iba desarrollando debería de ser salada y la temperatura superficial media del planeta estaba por encima del punto de congelación del agua y por debajo de su punto de ebullición. Se estaba produciendo el efecto invernadero a causa del dióxido de carbono, vapor de agua y amoníaco atmosférico.

A partir de los componentes de esta atmósfera se crearon las primeras moléculas orgánicas: los aminoácidos (elementos constituyentes de las proteínas), la purina, la pirimidina y el azúcar (elementos constituyentes de los ácidos nucleicos) y los lípidos (elementos constituyentes de las membranas celulares). Para que la primera fase de la aparición de la vida pudiera ocurrir, se requiere: una o varias fuentes de energía, una concentración local de macromoléculas orgánicas y efectos catalíticos para acelerar y dirigir el proceso. La energía necesaria para la síntesis de estos compuestos químicos procedían de la radiación solar ultravioleta, la energía eléctrica meteórica y las reacciones químicas inorgánicas exorgónicas.

Los compuestos orgánicos abiogénos (formados sin vida como condición previa) se unieron para dar lugar a las primeras unidades vivas: los protobiontes.

Antes de que surgiera la primera célula, debieron de producirse cuatro etapas:

- Formación de moléculas de ARN capaces de dirigir su propia síntesis, es decir, autocopiativas.
- Desarrollo de mecanismos por los que el ARN pudiera dirigir la síntesis de proteínas.
- Formación de una membrana lipídica y su ensamblaje para poder rodear a la mezcla autorreplicante de ARN y proteínas.
- En una fase posterior del proceso evolutivo el ADN pasó a ocupar el puesto del ARN como material genético.

Los protobiontes se desintegraban de nuevo muy rápidamente a causa de influencias mecánicas. Es probable que los primeros protobiontes solo crecieran, ya que las sustancias determinadas en su interior eran sintetizadas cada vez en cantidades mayores. Una vez llenas de dichas materias explotaban.

Si explotaban mientras estaban sumergidas formaban inmediatamente nuevas esferitas gracias a los extremos insolubles de la molécula lipóidea. En estas nuevas esferitas, los elementos estaban mezclados de otro modo: algunas moléculas de la esfera madre faltaban, mientras que otras, nuevas, procedían del caldo original en el que estaban sumergidas. Dichos acontecimientos se repetían innumerables veces creándose finalmente un protobionte que contenía en su interior las enzimas y ácidos nucleicos apropiados, es decir, enzimas capaces de leer los ácidos nucleicos y seguían sus instrucciones para sintetizar componentes de la membrana, enzimas y nuevamente ácidos nucleicos. Dichas formaciones funcionales, envueltas por una superficie celular fija, se denominan eobiontes.

Así pudo originarse la primera célula:

Sobre una solución acuosa de diversas macromoléculas hay una película de ácidos grasos (1). Debido a las olas provocadas por el viento, se levantan gotas (2) que son rodeadas por una capa sencilla de lípidos (3). La capa sencilla se transforma rápidamente en una doble cuando la esférica vuelve a caer sobre la película de grasa y se hunde (4). La doble membrana tan solo es permeable a moléculas de agua y sustancias liposolubles. Las otras moléculas únicamente pueden atravesarlas si al formarse la esfera quedaron grandes moléculas atrapadas entre los lípidos, que ahora pueden servir como compuertas de transporte (5). De este modo se creó una importante característica de la membrana biológica, la semiimpermeabilidad.

La sencilla célula arcaica así creada (6) esta compuesta por una doble membrana en la que han quedado atrapadas moléculas de transporte, y por un espacio interior que contiene moléculas con información, como por ejemplo el ADN, y moléculas metabólicamente activas como las enzimas (7).

Los protobiontes siguieron creándose pero no podían reproducirse de modo regularizado. Los primeros eobiontes con metabolismo y mecanismos de crecimiento y automultiplicación funcionales, se alimentaban de los protobiontes. Allí donde los protobiontes y moléculas orgánicas libres empezaban a escasear, aparecía la competencia por dichos recursos entre los eobiontes. Los eobiontes evolucionaron, dividiéndose en dos vías de alimentación. Una de ellas desarrolló un sistema efectivo de ingestión de partículas orgánicas por fagocitosis. De este grupo resultaron posteriormente los organismos multicelulares.

En la otra vía alimenticia conseguían energía primeramente por fermentación. Los descendientes de estos eobiontes son los procariontes: las arqueobacterias y las eubacterias. Las arqueobacterias, que no toleran, siguieron su propio camino evolutivo. Las eubacterias empezaron a utilizar la energía solar para, partiendo de CO_2 y de H_2SO_4 , con adición de agua y sulfuro, sintetizar sustancias celulares. Otras, las más importantes, reducían el CO_2 utilizando agua, liberando oxígeno, agua y CH_2O (formaldehído).

Estas eubacterias constituyeron las primeras bacterias fotosintéticas entre ellas destacaban las cianobacterias, también denominadas algas azules, que fueron liberando oxígeno paulatinamente. Esto fue indispensable para que, hace aproximadamente 1500 millones de años, se pudieran crear los procariontes con metabolismo aeróbico, es decir, que respiraban oxígeno, por lo tanto, también para la formación de las primeras células eucariontes hace 1300 millones de años.

Estas células eucariontes se formaron por simbiosis de bacterias aeróbicas (que darían lugar a las mitocondrias) y células anaeróbicas algunas de estas células eucariontes incorporarían más tarde pequeñas cianobacterias fotosintéticas que darían lugar a los cloroplastos de las actuales células vegetales.

Además el desarrollo de la fotosíntesis produjo la evolución de la biosfera mediante dos mecanismos: por fotólisis espontánea del agua de las capas superiores de la atmósfera primitiva y por fotólisis del agua por fotosíntesis; sus principales pruebas se basan en: la existencia de cianobacterias y los productos de la actividad metabólica (estromatolitos) y diversos datos sedimentológicos que indican la presencia de oxígeno libre desde hace 2500 a 2000 millones de años.

La Evolución Biológica:

Pruebas y Naturaleza.

Existen dos posturas: creacionismo y evolucionismo.

Los creacionistas admiten una serie de creaciones sucesivas o la creación máxima inicial. Destaca Cuvier y su teoría catastrofista que admitía cataclismos geológicos que destruyen seres vivos hasta su extinción. D'Orbigny admite veintisiete creaciones sucesivas, que coinciden con los veintisiete pisos que describió.

La naturaleza de la Evolución.

