

Paula N González
 Jimena Barbeito-Andrés
 Valeria Bernal

Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP

La evolución de los humanos modernos

Una mirada desde el desarrollo

Los animales multicelulares –incluso los humanos– atraviesan numerosos cambios desde su origen como una única célula llamada cigoto, producto de la fecundación de un óvulo, hasta la conformación de un organismo adulto. Esos cambios abarcan la formación de los órganos y sus funciones, el crecimiento o incremento de la masa corporal y de órganos específicos, y modificaciones de la conducta. La serie de procesos por los cuales sucede lo anterior constituye el *desarrollo* de ese organismo.

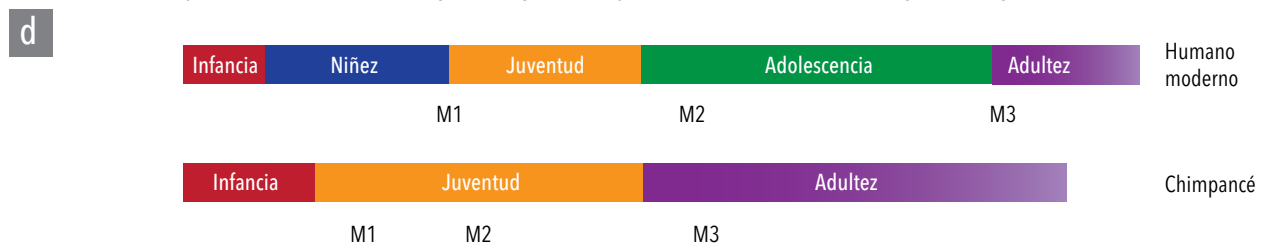
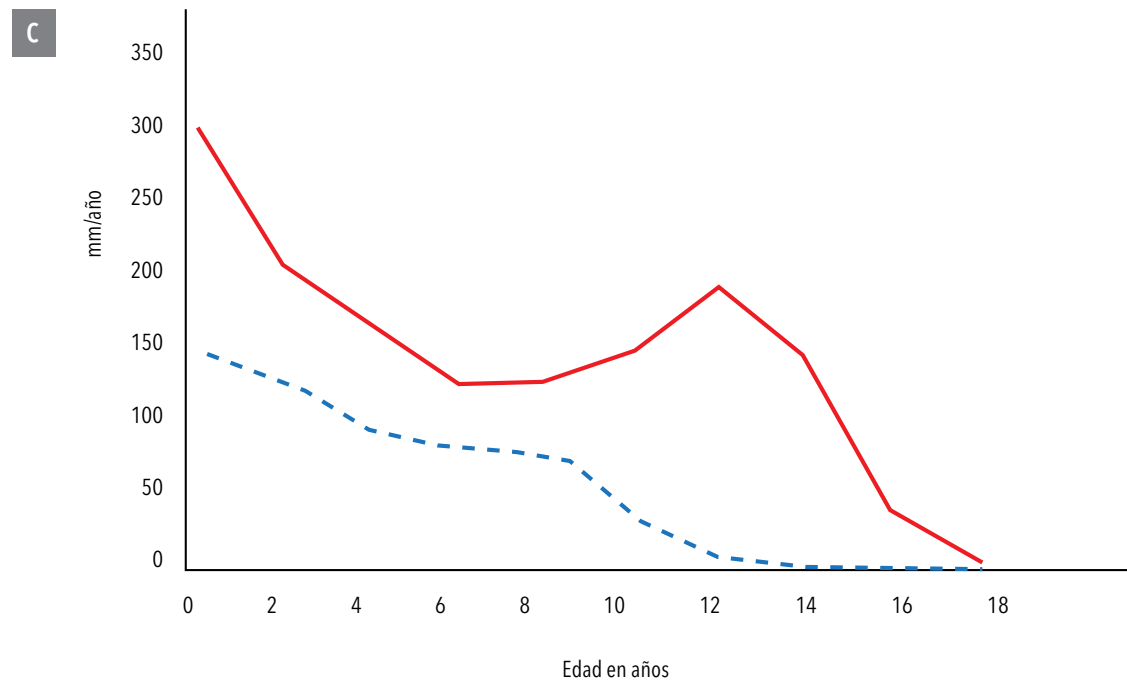
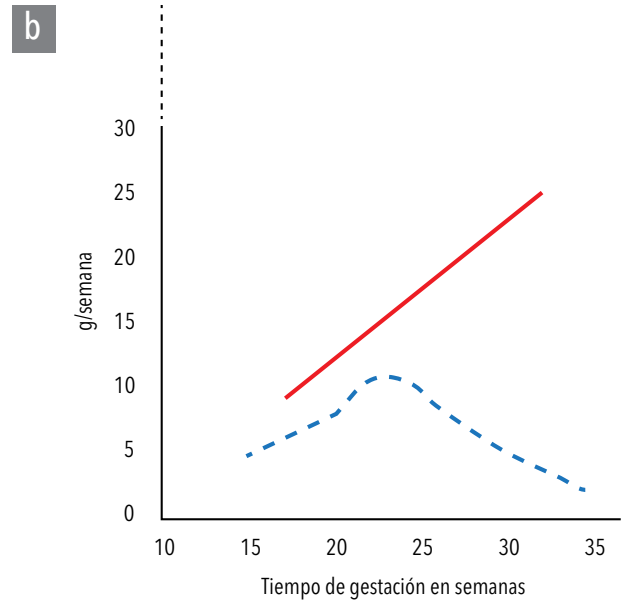
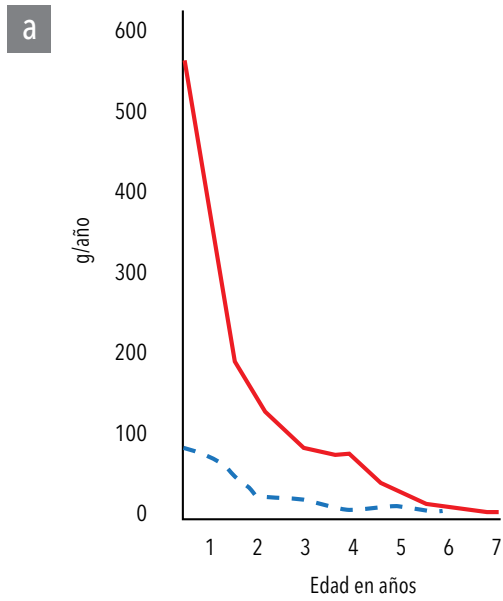
La manera en que los humanos modernos, es decir los integrantes actuales de la especie *Homo sapiens*, crecen y se desarrollan presenta importantes diferencias con el resto de los primates vivos. Comparado con el chimpancé (*Pan troglodytes*), su pariente actual más cercano, *Homo sa-*

