



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS POLÍTICAS Y SOCIALES

**Evolución y Desarrollo del
Glúteo Mayor: una
perspectiva bioantropológica**

TESIS

Que para obtener el título de
**Licenciatura en Antropología
(Antropología Física)**

P R E S E N T A

Mark Kuschick Feher

DIRECTOR DE TESIS

Dr. Bernardo Yáñez Macías Valadez



Ciudad Universitaria, Cd. Mx., MMXXII



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA:	1
JUSTIFICACIÓN	4
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN:.....	6
HIPÓTESIS:	7
HIPÓTESIS NULA:.....	8
OBJETIVOS:.....	9
<i>General:</i>	9
<i>Específicos</i>	9
METODOLOGÍA:.....	10
LA CLADÍSTICA.....	12
CAPÍTULO I: GLÚTEO MAYOR	15
GLÚTEO MAYOR.....	15
<i>Anatomía Regional</i>	15
COMPARATIVO DEL GLÚTEO MAYOR SUPERFICIAL EN PRIMATES NO HUMANOS.....	19
<i>Pongo</i>	20
<i>Gorilla</i>	21
<i>Pan</i>	22
<i>Neandertales</i>	23
HOMO SAPIENS: COMPARACIÓN ANATÓMICA	24
<i>Función</i>	25
TIPOS DE LOCOMOCIÓN	27
<i>Cuadrupedismo</i>	29
<i>Locomoción suspensoria</i>	30
<i>Bipedestación</i>	32
COMENTARIOS FINALES	40
CAPÍTULO II: ANTECEDENTES TEÓRICOS E HISTÓRICOS	41
EDWARD TYSON	41
HERMANN KLAATSCH.....	42
RUSSELL H. TUTTLE	42
JACK. T. STERN Y RANDALL L. SUSMAN	42
DIFERENCIAS MORFOLÓGICAS DE LA REGIÓN GLUTEALES EN GRANDES SIMIOS Y HUMANOS.....	44
<i>Mary W. Markze et al.</i>	44
<i>J.P. Vakos</i>	46
<i>Eishi Hirasaki et al.</i>	47
<i>T.M. Greiner</i>	48
<i>Daniel E. Lieberman et al.</i>	49
<i>C.L. Zimmerman et al.</i>	51
<i>Carol Ward</i>	52
DISTINTAS HIPÓTESIS RELATIVAS AL ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LA BIPEDESTACIÓN	54
<i>La hipótesis de la sabana</i>	54
<i>Hipótesis de la liberación de las manos</i>	56
<i>Aposematismo</i>	57
<i>Visión a distancia</i>	57
<i>Lanzamiento</i>	58
<i>Modelo de la Termorregulación</i>	60
<i>Modelo de Aprovisionamiento</i>	62
<i>Forrajeo</i>	63

<i>Hipótesis de Kozma et al.</i>	64
<i>La hipótesis del antepasado acuático</i>	66
<i>Hipótesis de R.C. Payne</i>	67
COMENTARIOS FINALES	69
CAPÍTULO 3	71
MARCO TEÓRICO	71
ANTROPOLOGÍA FÍSICA VS ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA.....	72
ALGUNAS PERSPECTIVAS EVOLUCIONISTAS.....	74
<i>Neo-Darwinismo</i>	74
<i>Síntesis Moderna</i>	75
<i>Síntesis Evolutiva Extendida</i>	77
<i>Evo-Devo</i>	80
<i>Historia Evo-Devo</i>	80
MARCO CONCEPTUAL	84
<i>Evolución</i>	84
<i>Adaptación</i>	84
<i>Desarrollo</i>	84
<i>Modularidad</i>	85
<i>Jerarquías</i>	86
<i>Heterocronía</i>	88
<i>Homología</i>	90
<i>Morfoespacio</i>	90
<i>Novedad</i>	91
MECANISMOS GENÉTICOS.....	93
<i>Genes reguladores</i>	95
<i>Factores de transcripción</i>	95
<i>Genes homeóticos</i>	96
<i>Genes HOX</i>	99
<i>Activadores</i>	101
<i>Promotores</i>	101
<i>Potenciadores</i>	101
<i>Silenciadores</i>	102
<i>Aisladores</i>	102
<i>Pleiotrópico</i>	103
<i>Autapomorfía</i>	103
<i>Epigenética</i>	104
COMENTARIOS FINALES	105
CAPÍTULO 4	107
RESULTADOS DE LA INVESTIGACIÓN	107
¿CÓMO FUE LA POSIBLE TRANSICIÓN DEL ISCHIOFEMORALIS Y DEL GLÚTEO MAYOR PROPRIUS AL GLÚTEO MAYOR?	108
<i>Neo-Darwinismo</i>	108
<i>Síntesis Moderna</i>	110
<i>Síntesis Evolutiva Extendida</i>	112
¿SON LOS GLÚTEOS MAYORES UNA AUTAPOMORFIA DE LOS HOMÍNINOS?	118
¿ES EL GLÚTEO MAYOR UNA NOVEDAD EVOLUTIVA?.....	125
CONCLUSIONES	133
PREGUNTAS FINALES	133

EVOLUCIÓN DEL DESARROLLO.....	134
ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA	140
BIBLIOGRAFÍA:.....	142

Introducción

En el primer capítulo hago una descripción anatómica del músculo, al igual que de su función y forma. También incluyo una comparación musculo esquelética del glúteo mayor de *Homo sapiens* con la estructura similar que existe en las otras especies primates.

En el segundo capítulo se realizó un recorrido histórico de todos los trabajos y estudios que se han realizado que giran en torno al músculo del glúteo mayor. Asimismo se, recopila las varias hipótesis que se han realizado en torno a la evolución y el desarrollo de este músculo en nuestra especie. En la segunda parte, del mismo capítulo, se realiza una práctica similar, más ahora se hace un acervo de las hipótesis que buscan explicar la locomoción bípeda en nuestra especie, la cual está relacionada con el glúteo mayor.

En el tercer capítulo se expone las distintas perspectivas que tienen el Neo-darwinismo, la Síntesis Moderna y la Síntesis de la Evolución Extendida al abordar los fenómenos evolutivos. Al igual, se exponen las diferencias que existen entre la Antropología Física y la Antropología Biológica y se discute por qué esta última es más apta para el presente trabajo. También se presentan varios conceptos teóricos que forman parte de la Evolución del Desarrollo y, por ende, de la Síntesis de la Evolución Extendida.

En el último capítulo se presentan los resultados de la investigación y se responden las tres preguntas postuladas para este trabajo:

1. ¿Cuál fue la transición del isquiofemoralis y del glúteo mayor proprius al glúteo mayor?
2. ¿Es el glúteo mayor una autopomorfía de los homíninos?

3. ¿Se puede considerar al glúteo mayor una novedad evolutiva, dentro del marco teórico del Evo-Devo?

Planteamiento del problema:

El glúteo mayor es el músculo más grande, más pesado y más superficial del cuerpo humano. Se localiza en el tren inferior, en la parte posterior de la cadera. A diferencia de otros animales, y de animales dentro del orden primate, es *singular* a la especie humana: no se encuentra en ningún otro primate. ¿A qué se debe que el ser humano sea la única especie viva de este orden taxonómico que lo desarrolló?

Autores como Lieberman (2006), Susman y Stern (1972) han especulado que el engrandecimiento de este músculo se debe a una adaptación para correr; sin embargo, esta explicación es bastante limitada debido a que el glúteo mayor tiene muchas más funciones que sólo ser un ancla para equilibrar al cuerpo durante el desplazamiento y dar apoyo para evitar que el tronco superior se tambalee y caiga. Lieberman (2006) admite que el músculo más superficial y grande del cuerpo tiene una amplia participación en actividades como levantar el cuerpo de una posición sedente a una postura erguida, controlar la flexión del tronco superior y caminar en cuclillas. Asimismo, se activa al lanzar objetos, en los movimientos necesarios para la excavación y la estabilización, los cuales se realizan cuando no existen condiciones favorables para la marcha bípeda debido a la pendiente del terreno o al hecho de cargar y transportar objetos pesados. A esta lista podrían añadirse evidentemente otros movimientos.

Para analizar la evolución y desarrollo del glúteo mayor dentro del marco evolutivo contemporáneo se presentan diferentes opciones, de las cuales quizá se piense inicialmente en el marco teórico de la adaptación que, al circunscribirse fundamentalmente a los postulados de la Síntesis Moderna, resulta insuficiente y limitado como se verá a lo largo de esta investigación. Por otra parte, el marco teórico de la biología evolutiva del desarrollo o Evo-Devo (*Evolutionary developmental biology*) presenta un enfoque más amplio y pertinente en mi opinión, ya que permite explicar de manera más satisfactoria por qué evolucionó y se desarrolló este músculo en los humanos y en sus antepasados extintos

cercanos¹ (llamados como homininos) y, sobretodo, por qué no se desarrolló en el último antepasado común de chimpancés y humanos.

Lo que me permitirá, también, considerar las novedades morfológicas fenotípicas como lo podría ser el glúteo mayor que son resultado de la alteración de los ritmos de crecimiento durante la ontogenia y de los sistemas de genes regulatorios que los sustentan; lo que puede nombrarse como un enfoque heterocrónico del desarrollo ontogenético.

La principal aportación del presente trabajo a la antropología física/biológica es poder analizar con nuevos métodos, conceptos y herramientas epistémicas la evolución de nuestra especie en particular y de los primates en general. La evolución del desarrollo ofrece un enfoque completamente distinto en torno a los mecanismos microevolutivos y su importancia en la generación de nuevos fenotipos y por consecuencia de comportamientos asociados a estos.

¹ La tribu hominini es el grupo taxonómico al que corresponde *Homo sapiens* y que integra a todos sus ancestros extintos que no los son del chimpancé. A estas especies muy cercanamente relacionadas en términos filogenéticos con los humanos se les denomina homininos. A lo largo de este trabajo haré referencia a dicho grupo de especies que forman parte del linaje evolutivo que se separó del de los chimpancés hace aproximadamente unos 7 millones de años. A este periodo de la evolución humana se le conoce como el proceso de hominización.

Justificación

El motivo por el cual escogí este tema empezó con una breve investigación sobre el beneficio de fortalecer y lograr una hipertrofia importante en el músculo del glúteo mayor; ya que el tener este músculo grande y más fuerte da muchos beneficios dentro del ejercicio, al igual que en la vida cotidiana. Dentro de estas breves lecturas encontré las descripciones de este músculo en donde señalaban que era el músculo más grande en el cuerpo y que era bastante singular. Y esto último me generó bastante curiosidad.

Al ampliar mi búsqueda ahora desde un enfoque de la evolución humana en vez de un simple estudio kinesiológico/biomecánico, puede encontrar que existían varias explicaciones para dar cuenta del por qué los seres humanos son la única especie en el reino animal que posee este músculo que ha sido descrito por varios investigadores como singular o único, debido tanto a sus proporciones como por los roles que juega en nuestro cuerpo y comportamiento(s). Sin embargo, la mayoría de las explicaciones que daban para el desarrollo de este músculo centraban sus explicaciones dentro de los marcos teóricos del Neo-darwinismo y de la Síntesis Moderna, lo que a mí juicio parecían insuficientes.

Al comentar mi interés sobre este tema, y que tanto el Neo-darwinismo y la Síntesis Moderna me parecían insuficientes para dar una explicación evolutiva, el investigador Bernardo Yáñez Macías Valadez, ahora el asesor del presente trabajo, me recomendó leer sobre la evolución del desarrollo que formaba parte de lo que se conoce actualmente como Síntesis Evolutiva Extendida. Me di cuenta que esta perspectiva buscaba llenar algunos de los huecos teóricos que existen dentro de las actuales discusiones evolucionistas que problematizan las limitaciones de la Síntesis Moderna y de las aproximaciones Neo-darwinistas, además de que tiene un mayor énfasis en la evolución de fenotipos y les da mayor importancia a la comprensión de los eventos microevolutivos. Por ello, fue que decidí estudiar el fenómeno de la evolución del glúteo mayor desde un enfoque de la evolución del desarrollo.

Al igual, decidí hacer uso de la antropología biológica, ya que esta perspectiva busca estudiar el fenómeno de una manera más completa que la antropología física. Esta última únicamente se enfocaría en la anatomía y la morfología de estudio sin ponerlo dentro de un contexto mayor, es decir no tomaría en cuenta como los cambios anatómicos morfológicos del glúteo mayor cambiaron y permitieron el surgimiento de nuevos

comportamientos. Además no consideraría la evolución del desarrollo, enfatizaría el enfoque descriptivo. También cabe señalar que sus explicaciones se reducirían a una perspectiva meramente adaptacionista, por lo cual es más interesante y tiene mayor alcance hacer uso de la antropología biológica que toma muchos más fenómenos en cuenta y no es solo descriptivo.

Preguntas de investigación:

A través de los cuatro años en los que estudié la carrera, las varias lecturas que realicé, las clases, entre otras actividades, me surgieron inquietudes sobre los diferentes aspectos que han sido abordados desde la antropología física como parte del proceso de hominización, en específico el posible desarrollo del glúteo mayor. Con el proceso largo de investigación, de la recopilación, lectura y análisis, así como de las discusiones con distintos profesores y mi asesor de tesis llegué a establecer tres preguntas de investigación las cuales guían el presente trabajo.

1. ¿Cuál fue la transición del isquiofemoralis y del glúteo mayor proprius al glúteo mayor?
2. ¿Es el glúteo mayor una autopomorfía de los homíninos?
3. ¿Se puede considerar al glúteo mayor una novedad evolutiva, dentro del marco teórico del Evo-Devo?

Hipótesis:

En el marco teórico de la biología evolutiva del desarrollo se considera que un genotipo puede producir diferentes fenotipos debido a cambios en el ambiente externo del organismo, conocidos como efectos epigenéticos. Durante el proceso de hominización surgieron muchas modificaciones en la morfología/anatomía de nuestros ancestros, como cambios en la posición de la escapula, en la posición del foramen magnum localizado en la base del cráneo y en la forma del pie, además del ensanchamiento del tobillo, etc. Todos estos cambios fueron derivados de diversas alteraciones en el ecosistema de los homínidos (Pongo, Gorila, Pan y Homo). Estas fluctuaciones en el ambiente, como la temperatura, la humedad, el pH del ecosistema, la dieta, la fotoperiodización, la temporalidad y la presencia de depredadores causaron y afectaron los procesos fisiológicos y metabólicos que regulan los mecanismos del desarrollo.

Aquí se propone que las modificaciones en la pelvis y los músculos asociados a esta estructura anatómica y morfológica, así como las características asociadas a la locomoción y los comportamientos que surgieron debido a estas alteraciones, son resultado de modificaciones en el patrón de desarrollo ontogenético, por un lado, así como de respuestas epigenéticas a un ambiente cambiante, por el otro. La pelvis pasó por un proceso de alteración en su ritmo de crecimiento (heterocronía), el cual acortó el isquion y ensanchó las crestas ilíacas para así poder dar lugar al desarrollo del glúteo entre otras cosas. Todos estos procesos orgánicos, además de sus consecuencias anatómicas, tuvieron, por supuesto, resultados particulares en la conducta de los homínidos.

Mi propuesta plantea que es a partir de la Síntesis Evolutiva Extendida, particularmente desde la perspectiva de Evo-Devo, que la evolución de estas estructuras

anatómicas debe ser analizada. Sostengo que tanto la Síntesis Moderna como el Neodarwinismo son enfoques que, al no considerar al desarrollo ontogenético y su propia evolución, como parte importante del proceso evolutivo, resultan insuficientes para dar una explicación certera de la evolución y desarrollo del glúteo mayor en nuestro linaje taxonómico.

Hipótesis nula:

La evolución del glúteo mayor fue resultado de los cambios climáticos que ocasionaron que los homínidos abandonaran los bosques y se trasladaran a un nuevo ambiente, el cual consistía de una combinación de estepa-planicie con bosque, donde, por el tamaño de los pastizales, existió la necesidad de adoptar una postura erguida para poder cazar y protegerse de la depredación. Lo que se conoce como la hipótesis de la sabana (Dart, 1925). Esta propuesta plantea que fueron las modificaciones climáticas y ecológicas principalmente las que propiciaron la evolución de la bipedestación.

Objetivos:

General:

1.- Conocer y comprender el desarrollo y evolución del glúteo mayor en el linaje de los homínidos-homininos.

Específicos

2.-Mostrar que el marco teórico y conceptual de Evo-Devo y la Síntesis Evolutiva Extendida pueden explicar, mejor que el enfoque adaptacionista, el surgimiento de las novedades fenotípicas que posteriormente tendrían un impacto favorable en la supervivencia de la especie.

3.-Refutar la idea de que la bipedestación en el ser humano es consecuencia exclusiva de su adaptación a la sabana, al igual que otras hipótesis que muestran un posicionamiento causal unidimensional en torno a la relación organismo-ambiente.

4.-Comparar la anatomía de *Pan*, *Pongo*, *Gorila* y *Homo sapiens* en relación a los músculos isquiofemoralis, glúteo mayor proprius y glúteo mayor, con la intención de mostrar la función biomecánica de cada músculo y la variación de movimiento en cada especie.

5.- Analizar y comprender el concepto de novedad evolutiva dentro del marco teórico de Evo-Devo y mostrar cómo puede utilizarse para poder estudiar los cambios morfológicos entre especies, con la finalidad de poder reconstruir historias evolutivas y/o filogenias.

Metodología:

Los objetivos y las preguntas formuladas en este trabajo de investigación se basan en tres marcos de referencia fundamentales: la Síntesis Evolutiva Extendida, la Síntesis Moderna y el Neo-darwinismo. La primera de estas aproximaciones es la que destaca en esta investigación y a que en mi opinión tanto la Síntesis Moderna como el Neo- Darwinismo tienen acercamientos teóricos limitados en cuanto al surgimiento de nuevos fenotipos y de los mecanismos que regulan la expresión de los mismos. En términos generales no admiten la existencia de novedades evolutivas en general y fenotípicas en particular, argumentan que un taxón siempre está modificándose gradualmente con el intento de adaptarse a un ambiente en cambio constante, por lo que en sentido estricto no serían rasgos nuevos, sino simplemente modificados. También, se tiene una concepción sesgada de la relación organismo-ambiente, dado que se considera que el ambiente afecta y modifica al organismo, pero no en el sentido opuesto. Por ejemplo, cuando llega a hacerse mención de algún carácter fenotípico, la explicación en ambos enfoques se limita a la selección natural, como en el caso de que el ser humano es bípedo, dado que el ambiente selvático de los antepasados de los homínidos sufrió una reducción, lo cual los hizo migrar hacia las planicies donde, para evitar la depredación, tuvieron que erguirse para poder ver sobre los pastizales altos y estar alertas a la aproximación de depredadores. Por consiguiente, la estructura anatómica se modificó permitiendo la marcha bípeda. Esta ejemplificación sucinta de la hipótesis de la sabana/planicie es útil para poder destacar el motivo de la selección y cómo el ambiente afecta al individuo. Pero no puede dar cuenta de las causas, es decir, las rutas y procesos evolutivos y ontogenéticos a partir de los cuales surgen el glúteo mayor, entre otras cosas, porque no considera a éste como una novedad fenotípica,

sino la simple modificación gradual de una estructura anatómica. De ahí que resulte difícil explicar desde la Síntesis Moderna y el Neo-darwinismo el surgimiento de estructuras novedosas.

Por el contrario, la Síntesis Evolutiva Extendida busca explicar por qué existe tal diversidad fenotípica dentro del mundo orgánico, cómo se origina y cómo se expresa a partir de los mecanismos de regulación génica, los cuales además son altamente susceptibles a los efectos epigénéticos. Lo que demuestra a su vez que un organismo siempre guarda una relación con los cambios ambientales y viceversa, lo cual diverge de los enunciados del Neo-Darwinismo y la Síntesis Moderna cuya aproximación es unilineal y unidireccional en torno a la relación /interacción organismo-ambiente.

Con base en lo anterior, propongo tres estrategias metodológicas que a continuación describo para profundizar en el conocimiento de la evolución y desarrollo del glúteo mayor: la cladística, el método comparativo y un análisis cualitativo de la literatura especializada enfocada en el tema del glúteo mayor.

La Cladística

Es una de las herramientas teóricas que se utiliza en la biología evolutiva y en la biología del desarrollo para poder establecer relaciones evolutivas y/o filogenéticas entre especies, comportamientos, caracteres o rasgos particulares. Por ejemplo, la evolución y desarrollo del glúteo mayor entre chimpancés y humanos.

La cladística es un método dentro de la sistemática filogenética que busca rastrear y establecer relaciones biológicas hipotéticas entre especies vivas y extintas de un mismo grupo para encontrar una historia evolutiva en común. Para develar esta historia entre los taxones se busca el ancestro común más cercano entre las especies. La cladística reconoce grupos monofiléticos compuestos de dos o más taxones, cuyo criterio para establecer relaciones evolutivas se basa en el reconocimiento de sinapomorfías.

La cladística tiene tres premisas básicas:

1. Cualquier grupo de organismos está relacionado por ascendencia de un ancestro común.
2. Existen patrones de bifurcación en la cladogénesis.
3. El cambio de caracteres ocurre dentro de los linajes a través del tiempo.

La primera premisa establece que toda forma de vida dentro de un parámetro biológico evolutivo se encuentra relacionada con otras, dado que la vida se originó en la tierra, estableciéndose un estado de interrelación. Por ello es importante estudiar la diversidad de los organismos y saber por qué existe la diversidad misma.

La segunda premisa establece que pueden surgir nuevos linajes evolutivos de una sola población originaria al mismo tiempo o en temporalidades tan cercanas que es difícil considerarlas dos sucesos totalmente separados o ajenos.