En 1778 Buffon en sus *Epoques de la Nature*, propone que el ambiente moldea a los organismos y que estos cambios se heredan. Buffon que había propuesto fenómenos evolutivos a nivel cosmológico y geológico, introdujo tres argumentos básicos en contra de la evolución biológica:

- No han aparecido nuevas especies durante la historia conocida
- Pese a que los apareamientos diferentes llevan a la esterilidad de los híbridos, este mecanismo puede ciertamente no ser válido para los apareamientos de los miembros de la misma especie. ¿Cómo entonces pueden los individuos de una especie en concreto ser separados de otros de su misma clase y transformarse en una nueva especie?
- ¿Dónde están los eslabones perdidos entre las especies contemporáneas, si es verdad que la transformación de unas a otras han tenido lugar?

En 1795 Erasmus Darwin explica que los seres vivos se transforman a impulso de tres factores: sexo, alimentación y seguridad.

El primer evolucionista fue Lamarck que en 1809 en su obra *filosofía zoológica* estable el transformismo según el cual los seres vivos forman un todo continuo. Lamarck se inclinó por un cambio gradual, según el cual unas especies se transformaron en otras sin necesidad de recurrir a nuevas creaciones. El mecanismo que propuso fue que los organismos desarrollan a lo largo de su vida estructuras que se adaptan mejor al medio ambiente, y que estas modificaciones estructurales son hereditarias. El Lamarckismo se resume en la frase: El uso crea el órgano y el desuso lo atrofia. Su teoría no fue aceptada por sus contemporáneos al contraponerse a la teoría creacionista defendida por Cuvier, la cual gozaba del prestigio de este naturalista.

En 1859 Charles Darwin, nieto de Erasmus, publica *Sobre el Origen de la Especies por medio de la Selección Natural*. Darwin estudió la distribución de las especies en la naturaleza durante un viaje científico alrededor del mundo así como la generación de híbridos artificiales en sus experimentos botánicos. Según Darwin en las especies hay una tendencia enorme a la variación sobre la que actúa la selección natural y la selección sexual. De la lectura de Malthus derivó la idea de una sobreabundancia de prole en competición de unos recursos limitados, y esta lucha le sugirió un guión para el cambio de composición de una población. Aquellos organismos que poseyeran caracteres que los ajustaran mejor a su ambiente, tendrían una tendencia a reproducirse de una forma más prolífica que los otros, y sus caracteres se transmitirán a las generaciones futuras en mayor proporción. Así, las poblaciones estarían continuamente mejorando, y sus adaptaciones a los ambientes a los que están sometidas, y las poblaciones con adaptaciones no adecuadas acabarían extinguiéndose. Por coincidencia, el naturalista Alfred Russel Wallace propuso simultáneamente el mismo mecanismo.

Las hipótesis de Darwin son:

- Los organismos engendran organismos similares.
- El número de individuos que sobreviven y se reproducen es pequeño en comparación con el número producido inicialmente.
- En cualquier población hay variaciones aleatorias entre los organismos individuales, es decir, variaciones que no son ocasionadas por el ambiente, y algunas de ellas son hereditarias.
- La interacción entre estas variaciones y el medio ambiente, determina qué individuos sobrevivirán y se reproducirán y cuáles no. Darwin llamó a estas variaciones favorables y denominó al proceso *Selección Natural*
- En un tiempo suficiente, la selección natural lleva a la acumulación de cambios que diferencian a unos grupos de organismos de otros.

El punto débil de Darwinismo era el origen y la herencia de las variaciones explicados más tarde por la

genética.

Apoyos para Darwin:

Sistemática: después de Darwin, parecía claro que la gradación de organismos diferentes observada en los procedimientos de clasificación podía ser explicada mucho más sencillamente por relaciones de tipo evolutivo.

Distribución geográfica: los grupos de organismos evolutivamente relacionados se encuentran conectados geográficamente. Los océanos y montañas aíslan los distintos grupos entre sí y facilitan su diferenciación. Esto se refleja en la radiación evolutiva de los pinzones que tuvo lugar en las islas Galápagos y la marsupiales en Australia. Se produjo una radiación adaptativa, es decir, una rápida evolución de una o unas pocas formas para transformarse en muchas especies diferentes que ocupan hábitats distintos dentro de un área geológica nueva.

Anatomía Comparada: esta rama de la biología se dedica a estudiar las relaciones anatómicas de distintas especies. La búsqueda de semejanzas hizo posible el seguimiento de cambios óseos, musculares, sanguíneos, nerviosos o de órganos. Estos estudios, establecieron que la evolución de las especies llevaba intrínseca la posibilidad de modificar las estructuras heredadas.

Así los órganos de misma procedencia y funciones diferentes, se denominaron *homólogos*, y los de misma función pero distinta procedencia se llamaron *análogos*.

La evolución que tiene lugar en organismos diferentes y que lleva a resultados similares se denominó *evolución convergente*.

Así mismo el estudio de los *órganos rudimentarios o vestigiales* lleva a la conclusión de evolución, ya que órganos anteriormente útiles, resultan inútiles al evolucionar con lo que quedan en desuso y desaparecen poco a poco, como en el humano el apéndice del ciego, al igual que los músculos de las orejas.

Pruebas de la evolución:

- *Pruebas morfológicas*: se refiere a la forma y anatomía de los seres vivos. Estudio de los órganos rudimentarios. (Explicado con anterioridad)
- *Pruebas embriológicas*: la comparación de embriones de diferentes especies, muestra una gran semejanza en sus primeras fases de desarrollo, hasta adquirir las diferencias propias de cada especie.
- *Pruebas fisiológicas y bioquímicas*: como el funcionamiento general de vegetales y animales, a grandes rasgos, es el mismo, esto sugiere un antecesor común.
- *Pruebas paleontológicas*: los fósiles son pruebas y restos de los diferentes periodos que a seguido la evolución. Estos fósiles se encuentran en estratos de rocas siguiendo un orden lógico: los más antiguos en lo más profundo y los más modernos en nivel más superficiales.