piens tiene mayor tamaño cerebral al nacimiento, destete más temprano, maduración sexual más tardía, retraso en la erupción de los molares y prolongación de la vida pos-reproductiva. Además, mientras los humanos modernos alcanzan el 90% del tamaño cerebral adulto a los seis años, los chimpancés lo hacen hacia los tres años. La prolongación del período de crecimiento en los humanos resultaría de la demora del empuje puberal, un momento en que los individuos crecen rápidamente, es decir, aumentan de peso y estatura, y también alcanzan la madurez sexual.

El estudio de estos temas es el campo de la biología evolutiva del desarrollo (conocida como *evo-devo*), un área que estudia las modificaciones de los procesos de desarrollo que conducen al cambio evolutivo. Combina enfoques de la biología evolutiva, la genética del desa-

¿DE QUÉ SE TRATA?

¿Qué enseña la comparación de los patrones de desarrollo de los integrantes de la especie *Homo sapiens* con los de especies emparentadas actuales y extintas?



a. Velocidad de crecimiento posnatal del cerebro en humanos (línea entera) y chimpancés (línea punteada), en gramos por año.

b. Velocidad de crecimiento prenatal del cerebro en humanos (línea entera) y chimpancés (línea punteada), en gramos por semana.

c. Velocidad de crecimiento del esqueleto en humanos (línea entera) y chimpancés (línea punteada), en milímetros por año.

d. Denticiones. M: momento de erupción de los molares. Infancia: desde el nacimiento hasta el destete. Niñez: período de dependencia de adultos para alimentación y cuidado, de erupción del primer molar (M1) y de finalización del crecimiento cerebral. Juventud: período prepuberal en que las crías no dependen de la madre para alimentarse, que termina en la maduración sexual. Adolescencia: período de aceleración del crecimiento, terminación de la erupción dentaria, desarrollo de los caracteres sexuales secundarios y comienzo de la inserción en la vida social adulta.

rollo, la paleontología y la anatomía comparada, incluyendo, entre otros, el análisis del desarrollo y la morfología de especies actuales y fósiles, el estudio de genes reguladores del desarrollo y mecanismos que producen variaciones entre organismos. Aplicado a los humanos, procura determinar cómo a lo largo de su historia evolutiva fue cambiando la manera en que los individuos crecen y se desarrollan.