La tercera premisa describe que los caracteres de un organismo cambian a través del tiempo, y el cambio de linajes de diferentes grupos o individuos únicamente puede reconocerse a través de los cambios de esos caracteres. El término que denota a los caracteres homólogos dentro de un grupo de organismos en su estado original pero que no es único a ese grupo es un estado plesiomórfico (o primitivo), mientras que las apomorfías se refiere a un carácter biológico el cuál esta derivado de otro rasgo que pertenecía a un taxón ancestral).

La cladística como herramienta que permite la reconstrucción de filogenias a través del uso de caracteres homólogos es muy pertinente, ya que permite generar un orden histórico mapeado y de aparición mediante la reconstrucción filogenética, que se expresa gráficamente a través de cladogramas. En estos, cada nodo que surge de las ramas representa una especie, lo que facilita el entendimiento de los mecanismos evolutivos, a nivel de explicación del surgimiento de caracteres y de sus posibles relaciones/transiciones.

Otro método básico dentro de la cladística es el método comparativo, el cual, a diferencia de otros métodos que buscan establecer cuáles caracteres son homólogos, permite identificar si un carácter es homoplásico o convergente. Además es necesario destacar otra ventaja del método comparativo dentro de la cladística: es de los pocos métodos que “puede establecer una correlación entre la evolución de un carácter y las influencias externas que proveen el ímpetu selectivo para su evolución” (Teleford y Budd, 2003). Esto es importante debido a que busca usar todo tipo de evidencias para poder establecer una relación más parsimoniosa en cuanto al establecimiento de una línea de tiempo evolutiva; al igual de tener un mejor discernimiento de los procesos evolutivos.

Con el método comparativo es posible considerar a otros primates del grupo homínido para poder contrastar diferencias de la estructura ósea y muscular del glúteo

mayor con las estructuras de otros primates vivos, al igual que poder observar las mismas en los homínidos extintos. Sin embargo, es necesario señalar que la comparación más común de las estructuras anatómicas del ser humano es con el chimpancé, por tratarse del pariente primate vivo más cercano al ser humano.

Otra estrategia metodológica de mi proyecto es la revisión bibliográfica de estudios comparativos de estructuras anatómicas y funciones de los músculos entre seres humanos y otros primates, por ejemplo: Stern (1972), Lieberman (2006), Greiner (2009), Gruss y Schmitt (2015), Kaseda(2008), Al-Imam (2017), Tuttle (1975), etc. La lectura, análisis y reflexión de estos trabajos permitirán tener un conocimiento más amplio del tema e integrar una investigación pertinente desde la perspectiva bioantropológica.

En suma, considero que la implementación y articulación de estos tres elementos darán lugar a un conjunto de recursos que contribuirán al carácter cualitativo de esta investigación.

Capítulo I: Glúteo Mayor

En este apartado realizaré una descripción anatómica del glúteo mayor. La descripción se basa primeramente en una síntesis breve del músculo, luego se realiza una descripción más a fondo de su anatomía regional, en la cual se destacan los sitios de inserción y origen del músculo; así como su formación durante la etapa de desarrollo. Se ofrece una explicación de su forma, su función y una comparación del glúteo mayor en los seres humanos con el de otras especies del orden primate.

Glúteo mayor

El músculo glúteo mayor es el más voluminoso y superficial de la región glútea, con forma cuadrilátera, dos inserciones diferentes, de espesor variable en sus distintas zonas, y cubierto con diferentes fascias o aponeurosis (Cárdenas, 2014).

Anatomía Regional

En los seres humanos, el glúteo mayor se divide en dos segmentos: el superior (porción craneal) y el inferior (porción caudal). De acuerdo con Tichý y Grim (1985), estas dos regiones surgen debido a la fusión de dos músculos fetales. “La sección del glúteo mayor que se origina en el cóccix corresponde a un músculo fetal aparte, el cual por lo general se encuentra en embriones y fetos humanos y que recibe el nombre de músculo coccigeofemoralis. Durante el periodo prenatal, este músculo se fusiona con los márgenes distales del músculo fetal del glúteo mayor. Después del nacimiento, la delimitación de los dos músculos fusionados se cubre con las fibras gruesas musculares características del glúteo mayor.

Al igual que todos los músculos del tren inferior, el glúteo mayor se desarrolla a través de los somitas, los cuales están emparejados bilateralmente en bloques de mesodermo para-axial. Durante la quinta semana de desarrollo, los mioblastos migran a las yemas de las extremidades donde las células se condensan en yemas dorsales o ventrales. Las yemas de las extremidades dorsales del tren inferior conforman los extensores y abductores los cuales incluyen al glúteo mayor” (Tichy y Grim, 1985).

Por otra parte, el segmento superior del músculo se origina en la fascia lata y en el tendón ascendente. Estas características anatómicas de la región superior del músculo permiten a la cadera realizar una rotación externa y la abducción, posibilitando al mismo tiempo la extensión de la cadera. La parte inferior del glúteo mayor se origina en la parte inferior del sacro y en la sección superior lateral del cóccix, insertándose en la parte lateral del fémur y del septum intermuscular. Éste es el único segmento del glúteo mayor que se encuentra en todos los homínidos. (Stern 1972; Greiner 2009; Bartlett, Sumner, Ellisa y Kram 2013).



Figura 1. Disección superficial de la extremidad inferior derecha mostrando el glúteo mayor, el tracto iliotibial y el tensor de la fascia lata (Al-Imam, 2017). Fig. 2. Disección de los músculos del glúteo menor y medio.

El glúteo mayor únicamente se encuentra en el primate humano. Por su parte, los primates no humanos tienen un glúteo superficialis, al que Lieberman denomina glúteo mayor porpius (2006). “Las fibras caudales del glúteo superficialis ocupan la proporción más grande de la musculatura de los glúteos mayores en primates no humanos” (Stern 1972).

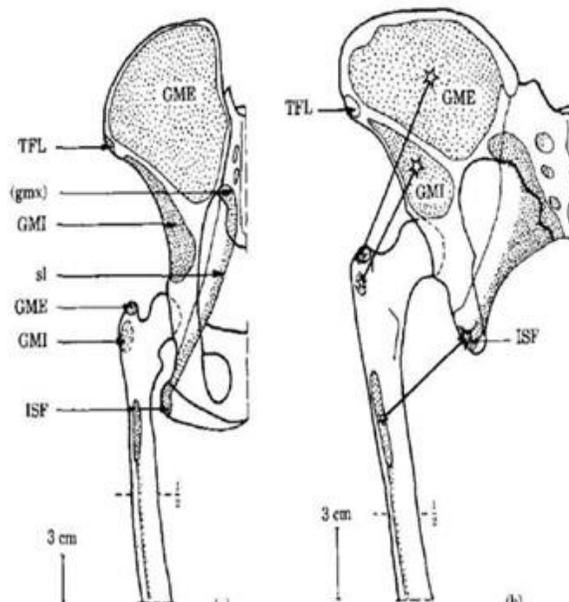


Figura 2. Comparación de los orígenes de los músculos gluteales y las estructuras óseas donde se insertan estos músculos del chimpancé (izq.) y Australopitecos afarensis (der.) (Berge, 1994, citado en Al-Imam, 2017)

El músculo homólogo del glúteo mayor de los primates no humanos es muy robusto en comparación con los músculos gluteales menores de los seres humanos, los cuales son aproximadamente el dieciocho por ciento de la masa muscular de la cadera en nuestra especie, en comparación del 11.7% en chimpancés y 13.3% en gorilas (Haughton 1873; Zihlman and Brunner 1979; Lieberman et al. 2006).

El glúteo mayor en los primates no humanos tiene dos cabezas que encajan con la porción craneal que va desde el ligamento sacro-iliaco al tracto ilio-tibial, cuya función principal es la de abducir y rotar la cadera. Cuenta también con una cabeza caudal más pequeña que va de la tuberosidad isquiática hacia la tuberosidad gluteal y al epicóndilo femoral que se extiende sobre la cadera (Stern 1972; Lieberman et al. 2006). La razón por

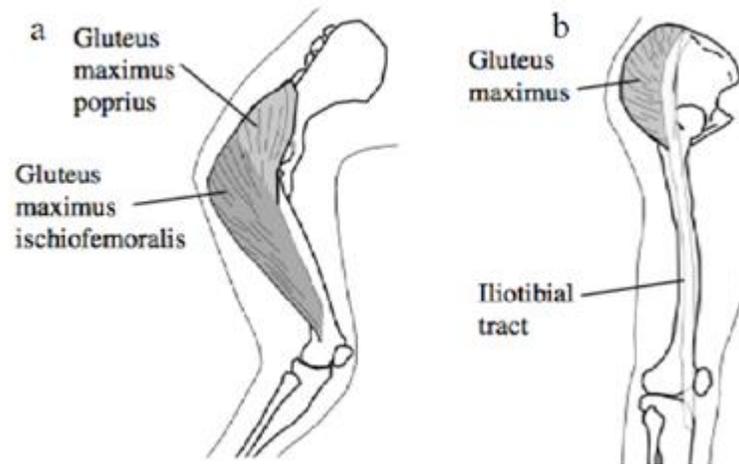


Figura 3 Comparación entre el tamaño y La inserciones del glúteo entre *Pan* y *Homo* (Robinson et al. 1972)

la cual el glúteo mayor es más grande en seres humanos es que tiene una porción craneal superior del glúteo superficialis (Stern 1972).

Comparativo del glúteo mayor superficial en primates no humanos

En este apartado se realiza una descripción de las características anatómicas del glúteo mayor superficial en los primates no humanos, específicamente en los simios y se concluye con una breve comparación de las diferencias morfológicas que existen entre estos primates y nuestra especie en lo que respecta a este músculo. Esto permitirá entender y destacar la singularidad del glúteo mayor en los seres humanos y porque es un objeto de estudio relevante dentro del campo de la evolución.

Pongo

El orangután es el único de los grandes simios que se localiza geográficamente en Asia. Es un primate que rara vez se desplaza sobre la tierra, ya que pasa la mayor parte de su vida en los árboles. Su locomoción ha sido descrita por diversos investigadores (Kaseda 2008, Turnquist 1975, Schwartz 1998, Hunt 1991, Turnquist et al. 1999, Schmitt et al. 2005, Robinson 1972) como un movimiento pendular del brazo, el cual se designa con el nombre de braquiación.

La estructura anatómica muscular de los glúteos de los póngidos, como el orangután, es bastante similar a las de *Pan* y *Gorila*. Pese a que algunas variaciones son muy pequeñas, llegan a ser muy distintivas y reflejan la razón por la cual los estudios moleculares y genéticos señalan que los póngidos son más cercanos a los gibones que a los grandes simios (Begun 2003, Mayá, Sala et al. 2008, Oxnard 1979, Friday 1992, Niemitz 2010).

Pongo tiene un glúteo mayor porpius y un isquiofemoral. “El glúteo mayor porpius surge en la parte dorsal del sacro y del cóccix, el ligamento sacrotuberal y la tuberosidad isquial se insertan en la tuberosidad gluteal, en la línea lateral de la línea áspera del fémur y en el retináculo tibial lateral” (Kaseda et al. 2008). El segmento superficial del glúteo en *Pongo* no se encuentra tan desarrollado y se inserta principalmente en la fascia que cubre al glúteo medio, al igual que al sacro y al cóccix (Robinson 1972). Es posible que estas diferencias obedezcan también al tipo de locomoción y postura que tienen los orangutanes, cuya anatomía muscular, como se ha mencionado, difiere de la de los chimpancés y gorilas.

Gorilla

La anatomía gluteal de los gorilas es similar a la de *Pan*. Tienen un glúteo mayor proprius (superficial=proprius) de tamaño moderado en comparación con el glúteo medio que en esta especie es de mayor tamaño. “Las fibras musculares surgen de una dirección dorsal y caudal de la fascia cubriendo al glúteo medio y los músculos vertebrales (erector spinae), de la superficie dorsal del sacro y de la primera vertebra caudal (femoro-coccygeneus). No hay ningún músculo fibroso que se origine del ilion” (Jouffrey, Francois; Medina 2006).

La porción inferior del glúteo mayor proprius tiene un origen medial que va desde las vértebras del sacro o fascia multifidus, sacro, cóccix. Los sacrotuberos y ligamentos sacroiliacos se insertan en el tracto iliotibial. Sus fibras se dirigen de manera oblicua lateral cuando el muslo se encuentra en extensión (Tuttle et al. 1975).

El glúteo isquiofemoral tiene su origen en la tuberosidad isquial y en el tendón de la cabeza larga del músculo bíceps femoral, y se inserta en la diáfisis femoral entre la tuberosidad gluteal y el epicóndilo lateral. Cuando el muslo se extiende, las fibras presentan una dirección oblicua ínfero lateral (Tuttle et al. 1975).

La producción de fuerza para la extensión de la cadera en los gorilas proviene del tendón de la corva. Por ello, gran parte de su locomoción se deriva de la posición cuadrúpeda palmígrada y de caminar sobre los nudillos, lo cual además explica por qué no les es posible la locomoción bípeda constante, sino sólo de manera ocasional. La demanda energética para mantener la posición erguida con toda la fuerza procediendo del tendón de la corva, es muy alta y les resulta muy desgastante mantener esa flexión por mucho tiempo.

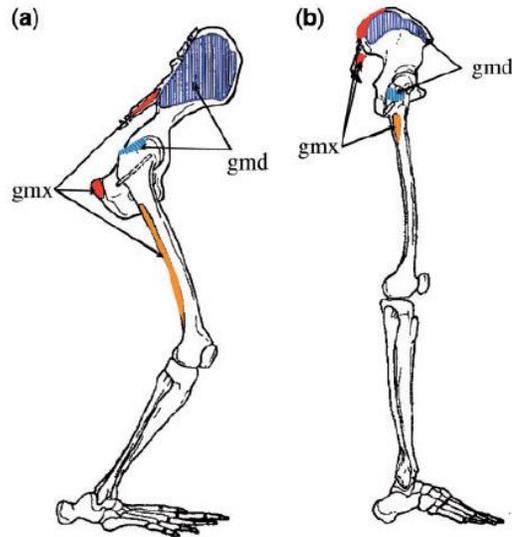


Figura 4 Comparación entre los orígenes y las inserciones musculares de *Gorila gorila gorila* y *Homo sapiens*. En rojo, el origen del glúteo mayor. En naranja, la inserción. En azul, el origen del glúteo medio. En azul claro, la inserción del glúteo medio. (Tomado de Robinson JT, Freeman L y Sigmon BA, 1972; a través de Hogervost, T. Vereecke E y Evie, 2014)

Pan

En los chimpancés la cara posterior del glúteo mayor superficial corresponde a la tuberosidad isquiofemoral y tiene su origen en la tuberosidad isquial, con inserción en el retináculo lateral patelar del fémur. El borde anterior de la cara posterior del glúteo mayor superficial forma el tabique intermuscular del muslo lateral e interactúa con el vasto lateral. Las dos terceras partes del borde tocan la cabeza superior del glúteo mayor y la otra tercera parte toca la cabeza inferior. En el chimpancé se observa adicionalmente el ligamento sacrotuberal. Por otra parte, el chimpancé no tiene una prominencia posterior de la superficie gluteal del ilión, sino, cómo se mencionó, el glúteo mayor tiene su origen en la cabeza del fémur.

Neandertales

A partir del descubrimiento de varios fragmentos óseos del yacimiento de El Sidrón en España, se observó en algunos de los restos de adultos neandertales un alto grado de robusticidad. La forma de los glúteos mayores se estimó por medio de entesis fibrosas², y se concluyó que tienen un rango más amplio de variabilidad que la de los seres humanos modernos. Sin embargo, destacan estos autores que su entesis fibrosa es similar a la de los humanos modernos, ya que la huella del músculo en la superficie anterolateral correspondiente al vasto intermedio sobrepasa el rango de movimiento de la variación morfológica contemporánea (Belcastro et al. 2020).

Lo que este estudio nos demuestra es que el glúteo mayor no es un músculo único en la especie humana, sino que otros homínidos tenían una estructura bastante similar. Por ello es que le confiero la característica de ser una singularidad evolutiva al glúteo mayor en este trabajo debido a que somos la única especie sobreviviente que lo posee, pero no necesariamente la única que lo presentó durante el proceso de hominización. Esta explicación del porqué le confiero la característica de singular en vez de único se realiza a más detalle en el cuarto capítulo y se relaciona con la problemática de las innovaciones evolutivas.

²² Las entesis son el lugar en donde un tendón o ligamento se insertan en la diáfisis de un hueso largo. Las entesis fibrosas se caracterizan por tener fibras conectivas densas en los puntos de contacto tendón/ligamento-hueso (Apostolakos et al, 2014).

Homo sapiens: comparación anatómica

Como se dijo, los seres humanos tienen únicamente un glúteo mayor, el cual corresponde, en los otros primates existentes, al glúteo mayor superficial, ya que los seres humanos no tenemos el isquiofemoral. El glúteo mayor de los seres humanos abarca un área mucho mayor que los otros dos músculos del glúteo (menor y medio).

Una de las características que distingue a este músculo de la estructura gluteal de otros primates vivos es que sus fibras se originan en el ilión, lo cual compensa el acortamiento del movimiento de rango del tendón de la corva para permitir realizar la extensión de la cadera (Stern y Susman, 1981). Lo que contrasta con lo que ocurre con los primates no humanos que usan el tendón de la corva para la extensión. Esto explica porque los primates no humanos en general tienen un movimiento tan limitado y una demanda energética bastante alta al intentar realizar una marcha bípeda. También, explica por qué no tienen tantos movimientos como sí los tenemos los seres humanos, por ejemplo: correr, acuclillarse, caminar en cuclillas, poder enderezarse y ponerse de pie después de estar en cuclillas, extender las caderas, cargar y transportar objetos pesados, lanzar objetos, excavar y caminar de manera erguida al subir una senda en pendiente.

Asimismo, otra distinción importante que vale la pena señalar es que, en nuestra especie, al no tener el músculo isquiofemoral de los primates no humanos, la inserción muscular del glúteo mayor en la porción caudal se da en “un área mucho menor, la cual le va a dar una mayor velocidad angular para poder realizar una contracción muscular” (Hogervorst, Veerecke, Evie 2014). Este cambio veloz y brusco en la contracción del glúteo mayor permite que se pueda pasar de la actividad de la caminata hacia la acción de correr sin que el tronco superior se caiga o exista una pérdida de equilibrio.

Entre los movimientos que el humano puede realizar y el tipo de locomoción que le es posible, gracias a la estructura anatómica del glúteo mayor, se encuentran: correr, acucillarse, caminar en cuclillas, poder enderezarse y ponerse de pie después de estar en cuclillas, extender las caderas, cargar y transportar objetos pesados, lanzar objetos, excavar y caminar de manera erguida mientras se sube una senda en pendiente (Lieberman, 2006). Cualquiera de estos movimientos tiene una demanda energética baja gracias al tamaño, la forma y la composición del glúteo mayor, puesto que nos confiere ventajas amplias para la realización de varias tareas sin tener un desgaste energético grande, algo que no sucede en los demás primates de nuestra familia taxonómica. Es importante destacar que, sin duda alguna, el desarrollo de este músculo fue importante en el proceso de hominización, así como para llevar a cabo las grandes migraciones realizadas por nuestros ancestros y fue, además, una herramienta útil para la caza de animales y la subsistencia de nuestro linaje.

Función

Las funciones principales del glúteo mayor en los seres humanos son principalmente la extensión de la cadera, mantener la cadera fija, evitar el colapso del tren superior y, de manera secundaria, la abducción del muslo (Stern 1972, Lieberman et al. 2006, Moore et al 2011). La función de la parte inferior del glúteo en posición extendida consiste en permitir la rotación lateral de la cadera; en la postura flexionada bípeda, el glúteo mayor inferior no es un buen rotador de la cadera, por ello los glúteos menores son los que se encargan de proporcionarle estabilidad lateral a la cadera (Greiner 2002).

Cuando está en flexión, la parte superior del músculo extiende la cadera. De esta forma, la estabilidad lateral durante la locomoción se mantiene a través de la abducción de la cadera. (Greiner 2002).

El tamaño del músculo no es lo único que le da capacidad para tener fuerza, ya que su posición le proporciona una ventaja mecánica para poder realizar varios movimientos de manera explosiva, debido a que tiene una dimensión dinámica linear cuyos cambios de tamaño se deben a la rotación articular de la cadera (Lieberman et al. 2006, Hamill y Knutzen 2009, Heitkamp, Lauern 2019). El momento de acción del glúteo mayor alcanza su máxima extensión cuando el tren superior está erguido (0 grados) y su distancia mínima cuando el tren superior está totalmente flexionado (130 grados) (Lengsfeld et al. 1996, Heitkamp, Lauren 2019).

El glúteo mayor tiene muchas fibras de Tipo 1³ en la porción superior; sin embargo, en los segmentos caudales del músculo, la proporción de fibras tipo 2 es mayor⁴. La existencia proporcional de más fibras de tipo 2 en la porción inferior caudal significa una mejor función rotacional de los segmentos inferiores para una extensión rápida y de mucho poder; así como una extensión externa en la articulación de la cadera para movimientos que necesitan de cambios rápidos (McAndrew et al. 2006).

³ Las fibras tipo 1 son fibras de contracción lenta. Son más pequeñas, producen menos fuerza y son más lentas que las fibras de contracción rápida. Las fibras de contracción lenta crean resistencia a la fatiga y contribuyen al metabolismo aeróbico.

⁴ Las fibras tipo 2 son de contracción rápida, debido a que tienen menor concentración de mitocondria, mioglobulina, y **capilares en comparación con las fibras tipo 1**. Además de ser más grandes, también producen mayor fuerza y son importantes para los movimientos violentos y explosivos. Se dividen en tipo 2 A y 2 B.