Neodarwinismo

La macroevolución es explicada por la teoría sintética como una microevolución continuada

Esto es, las fuerzas evolutivas que conducen a la modificación de las frecuencias genéticas de las poblaciones a partir de una variación continuada y de selección, son las que a lo largo del tiempo determinan nuevas especies, familias y otras categorías taxonómicas superiores. Así, para la teoría sintética la evolución subespecífica y la evolución transespecífica no constituyen fenómenos o procesos distintos: son dos aspectos de la misma serie de procesos y fenómenos. La principal diferencia radica en la forma como son atacados los problemas que les conciernen. Los evolucionistas investigan el aspecto subespecífico de la evolución

estudiando principalmente poblaciones o grupos de poblaciones íntimamente relacionadas en un sólo nivel temporal, o como máximo, durante un reducido número de generaciones. Extrapolan los resultados al nivel transespecífico comparando individuos o poblaciones que han evolucionado durante períodos de tiempo medidos en términos de millones de generaciones o de años. Para los neodarwinistas sintéticos, los resultados obtenidos al nivel subespecífico pueden aplicarse al nivel transespecífico si puede garantizarse que los procesos que promueven los cambios evolutivos en las poblaciones actuales han sido activos durante todo el tiempo durante el cual han existido los organismos. Con estas bases, pueden por tanto extrapolarse del presente al pasado, y como cualquier extrapolación, sólo puede ser válida, si está basada en una cantidad suficiente de información adecuada. La información requerida no ha de referirse únicamente a las interacciones entre población y su medio ambiente, sino además a los procesos evolutivos en los organismos modernos, a la naturaleza y al medio ambiente probable de las poblaciones extinguidas, representadas solamente por formas fósiles.

Sin embargo, este principio ha sido cuestionado por otros evolucionistas, principalmente paleontólogos, –ELDREDGE y GOULD (1972); ELDREDGE y CRACRAFT (1980); ELDREDGE (1985, 1989)–, sus propuestas, expresadas como **evolución por equilibrios puntuales**, se basan en las observaciones paleontológicas, donde cada nueva especie aparece bruscamente dentro de series fósiles que han persistido inalterables durante largos periodos geológicos, reemplazándola sin observarse transiciones entre una y otra.

Así, en las series fósiles, la evolución de las especies se presenta como largo períodos durante los cuales las especies permanecen estables, interrumpidos con fases puntuales de episodios bruscos en que se produce el reemplazamiento por las nuevas especies. Para los puntualistas esta estabilidad de las especies, una vez que han aparecido, refuta el modelo neodarwiniano clásico, según el cual los cambios mínimos modifican constante y gradualmente las poblaciones representativas de las especies. Para los puntualistas, la ausencia de una correlación estricta entre las tasas evolutivas de los caracteres y las tasas taxonómicas es un reflejo de que el fenómeno de especiación no es consecuencia de cambios adaptativos, y por tanto existe un desacoplamiento entre la especiación y el cambio adaptativo. A raíz de esta nueva noción evolutiva, lo que se plantea es saber cómo las secuencias de especiación y las secuencias de cambios adaptativos se combinan en las líneas evolutivas para producir los fenómenos característicos de la macroevolución, como por ejemplo las radiaciones adaptativas o las tendencias evolutivas.

Un modelo propuesto es la **selección a nivel de especie**, que postula que las nuevas especies aparecen con características adaptativas aleatorias en relación a la tendencia evolutiva que finalmente prevalecerá, y que la selección actuaría a nivel de especies y no de poblaciones. De esta forma la macroevolución, según los puntualistas, aparece más como una cuestión de redistribución en la gama de especies en el seno de las líneas evolutivas, y no como una consecuencia de un cambio adaptativo gradual.

Los neodarwinistas replican a esta teoría exponiendo que existe un registro incompleto de las series fósiles y que la aparición brusca de nuevas especies puede ser explicada en términos de microevolución, al ser posible la aparición de nuevas características y posteriores procesos de especiación en áreas geográficas restrictivas.

Aunque es cierto que se conocen ciertas relaciones o patrones filogenéticos evolutivos, el hecho es que se desconoce o no hay una opinión uniforme de las interrelaciones entre los taxones de categorías superiores.

La mayor parte de las diferencias genéticas entre poblaciones pueden ser selectivamente neutras.

Los conocimientos aportados por la genética de poblaciones asumían que las diferencias genéticas entre poblaciones eran consecuencia de la selección de aquellos alelos que mejoraban la adaptación de los individuos que los portaban, lo que suponía encontrar en las poblaciones un alto grado de homocigosis. Sin embargo, estudios posteriores mostraron la gran variabilidad alélica en las poblaciones, y por tanto, la dificultad de entender su ventaja selectiva. Una interpretación de esta variabilidad podía ser explicada por el hecho de que los efectos de los distintos alelos fueran neutros, es decir, no afectarían a la eficacia biológica de

sus portadores; por tanto, los cambios en las frecuencias génicas de una generación a otra sólo se verían afectados por el proceso aleatorio del museo, es decir, por deriva genética.

Uno de los problemas de la biología evolutiva está en establecer si un determinado alelo o carácter fenotípico, tiene alguna significación biológica. Resulta evidente que las especies están adaptadas a su forma de vida, a su nicho, de lo contrario habrían desaparecido. En esta adaptación algunas de sus características tendrán más importancia que otras, pudiendo algunas de ellas ser neutras. El uso del superlativo de la supervivencia del más apto resulta, por tanto gratuito. No sobrevive el más apto sino los organismos tolerantemente más aptos.

El Puntualismo:

Es un modelo de evolución desarrollado por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould que afirma que la evolución de grupos de organismos a tenido lugar a través de saltos y que, por tanto, la ausencia de eslabones fosilizados no se debe a las lagunas en los hallazgos de fósiles. Los organismos con determinado bagaje de características se encuentran en equilibrio con los cambios en el ambiente. Este equilibrio se vería interrumpido de vez en cuando al surgir, de improviso, nuevas formas que, de momento, no estarían adaptadas a ningún ambiente sino que lo harían de manera paulatina.

Gould considera la creación de nuevas formas entre una y otra generación, algo indemostrable mediante la paleontología. Las fases de permanencia estable en la evolución son denominadas estasis, mientras que las interrupciones del equilibrio se denominan puntuaciones. Los procesos de selección únicamente jugarían un papel durante la estasis, pero no durante las puntuaciones.

El núcleo del puntualismo es la tesis de la existencia de mecanismos distintos para la microevolución y para la macroevolución. La microevolución se refiere a los cambios dentro de la misma especie, y están basados en simples mutaciones genéticas cuyos efectos pueden ser ventajosos, perjudiciales o neutrales para el portador. La macroevolución está relacionada con el surgimiento de taxones, de mayor amplitud que una especie.

La teoría del gradualismo, presupone que las especies han surgido sobre la base de mutación y selección. Por el contrario, el puntualismo sostiene que en origen de los nuevos grandes grupos, pueden incidir en otros mecanismos como las grandes mutaciones que conducen a formas inadaptadas.