Los homíninos fósiles

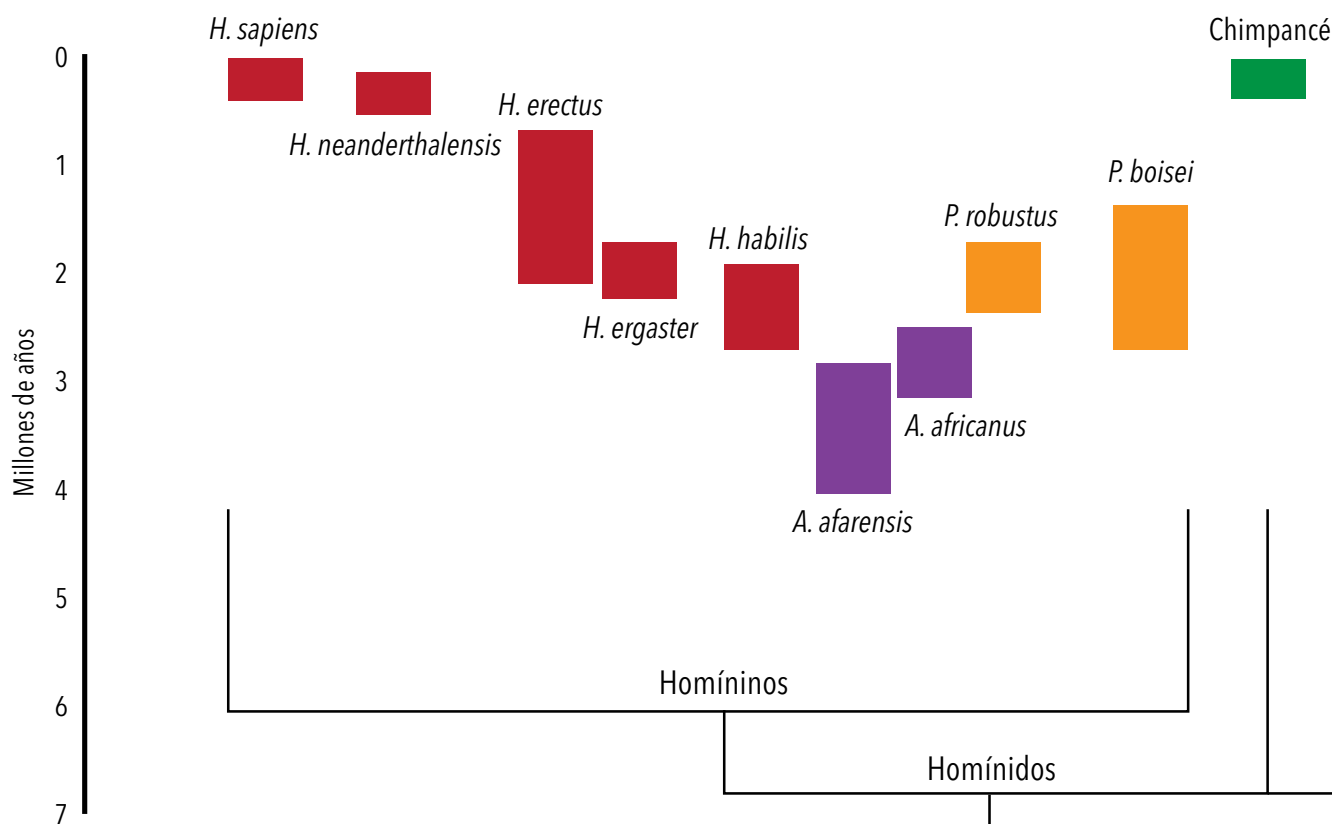
De acuerdo con los datos más recientes obtenidos mediante el análisis de fósiles, hace unos 7,5 millones de años se diferenció en África un grupo de primates que hoy llamamos homíninos, caracterizados por la postura erguida y la locomoción bípeda. Los homíninos incluyen a los humanos actuales y los linajes extintos de su línea evolutiva. Los homíninos más grandes simios (gorilas, chimpancés y orangutanes) forman el grupo de los homínidos. Las investigaciones sobre el desarrollo de las especies fósiles han sido por lo general relegadas en los estudios paleoantropológicos. Esto es atribuible, por un lado, al mayor interés por estudiar rasgos anatómicos de adultos que pudieran ser usados para clasificar especies

extintas y, por otro, a que los restos de individuos infantiles y juveniles son muy escasos en el registro fósil.