Las tipo 2 A se conocen como fibras musculares intermedias debido a su tensión intermedia. Usan tanto sistemas de energía aeróbicos como anaeróbicos.

Las tipo 2B Son las fibras que más fuerza producen, pero son muy ineficientes, ya que tienen un activación altamente dependiente de miosina y ATP, una capacidad oxidativa baja y una dependencia del metabolismo anaerobio.

Tipos de locomoción

A continuación, se describen los tipos de locomoción que han sido descritos e identificados en los primates en la literatura especializada. Esto es de suma importancia para el presente trabajo, ya que existe una conexión entre el tipo de morfología con la capacidad mecánica del movimiento.

Autores como Raymond Dart (1925) señalan que la bipedestación es una adaptación clave dentro del clado de los homínidos. Sin embargo, dentro del campo de la paleoantropología y la evolución humana no existe aún consenso de cómo llegó ahí el clado homínido y cómo es que los humanos seguimos siendo los únicos (primates vivos) con la adaptación para una locomoción bípeda como única forma de desplazamiento. Day (1986) señaló en este sentido que “No tenemos una idea clara de qué forma de locomoción, en qué criatura, antecedió o fue inmediatamente pre-adaptativa para la postura erguida y la marcha bípeda” (Day, 1986).

Es de suma importancia destacar las diferentes formas de locomoción que presentan los primates, ya que demuestran por qué es tan singular la bipedestación como forma de locomoción en el ser humano. Esto permite delimitar cuáles músculos son los reclutados en la acción de desplazamiento y, así, poder buscar en restos fósiles las distintas estructuras osteológicas asociadas a la locomoción. Por otro lado, es posible realizar estudios de morfología comparada para poder observar los procesos evolutivos que condujeron a estos cambios (fundamentalmente entre grandes simios, homínidos y humanos) y que indudablemente no sólo afectaron la estructura ósea y la forma de inserción y tamaño de los músculos, sino que también tuvieron injerencia en la modificación o surgimiento de comportamientos particulares en cada especie.

La ontogenia es paralela a la filogenia (Diogo, 2013) y es materia fundamental del presente trabajo; por lo que es necesario hablar (de manera breve) sobre cómo el desarrollo tuvo un impacto en el tipo de locomoción que en cada especie primate evolucionó.

Como ya he dicho antes en este trabajo, postulo que los cambios en los ritmos de crecimiento y desarrollo debido a alteraciones en los mecanismos de regulación y expresión génica afectaron la estructura y forma de la pelvis, la cual a su vez resultó en alteraciones de las inserciones de tejidos blandos, lo que dio lugar a una estructura novedosa singular conocida como el glúteo mayor en la especie humana.

Estos cambios en la estructura musculoesquelética tuvieron una repercusión en la biomecánica de nuestros ancestros y, por ende, afectaron el tipo de locomoción de nuestra especie, la cual tiene características singulares. Un análisis detallado con base en la perspectiva de la biología evolutiva del desarrollo podría dar cuenta de las características particulares de la bipedestación constante de los humanos y que no se presenta en ninguna otra especie viva del orden primate.

Aquí se presentó un breve resumen de los tipos de locomoción que se observan en diversas especies de primates. Este breve recorrido permite destacar los músculos reclutados para llevar a cabo la acción locomotora; al igual que demuestran el pensamiento que se ha utilizado dentro de la paleoantropología para explicar el por qué el ser humano es la única especie dentro de los primates que tiene una bipedestación constante. Finalmente, se señalaran los cambios evolutivos que se suscitaron a lo largo de este proceso para intentar explicar por qué tenemos esta forma de locomoción.

Cuadrupedismo

Este tipo de locomoción se divide en dos: arbórea y terrestre. El cuadrupedismo arbóreo es la progresión de pasos pequeños, usando todas las extremidades del cuerpo, al estar sobre las ramas. Las extremidades están por debajo del cuerpo y se mueven de manera parasagital. Los hombros y la cadera tienen poca movilidad, mientras que las rodillas y los codos están flexionados para brindarle al cuerpo apoyo (Richmond et al. 2001). Muchos primates utilizan una secuencia específica, llamada la secuencia diagonal, con la cual colocan las extremidades que se encuentran en diagonal primero, lo que permite mejor equilibrio y seguridad (Schmidt, 2010). Las especies que practican el cuadrupedismo arbóreo son generalmente de talla pequeña a mediana. Es muy difícil que monos y primates con masa corporal grande puedan practicar esta forma de locomoción.

El cuadrupedismo terrestre se subdivide en cuatro formas: digitígrada, palmigrada, caminata con el puño y nudilleo. La primera se caracteriza por el apoyo del peso del cuerpo sobre la porción coronal de los huesos de la mano. La palmigrada usa toda la mano, incluyendo los dedos, para apoyarse y poder desplazarse (Hunt et al. 1996, Richmond 2001). La caminata con el puño, como se indica por el nombre, consiste en apoyar toda la masa corporal sobre las falanges proximales. De manera similar, los que caminan sobre los nudillos cargan el peso sobre la parte posterior de las falanges medias (Ibídem).

Diversos autores consideran que los antepasados de los seres humanos usaron alguna de estas cuatro formas de locomoción (Kazeda et al. 2018; White, Lovejoy 2014; Ward 2002; Richmond et al. 2001; Hirasaki 2000), lo cual apunta a que la bipedestación es una instancia derivada de alguna de estas formas de desplazamiento.

Sin embargo, cabe destacar que la mayoría de los primates y monos que son cuadrúpedos terrestres no tienen una forma especializada de desplazarse, ya que adoptan diferentes tipos de locomoción de acuerdo al contexto o circunstancia particular.

Locomoción suspensoria

Se basa en el movimiento de abanico del brazo, conocido técnicamente como braquiación. Es una forma de desplazamiento arbóreo en la que el animal se cuelga por debajo del punto de apoyo, mientras que los antebrazos y las extremidades superiores aguantan todo el peso. El centro de gravedad en este movimiento debe estar colocado debajo del soporte o de la rama de la cual el animal se está agarrando (Grantosky et al 2016). El balanceo de los brazos tiene una función similar a la de la cola prensil de los atelinos del Nuevo Mundo, la cual es buscar centrar la masa de la gravedad para poder moverse mientras todo el peso es soportado por las extremidades o una extremidad (Turnquist 1975; Swartz 1989; Hunt 1991; Hunt et al. 1996; Turnquist et al. 1999; Betram 2004; Schmitt et al., 2005 y Grantosky 2016).

Cabe mencionar que este tipo de locomoción presenta un desafío biomecánico importante, debido a que la fuerza de gravedad actúa sobre el animal, al modificar el centro de gravedad lo cual aleja al animal de su soporte. Para solucionar este problema, estos animales evolucionaron características anatómicas específicas que les permitió adaptar nuevos comportamientos mecánicos para evitar la caída y los efectos de la fuerza de gravedad (Grantosky 2016). Este tipo de locomoción incluye la braquiación y la trepa.

Otra importante aclaración sobre este tipo de locomoción es que todos los primates pueden y hacen uso de la braquiación; sin embargo hay ciertos tipos de primates como los

estrepisirrinos (lémuriformes, gálagos, potos), ateles, hylobates y pongo que hacen uso de la braquiación y de la trepa como su principal mecanismo de locomoción (Grantosky, 2016).

Locomoción trepadora

La locomoción trepadora, también conocida como antipronograda, es una forma de desplazamiento que requiere el uso de las cuatro extremidades para poder subir, bajar y colgarse de una base de apoyo, haciéndose de soportes verticales. “Muchas de las articulaciones, incluyendo la cadera, la rodilla, los tobillos, los hombros y las muñecas, tienen un alto rango de movilidad en este tipo de locomoción, lo cual permite diversos movimientos y posiciones de las extremidades (Stern 1975 y Hunt 1991, Richardson et al. 2001). Debido a que trepar o escalar se realiza sobre superficies irregulares y discontinuas se trata de, un tipo de locomoción muy exigente, que requiere, a diferencia de otras estrategias locomotoras, un control más fino de los órganos sensoriales (Schmidt 2010).

Es posible que la acción de trepar en los primates fuera fundamental para el desarrollo cognitivo de la toma de decisiones, ya que, al realizar este tipo de locomoción, debe elegirse la rama que podrá soportar el peso del animal y de esta manera evitar una caída que pueda ser fatal. Richardson et al. (2001) consideran que la bipedestación evolucionó de un ancestro que estaba adaptado para trepar y que no existe ningún componente terrestre para el arsenal de movimientos de los que era capaz el ancestro más temprano de los primeros homínidos.

Salto

Los primates saltan para poder atravesar la discontinuidad y la irregularidad que existe dentro de su ecosistema o, dependiendo de la situación, para poder desplazarse rápidamente y cambiar de dirección de manera ágil para evitar ser depredados. La habilidad del salto es un componente importante del repertorio locomotor de los primates arbóreos.

El salto es un movimiento que se desarrolla en un solo momento; depende de la aceleración extrema del cuerpo para poder vencer las fuerzas gravitacionales y tener una desaceleración controlada, además de la necesidad de absorber las fuerzas del impacto cuando el cuerpo finalmente cae.

“Debido a la relación íntima con la gravedad, el salto depende más que el acto de trepar del tamaño del cuerpo del primate. En la medida en que las adaptaciones morfológicas relacionadas con el tamaño mejoran la acción del salto y, en particular, la aceleración, el salto es común en los primates arbóreos. Dichas adaptaciones incluyen, por ejemplo, extremidades largas e índices altos de masa muscular” (Schmidt 2010). Los animales que usan este tipo de locomoción pertenecen a los grupos taxonómicos de los géneros *Ateles* e *Hylobates*, aunque ambos géneros presentan también la braquiación como medio de locomoción.

Bipedestación

La bipedestación, como su nombre lo indica, es un tipo de locomoción en la que el desplazamiento se realiza con las dos extremidades inferiores de manera constante y sistemática. Existen varios animales que lo pueden hacer de manera parcial, a través de saltos o al andar. Sin embargo, los seres humanos son los únicos mamíferos vivos que son

completamente bípedos sin necesidad de otra estructura como una cola para mantenerse erguidos.

Para poder lograr la marcha erecta sobre dos piernas fueron necesarios muchos cambios anatómicos y músculo-esqueléticos. Estas adaptaciones se suscitaron de manera independiente o en paralelo a través de varios periodos durante muchos años en la sección del tren superior y del tren inferior, principalmente para tener altos niveles de energía y ser eficientes con esta. “Los seres humanos han adquirido extremidades inferiores largas para poder impulsarse durante la acción de la marcha. Por otra parte, los seres humanos tienen un porcentaje de grasa corporal menor en comparación con otros primates; nuestro centro de gravedad pasa por detrás de las orejas, es ligeramente anterior a la columna, y anterior a las rodillas” (Al-Imam 2017).

Las primeras evidencias fósiles que mostraron los cambios músculo-esqueléticos y osteológicos necesarios para la adaptación a la bipedestación en homínidos se encontraron en la formación de Hadar, Etiopía, y en Laetoli, Tanzania. Los restos postcraneales recuperados de Hadar incluyeron quince falanges, nueve falanges medias, y dos falanges distales; una falange metacarpal y una proximal (Ward, 2002). Estos huesos muestran que esta especie *-Australopithecus afarensis*, conservaba ciertos rasgos que es posible observar en primates no humanos vivos. Los huesos de la mano de los homínidos encontrados en Hadar tienen una morfología que indica una adaptación a una locomoción suspensoria (Al-Imam, 2017).

Se observó también que la cavidad glenoidea de la escápula tiene una orientación y un ángulo con dirección craneal, así como mayor similitud a la de los seres humanos. Es posible que este rasgo fuera una adaptación para usar los brazos a gran altura, lo cual es común al trepar árboles. Para determinar los cambios anatómicos y músculoesqueléticos del

tren inferior se analizó un fragmento de pelvis, conformado por un isquion izquierdo parcial.

“La pelvis tiene un ilión marcado, una escotadura ciática profunda y una espina iliaca prominente anterior; rasgos con una morfología muy similar a la de los seres humanos. Se observa también una superficie isquiática donde se encuentra el origen de los músculos del tendón de la corva, que se encuentra dividido por un cerco vertical a una porción lateral del tendón semimembranoso y a la porción medial del tendón combinado de la cabeza grande del bíceps femoral y del semitendinoso” (Stern y Susman 1983).

Stern y Susman (1983) también explican que el momento de acción del tendón de la corva era relativamente largo en comparación con el de los seres humanos, mientras que la tuberosidad isquiática es singular y el tendón de la corva tiene un ángulo obtuso en comparación con el de la superficie del aductor mayor. En los seres humanos modernos, la superficie del tendón de la corva tiene un ángulo corto en lo que respecta a la superficie del aductor. “La orientación de las hojas ilíacas indica que el equilibrio de la pelvis estaba controlado por la acción de los músculos de los glúteos, como rotadores medios, en un muslo parcialmente flexionado. La posición del pilar iliaco es equiparable al mecanismo de balance pélvico de seres humanos modernos” (Stern y Susman 1983).

Los autores antes mencionados hicieron un listado de características morfológicas del pie que muestran que el homínido en cuestión- ya que no se sabe con certeza a que especie pertenecen las huellas, aunque se cree que pertenecen a *Australopithecus*, estaba más adaptado a la locomoción arbórea que a la terrestre. Entre otras cosas, por la estructura del peroné y de la tibia que muestran un rango de flexión plantar, mientras que las anchas canaladuras perineales del peroné sugieren que los músculos perineales eran fuertes y se usaban para el desplazamiento arbóreo (Stern y Susman 1983). Por otra parte, la superficie

auricular de la cabeza femoral es compatible con un rango amplio de abducción y el movimiento de acción de los músculos del tendón de la corva es mayor a la de los seres humanos modernos. La posibilidad de que los ligamentos sacroiliacos y sacrotuberosos estuvieran menos desarrollados sugiere que este homínido caminaba poco sobre sus dos piernas. A su vez, las falanges de la mano muestran un modelo y características secundarias que sólo se encuentran en primates adaptados a la vida en los árboles (Stern y Susman 1983).

En cualquier caso, las huellas encontradas en Laetoli indican que los homínidos eran bípedos y que no necesitaban apoyo al estar en posición erguida (White 1980, Leakey, Stern y Susman 1983). Sin embargo, otros investigadores, como Susman (1983) Stern (1983) y Tuttle (1986) consideran que las huellas de *Australopithecus* presentan más similitudes morfológicas con el pie del chimpancé que con el del humano.

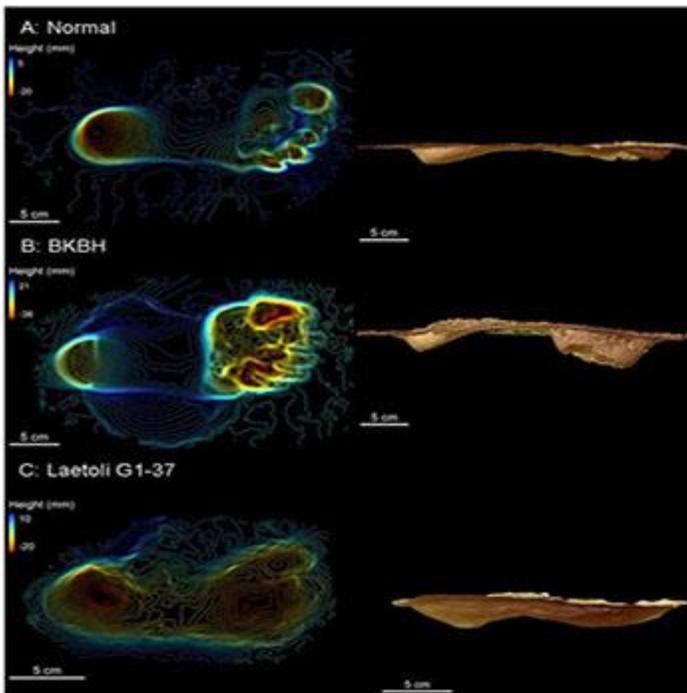


Figura 5 Huellas de Laetoli. Escaneos en tres dimensiones de pisadas experimentales: A, B y las huellas de Laetoli, C. (Raichlen et al. 2012, citado en Al-Imam 2017)

Para la adaptación de una marcha bípeda y constantemente erguida, la mayoría de las modificaciones se suscitaron en el tren inferior. El pie es un ejemplo fundamental, ya que muchas de sus características muestran que pasó por diversas modificaciones para dejar de ser una herramienta para el agarre y convertirse en herramienta de propulsión. Los cambios principales se observan en el talón, tanto que los dedos del pie se acortaron y se enderezaron, y en el hallux hubo aducción, lo que lo convirtió en no oponible.

Por otro lado, de acuerdo con Al-Imam (2017), el área superficial del cóndilo femoral-tibial de la rodilla aumentó. En comparación con el de otros primates, estos cóndilos están más aplanados y tienen mayor diámetro anteroposterior. Asimismo, los cóndilos laterofemorales desarrollaron una zona especial que evita la dislocación de la rótula de la unidad rótulo-femoral. Con esto, las rodillas tienen la capacidad de extenderse a un rango mayor durante la fase de columpio, la cual produce mayor fuerza cuando el pie toca el piso, dando mayor propulsión.

Sin embargo, la pelvis como estructura ósea es la que tuvo más modificaciones para satisfacer las exigencias mecánicas de la bipedestación que presentamos los seres humanos modernos. La habilidad de bascular la parte superior del cuerpo sobre extremidades inferiores largas se presenta como una presión evolutiva central en el desarrollo de la pelvis anatómicamente moderna, mientras que la añadidura de una curvatura en la columna, la lordosis lumbar, ayuda a mantener el equilibrio del tren superior. Por otro lado, también es importante señalar que las modificaciones en la base del cráneo y en la columna vertebral fueron fundamentales para adquirir el bipedalismo como forma de locomoción.

La parte superior de la pelvis, en términos de la forma, tamaño y orientación de las crestas iliacas difiere entre primates humanos y primates no humanos, debido a que los seres humanos tienen varias especializaciones para poder realizar la marcha bípeda. Las crestas

iliacas tienen una reorientación y son más cortas que las de otros primates no humanos para evitar el atrapamiento de las vértebras lumbares, lo cual disminuye el centro de gravedad. Las crestas iliacas de los primates no humanos son muy altas, planas y tienen orientación coronal lo cual permite a los músculos glúteos, que se originan en la parte externa de las crestas y se insertan en la cadera, extenderse sobre la parte superior de ésta y posibilitar la extensión del muslo (Gruss y Schmitt 2015). Esto no sucede en los seres humanos, en los cuales las crestas iliacas se encuentran de manera lateral al cuerpo y se extienden lateralmente, lo que les da la apariencia característica de cuenco, con lo cual los tres músculos del glúteo —el mínimo, medio y máximo—, cruzan de manera lateral sobre la cadera, permitiendo una abducción mas no una extensión. De esta forma se posibilita el equilibrio para la acción de la marcha erguida sobre dos piernas (Gruss y Schmitt 2015).

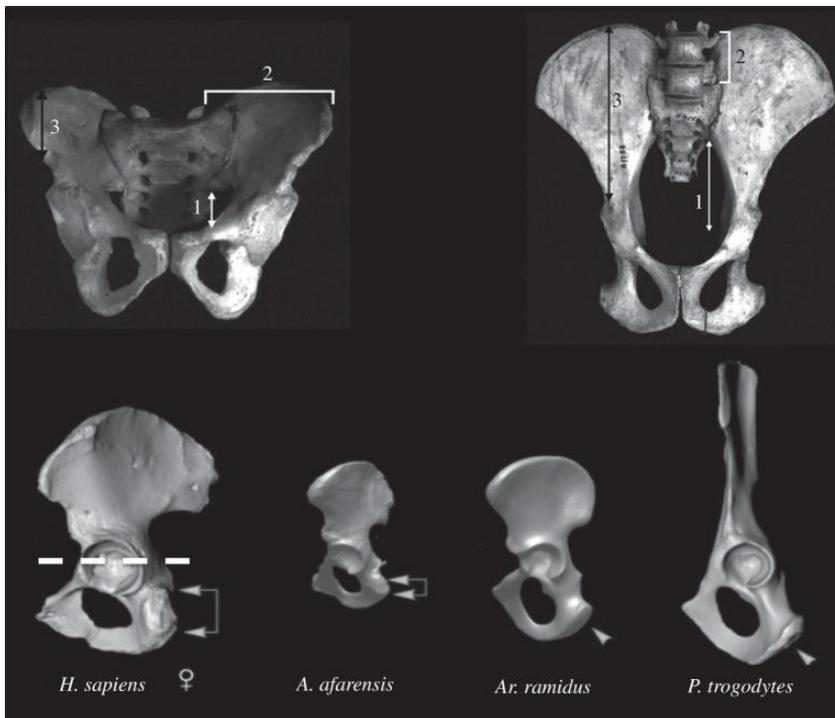


Figura 6. La pelvis del ser humano moderno (*Homo sapiens*), de los primeros homininos (*A. afarensis* y *A. ramidus*) y del chimpancé (*Pan troglodytes*). En la vista anterior (primera fila) se observa la reducción de las crestas ilíacas, con posición más lateral, a diferencia de estas crestas en *Pan troglodytes*. En s vista lateral (segunda fila) se observa la orientación

coronal de las crestas iliacas del chimpancé, en comparación con las de los primeros homínidos, Estos últimos tienen una cresta más orientada lateralmente; lo cual permite que los músculos del glúteo se originen en la superficie externa del ilion y se inserten en el trocánter mayor del fémur, para actuar como abductores del muslo y de las extremidades inferiores en la fase de parada. (Gruss y Schmitt 2015)

“Los cambios en la parte inferior de la pelvis, en el sacroisquial y en el pubis afectaron los diámetros anteriores y transversales del canal de parto, al igual que los sitios donde los ligamentos se conectan entre el isquion y el sacro, así como los músculos del tendón de la corva y los aductores. De manera más explícita, el isquion y la tuberosidad isquiática son más largos en los primates no humanos y en el caso específico de los ligamentos sacrotuberosos tienen un origen más cercano, mientras que en los primates humanos el isquion está acortado” (Gruss y Schmitt 2015).