En genética no existe el más mínimo indicio para la aparición de grandes mutaciones que, entre una generación y su consecutiva pueden crear formas de organización completamente nuevas, muy diferentes a sus progenitores. Además unos cambios realmente grandes y súbitos del sistema empeorarían casi siempre su funcionamiento. Solo en casos contados un sistema organismo funciona mejor después de un cambio profundo en su constitución o en su forma de actuar. En estos casos deben existir también los correspondientes factores medioambientales que faciliten la supervivencia al nuevo organismo. Todas estas circunstancias reducen nuevamente la probabilidad de una puntuación.

Además, la supuesta gran mutación debería realizarse al mismo tiempo en más de un individuo para que pudieran reproducirse. En conjunto la probabilidad indica claramente que estasis y puntuación no son un caso habitual en el transcurso de la evolución. No obstante a medida que se conocen más líneas de fósiles, se tienen más indicios de que la escala de cambio evolutivo no es constante. Por tanto, se puede decir que en la evolución de los taxones se han producido fases de cambios rápidos, alternadas con fases de relativo mantenimiento. Para poder confirmarlo debemos encontrar una línea de fósiles en la que realmente no exista ninguna laguna.

La discusión sobre el puntualismo sigue abierta, y la solución más viable podría dirigirse a la investigación de las puntuaciones. Con toda seguridad no fueron la norma.

La Teoría neutralista de la evolución molecular, defendida por KIMURA (1968) y otros autores admite

que la evolución de los caracteres morfológicos, etnológicos y ecológicos está gobernada mayoritariamente por la selección natural. Estos autores proponen, sin embargo, que la evolución de la mayoría de las proteínas y de los genes que las codifican se debe en su mayor parte al azar. KIMURA (1983) señala que el carácter diferenciador del Neodarwinismo es el papel central que da a la selección en la producción de diferencias genéticas entre las especies. Este punto de vista resulta del todo razonable al considerar el material hereditario como un paquete de genes, cada uno de los cuales tiene algún papel importante. Posteriormente, se ha observado que sólo un pequeño porcentaje del ADN es el responsable de la síntesis de las proteínas. Así, en el caso humano, sólo el 1% del genoma está implicado en dicha síntesis (ALBERT y col. 1989), de forma que el resto del ADN no está sometido a la selección. KIMURA propone en su teoría neutralista que la mayor parte de las substituciones mutantes no son mantenidas por una selección darwiniana positiva sino que son fijadas aleatoriamente por deriva genética, aunque este autor no renuncia a que, una vez fijadas en el tiempo, lleguen a tener importancia cuando las especies se vean sometidas a cambios ambientales. KIMURA ve confirmada su hipótesis al observar la constancia de la tasa de substitución encontrada en los aminoácidos de las hemoglobinas (PERUTZ 1983) y la de los nucleótidos de los pseudogenes (LI y col 1981).

EVOLUCIÓN DE LOS PRIMATES

Y ORÍGENES DEL HOMBRE

Los primates, el orden de mamíferos que incluye a los humanos, son especies que presentan una serie de adaptaciones que indican un origen arborícola (habitantes de los árboles). Entre otras que se detallan en la Tabla 19-1, estas adaptaciones incluyen (1) la capacidad de desplazar las cuatro extremidades en varias direcciones; (2) capacidad de agarrar con manos y pies; (3) hendiduras cutáneas (dermatoglifos) en las almohadillas ventrales de estas extremidades, que evitan deslizamientos, y órganos sensoriales táctiles (corpúsculos de Meissner); (4) retención de la clavícula para soportar la cintura pectoral que ha de fijar la posición de las extremidades anteriores; y (5) flexibilidad de la columna vertebral para permitir torsiones y giros.

Además de poseer un cerebro muy desarrollado en relación al tamaño del cuerpo, los primates antropoides (monos, simios y humanos) también presentan un período relativamente prolongado de crecimiento postnatal, acompañado de un cuidado considerable por parte de los progenitores, para una descendencia cuyo número es relativamente pequeño. El valor selectivo de esta última característica se basa probablemente en el número limitado de descendencia que puede crecer y ser criado por primates de alta movilidad, junto con el largo período dependiente, de aprendizaje, que se necesita para enfrentarse con muchas y complejas variables ambientales y sociales. Pese a que no todos los primates exhiben todas las características mencionadas en la Tabla 19-1, todos los primates actuales poseen un número suficiente de ellas como para poder distinguirlos de otros grupos arborícolas de mamíferos, como las musarañas, las ardillas y los mapaches.

CLASIFICACION DE LOS PRIMATES

En la actualidad existen aproximadamente 185 especies de primates, que se clasifican por lo general dentro de dos subórdenes (Tabla 19-2), los prosimios (o Strepsirhini) y los antropoides (o Haplorhini).

Los prosimios, con frecuencia denominados primates inferiores, conservan generalmente más características propias de los mamíferos primitivos (por ejemplo las garras, el hocico alargado y los ojos situados lateralmente en la cara) que las que conservan los primates antropoides superiores. Con la excepción de Madagascar, una isla que se separó de Africa antes de que hubieran evolucionado los antropoides, los prosimios que están presentes en otras localidades son de pequeño tamaño y hábitos nocturnos. Las musarañas arbóreas [tupaídos], que alguna vez fueron clasificadas como prosimios, se consideran en la actualidad miembros del orden de euterios más primitivos, el de los Insectivora, o bien se adscriben a un orden propio (Tupaioidea).

TABLA 19-1 Caracteres y tendencias observadas en los grupos de primates

Dígitos con movimientos independientes

Un primer dígito con capacidad de movimiento circular, tanto en las manos como en los pies (dedo pulgar, dedo gordo)

Sustitución de garras por uñas para sostener las almohadillas digitales de la última falange de los dedos de las manos y de los pies

Dientes y tracto digestivo adaptados a una dieta omnívora

Una postura semierguida, que permite la manipulación con las manos y proporciona una postura favorable preparatoria para el salto

El centro de gravedad próximo a las patas traseras

Coordinación motora mano-ojo bien desarrollada

Adaptaciones ópticas que incluyen el solapamiento de los campos visuales para ganar información tridimensional precisa sobre la localización de alimentos y de las ramas de los árboles

Orbitas óseas que ayudan a proteger a los ojos de los riesgos de la vida arbórea

Acortamiento del rostro acompañado por una reducción del hocico

Disminución del aparato olfativo en las formas diurnas

Comparado con prácticamente todos los demás mamíferos, los primates poseen un cerebro muy grande y complejo en relación al tamaño del cuerpo

Los antropoides, que incluyen a los monos, simios y humanos, son en su mayoría más grandes que los prosi-mios, y generalmente son de hábitos diurnos en lugar de nocturnos. Comparados con los prosimios, los antropoi-des poseen también más características de primates, como un rostro más acortado, ojos frontales, y un cere-bro mayor y más complejo. Algunos de ellos pueden ser descritos de la manera siguiente.