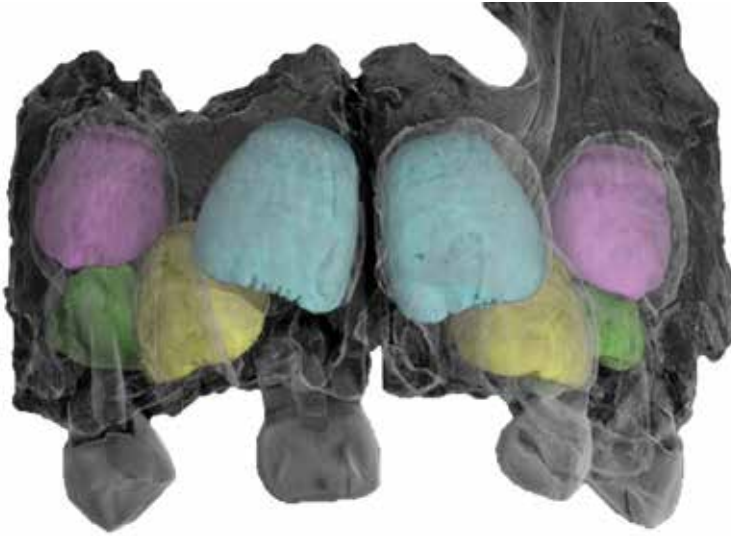
En los últimos años se incrementó el interés por el crecimiento y el desarrollo de los homíninos extintos, procesos que no son directamente observables sino que deben inferirse a partir de elementos que perduran, por ejemplo, los dientes y las improntas dejadas por el cerebro en la parte interna del cráneo. Esto se debe a que el desarrollo dental y el cerebral se asocian con la forma particular en que los individuos crecen, se reproducen y mantienen la descendencia.

De *Australopitecus* a los humanos modernos

El análisis de los tejidos dentales duros —el esmalte y la dentina— constituye la forma más precisa de establecer la edad de los individuos de linajes extintos. La formación de esos tejidos es un proceso regular pero discontinuo, que queda registrado en la superficie y el interior del diente como marcas microscópicas conocidas en el esmalte como estrías transversales y estrías de Retzius. Las primeras representan el ritmo de secreción diario de



Esquema de la ubicación temporal de algunos linajes de homínidos actuales y fósiles. Las iniciales indican los géneros *Homo*, *Australopitecus* y *Paranthropus*.



Tomografía computada del maxilar fosilizado de un *Homo neanderthalensis* infantil encontrado en Bélgica. En color se indican los dientes permanentes que no habían emergido del maxilar en el momento de la muerte. La pieza mide 4,3cm en sentido horizontal. Imagen tomada de Smith et al., 2010, PNAS 49: 20923-20928.

esmalte, mientras las segundas indican la detención de la secreción que tiene lugar en períodos de 6-11 días. Dada la regularidad de su crecimiento, es posible contar dichas líneas y calcular el tiempo que tardaron en formarse las coronas dentales, de forma análoga a los anillos de crecimiento de los árboles. Esos datos son usados para comparar la velocidad y duración del crecimiento de las especies fósiles con las actuales.