La articulación lumbosacra se localiza de manera anterior a la articulación sacroiliaca, lo cual permite que la masa corporal pueda rotar de manera anterior en la dirección del sacro, sumiendo el promontorio sacral y elevando el ápice y el cóccix. “El ligamento sacrotuberoso, que corre desde el sacro hacia el cóccix y hacia la tuberosidad isquiática, resiste la rotación sacra y se tensa, debido a la carga de la masa corporal durante la posición erguida y la marcha (Gruss y Schmitt 2015). Por otra parte, las extremidades inferiores más largas modifican el punto de inserción de los músculos del tendón de la corva, mientras que las tuberosidades más gruesas no sólo dan mayor movimiento a los tendones de la corva, sino también han adquirido mayor capacidad para absorber dicha tensión.

El ser humano también depende de activación tónica importante de los músculos ventrales para realizar la acción de marchar y correr sobre dos piernas. La activación de los músculos abdominales permite estabilizar el tren superior y luchar contra las fuerzas que ejercen los movimientos extensores. El erector de la columna, que es un músculo de

reacción rápida, no tiene tanta activación para controlar la columna vertebral en movimiento de inclinación. De esto se hacen cargo los músculos abdominales (Al-Imam 2017).

Al-Imam (2017) también describe las modificaciones craneales que tuvo el ser humano para la marcha bípeda, que fueron, por cierto, menos numerosas que las poscraneales, como la reducción de la masa muscular del cuello, el posicionamiento central del foramen magno en relación con el diámetro anteroposterior del cráneo, la reducción de las crestas supraorbitales y el funcionamiento del músculo occipitofrontal (Al-Imam, 2017). Debe mencionarse que la capacidad endocraneal aumento hasta 1500 cc en un periodo de 2.4 a 0.5 millones de años atrás, sin embargo, cabe señalar que este proceso se dio de manera posterior a la adquisición de la bipedia como medio principal de desplazamiento de los homínidos.

Comentarios finales

En suma, el glúteo mayor, como se pudo observar a lo largo de este capítulo, es un músculo que tiene configuraciones musculoantómicas muy específicas y singulares. Su tamaño, el grosor de las fibras musculares y las inserciones hacen que éste sea el músculo más poderoso del cuerpo humano, con el cual *Homo sapiens* puede realizar varios movimientos que requieren mucha fuerza y gran rapidez de movimiento. Por ello, desempeña un papel importante en la locomoción y contribuye de forma importante a la bipedestación característica de nuestra especie.

También se debe mencionar que la ausencia de este músculo en otras especies primates vivas indica la importancia que tiene dentro de la evolución humana, la biomecánica y, en general, para el estudio del surgimiento de fenotipos novedosos. La descripción de la forma, la función y la comparación anatómica de este músculo con la estructura homóloga que tienen los primates no humanos es fundamental para este trabajo, y en el siguiente capítulo se presentará una investigación de corte bibliográfico en la que diversos autores han abordado el origen y evolución del glúteo mayor y de la bipedestación.

Capítulo II: Antecedentes teóricos e históricos

En este apartado se presenta un recorrido histórico de los primeros investigadores y las ideas que se interesaron en comprender la estructura anatómica del glúteo mayor y se abordan algunas propuestas teóricas que se han formulado para poder explicarla evolución y el desarrollo de este músculo en los homínidos. También, se presentan y analizan algunas hipótesis que explican el surgimiento y la adaptación de la marcha bípeda en este linaje taxonómico. En este sentido algunos autores han especulado que el desarrollo del glúteo mayor tuvo un impacto en la adquisición gradual de la marcha bípeda y de la postura erguida (Tyson (1699), Klaatsch (1914), Al Imam (2017); Darwin (1871); Dart (1925) Jablonski, Chaplain (1996); Hunt (1996) Greiner (2002); Ko (2015); Lieberman (2006); Lovejoy y White (2010); Hogervost y Vereecke (2014); Stern y Susman (1983); Tuttle (1975); Ward (2003). Por ello es importante realizar un recorrido tanto a nivel histórico como teórico para tener una mejor perspectiva de esta interesante temática.

Edward Tyson

Desde una perspectiva histórica, el primero en estudiar las diferencias morfológicas entre los primates humanos y no humanos fue Edward Tyson en 1699. Al realizar una disección de un chimpancé, señaló que: “Los músculos que más difieren de los humanos con los de este animal, son los del muslo. No encontré ningún glúteo menor. Tampoco observé que el glúteo mayor tuviera una morfología similar a la del ser humano. Simplemente era

tendinoso en su origen, era más largo desde la espina del hueso iliaco y tenía menor grosor que el del ser humano” (Stern 1972).

Hermann Klaatsch

Hermann Klaatsch (1914) fue uno de los primeros investigadores en señalar que el desarrollo y tamaño del glúteo mayor se debe a que se trata de un músculo para ayudar a los seres humanos a escalar la corteza de los árboles de manera vertical y que era un precursor para el desplazamiento erguido sobre dos piernas (Stern 1972).

Russell H. Tuttle

Tuttle (1975) estudió la activación del glúteo mayor proprius en los gorilas, cuando esta especie mostraba el comportamiento ocasional de locomoción bípeda, y encontró que el glúteo mayor proprius, el cual está constituido por la parte superior y media, funciona prominentemente como un abductor y rotador lateral del muslo en la articulación de la cadera del gorila. También observó que cuando la extremidad trasera estaba en extensión total, el glúteo mayor dejaba de estar activado. Su conclusión fue que el surgimiento y el desarrollo del glúteo mayor en los seres humanos se debió a factores selectivos complejos que favorecieron la bipedestación (Tuttle 1975).

Jack. T. Stern y Randall L. Susman

En 1981, Stern y Susman publicaron el artículo *Electromyography of the Gluteal Muscles in Hylobates, Pongo, and Pan: Implications for the Evolution of Hominid Bipedality*, en el cual midieron la activación del segmento isquiofemoral de la parte superior del glúteo

superficial o del bíceps femoral. También analizaron, la parte media del glúteo superficial de cuatro chimpancés, un orangután y dos gibones. Sus resultados indicaron que existe un cambio considerable en la función del glúteo medio entre chimpancés y orangutanes, ya que en *Pan* no encontraron activación de los músculos glúteales cuando se encuentran en posición cuadrúpeda ni en la tripedal (apoyo en tres de las cuatro extremidades).

A su vez, en la postura bipeda erguida, el orangután presenta activación constante y moderada del glúteo isquiofemoral, en tanto que el glúteo medio y el glúteo superficial no se activan.

En los gibones, el glúteo medio, el glúteo anterior superficial y el glúteo medio superficial se activan de manera moderada al pararse sobre sus extremidades posteriores.

Por otra parte, se observó que el apoyo de todo el peso corporal sobre una sola extremidad inferior produjo gran activación de todos los músculos glúteales en *Pan* y *Pongo*. En el primero, en el glúteo isquiofemoral y medio, y en *Pongo*, en ambas partes del glúteo superficial y medio (Stern y Susman 1981).

De acuerdo con Stern y Susman (1983), el glúteo mayor es un músculo especializado para la fuerza y rapidez, por ello, el incremento en su tamaño se debe a una compensación energética y de fuerza que otros músculos extensores musculares perdieron, los cuales tienen su origen en el isquion. Con esto, llegaron a dos conclusiones:

La primera es que en el orangután el uso de los músculos glúteales en la posición cuadrúpeda es similar a la de la bipedestación y a la que se adopta para escalar. Esto puede relacionarse con el hecho de que el tamaño relativo de los antebrazos de *Pongo* obliga al tronco a asumir una posición más erguida durante la locomoción bípeda. Esto implica que “cuando se quiere interpretar la funcionalidad de los restos fósiles de un posible antepasado humano temprano, puede ser extremadamente difícil identificar el comportamiento al cual

el carácter se adapta” (Stern y Susman 1981). La segunda conclusión a la que llegaron es que existe una relación entre la escalada vertical con la bipedestación.

Estas conclusiones son importantes porque demuestran que existe una correlación entre la escalada vertical y la bipedestación. Sin embargo, no llegan a explicar en su totalidad el por qué los seres humanos y sus ancestros directos, es decir, los homínidos fueron los únicos que lograron una marcha bípeda, cuando existen distintas especies del orden primate que usan la escalada vertical como parte de su repertorio locomotor.

Usando el electromiograma dichos autores también han estudiado la activación del glúteo mayor en chimpancés durante la locomoción bípeda ocasional y encontraron que la activación de este músculo es muy similar durante la caminata bípeda con la escalada vertical, las cuales son muy diferentes a la forma de locomoción habitual de los chimpancés, que es casi en su totalidad cuadrúpeda terrestre.

Diferencias morfológicas de la región glútea en grandes simios y humanos

En este apartado se destacan trabajos que se enfocaron en realizar una comparación del glúteo mayor del ser humano con las estructuras anatómicas homologas de otros primates para destacar el rol de este músculo en nuestra especie y las variaciones que existen en la anatomía de otros primates no humanos.

Mary W. Markze et al.

En el artículo *Glúteo Mayor y Función muscular y el origen del bipedalismo humano (Gluteus Maximus Muscle Function and the Origin of Hominid Bipedality)*, Markze et al. (1988) realizaron una investigación en la cual la hipótesis propuesta era si el tamaño agrandado de la porción craneal del glúteo mayor y la de su inserción, bastante única, en la

parte dorsal del ilion pudo haber contribuido a la efectividad de los movimientos del tronco superior. La cual, plantean, fue explotada durante las actividades de forrajeo de los primeros homínidos.

Para comprobar su hipótesis, el equipo de Markze utilizó a seis sujetos de la especie humana a los cuales se les colocó electrodos en las porciones caudales derecha e izquierda para medir la activación del glúteo mayor en movimientos como lanzamiento, excavación, aporreo y levantamiento de un objeto.

Los resultados reflejaron que, al lanzar un objeto con la mano derecha, el glúteo mayor se activaba mediante la rotación de la cadera, en levógiro, en dirección de la extremidad inferior izquierda, antes de que esta tocara el piso, o al momento en que lo hiciera. El glúteo mayor se mantuvo activo durante el proceso de rotación del tren superior, hasta que el pie derecho se levantaba del suelo.

Los movimientos de aporreo se dividieron en aporreo con una mano o con ambas. Los resultados no variaron mucho entre sí; en ambos casos se observó una activación similar a la que ocurre en el glúteo mayor con el movimiento de lanzamiento. Sin embargo, la magnitud de la activación del glúteo en los golpes con ambas manos no fue tan amplia. Cuando la pelvis rotaba en levógiro hacia la pierna izquierda, la cara izquierda del glúteo se reclutaba (es decir, se activaban distintos números y tipos de fibras musculares durante la contracción del músculo).

Al excavar, la activación del glúteo mayor fue casi nula, excepto cuando flexionaban el tronco en ángulos de treinta grados a noventa grados, porque con esa inclinación se reclutaba el músculo.

En el movimiento de levantamiento fue en el que más se logró observar la activación del glúteo mayor, tanto en magnitud como en amplitud. Al estar el tronco en una

posición de noventa grados la señal era casi nula, pero al levantar carga, se observó un incremento dramático que continuó prácticamente hasta finalizar la tarea.

Las dos conclusiones principales de los autores con respecto a la cara craneal del glúteo mayor son, primeramente, que éste “permite colocar en posición al tronco y lo mantiene en un ángulo óptimo para poder recoger y cargar objetos pesados” (Markze e al. 1988). La segunda es que este músculo “contribuye a la rotación controlada del tronco, al iniciarlo y frenarlo contra la aceleración que se requiere para el apalancamiento en la aceleración inherente al uso de herramientas que se sostienen con las manos. Las características distintivas de la porción craneal del glúteo mayor del ser humano (su tamaño grande y sus conexiones al ilion y la fascia lata) se explican en los movimientos que requieren mucha torsión para resistir las fuerzas y el impulso generado por el peso y los movimientos del tronco, de las extremidades inferiores y de la fuerza de la herramienta que se sostiene con la mano” (Markze et al. 1988).

J.P. Vakos

Vakos realizó un estudio en 1994 para investigar el papel del glúteo mayor, el bíceps femoral y el músculo semitendinoso, durante el levantamiento con peso controlado, ya que usualmente los estudios previos sobre el levantamiento de peso se enfocaban de manera casi exclusiva en los músculos del tronco superior (el recto abdominal, los oblicuos, el recto de la columna y el dorsal ancho).

“Los músculos extensores de la cadera exhiben una postura anatómica que permite extender los músculos de la columna durante un levantamiento de sentadilla, gracias a sus adhesiones indirectas a la fascia torácico lumbar, a través de los huesos iliacos, y, de este modo, a las apófisis espinosas de la columna lumbar” (Vakos 1994).

En el estudio se encontró que el glúteo mayor, visto a través de una electromiografía, tenía máxima activación durante el levantamiento de sentadilla en el segundo y tercer cuarto de la actividad, mientras que en el primero y en el último cuarto del levantamiento había nula actividad del glúteo. Entre los sujetos del estudio se encontraron variaciones debido a las formas individuales en que cada uno de ellos realizaba sus levantamientos.

Una de las conclusiones obtenidas rompe con el molde establecido del papel que se ha propuesto que tienen los músculos que participan en la extensión de la cadera, ya que el estudio indica que estos músculos contribuyen en la misma medida que los músculos del tronco superior en los levantamientos cifóticos y lordóticos.

Eishi Hirasaki et al.

De acuerdo con Hirasaki et al. (2000), la escalada vertical es una función preadaptativa de la bipedestación humana, ya que responde parcialmente a la problemática de por qué los seres humanos son la única especie viva dentro del orden primate con locomoción bípeda. Hirasaki y el resto de su equipo mencionan que es muy curioso, al igual que confuso que otros primates no presenten esta forma de locomoción, ya que la mayoría de los primates tienen en su repertorio de locomoción la escalada vertical.

Su investigación muestra que existen dos tipos de escaladores verticales en los primates. El primero se refiere a los pronógrados⁵, postura que no es conducente al bipedalismo, mientras que el segundo tipo de escalador vertical, el antipronógrado⁶, probablemente contó con las condiciones exactas para que se diera la especialización del

⁵ Pronógrado se refiere a cuando un animal camina con la orientación del cuerpo en un plano horizontal (paralelo) con respecto al suelo, por ejemplo, como lo hacen los perros.

⁶ Anitpronógrado se refiere a cuando la postura de un animal durante el movimiento no está paralelo con respecto al suelo, por ejemplo, los chimpancés y los gorilas.

tren superior y del tren inferior. Así como, el fortalecimiento de la cadera y del extensor de la rodilla; es decir, mayor rango de extensión en las articulaciones de las extremidades inferiores y una postura más recta en el tronco superior, lo cual es similar a lo que sucede en la marcha bípeda-(Hirasaki et al. 2000).

T.M. Greiner

Greiner (2002) se preguntaba si la morfología específica del glúteo mayor en *Homo*, *Pan*, *Gorilla*, *Pongo* e *Hylobates* se debía a un prerequisite o a una consecuencia de la postura bípeda locomotora. A través de modelos computacionales comparó la anatomía musculoesquelética del ilion e isquion en todos los primates, modificando de manera experimental los patrones musculares y esqueléticos.

Al realizar esos cambios hipotéticos de las estructuras musculares y esqueléticas, Greiner midió los cambios de apalancamiento estimados en el momento de activación de las diferentes regiones del glúteo mayor, observando que esos momentos revelan una secuencia evolutiva de una transición morfológica de primate no humano a primate humano.

Su conclusión es que los modelos reflejan que las funciones locomotoras y posturales del glúteo mayor se volvieron más costosas energéticamente y que estas funciones locomotoras habrían sido más difíciles de realizar si la morfología musculoesquelética hubiera cambiado al patrón humanoide antes de que se adoptara la postura bípeda erecta.

Daniel E. Lieberman et al.

Por su parte, Lieberman et al. propusieron en 2006 que el desarrollo, incremento de tamaño y la función del glúteo mayor fue resultado de una adaptación para correr que en sí misma se deriva de la habilidad de caminar sobre dos piernas. Y que correr tiene una función estrictamente distinta a la de caminar; la cual se debe a las siguientes razones biomecánicas específicas.

La primera es que la distinción mencionada es resultado de que correr involucra una fase aérea que genera una fuerza de reacción terrestre mayor al impactarse el talón con el suelo. La fuerza de reacción terrestre y el impacto del talón en este caso suelen ser doblemente mayores que la fuerza y el impacto al caminar.

El segundo factor biomecánico es que la flexión de la cadera es distinta al correr y al caminar. En el primer caso, la cadera tiende a estar flexionada durante todo el ciclo del movimiento, ya que el centro de gravedad recae entre el impacto del talón y la postura media mientras que, en el segundo, la cadera sólo se flexiona antes del impacto del talón con el piso. De esta forma, el glúteo mayor evita que el tronco superior se colapse durante la elevación de una pierna, en tanto la otra absorbe el impacto cuando el talón toca el piso.

La tercera diferencia biomecánica es que durante la acción de correr, el glúteo mayor desacelera la pierna que está oscilando durante la fase de columpio, debido a la elevada aceleración de las piernas al correr. La desaceleración permite que el cuerpo pueda seguir erguido al correr y permite hacer cambios de dirección bruscos, además de evitar que el tronco superior colapse.

Sin embargo, Lieberman y colegas concluyen que la activación de este músculo se observa en movimientos como el de levantar el cuerpo de una posición sentada a erecta; un amplio nivel de activación en movimientos como flexión del tronco superior; caminar en

cuclillas para la actividad del forrajeo; al lanzar objetos y para actividades como la excavación, al hacer uso de la pala o palillo; estabilización del tronco superior cuando no existen condiciones favorables para el caminar erecto debido a la pendiente de la senda; a la carga de objetos pesados. Por lo cual, apunta el autor, se deben hacer más estudios paleontológicos y experimentales para poder determinar la función y la historia evolutiva del glúteo mayor del ser humano.

Como se puede observar, el enfoque de Liberman se basa en el pensamiento de la Síntesis Moderna, cuya aproximación se fundamenta en explicar cómo los cambios evolutivos son filtrados únicamente por la selección natural. La Síntesis Moderna describe que los cambios evolutivos se dan en los genes, más no existe una explicación mayor, ni una relación fenomenológica entre los conceptos de genotipo y fenotipo, ya que esta Síntesis no toma en cuenta los factores de desarrollo ontogénico y las interacciones entre organismo ambiente se conciben de manera unidireccional. Por su parte la Síntesis Evolutiva Extendida destaca a los fenotipos; al igual que pone énfasis en el surgimiento de novedades evolutivas y cómo es que se dan estos nuevos fenotipos a través de la modificación de los mecanismos que regulan el desarrollo. Explicaciones que, a su vez, se complementan con conceptos y herramientas provenientes de la Síntesis Moderna, fundamentalmente a través del efecto del mecanismo de la selección natural. Lo que es considerando como un panorama más completo y enriquecedor del fenómeno evolutivo.

C.L. Zimmerman et al.

En 1994 Zimmerman et al. publicaron un artículo sobre el impacto de los músculos de las extremidades inferiores durante la fase de extensión de la rodilla en cuatro tipos de ejercicios al subir y bajar escaleras. Encontró que el glúteo mayor tiene nula activación en los pasos retrógrados (los que van contra la pendiente), lo cual demuestra que no es el ejercicio que debe practicarse para fortalecer el músculo, como se había pensado. También observó que el músculo tiene mayor activación al incrementarse el ritmo de pasos por minuto en la caminata en pendiente.

Para Stern, el glúteo mayor es fundamental para la bipedestación. En *Anatomical and Functional Specializations of the Human Gluteus Maximus* (1972) señala que en diversos estudios sobre los músculos de la cadera no se ha destacado la importancia de este, debido a que la mayor parte de las descripciones y explicaciones no han determinado de manera correcta las distinciones morfológicas y funcionales entre primates humanos y primates no humanos.

En el ensayo mencionado, se detallan las variaciones del glúteo mayor a través de un estudio comparativo y se resalta la vasta cantidad de caracteres que son únicos para el caso del humano. Para ello, realizó disecciones en una amplia cantidad de especies. Los resultados reflejaron que las características singulares de este músculo en *H. sapiens* se deben a las extensas conexiones de fibras superficiales en la porción craneal dentro de la superficie profunda de la fascia, así como a la amplia expansión de las fibras bajas del tendón ascendente. Todas las demás características de inserción en el ser humano son iguales a las de los demás primates; sin embargo “...la limitación de la extensión distal de la inserción de las fibras caudales es peculiar” (Stern 1972).

Carol Ward

Ward (2002) hizo un estudio sobre la locomoción de *Australopithecus afarensis*, ya que ésta es una especie sobre la cual tampoco existe consenso con respecto a su tipo de locomoción, aunque se ha establecido que su bipedestación era habitual (Ward, 2002). Existen varias hipótesis, las cuales Ward recopila, para presentar las discrepancias que existen entre ellas y explicar la relación de la bipedestación y la locomoción arbórea en los australopitecinos mencionados.