Lemures

Los lemures se encuentran exclusivamente en Mada-gascar, una isla que probablemente se separó del conti-nente africano durante el final del período Cretáceo tar-dío. En este área relativamente protegida se produjeron varias especies, pequeñas y grandes, que a menudo exhi-ben características paralelas al papel de los monos de la selva del continente. Pero los lemures son en general más primitivos que los monos. Poseen un hocico más alargado y filtros húmedos entre la nariz y el labio superior, que acentúan su sentido del olfato. También poseen una garra especial para la limpieza en el segundo dedo del pie, piel gruesa, pelos faciales sensitivos (vibrisas) y un peine den-tal, utilizado tanto para el aseo como para la alimenta-ción, que resulta de una orientación casi horizontal (procumbente) de los dientes incisivos y caninos inferiores. Debido a que los lemures poseen un "tapete" (una capa en la retina que refleja la luz incidente proyectánla otra vez a la retina), algunos de ellos se han transtormado en animales exclusivamente nocturnos (por ejemplo los lemures ratón y los lemures enanos), mientras que otros son activos durante el período de luz mortecina del crepúsculo o del amanecer, o bien también diurnos (lemures verdaderos).

Loris

Los loris se encuentran en las selvas africanas ("pottos y galagos", bebés de los arbustos) y del sudeste asiático. El hocico es más corto que el de los lemures, y los grandes ojos situados en posición frontal indican que hay un aumento de la importancia de la depredación visual. Estas y otras adaptaciones, incluyendo un tapete retiniano, permiten una actividad nocturna o crepuscular. Al igual que los lemures, los loris poseen peines dentales, una barra limpiadora y un filtro húmedo.

Tarseros

Estos primates del sudeste asiático son nocturnos, y parecen situarse entre los prosimios y los antropoides. Pese a que poseen dos garras limpiadoras en cada pata y unos ojos enormes en relación al tamaño de su cabeza, carecen del tapete retiniano (igual que los antropoides), característico de lemures y loris. Los tarseros poseen otras características en común con los antropoides, como la sustitución del filtro húmedo por un espacio seco recubierto de vello entre la nariz y los labios. Además, también poseen incisivos inferiores orientados verticalmente. Como característica exclusiva presentan la fusión de la tibia y del peroné en la extremidad inferior, una adaptación que aparentemente ayuda para que sean capaces de realizar saltos de hasta 1,8 o 2 metros.

Platirrinos

El infraorden de los platirrinos agrupa a los monos del Nuevo Mundo que se encuentran en Centro y Sudamérica, todos ellos arborícolas. Se caracterizan por poseer una nariz muy chata con ventanas muy espaciadas, laterales, y tres premolares a cada lado de la mandíbula. En una familia (Callitrichidae) se encuentran los titís y tamarinos, animales pequeños que poseen garras en todos los dedos exceptuando en el dedo gordo del pie. En otras especies platirrinas (Cebidae) aparecen uñas en lugar de garras y algunas poseen también colas prensiles.

Catarrinos

Este infraorden de los catarrinos incluye a dos superfamilias, los Cercopithecoidea (monos del Viejo Mundo) y los Hominoidea (simios y humanos). Poseen ventanas nasales poco espaciadas orientadas hacia abajo, y una fórmula dental de 2.1.2.3 (dos incisivos, un canino, dos premolares y tres molares a cada lado de la línea central, tanto en la mandíbula superior como en la inferior). La mayoría de los monos catarrinos son más grandes que los monos del Nuevo Mundo, carecen de colas prensiles y han producido tanto formas terrestres (babuinos, mandriles) como arbóreas.

Hominoides

Esta superfamilia catarrina de simios y humanos presenta una serie de adaptaciones para la locomoción arbórea de rama en rama (capacidad de colgarse y balancearse de los brazos), junto con diferentes grados de adaptación para una existencia de habitantes del suelo. Quizás debido a que los homínidos arbóreos tuvieron que adaptarse a colgarse de las ramas de los árboles situadas por encima de sus cabezas, su postura es más erguida que la de los monos. Asimismo, para ayudarse en el desplazamiento de rama en rama, los brazos y los hombros son más flexibles, las muñecas y los codos más ágiles y la columna vertebral es más corta y rígida. Otras características que los distinguen de los monos son: una pelvis más ancha y de mayor tamaño que les permite aguantar una presión más vertical; una organización de las vísceras que proporciona un soporte más vertical para el estómago, los intestinos y el hígado; molares inferiores de cinco cúspides, en lugar de cuatro en los monos; un tórax ancho, aunque plano, debido al cambio a una postura más vertical; escapulas colocadas dorsalmente sobre el tórax que permiten que la articulación del hombro se sitúe de forma que los brazos pueden extenderse lateralmente; y muchas otras características más.

Gibones

Los gibones y los siamangs son, quizás, los homínidos más primitivos. Son un grupo casi completamente arborícola que está confinado a las regiones del sudeste asiático. Tienen en común con muchos monos del Viejo Mundo su pequeño tamaño (ninguno de ellos pesa más que 10 kilogramos) y callos isquiáticos (almohadillas cornificadas fusionadas con los huesos isquiones, sobre las que se sientan). Si se comparan con otros homínidos, son unos acróbatas superiores capaces de balancearse de rama en rama a través de los árboles; para ello utilizan sus largos brazos, manteniendo con frecuencia sus patas plegadas detrás del cuerpo.

Orangutanes

Los orangutanes son grandes simios (algunos machos pueden pesar más de 90 kg) restringidos a Borneo y Sumatra. Con la excepción de los machos adultos, son fundamentalmente arborícolas, y cuando se desplazan sobre el suelo lo hacen a cuatro patas, con los puños cerrados para aguantar el torso. Sin embargo, igual que los chimpancés y los gorilas, carecen de las callosidades isquiáticas. Datos moleculares indican que este grupo se separó en una fase temprana de la evolución de los homínidos, desgajándose del grupo que incluye a los chimpancés, gorilas y humanos.