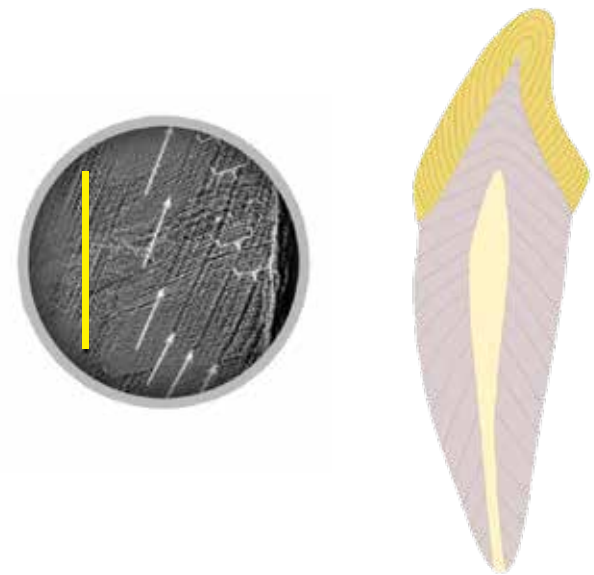
En los últimos tiempos, la utilización del sincrotrón de rayos X abrió un campo alternativo de análisis, pues permite obtener imágenes con la misma información sin cortar el fósil, lo que resulta muy prometedor para la paleoantropología, dada la escasez y el carácter único de las piezas. La aplicación de estos métodos al análisis del esmalte dental de fósiles de *Australopithecus afarensis* y *Australopithecus africanus* permitió estimar que sus coronas dentales habrían tardado entre 2 a 3 años en formarse, esto es, más rápido que en humanos modernos y semejante a lo observado en chimpancés. Las estimaciones de la edad de erupción del primer molar en varios fósiles –incluyendo el del niño de Taung, uno de los cráneos infantiles mejor preservados de *Australopithecus afarensis*, encontrado en Sudáfrica en 1924– indica un rango de entre los 3,2 y 4 años, es decir, considerablemente menor que en los humanos actuales. La única estimación disponible para el segundo molar indica que habría erupcionado entre los 6 y 8,7 años, mientras en los humanos modernos eso ocurre alrededor de los 12 años. En otras palabras, los australopitecos tuvieron erupciones dentales más similares a los simios africanos, especialmente al chimpancé, que a los humanos modernos.

La mayor parte del conocimiento sobre el desarrollo dental de los integrantes tempranos del género *Homo*, datados entre 2 y 1 millón de años atrás, proviene del estudio de un fósil africano clasificado como *Homo erectus* conocido como niño de Nariokotome o niño de Turkana, hallado en 1984 en Kenia, cuya edad se estimó entre 7,6 y 8,8 años. La erupción del primer molar permanente se habría producido a los 4,5 años, una edad inferior a la observada en humanos modernos. Las características de estos últimos, pues, no estaban presentes hace 1 millón de años.

El desarrollo dental de los linajes más tardíos del género *Homo*, en particular de neandertal (*Homo neanderthalensis*), ha sido objeto de intenso debate, con investigadores que plantean un patrón similar a humanos modernos y otros que indican un desarrollo más acelerado. En 2010 se dieron a conocer los resultados de un amplio estudio, realizado con técnicas no destructivas, que permitió establecer que neandertales y humanos se asemejan en cuanto a los tiempos del desarrollo dental. Es decir, la extensión del crecimiento habría estado presente en el último ancestro común de *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*.

El crecimiento del cerebro

Uno de los aspectos de la evolución humana más intensamente estudiado es el proceso de expansión del tamaño del cerebro o *encefalización* registrado en los últi-



Izquierda: líneas de crecimiento del esmalte observadas mediante un sincrotrón de rayos X. La línea amarilla indica la escala: mide 200 micrómetros. Imagen tomada de <http://www.esrf.eu/news/general-old/general-2007/homo/>. Derecha: líneas de crecimiento del esmalte (ocre) y la dentina (gris) en un canino de *Homo neanderthalensis* infantil. La pieza mide 1,5cm en sentido vertical.