La primera hipótesis, propuesta por Sarmiento (1998), es que se trataba de individuos cuadrúpedos palmígrados-plantígrados, idea que se basa en que compartían muchas características morfológicas con los pies y las manos del gorila. Sin embargo, existen demasiadas evidencias, como la curvatura sinusoidal de las vértebras, el amplio sacro, la estructura del cuello femoral y la forma del cóndilo que no son características morfológicas presentes en los gorilas, lo cual limita a esta hipótesis para explicar la locomoción o la posición cuadrúpeda en *Australopithecus*.

La segunda hipótesis, propuesta por Stern, Susman y Jungers (2000) plantea que *A. afarensis* era una especie mayoritariamente terrestre que ocasionalmente se desplazaba en los árboles. Esta hipótesis surge principalmente a través de la interpretación del mosaico anatómico del esqueleto de *A. afarensis* realizada por McHenry en 1994, y Stern, (seis años después). Y se basa en la premisa de que una reconstrucción debe considerar la totalidad anatómica del sujeto y, si se encuentran rasgos primitivos, estos deben ser resultado de alguna razón funcional.

La tercera hipótesis postulada por Latimer, Lovejoy y Ohman (1991) es similar a la segunda: los diversos rasgos de esta especie son evidencia suficiente para afirmar que era un bípedo habitual y, al contar con las modificaciones necesarias para facilitar este tipo de

locomoción, las características morfológicas que les permitieron desplazarse por los árboles (extremidades superiores largas, dedos de la mano y de los pies largos) se redujeron, por lo cual la vida en los árboles de *A. afarensis* no fue favorecida por la selección.

En su artículo, Ward incluye varias referencias bibliográficas, no para afirmar o desmentir las hipótesis que analiza, sino para explicar por qué no siempre puede inferirse un comportamiento o una filogenia a través de los caracteres morfológicos de una especie, debido a que son múltiples los factores que pueden modificar la anatomía. Asimismo, nos permite recordar que el desarrollo de los tejidos blandos y los cambios de musculatura a través de los procesos de ontogenia tienen una clara influencia en el sistema esquelético.

También, señala que los avances en el campo de la genética y la evolución del desarrollo han demostrado que las interpretaciones morfológicas y de comportamiento no deben limitarse únicamente al estudio osteológico. La genética del desarrollo ha logrado mostrar que, por ejemplo, “la combinación de mutaciones del gen *Hoxa-11* y *Hoxa-13* reflejan cambios que pudieron haber ocurrido en los primates. *Hoxa-11* puede haber ocasionado una amplia gama de variaciones, incluyendo la reducción de los metacarpos 2-5, la reducción del proceso estiloides del cúbito y la transformación de las vértebras sacras en lumbares. Al parecer, un conjunto similar de morfologías diferencia a los homínidos de los simios, lo cual sugiere la posibilidad de un solo cambio genético, dando por resultado numerosos cambios en el desarrollo” (Davis and Capecchi 1994; Favier et al. 1995, 1996 Ward, 2002).

La antropóloga concluye que la manera en que se han formulado e intentado solucionar los debates en torno la locomoción de *Australopithecus* ha sido errónea. Propone que, para poder estudiar y responder a estas preguntas, es necesario usar la información que

ya se tiene y diseñar experimentos para comprobar las hipótesis sobre el bipedalismo y el comportamiento.

Distintas hipótesis relativas al origen y evolución de la bipedestación

A continuación se realizó una recopilación de las propuestas para explicar el surgimiento del bipedalismo, al igual que su posible relación con el glúteo mayor.

La hipótesis de la sabana

La hipótesis de la sabana propuesta por Raymond Dart en 1925 a partir del descubrimiento de los restos de *Australopithecus afarensis* es uno de los modelos más tempranos para poder explicar el origen y evolución de la bipedestación en los seres humanos. En este modelo Dart afirma que los homíninos se vieron obligados a adaptarse a la sabana después de descender de los árboles (Shreeve 1996, Ko 2015). Según esta hipótesis, la adquisición de una locomoción bípeda era de mucha utilidad para poder sobrevivir en un espacio abierto y extenso, y de este modo evitar ser alimento de animales depredadores (Ko 2015).

Sin embargo, las evidencias paleoclimatológica y paleoantropológica han demostrado que los primeros homíninos bípedos como *Ardipithecus ramidus* todavía tenían adaptaciones para poder escalar árboles, lo cual ha ocasionado que muchos investigadores como Ko (2015), Al-Imam (2017), Greiner (2002), Tobias y Schmitt (2003), Nakatsukasa (2018), Lovejoy (2009) y Niemitz (2010) apunten que la bipedestación probablemente surgió en los árboles, lo cual descarta la hipótesis de la sabana.

No obstante, la hipótesis de la sabana tiene sus defensores. Jablonski y Chaplin propusieron en 1993 (Niemitz 2010) un trabajo que complementa dicha hipótesis, argumentando que, además de haber adquirido la postura bípeda, también “las

demostraciones de bipedestación por grupos de prehomínidos llevó a la resolución de un conflicto intragrupal a través de gesticulaciones y ritos que rara vez resultó en ataques mortales”.

Otra cuestión central de esta idea sobre comportamientos adquiridos debido a la bipedestación: es el intercambio de hembras de grupo a grupo: “[...] la transmisión de hembras llevó al establecimiento favorable de una bipedestación territorial habitual” (Jablonski y Chaplin 1993, Niemitz 2010). De acuerdo con estas autoras, las hembras abandonaban sus grupos para irse con los machos que superaban ciertos retos físicos, como ganar una pelea, o con los que se imponían en un conflicto sin llegar a la violencia, en el cual el vencedor casi siempre mostraba una bipedestación parcial. También señalan que las hembras realizaban estas mismas actividades, puesto las que ganaban en un conflicto podían tener mayor acceso a recursos como la alimentación y, así, incrementar la posibilidad de sobrevivencia de sus crías.

Por lo tanto, de acuerdo con esta línea de pensamiento, los que mostraban una bipedestación parcial más eficiente se podían reproducir más y transmitir esta novedad evolutiva a las generaciones subsecuentes y es por ello que esta característica se seleccionó, alcanzando, a través del tiempo, una bipedestación completa y generalizada.

No obstante, la propuesta de Jablonski y Chaplain ha sido cuestionada, debido a que en 1996 Hunt realizó un estudio en primates no humanos, concretamente con chimpancés, en el cual encontró que las exhibiciones sociales de vencimiento de un contrincante son extremadamente raras, ya que sólo se presentan en su totalidad en menos de uno por ciento de las ocasiones en las cuales existe un comportamiento social (Niemitz 2010).

Esta hipótesis demuestra una de las problemáticas mayores del uso del mecanismo de selección natural, asume que el cambio en la anatomía de los homínidos y el desarrollo

de la locomoción bípeda se debió al tipo de ecosistema de la sabana con los pastizales altos, lo cual un efecto estímulo-respuesta de la influencia del ambiente sobre el organismo, e ignora, también cómo surgen nuevos fenotipos para incrementar la adaptación o no de un organismo para poder dejar o no descendientes. Esto depende de la relación e interacción del organismo con ambiente y viceversa.

Hipótesis de la liberación de las manos

La liberación de las manos es una hipótesis que se basa en los postulados de Darwin, plasmados en su libro *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (1871). En el que plantea que, al liberarse las manos para la construcción de herramientas, el manejo de armas, la recolección, el transporte de carne y productos del forrajeo y la auto protección, facilitó que, los homíninos adquirieran la locomoción bípeda. Esta hipótesis fue bien recibida en su momento, cuando se tenían pocos datos y evidencias para refutarla, e incluso fue retomada por investigadores renombrados como Haeckel (1900), Washburn (1959) y Oakley (1960).

Sin embargo, en 1961, casi cien años después de la publicación de *The Descent of Man*, Hewes criticó la hipótesis del origen de la bipedestación de Darwin. Afirmaba que no era necesario que los primates asumieran una postura bípeda para la manipulación de objetos, dado que el manejo de los mismos podía realizarse en varias posturas, lo cual indicaba que esta no sería una variable que indujera la marcha de manera erguida y bípeda (Niemitz 2010).

Concuerdo con la crítica de Hewes a esta hipótesis, ya que se ha podido observar que muchos mamíferos, no sólo los primates, logran una postura bípeda aunque sea esta por un tiempo breve en el cual pueden transportar alimentos a distancias cortas. En mi opinión

esta hipótesis no logra explicar satisfactoriamente la razón por la cual la especie humana fue la única especie viva que logro adquirir este tipo de locomoción.

Aposematismo

Las hipótesis que intentan explicar el origen y la evolución de la bipedestación no se han detenido con el paso de los años. En fechas más recientes, Jordania (2014) propuso que la bipedestación surgió como una estrategia de defensa de los primeros homínidos derivada del aposematismo (coloración de advertencia) o la muestra de peligro e intimidación a depredadores y competidores por los mismos recursos, por medio de señales audiovisuales y sonoras exageradas. Por lo cual los homínidos para ahuyentar a los depredadores se ponían en una posición bípeda.

Aunque ponerse en posición vertical y sostenerse sobre las patas traseras es una estrategia que se puede observar en varias otras especies animales, como las ranas, *Phasmatodea*, o la mantis religiosa para aumentar su tamaño corporal en una muestra aposemática, esto no explica de manera satisfactoria por qué los seres humanos son los únicos que se adaptaron para caminar sobre sus dos extremidades inferiores.

Visión a distancia

Raymond Dart, en 1959, propone otra teoría para explicar el surgimiento de la bipedestación en nuestra especie; aunque es similar a la que ya había propuesto, Dart describe que la bipedestación es resultado de una ventaja primordial: la posibilidad de que los homínidos pudieran observar el espacio que habitaban, a corta y, en particular, a larga distancia, para evitar ser depredados. Concluía que, por medio de la selección natural, los homínidos se adaptaron a la postura erecta para poder ver sobre los altos pastizales. Sin embargo, en su estudio con babuinos y chimpancés en África, Rose (1976) encontró que

estos primates no humanos rara vez adoptan una postura bípeda para poder observar el horizonte, lo cual se contrapone al planteamiento de Dart.

Lanzamiento

De acuerdo con la hipótesis del lanzamiento de Kirschmann (1999), el desarrollo cognitivo motriz y la habilidad de poder lanzar proyectiles requiere de numerosas adaptaciones morfológicas en los hombros, en los brazos y en el cerebro. Este autor señala que la bipedestación surge como una especialización complementaria al lanzamiento para poder usar armas.

Sin embargo, para otros investigadores como, Dunsworth, Walker y Challis, (2003) la bipedestación surgió hace alrededor de seis millones de años, a diferencia de las primeras evidencias de herramientas líticas que datan de apenas unos 2.6 millones, lo cual muestra una diferencia de tres millones de años entre la bipedestación y la fabricación de herramientas líticas. Evidencia que permite sostener que la bipedestación no surgió necesariamente como parte del proceso de lanzamiento de proyectiles, sino que la evolución o la adaptación del lanzamiento probablemente surgió con la aparición de *Homo erectus* (Dunsworth 2003).

Transporte de infantes

La correlación entre transportar algo o a alguien y la bipedestación es una hipótesis que se ha desarrollado a través de varios años y básicamente se extrapola a llevar algo en brazos y desplazarse con dicha carga (Niemitz 2010). Entre los autores que manejan variantes de esta hipótesis se encuentra Etkin (1954), quien la ubica en el contexto de llevar infantes en brazos, en el contexto de una sociedad de cazadores y recolectores, donde las madres debieron pasar por un proceso de adaptación para transportar a sus infantes de manera más

efectiva y por ello adquirieron una postura erecta. Washburn (1967) estuvo así mismo a favor de que llevar a infantes en brazos fue una razón para la postura bípeda.

Niemitz (2010) destaca que esta perspectiva nunca ha calculado el costo energético de cargar un infante para el caso de los primates no humanos: “Transportar infantes en postura erecta y sobre las dos extremidades inferiores únicamente parece suceder cuando hay movimiento de vadeo, si bien no pueden excluirse situaciones especiales en las que sea posible cargar a un infante, estando en postura erecta”, Por otra parte, se ha observado que los monos del Viejo Mundo pueden cargar a sus crías sin problemas y de manera sencilla, rápida y segura sin tener que recurrir a la capacidad de caminar erectos, sobre sus patas traseras (Niemitz 2002).

Por su parte, Sugardjito y Van Hoof estudiaron hembras orangutanes en 1986 y describieron que éstas practicaban una trepa con las cuatro extremidades para poder transportarse a través de las copas más altas de los árboles con una combinación de braquiación y balanceo entre los árboles. Observaron que la caminata sobre cuatro patas y el escalamiento vertical eran de muy poco uso.

Con estas observaciones surgió la hipótesis de la trepa ortógrada⁷, de acuerdo con la cual los orangutanes, en particular los machos, se encuentran siempre en postura erguida en estas trepas y en sus braquiaciones en suspensión, para evitar caídas, en especial cuando toman ramas muy delgadas. Thorpe et al. (2007) observaron que los orangutanes extienden las articulaciones de las rodillas y de las caderas en posiciones que podrían considerarse pre-adaptativas de la bipedestación y que cuando las caderas llegan a una extensión completa es similar a la de los homínidos, cuando estos caminan en posición erguida, por lo

⁷ Ortógrado denota la manera de caminar con la espalda recta, es decir, de manera perpendicular al plano de la superficie de apoyo la cual es independiente del movimiento de las extremidades.

cual, se añaden más evidencias que refutan la teoría de la sabana. Para estos autores, “[D]urante el Mioceno..., los antepasados de los orangutanes se volvieron más especializados, y limitados al dosel forestal, es por ello que se volvieron expertos en navegar a través del dosel” (Niemitz 2010).

Las especializaciones en la anatomía músculo-esquelética de *Pongo* son diversas y no sólo se utilizan para la locomoción. Especialistas como Friday, Gebo y Thorpe (2007) piensan que estas especializaciones afectan el comportamiento y la relación con el ecosistema. (Friday 1992; Gebo 1996; Thorpe et al. 2007, citados en Niemitz 2010).

Gracias a estudios moleculares se ha encontrado que *Pongo* es más cercano a los gibones que a los primates africanos (Begun 2003; Moyà-Solà et al. 2004; Oxnard 1979; Friday 1992, Niemitz 2010). La separación del orangután del clado de los simios africanos ocurrió hace unos 15 millones de años y la de los gorilas del grupo de chimpancés y humanos fue hace unos 11 millones de años aproximadamente. Por ello, resulta muy difícil pensar que el comportamiento de los orangutanes cuando escalan y atraviesan las alturas de los bosques fuera una razón por la cual los seres humanos se adaptaran a una locomoción bípeda.

Modelo de la Termorregulación

En 1984, Peter Wheeler propuso el modelo de la termorregulación, conforme al cual la bipedestación reduce la superficie del área corporal, lo que ayudaría a disipar el calor y reducir la carga de calor, “[...] al adquirir acceso a velocidades eólicas y temperaturas más favorables, por encontrarse a una distancia mayor del suelo” (Wheeler, 1991). Además de reducir la superficie corporal expuesta al sol, también hay un mayor flujo de viento lo que da lugar a una mayor pérdida de temperatura, y esto contribuye al bienestar del organismo.

Según Wheeler, existen dos factores principales para el desarrollo de esta estrategia adaptativa, que aquí enumeró sin orden de importancia, ya que ambas tienen igual preponderancia: la primera se debe a la falta de la rete carotídea en los homínidos, la cual permite el enfriamiento del cerebro. Ante la ausencia de esta estructura y el gran tamaño cerebral de los homínidos era imperativo que se suscitara una estrategia que posibilitara el enfriamiento del cerebro cuando la temperatura corporal se elevara, considerando el gran flujo de sangre al cerebro enorme de los homínidos (es importante destacar que Wheeler propuso que este cambio se suscitó cuando los homínidos estaban en la sabana).

La segunda estrategia, pero no menos importante, es que los homínidos ya tenían una anatomía erguida y su marcha bípeda ya era constante al haberlo adquirido en la sabana.

Sin embargo, las evidencias fósiles de *Ardipithecus ramidus*; y de diversas especies del género *Australopithecus*, así como los estudios de fauna paleontológica demuestran que *A. ramidus* y los australopitécinos ya presentaban una locomoción bípeda, además de un área corporal cubierta de pelaje y, segundo, que estas especies vivieron en un clima de bosque tropical y no en una sabana (Ko 2015; Al-Imam 2017).

Además, el modelo de Wheeler no toma en cuenta al cuerpo en movimiento. Él realizó su estudio tomando al objeto de estudio en una posición estática (sin moverse) y erguida, no tomó en cuenta al sujeto en movimiento como es la caminata, el trote ligero y el correr los cuales darían resultados vastamente diferentes.

Sin embargo, se debe destacar la importancia de este modelo para explicar todas las modificaciones y todos los problemas termodinámicos que se pueden dar al tener una postura erecta, al igual que tener una marcha bípeda constante.

Modelo de Aprovechamiento

El modelo de aprovechamiento de Lovejoy propone una versión modificada de la explicación de Darwin. Se pregunta: ¿Qué tan ventajoso es usar las dos manos? Para Lovejoy, caminar sobre dos piernas fue una adaptación para que las parejas tuvieran mayor oportunidad de sobrevivir, ya que cargar la comida con dos manos es una forma más efectiva de transportar alimentos” (Lovejoy 1981, Ko 2015). Como complemento a esta propuesta, Carvalho et al. (2012) demostraron que los chimpancés podían cargar hasta el doble de nueces al caminar en una postura erguida que cuando caminan sobre sus cuatro extremidades”. Esto es importante ya que demuestra que esta no pudo haber sido la razón por la cual nuestra especie se adaptará a una posición erguida, dado que los chimpancés hacen uso de esta estrategia y no presentan una bipedestación constante.

También consideró en su artículo de 1981 que la bipedestación contribuía a la estructuración de una organización social más sofisticada, ya que permitía que los homínidos se pudieran proteger unos a otros y que fisiológicamente mostraba un cambio en el tamaño cerebral. Además postulaba que les permitió hacer uso de armas más sofisticadas (Lovejoy, 1981).

En años posteriores, Lovejoy (2009) propuso que la razón por la cual *Ardipithecus ramidus* y en consecuencia los demás homínidos, eran tan diferentes a los primates no humanos se debió a una serie de adaptaciones que se dieron por el hecho de ser bípedos. En esta serie de adaptaciones destaca la importancia de la bipedestación como el factor principal que desencadenó varias consecuencias evolutivas. Propuso que el dimorfismo sexual es un indicador de que la recolección de alimentos contribuye a la tasa de supervivencia de los infantes, ya que los machos tienen la responsabilidad de dar sustento a las hembras, quienes, a su vez, mantienen y protegen a sus hijos. Esto significa que las

hembras únicamente se reproducen con los machos que les proporcionan recursos y, al ser así, los otros machos ya no tienen conflictos intrasexuales para luchar por las hembras, lo cual contribuyó a la disminución del tamaño de los caninos en el linaje humano e hizo que incrementará la cooperación de los machos.

También retoma su idea del artículo de 1981 en torno a que la bipedestación permitió la carga y transportación de alimentos, la diferencia en este nuevo artículo en comparación con el viejo es que liga la idea con el aparejamiento. Propone que los machos que logran recolectar más comida y lo intercambian por sexo son los machos que lograron un incremento de su nivel de *fitness* y que es una de las razones principales por la cual los caninos se volvieron más feminizados y las disputas entre machos bajó. Ya que las hembras escogían a los machos menos agresivos, que no presentaban caninos grandes. Destaca, a su vez, que esta estrategia obligó que los machos se tuvieran que involucrar más en el cuidado de sus crías.

Es una hipótesis interesante, sin embargo, sigue sin lograr explicar el surgimiento del bipedismo en los homínidos, eso sí, describe varias consecuencias, biológicas y culturales que aparecen debido a la presencia de esta forma de locomoción. Mas no explica por qué *Ardipithecus ramidus* desarrolló este tipo de locomoción y qué tipos de cambios se presentaron en la estructura morfológica para poder tener esta forma de movimiento singular, no sólo en los primates sino también en los mamíferos.

Forrajeo

Existen dos hipótesis del forrajeo de carroña, en términos generales, ambas hipótesis postulan que la posición de cuclillas que adoptaban nuestros antepasados para el carroñeo constante dio por resultado una importante adaptación evolutiva en la historia de los seres

humanos. La primera hipótesis de Eiseley (1953) y de Bartholomew y Birdsell (1953) señala que para nuestros antepasados el carroñeo era la fuente principal de alimentación.

La segunda hipótesis propuesta por los investigadores Blumenshine y Cavallo (1992) revivió muchas bases teóricas de la primera. “Sin embargo, esta nueva versión se asociaba a los australopitecinos que ya tenían una postura erguida y una locomoción bípeda y la diferencia más importante era que ellos postulaban que esto se daba en los bosques tropicales cerca de los ríos y lagos, más no en la sabana. Por ello la hipótesis de los carroñeros no puede asociarse a la evolución de los homíninos con postura erecta, si bien muestra aspectos tardíos de nuestra bio-historia” (Niemitz 2010).

Se debe destacar que Niemitz se equivoca al señalar que los austropitecinos carecían de una postura erecta, ya que se sabe, debido a registros fósiles como las huellas de Laetoli, que, al tener una locomoción bípeda, estos tenían una postura erecta.

Hipótesis de Kozma et al.