Chimpancés

Los chimpancés se encuentran en el África ecuatorial, donde viven en grupos de 40 o 50 individuos organizados socialmente en una jerarquía de dominación. Aunque duermen y obtienen la mayor parte de su alimento de los árboles, son menos especializados para la actividad arborícola que los simios asiáticos, y están más especializados para la locomoción terrestre. Al igual que los gorilas, en el suelo se desplazan caminando sobre los nudillos, utilizando la segunda falange de cuatro dedos de la mano como soporte para las extremidades anteriores. Su dieta es fundamentalmente frugívora, aunque se les ha visto comer termitas y capturar y comer pequeños mandriles, monos, y ocasionalmente incluso chimpancés pequeños. Comparados con otros primates no humanos, los chimpancés exhiben una amplia gama de expresiones, posturas y gestos.

Gorilas

Los gorilas son los simios de mayor tamaño (algunos machos pueden pesar 200 kg o más), y se encuentran en África Ecuatorial distribuidos principalmente en dos áreas: los gorilas de las tierras bajas, al Oeste de la cuenca del Congo, y los gorilas de las montañas, hacia el este. Los adultos trepan a los árboles sólo de manera ocasional, y construyen sus lechos sobre el suelo. Sus grupos sociales, de 10 o 20 individuos, se organizan alrededor de un solo macho dominante ("espalda plateada") aunque en ocasiones también pueden haber otros machos adultos. No parecen ser tan activos como los chimpancés, y su dieta parece ser casi exclusivamente herbívora.

COMPARACIONES ENTRE EL HOMBRE Y LOS SIMIOS

Si se comparan con todos los homínidos, los humanos (homínidos) presentan el mayor número de adaptaciones a la locomoción terrestre bípeda. Sus extremidades inferiores son más largas en relación a las superiores que en cualquier simio, y sus manos, libres de tener que soportar el peso del cuerpo, proporcionan la capacidad manipuladora más refinada.

Otros caracteres anatómicos típicamente humanos son la posesión de un cerebro relativamente grande y un rostro pequeño, la reducción en la longitud de los caninos, menor cantidad de pelo corporal y numerosas características craneales, dentales, esqueléticas, etc. No obstante, a pesar de las diferencias, si las comparaciones se realizan hueso por hueso, músculo por músculo, órgano por órgano, los humanos son extraordinariamente parecidos a los simios, aunque presenten diferentes proporciones. Estas similitudes entre simios y humanos pueden también detectarse en algunos de sus movimientos y posturas:

1. Debido a que sus brazos caen lateralmente, y a que sus codos y hombros son extraordinariamente móviles,

tanto simios como humanos se rascan la par-te posterior de la cabeza desde el costado, en lugar de hacerlo desde delante como hacen los monos.

2. Como puede apreciarse en los individuos senta-dos de la Figura 19-3, la posición de las extremida-des puede ser extraordinariamente parecida –ambos aguantan el mentón con sus manos y cruzan sus piernas. Hasta algunas expresiones faciales pueden parecerse.

3. Al caminar se apoya primero el talón, mientras que los monos apoyan primero los metatarsales.

4. La posición inicial de los de los jugadores de fútbol americano, utilizan los nudillos, es la posición convencional de los movimientos sobre el suelo de chimpances y gorilas.

LOS AUSTRALOPITECINOS

Los homínidos fósiles más antiguos han sido adscritos al género *Australopithecus* (simio del sur). El primero de estos fósiles fue descubierto por Dart en 1924, de una cantera caliza en Taung, en la Provincia del Cabo, en Sudáfrica. Este fósil, denominado *A. africanus*, era de un individuo de 6 años de edad (el "niño de Taung"), y estaba formado por la parte frontal del cráneo y la mayor parte de la mandíbula inferior. Todos los dientes deciduales se encontraban presentes, así como el primero de los molares de sustitución permanentes. A pesar de que estos dientes eran en general más grandes que los de los huma-nos, presentaban características humanas en el molar de leche anterior, que era multicúspide, mientras que en los simios es monocúspide. También, la cisura lunada (el lí-mite anterior del área visual en el cerebro) observado en el molde endocraneal, era posterior a su posición habitual en simios, y más parecido a la posición de los humanos. El cráneo de Taung indicaba que el volumen craneal en el adulto era de unos 450 cc (a medio camino entre el chim-pancé y el gorila), y que el cuerpo adulto era, probable mente, más pequeño que el de los chimpancés, con pesos entre 18 y 30 kilos.

Sin embargo, en la época del descubrimiento de Taung, la mayoría de los antropólogos creían que los hu-manos primitivos habían tenido cajas craneanas grandes y mandíbulas de simio, con grandes caninos. Estas creen-cias estaban basadas en un cráneo y en una mandíbula inferior "fósiles", halladas en 1912 en Piltdown, Ingla-terra, que presentaban estas característica. Desafortunadamente, el fósil de Piltdown fue considerado válido por muchos antropólogos durante cerca de 40 años, hasta que se demostró que se trataba de un fraude: los dientes habían sido limados artificialmente, el cráneo tenía una edad diferente de la mandíbula, el color de los huesos era artificial, y las muelas poseían unas raíces lar-gas como las de los simios. Además, los animales fósiles asociados hallados en Piltdown tenían una gran acumula-ción de sales radioactivas cuyo origen podía ser trazado a un sitio de Túnez. Por tanto, el **hombre de Piltdown** no era otra cosa que una combinación de un cráneo humano y la mandíbula inferior de un orangután hembra, un frau-de perpetrado por alguien que conocía lo suficiente como para destruir todos los signos obvios del origen verdadero del pseudofósil, eliminando la articulación mandibular y modificando otras características.

Debido a la falsificación de Piltdown, se tardó más de 20 años para que la mayoría de los antropólogos comen-zaran a aceptar la naturaleza casi humana de los fósiles australopitecinos. Por entonces se habían encontrado muchos fósiles similares en otros sitios de África, como los cráneos adultos descubiertos en Sterkfontein, no muy lejos de Taung. El grueso esmalte de los dientes de estos fósiles indicaba que habían sido utiliza-dos intensamente, cosa que había permitido que los dientes se aplanaran antes de que la dentina quedara ex-puesta, y que probablemente indicaba que poseían una vida media bastante larga comparada con la de los si-mios. A pesar de la existencia de diferencias respecto de los dientes humanos, fundamentalmente en cuanto a los premolares y molares, que son mayores en los australopitecinos, los fósiles de Sterkfontein mostraban también algunas características diferenciales respecto de los si-mios, como el reducido tamaño de sus incisivos y cani-nos. Se estima que la antigüedad de estos fósiles es de unos 2,5 a 3 millones de años.