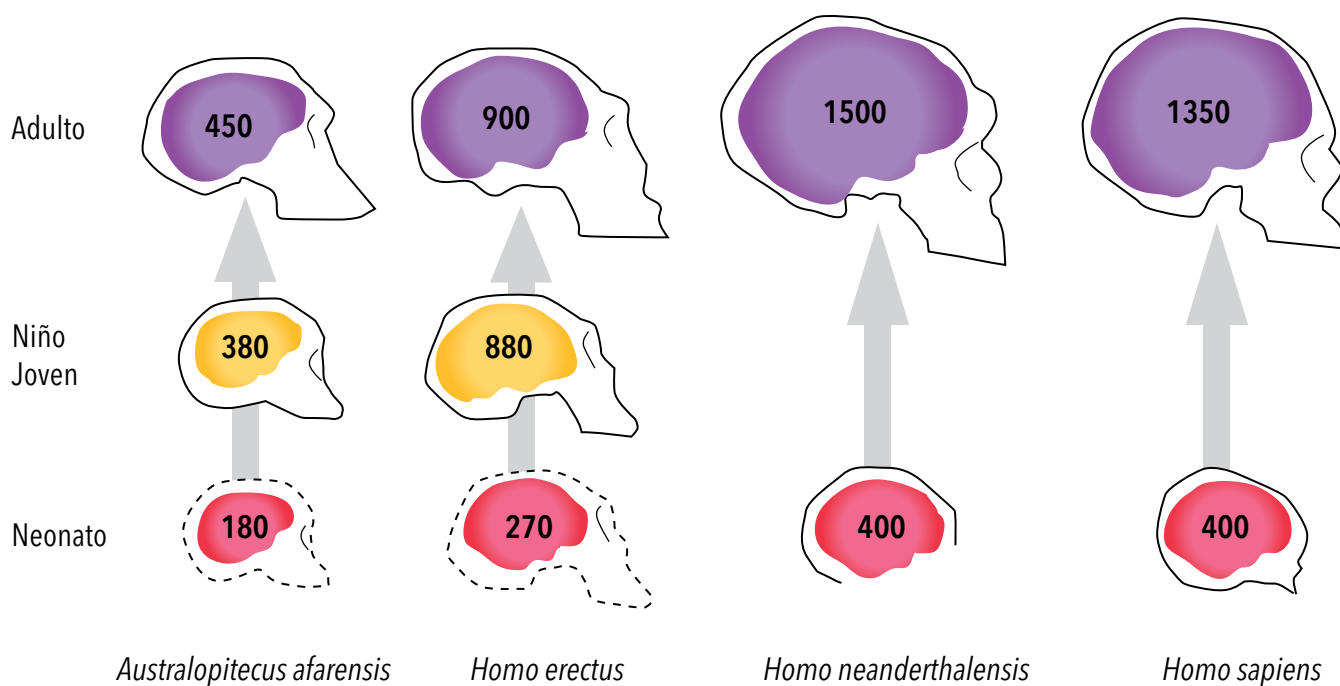
mos 2 millones de años. Esto se debe a las implicancias cognitivas del desarrollo cerebral, que habría facilitado la adquisición del lenguaje y la cultura. El cerebro es uno de los órganos que requieren más energía (240kcal por kg cada día), por lo que su incremento se habría producido a expensas de otras funciones u órganos y habría provocado modificaciones en el patrón de desarrollo del organismo. Por ello, el estudio de la variación de forma y tamaño del cerebro desde el nacimiento a la adultez en los homíninos fósiles brinda información comparativa relevante sobre las modificaciones de ese desarrollo. De manera complementaria, se ha analizado la influencia de ciertos genes en algunos cambios del cerebro ocurridos a lo largo de nuestra historia evolutiva.

Se ha mostrado que la capacidad craneana (o capacidad *endocraneal*) de los adultos se cuadruplicó en los 4 millones de años transcurridos desde la aparición de los primeros homíninos hasta la de *Homo sapiens*. Los humanos modernos alcanzan su mayor volumen cerebral como consecuencia de que la alta tasa de crecimiento prenatal se mantiene después del nacimiento, mientras que en otras especies de homínidos actuales, como el chimpancé, el crecimiento se reduce bruscamente luego de nacer. Uno de los grandes desafíos de la paleoneurología es determinar si los homíninos extintos tuvieron un crecimiento cerebral similar a los chimpancés o a los humanos modernos.

Una vía alternativa para conocer el patrón de crecimiento del cerebro de homíninos fósiles es realizar inferencias a partir de los primates actuales. De esta manera se estableció que los australopitecos tendrían al nacimiento una capacidad craneana promedio de 180cm³, ligeramente mayor que la de los chimpancés, y que se habría incrementado en los homíninos tempranos y alcanzado un tamaño neonatal de 270cm³ en *Homo erectus*, y alrededor de 400cm³ en *Homo neanderthalensis*.

Mediante técnicas modernas de análisis de imágenes fue posible la reconstrucción virtual del interior del cráneo de un *Homo erectus* de un año de edad que habría vivido hace 1,8 millones de años, denominado niño de Mojokerto, cuyo fósil se halló en Indonesia en 1936. Su volumen cerebral había alcanzado cerca del 80% del tamaño adulto, indicación de que el crecimiento del cerebro finalizaba pronto, como en los grandes simios actuales. En consecuencia, el patrón de crecimiento característico de los humanos modernos sería una adquisición posterior a la aparición de *Homo erectus*.