En *Hip extensor mechanics and the evolution of walking and climbing capabilities in humans, apes and fossil hominins*, Kozma (2018) señala que se ha debatido si la marcha del ser humano es extremadamente económica. Por otra parte, existen varias interrogantes sobre el momento en que los homíninos desarrollaron esa marcha y si las adaptaciones resultantes se debieron a que sus antepasados poseían la habilidad para escalar. La autora y su equipo decidieron que para poder dar respuesta a estas incógnitas, era necesario utilizar una ruta alterna a la tradicional, como la analítica, la cual posibilita la comparación de morfologías esqueléticas de distintos taxones. Sin embargo, con esta ruta no hacen una inferencia funcional, ya que determinar la función a través de restos fósiles es sumamente complicado, obligando a recurrir a la experimentación en sujetos vivos como chimpancés y

seres humanos. Por ello, Kozma et al. hicieron un estudio que vinculaba el análisis y el aspecto experimental con la finalidad de investigar la morfología isquial y el papel de ésta en la mecánica de la locomoción y la morfología pélvica de *Ardipithecus* y *Australopithecus*, para de esa manera comprobar la hipótesis de que los primeros homínidos retuvieron las proporciones isquiales y la orientación, lo cual favorecía mayor producción de fuerza al escalar, si bien limitaba la habilidad de hiperextensión de la cadera y de la marcha, sin que resultara económica, como en el caso de los humanos modernos.

Los resultados de Kozma et al. apuntan a que el acortamiento del isquion favoreció la marcha bípeda, porque el tamaño reducido de este hueso impide gran fuerza en los movimientos. Desde el punto de vista mecánico, es una estrategia evolutiva para reducir el estrés en el músculo y poder alcanzar mayor eficiencia motora. “La mecánica de extensión de la cadera en los humanos y en los primates no humanos ofrece una ventana a la evolución del glúteo mayor en homínidos” (Kozma et al. 2018). Esto es crucial, ya que este simple cambio en la habilidad de extender la cadera se tradujo en un cambio radical en el centro de gravedad que permitió un nuevo arsenal de movimientos, de los cuales algunos resultaron vitales para la expansión y la supervivencia del ser humano, además de demostrar por qué fueron tan distintos los caminos evolutivos de los primates no humanos y de los homínidos.

Los mismos autores añaden que “En chimpancés, orangutanes y gibones, el glúteo mayor (*proprius*) es muy pequeño en comparación con el de los seres humanos y no se extiende al rango que lo hace el tendón de la corva durante la extensión potenciada de la cadera”, ya que durante la marcha, la hiperextensión de la cadera es posible gracias al tendón de la corva, mientras que el glúteo permanece inactivo.

El glúteo mayor se activa cuando hay más flexión en la cadera. El agrandamiento de este músculo parece compensar la morfología derivada del isquion humano “...y la menor eficacia del tendón de la corva cuando la cadera está flexionada” (Kozma et al. 2018).

La hipótesis del antepasado acuático

En su libro sobre la evolución humana, Westerhöfer (1942) dedicó un capítulo breve a “¿Vida acuática hipotética?” en relación con mamíferos prehumanos e incluso pre-primates. Comienza el capítulo con un signo de interrogación y concluye su razonamiento con la idea precavida: “Tales hipótesis tan improbables, a primera vista, tienen desde luego sólo la intención de ser estimulaciones en las que podrían realizarse investigaciones directas, a modo de un detective que persigue la indicación más improbable junto con otras, que parecen más promisorias”.

Esta hipótesis del antepasado acuático después recibió el nombre de la llamada “Teoría del mono acuático (o AAT, por sus siglas en inglés)” (Morgan, 1990).

En términos de Morgan, dicha propuesta no satisfacía los criterios de una hipótesis. Y, de hecho, para ese entonces, la autora no pretendía postular una hipótesis, sino enumerar analogías entre los rasgos de los mamíferos que habitaban la sabana, por un lado, y los de los mamíferos acuáticos y el hombre, por el otro, solicitando explicaciones a la comunidad científica que no fueran las de un antepasado acuático común.

No obstante, Roede et al. (1991) emprendieron la tarea de recopilar un volumen de no menos de 22 capítulos, parte de ellos escritos por científicos renombrados, sobre la relación de los antepasados humanos con el agua (1991). A modo de ejemplo de ese volumen, Preuschoft y Preuschoft (1991) presentaron un estudio de biomecánica, que

mostraba que los humanos eran tan malos nadadores que no podían haber descendido de un antepasado acuático que nadaba.

En fechas más recientes, Morgan (1997) ha hecho hincapié en los aspectos de las ideas que se relacionan con los litorales, asemejándose en gran medida sus conclusiones a las de Niemitz (2000, 2004). Y, de hecho, en una versión menos contundente, hay aspectos positivos que deben tomarse en cuenta. Groves y Cameron (2004) escribieron: "...aunque los autores no se aventuran a las reconstrucciones más especulativas a favor de escenarios filogenéticos, insistimos en que la Teoría del mono acuático ocupa un lugar en la batería de cuadros funcionales posibles sobre la divergencia de los homínidos".

Hipótesis de R.C. Payne

El equipo de R.C. Payne hizo un estudio cualitativo sobre la masa muscular de las extremidades inferiores en especímenes muertos de *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla gorilla*, *Gorilla gorilla garueri*, *Pongo pygmaeus abelii* e *Hylobates lar*, para observar y ampliar el entendimiento de la relación entre la actividad locomotora con las adaptaciones funcionales en torno a la bipedestación en los seres humanos. Los autores encontraron que la anatomía de las extremidades inferiores de los primates no humanos exhibe, al igual que la anatomía de los primates humanos, un plano músculoesquelético similar, pese a que las diferencias en las proporciones de las extremidades.

Los seres humanos tienen una capacidad adaptativa para el acto de correr con sus dos piernas, al igual que los gibones, lo cual explica por qué existe una similitud tan marcada en las formas de las extremidades de ambas especies. Al no tener la capacidad de asirse con los pies, los seres humanos, al igual que los gibones y los gorilas, tienen un porcentaje muy bajo de musculatura en las extremidades distales.

Por otra parte, el tronco superior de los seres humanos es muy corto, lo cual explica por qué tienden a tener un índice tan alto de masa muscular en comparación con los primates no humanos. Los humanos también tienen extremidades inferiores muy pesadas, con numerosas áreas fisiológicas de sección transversal que tienen múltiples sarcómeros en paralelo, conocidos por sus siglas en inglés PCSAs (*Physiological cross-sectional area*)⁸, en comparación con los primates no humanos, “[l]o que sugiere que los seres humanos tienen mayor capacidad para la producción de fuerza en los músculos de las extremidades inferiores, lo cual parece ser contradictorio, ya que las extremidades inferiores de los primates no humanos aparentan ser muy musculosas” (Payne et al. 2006).

Se ha observado que los primates no humanos poseen una morfología muy similar a las extremidades inferiores de los seres humanos. Sin embargo, los autores encontraron que los músculos extensores de la rodilla y del tobillo del chimpancé y del bonobo, al contar con un alto número de áreas fisiológicas de sección transversal, podrían tener un potencial grande para la bipedestación.

Payne et al. (2006) llegaron a cuatro conclusiones. La primera es que los seres humanos generan una fuerza muy alta en los músculos asociados a la bipedestación; segunda, que entre los primates no humanos hay morfologías muy similares; tercera, que los orangutanes tienen músculos distales extremadamente pesados; y, finalmente, que el diseño muscular de los gibones es similar al de los seres humanos, con una capacidad elevada a fin de conservar energía y/o transferir fuerza para realizar una amplia variedad de movimientos.

⁸ El gran número de sarcómeros en paralelo confiere a estos músculos una alta capacidad de generar fuerza. En contraste, los músculos con fibras largas tienen más sarcómeros en serie y permiten generar fuerza a través de un rango más amplio de movimiento (Payne et al. 2006).

Comentarios finales

El glúteo mayor es un músculo singular en los seres humanos, más no único, ya que existe una estructura homóloga en los primates no humanos, si bien de menor tamaño, que realiza y desempeña funciones biomecánicas distintas a las del glúteo mayor de nuestra especie (también es muy probable que otras especies de homínidos lo hayan presentado). No existe un consenso con respecto al motivo por el cual se desarrolló un músculo con una superficialidad y un tamaño tan grande y prominente en nuestra especie y en el linaje taxonómico al que corresponde. Las hipótesis que existen se han enfocado en dos perspectivas: la morfológica y la adaptacionista. La primera suele enfocarse meramente en la descripción y la comparación entre primates humanos y no humanos, así como en la función de este músculo, que consiste en esencia en la extensión y la abducción de la cadera. Sin embargo, los partidarios de estas hipótesis no llegan a dar una explicación de la causa de su posible desarrollo y cómo dio lugar a su función y presencia exclusiva en los primates humanos.

Por su parte, las hipótesis adaptacionistas están ligadas a las teorías de la bipedestación, las cuales tienen explicaciones limitadas e insuficientes, ya que se basan en un pensamiento a priori, una causa directa y un propósito dirigido. En otras palabras, las razones por la cual buscan explicar tanto el surgimiento del glúteo mayor como su papel en la bipedestación carecen de una explicación coherente, ya que suelen destacarse mecanismos o condiciones ambientales que se consideran causas, pero que también se han encontrado en otros primates no humanos. Sin embargo, estos últimos no presentan dicho músculo ni esa forma de locomoción que es tan particular a nuestra especie. Por último, vale la pena señalar que muchas veces se plantea que este músculo se enmarca dentro de un

proceso de selección natural, pero, nuevamente, sin demostrar cómo y por qué surgió únicamente en los homínidos y no en otros primates.

Capítulo 3

Marco Teórico

En este capítulo desarrollaré el marco teórico y conceptual que le da sentido a este trabajo de investigación, para lo cual indicaré, en primer lugar, cuál es la perspectiva dentro del campo de la antropología física que permite explicar mejor teórica y conceptualmente la evolución y el desarrollo del glúteo mayor. Para ello es necesario enfatizar y explicar las diferencias entre dos corrientes teóricas y metodológicas dentro de la disciplina, cuyas distinciones podrían parecer ser, a primera vista, simplemente de nomenclatura. Sin embargo, existen diferencias amplias que ameritan su propio abordaje. Me refiero a las nociones de antropología física y antropología biológica. En segundo lugar, describiré tres enfoques teóricos evolutivos y sus premisas básicas, que forman parte del aparato teórico de mi investigación: el Neo-Darwinismo, la Síntesis Moderna y, la Síntesis Evolutiva Extendida, específicamente la biología evolutiva del desarrollo o Evo-Devo. Considero que esta última constituye el marco de referencia adecuado y pertinente para el desarrollo del tema que abordo en el presente trabajo: la evolución y desarrollo del glúteo mayor en el linaje homínido. Por otra parte, apuntaré por qué tanto el Neo-Darwinismo como la Síntesis Moderna, aunque aportan algunos elementos para responder a las preguntas de investigación que guían esta tesis, son en mi perspectiva teóricamente insuficientes para una respuesta contundente. Finalmente, en la tercera parte del capítulo, realizaré una serie de definiciones que conforman el referente conceptual de mi trabajo y el soporte analítico de mi investigación.

Antropología física vs Antropología biológica

De acuerdo con la caracterización de autores como Washburn (1951) y Fuentes (2010), la antropología física es una disciplina que nace como una técnica que se enfocaba, por una parte, en la mera descripción de las características morfológicas y, por otra, en hacer una comparación entre ellas para poder destacar la diversidad y la variabilidad humana a través de metodologías de medición como la osteología, la somatología y la antropometría. Con esto es evidente que uno de sus principales objetivos era la categorización taxonómica. Algunas de las críticas de Washburn señalan que esta perspectiva de la antropología física era limitada, dado que no se preocupaba por explicar y comprender los procesos y mecanismos de la evolución primate y de la variabilidad humana, sino, como he señalado, eran utilizadas como simples técnicas para realizar descripciones y con ello ampliar los argumentos de la clasificación.

Washburn afirmaba que para poder trascender la disciplina y entender claramente los procesos evolutivos y de diversidad en *Homo sapiens* y otros primates, era necesario usar nuevas técnicas que fueran de la mano con las nuevas teorías desarrolladas dentro del campo de la biología evolutiva, aunadas a la implementación de nuevas técnicas derivadas de este enfoque (Washburn, 1951). Por consiguiente, el antropólogo estadounidense planteaba un contraste entre estas dos formas de estudiar y analizar la variabilidad humana: la vieja antropología física vs. la nueva antropología física.

En mi opinión, actualmente es la antropología biológica la que permite este acercamiento teórico; es decir, puede verse a modo de la forma como Washburn imaginó esa ‘nueva antropología física’. Por otra parte, la antropología biológica descrita por Fuentes se basa precisamente en las ideas de Washburn, señalando que es “un llamado para

aproximarse de manera real y sincera a los abordajes evolutivos dentro de la antropología física; se trata de una unión de lo tipológico, funcional, comportamental, los entendimientos evolutivos y la expansión que va más allá de la medición (osteológica, somática y antropométrica) como elementos fundamentales de la práctica de la antropología física” (2010). En esta definición Fuentes destaca la existencia de una diada entre la antropología y la biología, sin que una sea complemento de la otra. Esto se evidencia al apuntar que la antropología biológica promueve un enfoque que no sólo se centra en lo biológico para ser capaz de explicar los cambios evolutivos dentro de la especie humana, sino que asume que la parte social y cultural también desempeña un papel en los procesos evolutivos que han dado forma a *Homo sapiens*, y que las preguntas que han surgido dentro de esta perspectiva deben abordarse como un problema biosocial y biocultural. Esto es así porque el fenómeno humano y su evolución reflejan una enorme complejidad que no puede limitarse a lo biológico, a lo genético, a lo ecológico, etc.; por lo que para encontrar posibles respuestas a un problema tan amplio como la evolución de nuestra especie, el antropólogo físico/biológico debe buscar la participación de varias disciplinas y teorías para hacer frente a esta apasionante tarea.

La descripción y comparación anterior me permiten sostener que el enfoque bioantropológico, o la antropología biológica, es la herramienta más útil para el trabajo de investigación que he desarrollado.

Algunas perspectivas evolucionistas

A continuación realizaré una descripción de las tres perspectivas teóricas evolucionistas que he considerado para este trabajo. Primero, abordo el caso del Neo-Darwinismo, que es importante porque, a diferencia del Darwinismo, ya cuenta con una teoría de la herencia basada en la noción de la transmisión del material genético. En segundo lugar, consideraré a la Síntesis Moderna como una corriente distinta del Neo-Darwinismo, ya que ésta, además de la genética de Mendel, incorpora la sistemática y la paleontología, lo que abre el interés por los procesos micro y macroevolutivos. Finalmente, describiré lo que se conoce como la Síntesis Evolutiva Extendida y me concentraré fundamentalmente en el enfoque de la biología evolutiva del desarrollo o Evo-Devo.

Neo-Darwinismo

En las ciencias biológicas con orientación evolucionista, el paradigma del Neo-Darwinismo se suele relacionar con August Weismann, quien en el siglo XIX postuló que la variación de especies es resultado de la reproducción sexual, la cual crea, en cada generación subsecuente, una nueva variación de individuos dentro de una población. Sin embargo, el biólogo George Romanes fue el primero en utilizar el término de Neo-Darwinismo en 1895 para describir la combinación de selección natural con la teoría del plasma germinal de Weissman (Kutschera y Niklas 2004).

Sin embargo, el término de Neo-Darwinismo y su desarrollo se acredita al genetista ruso Theodosius Dobzhansky por su trabajo seminal *Genetics and the Origin of Species* (1937). Dobzhansky postuló que la evolución era un proceso “susceptible de ser medido [definido] como cambios (generalmente pequeños) en las frecuencias génicas en las poblaciones, con lo cual incorpora, además, un referente poblacional al proceso. Ya no

importa si las variaciones surgen a nivel individual; las que presentan importancia evolutiva son aquéllas que permanecen en las poblaciones, gracias... a la selección natural” (Vera, 1998).

Este nuevo paradigma buscaba demostrar que la diversidad de vida biológica surge a través de la variabilidad, en tanto que la selección natural establece si esta variabilidad es factible, determinando así el curso del cambio evolutivo (Kutschera y Niklas 2004). También, postula que la adaptación es el único resultado de la selección natural y que las mutaciones que surgen y son seleccionadas con el paso del tiempo son la base de la evolución dentro de un taxón (gradualismo) (Futuyama, 2017). Esta teoría hacía énfasis en la direccionalidad de la selección natural; en otras palabras, la selección siempre busca descartar los fenotipos que no logran adaptarse en una sola generación, concepto que se conoce como selección estabilizadora. Este concepto fue de suma importancia para el Neo-Darwinismo, ya que era una de las formas en la cual se intentaba explicar por qué muchos restos fósiles no mostraban la unidireccionalidad ni el gradualismo con los que se pretendía explicar la variabilidad dentro de este marco teórico.

Síntesis Moderna

La Síntesis Moderna es una propuesta teórica de la evolución biológica que surgió en la década de 1930 cuando el genetista ruso, Theodosius Dobzhansky, decidió conjuntar los conceptos de la selección natural con la teoría genética de Mendel en búsqueda de una mejor explicación para la diversidad biológica. Con el tiempo, la Síntesis Moderna reemplazó o, mejor dicho, incorporó los conceptos teóricos del Neo-Darwinismo y los expandió. De acuerdo con la Síntesis Moderna, la variación genética dentro de una población produce la formación de nuevas especies. Sus propuestas generales se derivaron

de estudios de genética, paleontología, sistemática y otras ciencias, y se basaron en los procesos de recombinación genética, mutación y heredabilidad, así como en la selección natural, en la especiación, el gradualismo, el aislamiento reproductivo y la macroevolución (Kutschera y Niklas 2004; Fuentes 2010; Singh y Singh 2017).

Con base en sus postulados, la recombinación genética denota los cambios en los segmentos de los cromosomas resultantes de la reproducción sexual y el surgimiento de mutaciones aleatorias dentro de las secuencias entre progenitores y descendencia, lo cual conduce a la variación genética poblacional. Las mutaciones son los cambios que se llevan a cabo en el ADN. Son importantes porque permiten la formación de nuevos alelos y regiones de los mecanismos de transcripción y de regulación de genes.

Por otra parte, en la Síntesis Moderna, la selección natural se considera el mecanismo fundamental para el surgimiento de cambios fenotípicos, ya que los cambios ambientales o ecológicos contribuyen a que la población de una especie adopte un nuevo fenotipo que resulte más apto para las condiciones ecológicas/ambientales existentes. El aislamiento reproductivo es un mecanismo que evita la reproducción entre organismos relacionados y da por resultado la especiación, debido a que el aislamiento crea cambios en los alelos que posibilitan la aparición de nuevos organismos (Salazar-Ciudad, 2008).

La temporalidad en la que se presentan los cambios evolutivos dentro de una población es gradual. La aparición de nuevas especies es un proceso lento que se deriva de formas preexistentes, las cuales pueden mantenerse en cada etapa de su adaptación específica. Así mismo, la especiación es resultado de la acumulación gradual de pequeños cambios genéticos. Por ello, la macroevolución es una aglomeración de cambios microevolutivos que ocurren en el nivel individuo, pero que repercuten tanto en la población como en la aparición de nuevas especies (Salazar-Ciudad, 2008).

En la perspectiva de la Síntesis Moderna, el concepto de fenotipo es casi inexistente, en tanto esta corriente relega el concepto a un simple fenómeno secundario cuyos efectos surgen a través de la mutación en los alelos, a diferencia de la relevancia de los genes y de la población dentro de este marco conceptual (Laubichler 2004). Esto se debe a que la Síntesis Moderna ignora el desarrollo o, mejor dicho, todavía no tenía un conocimiento del fenómeno de los cambios fenotípicos, aunque Darwin en su obra, *El Origen de las Especies*, señalaba la importancia del desarrollo, apuntando que “los caracteres derivados del embrión deben ser de igual importancia que los [caracteres] derivados del adulto, con objeto de contar con una categorización natural que incluya todas las edades” (Darwin 1859).

Si bien la Síntesis Moderna permitía explicar los cambios genéticos de una población, comenzó a ser cuestionada por investigadores como Alberch, Smith, Gould y Lewontin, y Riedl (Müller 2010). Entre otras cosas porque no explicaba las diversas características de la evolución fenotípica, ni la variación tendenciosa (también conocida como desarrollo tendencioso), ni la adaptación radiactiva, la aparición de caracteres no adaptativos y el surgimiento de la organización fenotípica en los niveles superiores de organización, como la homología y los planos corporales. Gran parte de estas deficiencias o limitantes de la Síntesis Moderna se debían esencialmente a la exclusión y a la falta de interés en la biología evolutiva del desarrollo y en los procesos epigenéticos.

Síntesis Evolutiva Extendida

En la historia de la evolución han surgido muchas veces nuevos fenómenos que requieren una explicación, la cual no siempre es posible a través de viejas metodologías o que incluso, de haberla, no llegan a ser suficientes dadas sus limitaciones conceptuales.

Uno de los intereses más importantes en las ciencias biológicas/antropológicas es determinar por qué existe tanta variabilidad en las formas orgánicas, cómo es que surgió dicha variabilidad y, posteriormente, cómo llegó a permanecer. Desafortunadamente, estas interrogantes no han podido explicarse de manera satisfactoria con el Neo-Darwinismo y la Síntesis Moderna, pues la “expansión del pensamiento biológico en las áreas de asignación causal y privilegio informativo de los genes en desarrollo, o el abordaje del desarrollo y herencia como fenómenos distintos, permanecen vigentes a pesar de la nueva información que ha surgido.” (Laland et al. 2015). Por ello fue necesario formular nuevas aproximaciones metodológicas, tanto teóricas como prácticas, para abordar el estudio de la variabilidad y también proporcionar explicaciones más precisas a fenómenos antes estudiados.

La Síntesis Evolutiva Extendida surge, como se mencionó de manera breve, debido al interés predominante de comprender a fondo la variación biológica, lo cual la Síntesis Moderna no ha logrado abordar en su totalidad, y basado en su enfoque teórico en la genética poblacional, ya que “tiende a evitar dar respuesta a la pregunta de por qué las estructuras organizacionales complejas, las fisiologías, el desarrollo o el comportamiento -cuya variación describe- surgen dentro de la evolución, al tiempo que tampoco propone variables, al no formar parte del marco teórico de la genética de poblaciones” (Müller 2017).