Robinson y otros autores han demostrado la naturaleza parecida a la humana de material esquelético

postcra-neal de los australopitecinos, como por ejemplo la pelvis y las vértebras. En este material se apreciaba que la curvatura lumbar de la columna indica una postura erguida. Como en los humanos, la transmisión del peso vertical tenía lugar a través del cóndilo exterior de la rodilla, y *Australopithecus* era, indudablemente, un caminante bípedo.

En otros lugares de Sudáfrica se han encontrado fósiles de un homínido mayor, de unos 36 a 64 kg, que se agrupan en la especie *A. robustus*. Junto con su mayor tamaño los miembros de este grupo presentaban dientes y mandíbulas significativamente más grandes. A menudo se representan como una rama colateral de *A. africanus*, y sus características sugieren que poseían una dieta diferente, probablemente más herbívora, necesitada de mecanismos de trituración más poderosos. El cerebro también era mayor que el de *A. africanus*, con un volumen de unos 550 cc, pero esta característica estaba asociada probablemente con un tamaño corporal mayor, y no con una inteligencia superior.

Un australopitecino del Plioceno, *A. boisei*, hallado en África oriental, sufrió aparentemente una selección mayor en favor de molares más grandes aún que *A. robustus*. Es el australopitecino de mayor tamaño que se conoce, y exhibe varias adaptaciones craneales para soportar poderosos músculos mandibulares para la masticación, lo cual indica una dieta basada en alimentos vegetales duros, como semillas y frutos con cáscaras y vainas duras. Es interesante destacar que una forma de *A. boisei*, encontrada recientemente en depósitos de 2,5 millones de años de antigüedad en el lago Turkana, Kenia, indica que estos australopitecinos debían haber evolucionado independientemente, aunque de manera paralela, respecto del linaje *africanus-robustus*). Si seguimos la pista de estos linajes dentro del Pleistoceno, hace menos de 2 millones de años, parece que los molares se volvieron cada vez más grandes a la vez que el rostro se acortaba y se hacía más vertical y con características más humanas. Resulta difícil entender por el momento cuál es el significado de estos cambios paralelos en dos linajes diferentes, dado que se desconocen las fuerzas selectivas que actuaban sobre estos dos grupos.

Existe una serie de fósiles de descubrimiento más reciente, hallados en lugares del África oriental como Laetoli, Tanzania y la región de Afar (Hadar) en Etiopía, que son más primitivos que los grupos anteriores. Estos fósiles, con edades comprendidas entre 3,5 y 4 millones de años, han sido incluidos entre los australopitecinos, dentro de la especie *A. afarensis*. En la Figura 19-4(f) se muestra una reconstrucción del rostro de esta especie de homínidos, la más antigua que se conoce. En ella se pueden apreciar los pesados arcos de las cejas, la frente baja y la boca prominente. *A. afarensis* exhibe además un gran número de diferencias craneanas, dentales y esqueléticas respecto de los simios. Por ejemplo, a pesar de que los caninos son mayores en los machos que en las hembras de *afarensis*, este dimorfismo sexual es mucho menos pronunciado que el que se apreciaba entre los simios o entre los fósiles de tipo póngido del Mioceno. La disposición de los dientes, el grosor de la capa de esmalte y los perfiles de desgaste resultantes también resultan modificados, de forma que permiten más movimientos transversales de la mandíbula y mantienen las funciones de corte, aunque potenciando la acción de desgaste lateral.

El esqueleto bastante completo de una hembra *afarensis* ("Lucy"), hallado en Afar, muestra un cuerpo pequeño, de músculos poderosos, que quizás no superaba los 110 o 120 cm de altura. Poseía brazos relativamente más largos que los humanos modernos, pero su postura habitual y su forma de caminar eran bípedas. Entre las evidencias que apoyan este temprano bipedismo se encuentran ciertas huellas de hace 3,7 millones de años, conservadas bajo una capa de ceniza volcánica en Laetoli. Estas huellas corresponden a dos individuos que caminaban por la misma senda separados por más de 20 metros, y son claramente de homínidos bípedos. Esto demuestra que el bipedismo debe haber precedido a muchas otras adaptaciones típicamente homínidas, como la posesión de un cerebro de mayor tamaño.

Dado que todas las reconstrucciones esqueléticas de los australopitecinos muestran que poseían una postura bípeda, el género humano posterior, *Homo*, debió haber evolucionado a partir de una población dentro de aquel grupo. Existe bastante acuerdo en que *A. africanus* se encuentra en o muy cerca de la base de la filogenia de los homínidos y los australopitecinos debenser contemplados como un grupo que estaba sufriendo

un cambio evolutivo importante.

HOMO

Los fósiles más antiguos adscritos al género Horno se han hallado en depósitos de Africa oriental y de Sudáfrica, y han sido fechados en el límite entre el Plioceno y el Pleistoceno, hace entre 2,2 y 1,8 millones de años. Estas formas primitivas, denominadas al principio Horno *habilis* por Louis Leakey, eran tan bajas como *A. afarensis*, con machos cuya altura podía alcanzar los 1,3 metros y un individuo fósil reciente cuyo tamaño es próximo a los 90 cm. Sin embargo, su capacidad craneana era aproximadamente de 600 a 700 cc, lo que apunta a un despegue significativo de la línea de los australopitecinos. Junto a estos fósiles se han hallado utensilios, cosa que indica claramente que estos homínidos se ocupaban en la fabricación de **herramientas de piedra** siguiendo un patrón regular. Los productos de este tipo pertenecen a la industria de piedra de Oldoway. Las herramientas se utilizaban aparentemente para la caza y para el despiece de los animales, particularmente pequeños reptiles, roedores, cerdos y antílopes, y probablemente eran utilizados también para hurgar en restos de animales tan grandes como los elefantes. Estos hallazgos no implican que los australopitecinos, más primitivos, no hubieran utilizado herramientas o no se hubieran dedicado a la caza, sólo que las herramientas de los australopitecinos, piedras, huesos y palos, eran aparentemente más sencillas y menos alteradas por sus portadores, por lo que resulta difícil distinguirlas de objetos similares de estos depósitos que no eran utensilios.