El debate actual acerca de los neandertales abarca dos puntos de vista: por un lado, la idea que el crecimiento extendido y lento es exclusivo de *Homo sapiens* y, por otro, la posibilidad de que ese proceso hubiera comenzado con los ancestros más recientes de ambos linajes. La reconstrucción tridimensional de cráneos de dos fósiles neonatos de *Homo neanderthalensis*, realizada a partir de to-



La expansión del cerebro o encefalización en la evolución humana. El primer cambio importante se produjo hace 2 millones de años entre los representantes del género *Australopithecus* y los tempranos del género *Homo*. Luego entre *Homo erectus* y *Homo sapiens* alrededor de 400.000 años atrás. La línea punteada indica que, ante la ausencia de fósiles neonatos, la capacidad craneana se estimó a partir del tamaño cerebral de los adultos. Las cifras indican capacidad craneana en cm³.



Cráneo fosilizado del niño de Taung (*Australopithecus afarensis*) encontrado en Sudáfrica en 1924. Se estima que data de unos 2,5 millones de años atrás y que perteneció a un niño de unos cuatro años de edad al morir, con una capacidad craneana cercana a los 400cm³, 10kg de peso y 1m de altura. Foto Wikimedia Commons

mografías computadas, mostró que su volumen endocraneal era similar al de humanos modernos. Ello sugiere que el gran tamaño del cerebro al nacimiento y las altas tasas de crecimiento posnatal habrían estado presentes en el ancestro común de neandertales y humanos, hace por lo menos 500.000 años.

A pesar de esas similitudes, neandertales y humanos

modernos se diferencian en varias características morfológicas, como nuestro cráneo redondeado y cara más retraída. Algunas de esas diferencias se originarían durante el primer año de vida, cuando el cerebro de los humanos adquiere forma globular, cosa que no sucede en los neandertales. Hasta el presente, el grado de asociación de la morfología del cerebro con las capacidades cognitivas resulta difícil de establecer porque no existe una relación directa entre la forma y el tamaño del cerebro y su funcionalidad. Sin embargo, se puede establecer que las diferencias en el crecimiento cerebral de neandertales con relación a humanos modernos aparecerían en una etapa crucial del desarrollo de los circuitos neuronales, necesarios para las funciones comunicativas, sociales y emocionales. Esto podría vincularse con el comportamiento y las funciones cognitivas de ambos linajes.

Explicaciones del crecimiento cerebral prolongado de los humanos

La extensión del período de crecimiento cerebral de los humanos ha sido explicada de diversas formas. Se ha planteado que no sería simplemente resultado de la extensión de las etapas de la vida de los primates –infancia, juventud y adultez– sino de la introducción de dos nuevas fases –niñez y adolescencia–. Los humanos tienen un período de lactancia más breve que los chimpancés, por lo que una larga fase posterior al destete conduciría a reducir el intervalo entre nacimientos.

■ APORTES DE LA GENÓMICA AL ESTUDIO DE LA ENCEFALIZACIÓN ■

Los cambios de tamaño del cerebro durante la evolución del linaje humano se asocian con modificaciones en la velocidad y en la edad de detención del crecimiento neuronal. Los adelantos recientes en el conocimiento de la estructura y función del genoma humano han permitido avanzar en el estudio del proceso de encefalización. La secuenciación de los genomas es un proceso complejo que comienza con la extracción del material genético contenido en los núcleos de las células. Luego, distintas técnicas de laboratorio permiten decodificar el orden en que se encuentran las unidades básicas del ADN llamadas *nucleótidos*, hasta reconstruir la secuencia de estas unidades que caracteriza a cada individuo.

Se ha encontrado que en los primates los genes MCPH1 (o microcefalin) y ASPM están asociados con el tamaño cerebral, y presentan una tasa de evolución rápida desde la separación

del linaje del chimpancé del de los humanos. Recientemente, se descubrió que en los últimos hay un número mayor de variantes o alelos que en los chimpancés de un gen denominado SRGAP2, vinculado con rasgos importantes del cerebro. La primera mutación de ese gen se produjo hace unos 3,5 millones de años, y la segunda, hace 2,5 millones, en coincidencia con la aparición de *Homo habilis* y *Homo erectus*. A partir de la secuenciación del genoma del neandertal se identificaron genes que explicarían algunas características estructurales y funcionales de su cerebro. Por ejemplo, las variantes del gen FOXP2 que los homíninos comparten con los humanos modernos están funcionalmente ligadas al lenguaje y a la organización de las conexiones cerebrales. Actualmente, se llevan a cabo más estudios para precisar la función de esos y otros genes relacionados con el desarrollo cerebral.