Debido a las nuevas metodologías y a los conceptos teóricos que han surgido desde que se propuso la Síntesis Moderna en los años 30s y 40, fue necesario formular un nuevo enfoque: la Síntesis Evolutiva Extendida. Como marco teórico, esta nueva síntesis tiene por objeto ahondar en las numerosas variables, hechos y relaciones causales que existen en los procesos evolutivos (Müller 2017), y abordar los fenómenos que han sido ignorados por los

marcos teóricos del Neo-Darwinismo y de la Síntesis Moderna, debido a limitaciones tecnológicas y por considerarlos procesos menores que no contribuían a la macroevolución, a la plasticidad del desarrollo, a la herencia inclusiva y a la epigenética, como es el caso de la construcción de nicho, entre otros.

Uno de los conceptos centrales de la Síntesis Evolutiva Extendida es que la selección natural no es la única forma mediante la cual puede surgir la variación o ser modificada dentro de una población. Así mismo establece que los cambios que se observan dentro de una población dependen de las modificaciones a los mecanismos de expresión génica y de las propiedades sistemáticas de la población, en contraposición a las correlaciones estadísticas concomitantes de variación dentro de un acervo genético (Laland et al. 2015, Müller 2017).

Otra cuestión de gran importancia para la Síntesis Extendida Evolutiva es “que el organismo es la unidad central en el proceso evolutivo” (Laland et al 2015). Con esto se hace referencia a que la selección natural no es el único mecanismo que tiene control de la dirección de la evolución, y que no siempre se origina por a una mutación estocástica, sino que puede ser resultado de la construcción de un nicho o de la plasticidad del desarrollo. Esta nueva aproximación permite una perspectiva más compleja y completa de la evolución y de sus procesos (Ibídem). Sin embargo, cabe destacar que la Síntesis Evolutiva Extendida no pretende remplazar ni refutar ideas evolutivas previas, sino tan sólo llenar las lagunas de ciertos fenómenos evolutivos.

Evo-Devo

Como se mencionó, el Neo-Darwinismo se basa en los conceptos postulados por Darwin, Mendel y Weissman, y ha sido el marco teórico por excelencia para explicar por qué ciertos caracteres genotípicos o fenotípicos son seleccionados y cómo se transmiten a la progenie de determinados organismos. Sin embargo, la producción de la variación dentro de la visión neo-darwinista es restringida, puesto que la mutación es el único mecanismo que permite el surgimiento de nuevos fenotipos, en tanto que la adaptación es regida exclusivamente por la selección natural. Por ello, rara vez explica cómo se originaron estos caracteres, lo cual revela el aspecto más vulnerable de esta síntesis de la evolución.

En contraste, la evolución del desarrollo propone que los cambios evolutivos se dan en procesos de desarrollo o transformación, más que a través de patrones genéticos o fenotípicos (Minelli y Fusco 2008). La evolución del desarrollo se basa en un enfoque dialéctico que considera tanto la evolución de los sistemas en desarrollo como las consecuencias de estos sistemas en los cambios producidos en los organismos (Newman y Müller 2000; Salazar-Ciudad 2008).

A nivel metodológico, Evo-Devo estudia las funciones de los genes que controlan el desarrollo, y recurre a un trasfondo molecular actualizado que refleja los sistemas y los elementos que permiten la modificación de las estructuras morfológicas.

Historia Evo-Devo

Los antecedentes históricos de Evo-Devo se remontan a la embriología. Cabe mencionar que Darwin también se involucró en la embriología, la cual consideraba que “era la mayor razón de hechos únicos a favor de los cambios en las formas” (Müller, 2008). De hecho, muchos autores consideran que los árboles filogenéticos se basaban en las

diferencias embriológicas que existen entre las especies (Richards 1992, citado en Müller 2008).

Los antecedentes del campo de Evo-Devo recurrieron durante mucho tiempo a la embriología para el estudio de las relaciones genéticas entre especies y para posteriormente establecer relaciones filogenéticas entre ellas. De acuerdo con Müller (2008), aunque se descubrieron varios cambios y preservación de caracteres en ciertas especies en el campo de la embriología comparativa, hubo una rápida transición a otros métodos cuyos programas teóricos y mecanicistas dieron luz a la noción de la recapitulación.

En su libro, *Über Entwicklungsgeschichte der Tiere* (1828), Von Baer propone que el desarrollo de los embriones surgió en una o dos formas elementales que son comunes a través de distintas taxa y que posteriormente se desarrollan en organismos diferentes, lo cual contradice la propuesta de Haeckel, quien pensaba que el desarrollo embrionario era lineal (Garstang 1922).

Con la hipótesis de la recapitulación, Haeckel propuso en 1866 que el desarrollo del embrión de un animal, desde la fecundación hasta la gestación, pasaba por etapas que representan o se asemejan a las distintas fases de la historia natural de las especies. Esta hipótesis es conocida por la famosa frase de “la ontogenia recapitula a la filogenia.” Sin embargo, se ha demostrado, a través de la embriología experimental y de la genética, que lo que proponía la recapitulación era falso y exagerado. Sin embargo, esta teoría utilizaba un mecanismo que Gould rescató para explicar los cambios evolutivos y la modificación del desarrollo: la heterocronia (Gould 1977, Müller 2008), a la cual me referiré más adelante.

En la primera mitad del siglo XX, el interés de cómo afecta el ambiente a la embriogénesis y cómo estas influencias perduran en varias generaciones subsecuentes fue otro triunfo para el movimiento que quería comprender la relación entre los procesos

ontogénicos y la filogenia. La mayoría de los estudios se realizaban con un enfoque teórico neo-Lamarckiano.

No obstante, esta corriente neo-Lamarckiana no duró mucho, aunque el estudio del ambiente y de cómo éste afecta la expresión fenotípica presentó muchos análisis prometedores. Se han retomado recientemente los conceptos de modificación duradera y herencia epigenética, los cuales, aunados a las investigaciones actuales sobre plasticidad, han mostrado que existe una relación entre los factores ambientales en el desarrollo y la evolución (Gilbert y Bolker 2003, citado en Minelli y Fusco 2008).

En los años setenta y ochenta, con el desarrollo de varios conceptos teóricos en el estudio de la evolución, como la variación sesgada, los cambios rápidos de forma, el surgimiento de caracteres no adaptativos y el surgimiento de los niveles fenotípicos de organización, como las homologías y los planos corporales, la evolución del desarrollo comenzó a adquirir fuerza y forma entre varios académicos cuyo interés radicaba en los procesos de desarrollo, la embriología, la biología molecular y la evolución de los organismos y de las especies (Alberch 1982; Smith Maynard et al. 1985; Gould y Lewontin, 1979 y Riedl 1978, Müller 2008).

Durante la década de los ochenta, Evo-Devo utilizó la investigación empírica que giraba en torno a los métodos de la embriología experimental y comparativa. Sin embargo, con el paso de la década, el enfoque comenzó a dirigirse al campo de la biología molecular, la cual resultó ser una herramienta muy útil, ya que con sus métodos surgieron investigaciones para observar la manera en que las restricciones del desarrollo afectaban al fenotipo.

La biología molecular también permitió la clonación de los genes reguladores y la creación de mejores técnicas de observación de embriones, lo cual a su vez revivió el

estudio comparativo entre taxa, específicamente enfocado en las similitudes de los genes de regulación, mostrando que existen similitudes y/o correspondencias genéticas entre especies cercanas (McGinnis et al 1984, Müller 2008).

Esto último fue un gran hallazgo, debido a que se demostró la existencia de pocos reguladores genéticos en la generación de los diversos morfoespacios de los distintos animales. Así, el estudio de la evolución del desarrollo empezó a ampliar su búsqueda de similitudes y/o correspondencias, al igual que de diferencias en los patrones de expresión génica y en la regulación de genes del desarrollo para comprender la enorme variedad que existe dentro de la naturaleza. Por ello, dentro del campo disciplinario de Evo-Devo, los temas más estudiados son los de desarrollo genómico y el relativo a los canales de regulación génica (Müller, 2008).

Evo-Devo utiliza los conceptos de modularidad, jerarquía, homología, planos corporales, novedad, cajas de herramientas del desarrollo (*genes Hox*), epigenética, redes reguladoras del desarrollo y heterocronia, entre muchos otros, para intentar explicar las complejidades biológicas, producto del proceso evolutivo. Estos conceptos destacan diversos procesos evolutivos a diferentes escalas temporales, lo cual produce una variabilidad de formas diferentes que hace que sea muy difícil universalizar, ya que le asigna una complejidad enorme a estos elementos (Rasskin-Gutman 2016).

Marco Conceptual

A continuación describo de manera breve algunos conceptos teóricos generales como evolución, desarrollo y adaptación, así como otras categorías procedentes del enfoque Evo-Devo, como las referidas previamente, además de un conjunto de herramientas conceptuales enfocadas en el estudio heterocrónico del desarrollo ontogenético.

Evolución

Debido a que existen varias hipótesis que buscan describir el concepto de evolución, usaré el que se basa en los preceptos teóricos de Darwin y Wallace, que indican que los individuos dentro de una población que tienen las mayores probabilidades de reproducirse y de sobrevivir son los mejores adaptados; debido a que poseen una combinación de características específicas. Existe un diferencial en la supervivencia de individuos, dada la posesión de diferentes caracteres dentro de la misma población, al igual que de la tasa de reproducción y de la varianza de las crías resultantes. El cambio en una población es evolución. Es por ello que este concepto denota el proceso gradual mediante el cual el mundo vivo se ha estado desarrollando, desde el origen de la vida (Mayr 2001).

Adaptación

La adaptación hace referencia a cualquier propiedad o característica que aumenta la capacidad reproductiva (o *fitness*) de un organismo (Mayr 2001).

Desarrollo

Dentro de un contexto biológico y evolutivo, el desarrollo se refiere al fenómeno de crecimiento y de todos los procesos que generan la diversidad de formas, de tamaños y de

características que surgen de la trayectoria de un organismo, desde la etapa embrionaria hasta la etapa adulta (Gilbert 2000).

Más adelante realizo un breve recorrido y recuento histórico de los estudios enfocados en la evolución del desarrollo, que es una de las herramientas teóricas conceptuales más importante de la Síntesis Evolutiva Extendida. A continuación proporcionaré la definición operativa de algunos conceptos teóricos, procedentes del enfoque de la biología evolutiva del desarrollo (conocida también como Evo-Devo), así como de otro conjunto de herramientas conceptuales utilizados en estudio heterocrónico del desarrollo ontogenético.

Modularidad

Un concepto central para este trabajo es la modularidad, que se propone dentro de la evolución del desarrollo para explicar un vacío teórico que existía entre la relación de los genes con los patrones anatómicos del desarrollo (Kuratani, 2009). Por ello este concepto es fundamental, pues establece que existen módulos, definidos como unidades cuasi-autónomas que tienen una conexión holgada entre ellas, al interior de un sistema (Ibídem). “Estos módulos son capaces de ser integrantes de componentes y de subsistemas que operan con sus propios principios intrínsecos” (Schlosser y Wagner 2004; Callebaut y Raskin-Gutman 2005; Müller 2008).

En otras palabras, los módulos son estructuras que dependen de la información de otros elementos que las constituyen y que son afectados a su vez por la información de otros componentes.

Existen estructuras morfológicas que no pueden ser modificadas, debido a que tienen una relación íntima con varios módulos dentro del sistema, creándose una

codependencia. Sin embargo, también hay módulos componentes en estos mismos sistemas que sí pueden ser cambiados, porque no guardan una relación con los otros módulos del sistema, ya que sólo son nexos distantes o independientes.

“La función evolutiva de los módulos del desarrollo sería su selección fenotípica. El desarrollo de un módulo de selección puede consistir de una serie de genes, sus productos, sus interacciones e incluso de los complejos de los caracteres resultantes y los efectos funcionales de dicho complejo” (Müller, 2008). Un ejemplo de esto último es el estudio que se realizó de la codificación de la expresión génica en el eje dorsoventral del sistema nervioso de los eubilateria y de las expresiones de un número de sus genes homeobox en el neuomeron del prosencéfalo. Se encontró que existen varios módulos altamente conservados a través de un conjunto muy grande de taxa animales, lo que hace que todos los eubilaterianos se parezcan y tengan todos un plano corporal similar (Denes et al. 2007; Echeverría et al. 2003; Lowe et al. 2003, Kuratani 2009).

La modularidad es un concepto con gran potencial para poder estudiar la relación íntima del genotipo con el fenotipo. Resulta interesante que el concepto de modularidad proviene de los trabajos en las ciencias cognitivas con un particular enfoque en la caracterización de la función mental.

Jerarquías

Las jerarquías son también útiles para estudiar la diversidad biológica, aunque el término de jerarquía aplica para la temporalidad en la que se suscitan estos fenómenos. “Estos rangos temporales se manifiestan en una jerarquía de organización que se describe comúnmente mediante la metáfora de las muñecas rusas o de las ‘cajas dentro de cajas” (Rasking-

Gutman 2005). Existen dos tipos de clasificaciones de las jerarquías: la composicional y la generativa.

Las primeras son las que se enfocan en las partes de las estructuras, en los componentes que conforman algo más grande. Rasskin- Gutman (2005) describe este tipo de jerarquía como reduccionista, ya que es un ejemplo clave de la idea de ‘cajas dentro de cajas’, dado que, como ya se mencionó, su interés es simplemente saber cuáles son los elementos que constituyen un sistema determinado.

Por su parte, la jerarquía generativa abarca los objetivos que se dirigen a estudiar el desarrollo. Este tipo de clasificación revela los procesos que dan lugar a los organismos durante su desarrollo, puesto que describe las etapas y los mecanismos por las que atraviesan los organismos y que producen los distintos niveles de las jerarquías composicionales.

Las jerarquías son útiles para ver cuánto demora la expresión génica durante la morfogénesis en los sistemas de organismos vivos durante el desarrollo. Así mismo permiten saber cómo los cambios durante el transcurso del desarrollo pueden llegar a generar novedades evolutivas.

Heterocronía

La heterocronía se refiere a los cambios evolutivos que se suscitan en un tiempo relativo y en los ritmos del proceso del desarrollo (Gould 1977, citado en Müller 2008). Existen varios mecanismos y varias formas en las cuales la heterocronía se asocia a diferentes historias de vida y a estrategias que dan por resultado diferentes resultados fenotípicos. También es necesario destacar que los mecanismos de la heterocronía siempre se describen con referencia a la ontogenia ancestral (Morrone 2000).

Con respecto al problema del tamaño y su relación con los procesos heterocrónicos, existen dos mecanismos principales: la peramorfosis y la pedomorfosis. En la peramorfosis, el adulto descendiente presenta un tamaño que suele ser más grande que el de su antepasado. Dentro de la misma clasificación de este mecanismo, hay tres tipos que lo caracterizan: la aceleración, el predesplazamiento y la hipermorfosis (McNamara 2012).

La aceleración se refiere a la velocidad de crecimiento; esto es, cuando parte del desarrollo ocurre a mayor velocidad que en la condición ancestral. Por su parte, el predesplazamiento es cuando el inicio del crecimiento sucede antes en el descendiente que en el antepasado común; en otras palabras, se presenta un incremento en ese desarrollo. Y el último tipo, la hipermorfosis, describe un tipo de retraso o de extensión al finalizar el desarrollo de un órgano específico (Ibídem).

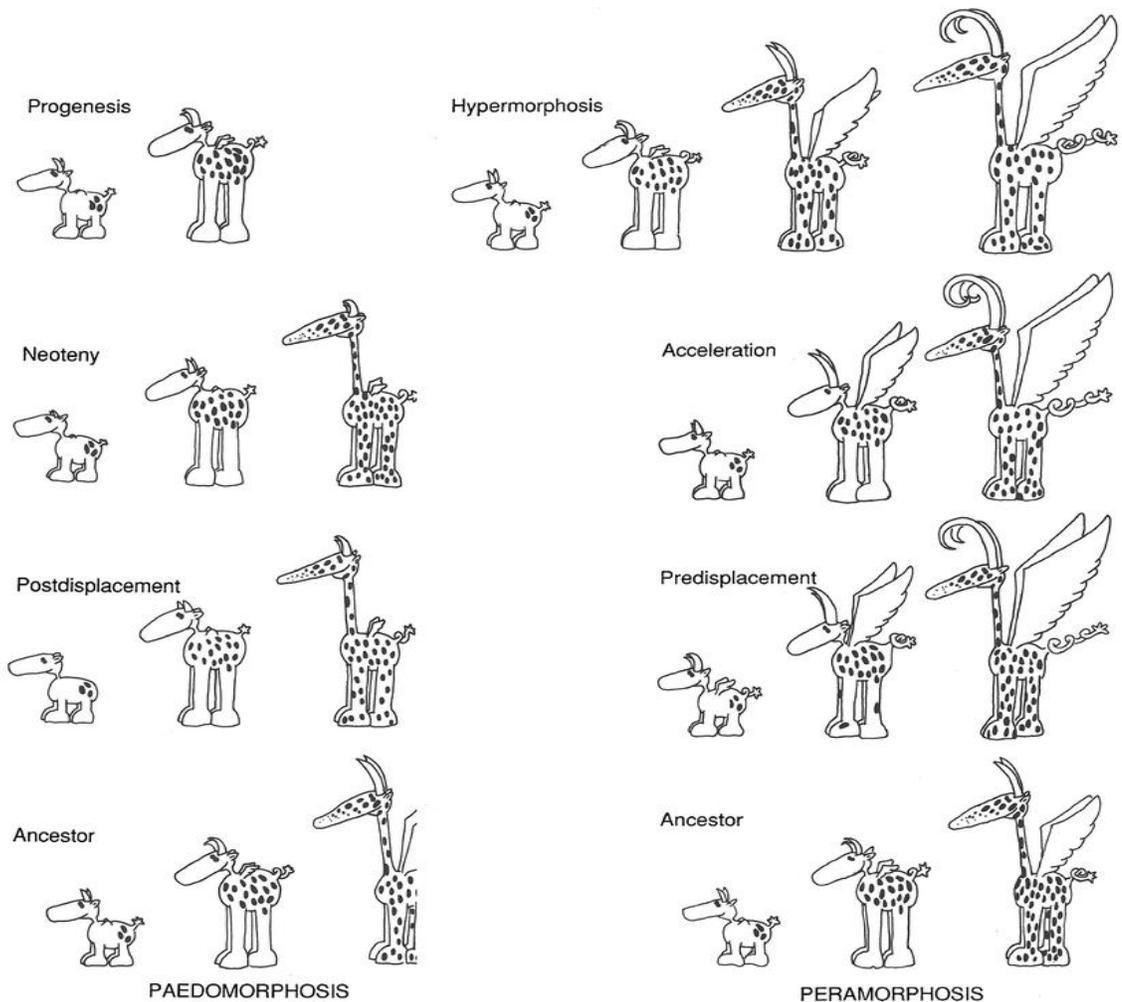


Figura 1. Ejemplificación de las varias categorías que existen en la peramorfosis y la pedomorfosis con un animal ficticio y los diversos cambios morfológicos que experimenta durante su ontogenia (tomada de McNamara, 1997).

En la pedomorfosis, el adulto retiene las características juveniles de la especie antecesora. Al igual que en la peramorfosis, existen tres tipos: la neotenia, el postdesplazamiento y la progénesis. La neotenia es un desarrollo más lento o menor en el descendiente que en el antepasado, lo cual produce una retención de características juveniles. Por su parte, el postdesplazamiento es un inicio tardío del desarrollo, mientras que el último tipo de pedomorfosis, la progénesis, se refiere a las alteraciones o al detenimiento prematuro del proceso de desarrollo (ibídem).

Homología

Desde el punto de vista histórico han existido varias definiciones para describir el concepto biológico de homología, debido a la variedad de paradigmas que han surgido dentro de las discusiones evolucionistas para explicar las relaciones filogenéticas y morfológicas en las especies. Las primeras descripciones de la homología fueron del paleontólogo Richard Owen en 1843, quien describió el concepto como “el mismo órgano en diferentes animales bajo cualquier variante de forma y función” (Hazprunnar 1992). Esta definición se limitaba a una perspectiva simplemente comparativa entre animales, más no entre especies. A esta comparación simple de morfologías se le dio el nombre de homología táxica, cuyo interés se centra únicamente en la morfología y descarta el comportamiento como uno que pueda ser homologado.

“La homología profunda es uno de los términos fundacionales de Evo-Devo como un campo disciplinario. Vale la pena destacar que —en contraste con los conceptos “clásicos” de homología— éste se ha derivado del sorprendente descubrimiento de la existencia de los genes del desarrollo, conservados a través de grupos taxonómicos animales con muy diversos planes corporales” (Yáñez 2016). Más adelante hablaré de estos genes, que reciben el nombre de genes homeóticos del desarrollo.

Morfoespacio

El concepto del morfoespacio se introdujo durante los años sesenta para explicar por qué solo existe un número limitado de formas y de espacios utilizados (Raup 1966, Peterson, 2016). “Los morfoespacios son espacios matemáticos que describen y relacionan las configuraciones fenotípicas o la morfología de los organismos biológicos. La distribución de las configuraciones fenotípicas dentro de dicho espacio o en un espacio permite realizar

inferencias sobre el patrón, las cuales no siempre llegan a ser evidentes a través de una comparación uno a uno de los fenotipos” (Mitteroecker y Hutteger 2009).