Hace unos 1,8 millones de años, poco tiempo después del cierre del periodo fósil de *H. habilis*, aparecen nuevos grupos de homínidos fósiles más altos que sus predecesores, pudiendo alcanzar los 1,6 metros. Estos individuos se distinguen también por poseer cráneos más gruesos, arcos de las cejas más prominentes, dientes más pequeños y volúmenes cerebrales mayores (de 750 a más de 1.000 cc). El primero de estos fósiles, denominado en la actualidad *H. erectus* (Fig. 19-11(b)), fue descubierto por Dubois en 1891 en Trinil, Java, y se han encontrado otros ejemplares también en Africa, China y Europa. A menudo se encuentran signos de la utilización de fuego y evidencias de una utilización considerable de herramientas de piedra, incluyendo grandes hachas de mano del tipo Acheulense (Fig. 19-12(b)). En general, las evidencias indican que la mayoría o todos los grupos de *E. erectus* habían comenzado la caza a gran escala de grandes presas como los ciervos, los elefantes o los jabalíes salvajes.

Si se conocieran todos los grupos de *H. erectus* que existieron a lo largo del tiempo, es probable que las diferencias entre ellos fueran suficientes como para definir nuevos niveles evolutivos e incluso quizás nuevas especies. Sin embargo, estas distinciones afectan a caracteres anatómicos y comportamentales que no siempre son perceptibles a nivel fósil, por lo que todavía es difícil detectar los puntos en los que tuvieron lugar separaciones o transiciones. Las diferencias son incluso más confusas respecto de nuestra propia especie, *H. sapiens*. Por ejemplo, los homínidos fósiles hallados cerca del Río Solo, en Java, tienen menos de 250.000 años, y poseen volúmenes cerebrales medios de 1.100 a 1.200 cc. Estos tamaños son significativamente mayores que los de los fósiles de *H. erectus* del Pleistoceno medio que se encuentran en el mismo área. Pese a ello, se parecen a los fósiles viejos en que los arcos de sus cejas siguen siendo prominentes, y también en algunas otras características. Los fósiles europeos (de Swanscombe en Inglaterra, o Steinheim en Alemania) cuyas edades son próximas a los 200.000 años, también poseen un mayor volumen cerebral y caracteres anatómicos intermedios entre *H. erectus* y *H. sapiens*.

Así, si es cierto que *H. sapiens* evolucionó a partir de un grupo de *H. erectus*, este cambio no es brusco, sino que se da a través de cambios graduales que se pueden encontrar en varias poblaciones intermedias. Lo que se sabe es que en la época en que aparecieron los Neanderthales europeos (*H. sapiens neanderthalensis*, Fig. 19-11(c)) junto con tipos similares hallados en Zimbawe (Africa) y Shanidar (Irak), o sea, entre 50.000 y 100.000 años atrás, los humanos habían alcanzado ya su volumen cerebral medio actual (1.300 a 1.500 cc). A pesar de que estos tipos son algo más bajos que los humanos actuales y muestran unos arcos de las cejas característicos, mandíbulas grandes y mejillas pequeñas, junto con otras reliquias anatómicas, tanto social como comportamentalmente eran bastante avanzados en muchos aspectos: aparentemente eran expertos

cazadores de grandes animales como el oso de las cavernas o el mamut; produjeron muchas herramientas de piedra complejas; y aparentemente llevaban a cabo ceremonias rituales de tipo social, incluyendo la colocación de flores sobre las tumbas de sus muertos. Muchos antropólogos, aunque no todos, piensan que los Neanderthales merecen un puesto dentro de *H. sapiens* tanto como las razas más evolucionadas, es decir, *H. sapiens sapiens* (Fig. 19–11(d)), que comenzaron a sustituir a los Neanderthales en varios lugares del mundo hace unos 40.000 años.

Hasta ahora, entre los fósiles más antiguos de humanos modernos se encuentran los hallados en el Monte Carmelo, en Israel, que datan de hace 90.000 años (Stringer et al.). Se han hallado otras formas de transición en algunas localidades del Oriente Próximo, todas ellas asociadas con la denominada industria Musteriense de la Edad de Piedra (Fig. 19–12(c)). Dado que la cultura Musteriense está también asociada a los Neanderthales, debió existir un importante solapamiento cultural entre estos diferentes grupos de *H. sapiens*. En cualquier caso, alrededor de 35.000 años atrás comenzó en Europa una era denominada el Paleolítico Superior (la última parte de la Edad de Piedra Antigua). Esta era se caracterizó por la existencia de nuevos métodos de trabajo del pedernal para la obtención de herramientas de piedra. Estas culturas, de las que la más antigua fue la Auriñaciense (Fig. 19–12(d)), están asociadas a un cambio marcado en los fósiles humanos. En aquel momento, aparentemente, fue cuando los Neanderthales se vieron sustituidos por los tipos de Cro-Magnon, que exhibían una reducción en los arcos de las cejas, una elevación de la bóveda craneal y una reducción del tamaño del rostro, menos prominente. Aparecen muchos ejemplos de arte representativo, pintado en paredes de cuevas y esculpido en arcilla o en hueso. En esencia, los humanos modernos habían llegado a Europa y a todos lados, y estas nuevas formas pueden ser consideradas entre las razas humanas de la actualidad.

La Figura 19–13 muestra un esquema filogenético posible que establece de manera bastante general las relaciones entre los diferentes grupos de homínidos fósiles conocidos, comenzando por *A. afarensis*. Aunque siguen sin conocerse los sucesos transicionales exactos que tuvieron lugar entre estos grupos, el punto final de esta filogenia –las relaciones entre las razas humanas actuales– puede actualmente ser analizado utilizando técnicas moleculares discutidas en el Capítulo 12. Utilizando una de estas técnicas, Cann et al. han utilizado las diferencias entre los DNAs mitocondriales (mtDNA) para determinar una filogenia en la que la secuencia ancestral de mtDNA, de la que supuestamente derivan todas las secuencias de mtDNA de los humanos modernos, tenía probablemente un origen africano, y dataría de un período comprendido entre los 140.000 y los 290.000 años.

En general, sus hallazgos apoyan las evidencias fósiles que indican que las formas arcaicas de *Homo sapiens* se hallaban ya presentes en África entre 100.000 y 200.000 años atrás (Clarke; Stringer y Andrews). A partir de estos inicios, *H. sapiens* radió hacia diferentes localidades y se diferenció para dar lugar a varias razas, sustituyendo aparentemente las razas autóctonas de *H. erectus*. Esta idea está apoyada por el hecho de que todas las secuencias de mtDNA de *H. sapiens* derivan de una única secuencia africana, y que no existen evidencias de hibridación con otras formas homínidas nativas, más primitivas (como el *H. erectus* asiático), que probablemente poseían secuencias de mtDNA muy diferentes.