GLOSARIO

Crecimiento. Proceso de incremento de la masa, tanto corporal como de órganos específicos, que se produce por el aumento del número de células o del tamaño celular, y tiene una velocidad y una duración particulares en cada especie.

Desarrollo. Serie de procesos por los cuales un óvulo fecundado o cigoto, que es una única célula, se convierte en un organismo adulto.

Encefalización. Proceso de expansión del tamaño del cerebro.

Evolución. Cambio de los rasgos que los seres vivientes heredan de sus progenitores y, a su vez, transmiten a su descendencia. Ese cambio está determinado por dos fenómenos complejos: (i) las mutaciones genéticas que se producen al azar en los organismos de reproducción sexual, y (ii) la selección natural. Dos consecuencias importantes de la evolución son la creación de diversidad entre los individuos de una especie y la aparición de nuevas especies.

Homínidos. Grupo de primates que incluye a los grandes monos (gorilas, chimpancés y orangutanes) y a los humanos actuales y fósiles.


Homíninos. Grupo que abarca a todos los primates bípedos y conforma una línea evolutiva que se separó de la del chimpancé hace unos 7,5 millones de años. Incluye nuestra especie (*Homo sapiens*), las especies extintas del género *Homo* (entre ellas *H. erectus* y *H. neanderthalensis*) y las pertenecientes a otros géneros que también se han extinguido (entre ellos *Australopithecus* y *Paranthropus*).

Paleoneurología. Estudio de la anatomía de la cavidad craneana (o endocráneo) de especies fósiles para obtener información sobre el tamaño y forma del cerebro.

Paleoantropología. Rama de la antropología que estudia la evolución temprana de los humanos y la de los homínidos extintos.

Otros estudios se centran en que la prolongación del período de crecimiento cerebral permitiría adquirir mayor cantidad de información, la que sería beneficiosa durante la etapa adulta. La reducción de la velocidad de crecimiento corporal en las etapas tempranas permitiría destinar más energía al cerebro. Asimismo, el lento crecimiento corporal reduciría la competencia entre individuos de la misma población ya que requieren menor cantidad de recursos que los de crecimiento más acelerado. Esta dinámica facilitaría que los individuos jóvenes se mantengan agrupados y reducir así el riesgo de ataque por predadores. Explicaciones como las anteriores representan hipótesis complementarias que son permanentemente puestas a prueba y revisadas, y cuyo principal aporte es guiar la búsqueda de nuevos datos.

El futuro de los estudios de biología evolutiva del desarrollo humano

Los estudios orientados a comprender el cambio evolutivo del linaje humano a la luz del desarrollo de los individuos enfrentan nuevas preguntas y desafíos. Los futuros hallazgos de fósiles de homíninos infantiles y juveniles, el empleo de técnicas de procesamiento digital de imágenes, la comprensión de la influencia de genes en el desarrollo de los organismos y el estudio comparativo del desarrollo en las distintas especies de primates contribuirán sustancialmente a ampliar el conocimiento sobre la evolución de nuestra especie. 

LECTURAS SUGERIDAS

BRUNER E, 2012, 'La evolución cerebral de los homínidos', *Investigación y Ciencia*, 425, febrero.

LEIGH SR, 2001, 'Evolution of human growth', *Evolutionary Anthropology*, 10: 223-236.

PEREZ SI, 2012, 'Origen y evolución de los humanos. La historia de la divergencia de los primates', *Ciencia Hoy*, 129: 22-30.

ZOLLIKOFER CPE & PONCE DE LEÓN MS, 2010, 'The evolution of hominin ontogenies', *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 21: 441-452.



Paula N González

Doctora en ciencias naturales, FCNYM, UNLP.
Investigadora adjunta del Conicet.
pgonzalez@fcnym.unlp.edu.ar



Jimena Barbeito-Andrés

Doctora en ciencias naturales, FCNYM, UNLP.
Becaria posdoctoral del Conicet.
barbeito@fcnym.unlp.edu.ar



Valeria Bernal

Doctora en ciencias naturales, FCNYM, UNLP.
Investigadora adjunta del Conicet.
bernal@fcnym.unlp.edu.ar