El concepto de morfoespacio también es útil para poder hablar sobre las limitaciones (o constreñimientos) en las posibles estructuras que se pueden generar, al igual que para explicar por qué ciertas estructuras no se pueden formar. Esto se debe a que el rango de morfologías capaces de formarse depende de las restricciones impuestas por el desarrollo y por la selección natural. Por ello, “la modificación constante de caracteres es únicamente posible a través de un número finito de ejes, y cualquier variación que surge en un eje improbable puede producir cambios fenotípicos novedosos” (Peterson 2016).

Novedad

La novedad es un concepto que, en la teoría de la evolución, tiene por objeto explicar el origen y surgimiento de estructuras físicas y conductuales y la manera en que se perciben. En Evo-Devo, la novedad fenotípica es un tema central abordado por diversos académicos (Gould, Lewontin 1979; Müller, Peterson 2007; Rasskin & Gutman 2006) que, entre otras cosas, se han enfocado en discutir cómo clasificarla. La importancia de este concepto se debe a que incluye muchos factores evolutivos como la regulación génica, las fuerzas físicas, las interacciones de tejidos, los mecanismos en la formación de patrones, y las fuerzas e influencias ambientales (Peterson 2016).

Algunos autores, como Peterson (2016) y Müller (2008), afirman que para definir la novedad y para hacer uso del concepto mismo es necesario recurrir a la modularidad, ya que no existe una conexión directa entre los niveles de organización. Por otra parte, distinguen las diferencias entre variedad continua y variedad discontinua dentro de la novedad.

La variedad continua se define como los cambios cuantificables en una estructura a través de un número extensivo de generaciones, mientras que la variación discontinua se refiere a los cambios binarios entre los estados presentes y ausentes (Gould y Lewontin 1979).

Peterson (2016) y Müller (2008) proponen la existencia de tres tipos de novedades. El primero es la de la construcción primaria del cuerpo, que estudia la manera en que se modifica la expresión de los genes a cargo de regular la formación de los planos corporales, al igual que las estructuras que se pueden agregar y cambiar a través del tiempo. A esta familia de genes se le conoce como genes estructurales.

El estudio de las novedades tipo 1 se divide en el desarrollo de la vida celular y la pluricelularidad. Este última estudia cómo se originaron los planos corporales en los organismos multicelulares.

Las novedades tipo 2 introducen nuevos elementos en el plano corporal en el espacio y el tiempo, y dependen de las interacciones que surgen entre las células y los tejidos con respecto a las sustancias químicas en el medio ambiente.

Las novedades tipo 3 giran en torno al concepto del morfoespacio. De acuerdo con este tipo, existe un rango de formas finitas que pueden presentarse dentro de un espacio limitado. Estos rangos de morfologías limitan el surgimiento, la selección y el desarrollo de ciertas morfologías posibles (Gould & Lewontin 1979; Drake y Klingenberg 2010; Peterson 2017).

El morfoespacio y la novedad son relevantes en el presente trabajo. Ambos son conceptos singulares dentro de la síntesis evolutiva extendida, y más específicos en la evolución del desarrollo, ya que permiten una aproximación para comprender los procesos evolutivos de una manera más amplia con objeto de proporcionar a la evolución un

contexto y una continuidad a la luz de las causas últimas. En otras palabras, permiten explicar cómo surgen los cambios y qué producen los cambios, para luego establecer cómo el surgimiento de estos cambios posibilitó la sobrevivencia de estos organismos.

Mecanismos genéticos

En el campo de la evolución del desarrollo, la búsqueda de las condiciones que posibilitaron el desarrollo ontogenético del sobreviviente más apto ha sido tema central para encontrar la razón por la cual existe tanta diversidad fenotípica. Por ello es importante conocer los mecanismos que se sabe son responsables de la generación de fenotipos adaptativos. “En estudios extensos en la biología del desarrollo se ha mostrado que varios elementos y mecanismos controlan la activación de genes, y que estas acciones pueden ser alteradas de manera ulterior. Se ha aceptado que varios elementos regulan la activación de los genes y, subsecuentemente, la variación fenotípica” (Mitsis et al. 2020).

La descripción de estos mecanismos es importante para este trabajo, ya que el desarrollo del glúteo mayor pudo ser resultado de la modificación de los planos corporales o el morfoespacio, en la medida en que “las estructuras y las funciones de los planos corporales de los animales son integrales sobre el tiempo y el espacio de sus procesos de desarrollo sucesivos” (Davidson 2006).

La expresión génica es el proceso mediante el cual el código génico, es decir, la secuencia de nucleótidos de un gen, dirige la síntesis de proteínas y produce las estructuras de las células. Los genes que codifican las secuencias de aminoácidos se conocen como genes estructurales (Alonso, 2008).

La expresión de los genes se encuentra bajo el control del proceso de transcripción y de traducción genéticas. La primera es el mecanismo a través del cual un segmento de la

secuencia de la doble hélice de ADN de un gen se copia para hacer una molécula de ARN de cadena sencilla. Éste es el primer paso de la expresión génica. En las células eucariotas, la transcripción se lleva a cabo fuera del núcleo de la célula por una de las tres polimerasas del ARN, en tres pasos: iniciación, elongación y terminación.

A su vez, la traducción hace uso del ARN mensajero (ARNm) para dirigir la síntesis de proteínas y, subsecuentemente, el proceso de postraducción de la molécula de la proteína.

La iniciación de la transcripción en eucariontes es distinta a la transcripción en procariontes, ya que la ARN polimerasa en los primeros puede unirse al ADN para mantener la información de la secuencia. Sin embargo, los organismos eucariontes también necesitan varias proteínas para esta unión y estas proteínas se conocen como factores de transcripción.

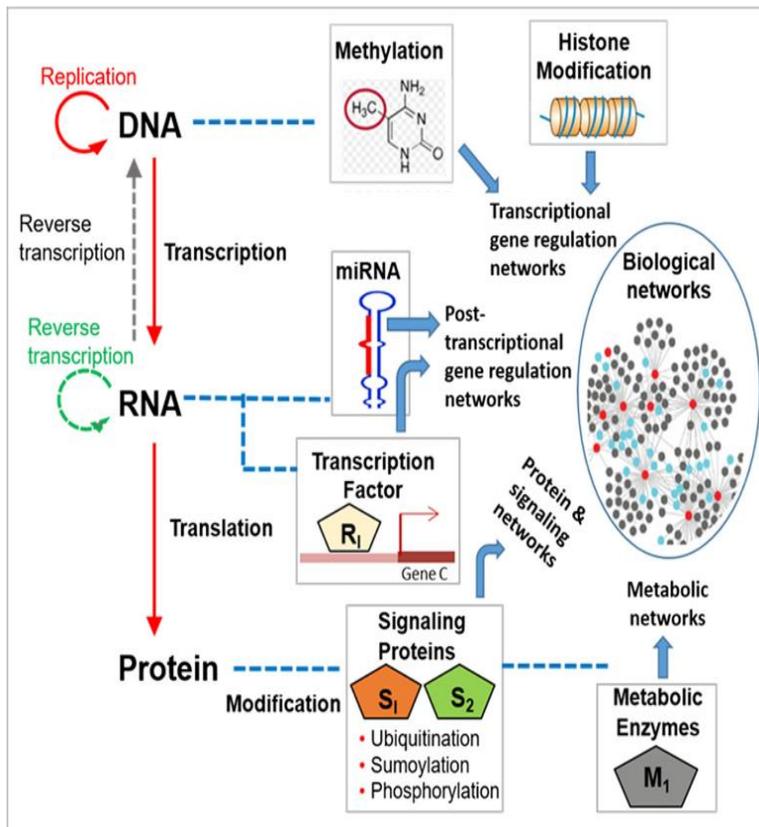


Figura 2. Dogma central y elementos reguladores (Liu, Li y Cheng 2018).

La ARN polimerasa II (RNAPolII) y las proteínas conocidas como factores de transcripción TFII A, -II B, -II D, -II E, -II F y -II H constituyen un complejo bioquímico que ha perdurado y que ha sufrido pocos cambios. A este complejo se le conoce como aparatos transcritores basales (Alonso 2008).

Genes reguladores

Los genes reguladores tienen a su cargo codificar los factores de transcripción que interactúan con los elementos secuenciales de ADN específicos del aparato de control genómico. “La razón por la que los genes reguladores codifican los factores de transcripción es medular al sistema, debido a que estos genes generan los estados determinantes que regulan el desarrollo (Davidson 2006).

Por otra parte, “[l]os genes homéoticos, en específico los genes HOX, son una familia de genes reguladores que codifican a los factores de transcripción, y son esenciales para el desarrollo embrionario” (Hugh 2000). Sin embargo, cabe destacar que se sabe poco sobre la función de los genes reguladores o genes HOX en mamíferos, puesto que muy pocos genes han mostrado ser necesarios para el proceso de regulación génica (Ibídem). Más adelante entraré en más detalle sobre estos genes.

Factores de transcripción

Como se mencionó, los factores de transcripción son las proteínas que se pueden unir a secuencias específicas de ADN y regular la expresión génica. Estas proteínas tienen la habilidad de reconocer y ligar secuencias específicas y cortas del ADN dentro de las regiones de regulación, así como de reclutar o lograr que las proteínas que participan regulen la transcripción (Adcock y Caramori 2009; Mitsis et al. 2020).

El reclutamiento de los factores de transcripción es parte del proceso de regulación de la transcripción. “Esta regulación sirve para permitir que la célula de un organismo y que el mismo organismo responda a la variedad de señales que se dan al interior o al exterior de la célula, con lo cual ésta podrá subsecuentemente cambiar durante el desarrollo, mantenerse durante su vida y coordinar la actividad celular” (Casamassimi y Ciccodicola 2019).

En los eucariontes existen cinco grupos de factores de transcripción con patrones específicos que han surgido a través de varios periodos en la expansión de las series de los factores de transcripción. Algunos de estos grupos únicamente se encuentran en primates.

Los procesos de transcripción y traducción se encuentran a su vez regulados por una colección de moléculas dentro de la célula que interactúa con otras células de manera directa o indirecta (a través de su ARN y la expresión proteica de sus productos), así como con otras sustancias celulares. Esta colección de reguladores moleculares se conoce como red de regulación génica (*gene regulation network*) (Vijesh et al. 2013; Liu et al. 2018).

Genes homeóticos

Como se mencionó, los genes homeóticos (HOX) forman parte de los genes reguladores. Conforman un conjunto de genes que codifican factores de transcripción para determinar la identidad de segmentos o de estructuras particulares del cuerpo (Meyer 2008), y se encuentran en una zona denominada homeodominio⁹, Se observan en el genoma de todos los animales, al igual que en el de las plantas y hongos, indicando la existencia de un origen común y demostrando que en un momento específico de la historia evolutiva se presentó

⁹ “El homeodominio es una estructura, muy común en el ADN, que existe en muchas proteínas reguladoras de los eucariontes. Estas proteínas participan en el control de la transcripción durante el desarrollo de muchos genes importantes.” (Banjeree-Basun, Sink W y Baxevas 2001).

una divergencia que dio lugar a la formación de nuevos reinos y especies (Lappin et al. 2006; Meyer 2008).

Se piensa que esta divergencia de las plantas y los hongos sucedió antes que la de los protozoa, ya que “estos seres no tienen genes homeobox¹⁰ agrupados, además de reflejar una estructura corporal simple que contrasta con la de otros animales multicelulares” (Ibídem).

Los genes en el grupo homeobox interviene en varias actividades durante el desarrollo, dirigiendo la formación de extremidades y de órganos en las secciones axiales anteroposteriores, así como la regulación de la maduración de células especializadas (Lappin et al 2006; Holland, Booth y Bruford 2007; Meyer P.Z., 2008).

¹⁰ Homeobox es una secuencia de ADN que se encuentra en los genes que participan en la regulación de la morfogénesis en animales, hongos, plantas y células eucariotas (Bürglin y Affolter 2009.)

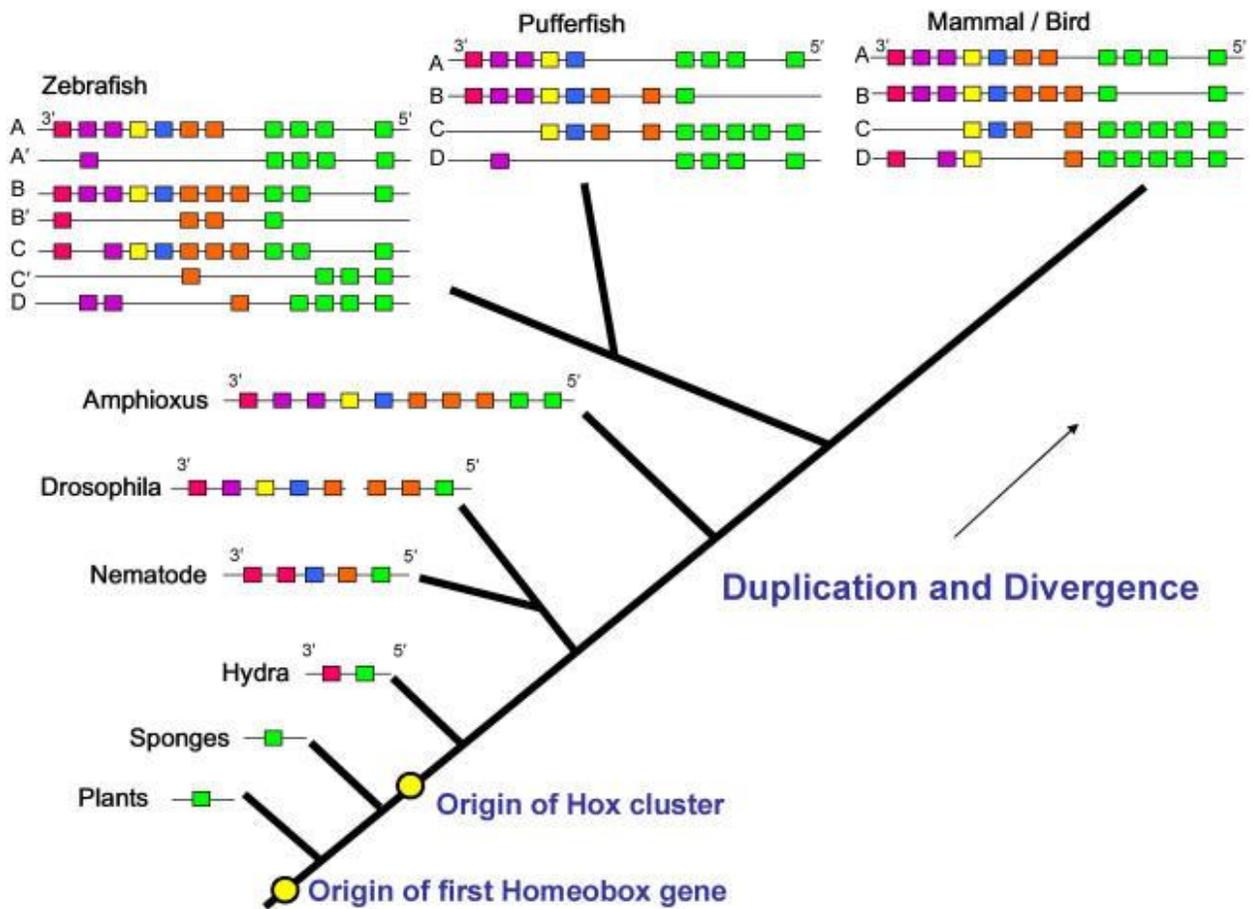


Figura 3. Dendrograma que muestra la evolución de los genes HOX (Lappin et al 2006).

El descubrimiento de los genes homeóticos se inició cuando el investigador Calvin Bridges trabajó con individuos de la especie *Drosophila* que presentaba mutaciones físicas. Bridges se percató que cuando modificaba los genes BX y BXD, el tercer segmento torácico se parecía al segundo segmento, con lo cual aparecía en este tipo de mosca un

Edward Lewis continuó el trabajo de Bridges en el California Institute of Technology, donde descubrió que los genes BX y BXD podían transformar una estructura particular en una estructura homóloga. Cabe mencionar que William Bateson ya había observado este fenómeno un par de décadas antes, y lo había llamado *homeosis* (Ibídem).

Lewis descubrió un complejo de genes en *Drosophila* que desarrollaban las extremidades características de los segmentos que forman el tórax de esta especie (Ibídem).

Genes HOX

Los genes HOX son una subdivisión de los genes homeóticos y únicamente se encuentran en animales que tienen simetría bilateral. Al igual que los genes homeóticos, “estos genes forman parte de la familia de factores de transcripción. Tienen la función clave de controlar los planos corporales que van en dirección anterior-posterior y especifican la identidad segmentaria de los tejidos dentro del embrión” (Hinton y Avellar 2018).

El descubrimiento de los genes Hox se dio durante los primeros años de la década de los ochenta cuando Gehring y su equipo de científicos comenzaron a investigar el desarrollo en la especie *Drosophila*, y observaron que en un segmento en el que usualmente se generaban antenas, algunas veces también se desarrollaba un par de extremidades. Gehring et al. (1983) encontraron que la duplicidad de mutaciones en genes regulatorios podía dar por resultado transformaciones parciales o completas en segmentos corporales (Johnson 2010).

De manera paralela al trabajo de Gehring y su equipo, Nüsslein-Volhard, Lewis y Wieschaus identificaron y clasificaron 15 genes en la determinación de los planos corporales y la segmentación de la especie *Drosophila melanogaster*. (Nüsslein-Volhard y Wieschaus, 1980). De hecho, por estos descubrimientos, Nüsslein, Lewis y Wieschaus ganaron el premio Nobel de Medicina en 1995.

Los genes Hox se clasifican en dos categorías: clase I de agrupación Hox, y clase II de genes dispersos (Abdel-Fattah et al. 2006, citado en Barber y Rastegar 2010). “Existen ocho genes Hox en la especie *Drosophila* y 39 genes presentes en mamíferos dentro de

cuatro agrupaciones distintas en cromosomas, organizados en trece grupos parálogos” (Barber y Rastegar 2010).

Redes reguladoras de genes

Las redes reguladoras de genes son genes o segmentos de ADN, micro RNA (miRNA) o histonas que actúan como mediadores funcionales entre los reguladores (factores de transcripción) y sus objetivos, a los cuales pueden unir sus productos. Estas redes se dividen en elementos reguladores *cis* y elementos reguladores *trans*.

Los *trans* pueden regular los genes de manera distante hacia el sitio en el que se llevará a cabo la transcripción. Las secuencias promotoras y los agentes de transferencia genética controlan los elementos reguladores *trans* para la iniciación de la transcripción (Peters 2008, Liu et al. 2018).

Por su parte, los elementos reguladores *cis* se encuentran en la estructura del gen/proteína que van a regular (Liu et al. 2018). Los cambios en los elementos reguladores *cis* afectan la función de los factores de transcripción y su evolución. Así mismo, los factores de transcripción pueden afectar la función y la evolución de los reguladores de la transcripción *cis*.

Estos cambios se presentan en formas de inserción, delección, mecanismos mutacionales, procesos de mal apareamiento de uniones, modificación de las regiones promotoras y cooperación entre los factores de transcripción y la distribución inicial de las secuencias que tienen un sesgo en las regiones con mutaciones en los sitios de unión (Mitsis et al. 2020).

Activadores

Estas proteínas incrementan la transcripción de un gen o de varios genes. Se cree que las proteínas activadoras tienen un control positivo sobre la expresión de un gen, dado que su función es iniciar o suscitar la transcripción. En algunos casos se requieren para que se realice la transcripción de un gen (Ma 2011).

Promotores

Los promotores conforman la secuencia de ADN para “encender” o “apagar” un gen. Contienen varios elementos secuenciales cortos (>200 bp), a los cuales se unen los factores de transcripción. Los únicos elementos en la región inmediata (<50 bp) del punto de inicio de la transcripción se encuentran al inicio del gen. “Las mutaciones que afectan a los promotores han sido descritos como un componente central de todas las mutaciones relevantes evolutivas” (Alonso 2008).

Potenciadores

Los elementos de regulación distante, o potenciadores, regulan los genes *cis* y se encuentran dispersos en el 98% del genoma humano, casi siempre corriente arriba o abajo de los genes. Sin embargo, también se pueden encontrar en los intrones. Los potenciadores regulan numerosos genes e incrementan la posibilidad de que un gen sea transcrito en una parte específica de una célula, sin afectar el nivel de transcripción en las células en las cuales el gen se encuentra activado (Penacchio 2013). El potenciador está constituido por *enhanceosomes*, que es un complejo de los factores de transcripción.

Silenciadores

El ADN contiene genes y proporciona un molde para producir ARN mensajero (mRNA). Ese mRNA después se traduce a proteínas. Cuando una proteína silenciadora se incorpora a una región del ADN, la ARN polimerasa no puede realizar la transcripción de la secuencia de ADN. Cuando esto sucede, la traducción del ARN a proteínas no se puede llevar a cabo (Jayavelu, Jajodia, Mishra y Hawkins 2020). Estas secuencias reguladoras suprimen la expresión génica y desempeñan una función en la especialización de los tejidos (Pang et al. 2020).

Aisladores

La función de los aisladores es evitar que los potenciadores y los silenciadores dentro de un gen regulen a un gen vecino (Alonso 2008).

Estos elementos son de gran importancia dentro del marco teórico de la Síntesis Evolutiva Extendida y en particular para la evolución del desarrollo, ya que, establecen de manera primaria que la mayoría de la variación genética, en términos de mutación, no ocurre en los genes, sino que se encuentra en los mecanismos de expresión génica, los cuales dependen a su vez de estos potenciadores, activadores, promotores, silenciadores y aisladores que sirven como interruptores genéticos, pues pueden ser “prendidos o “apagados”, y, al mismo tiempo, afectan el cuándo y el dónde se expresan los genes durante el desarrollo de un organismo.

Esto último es una de las razones por las cuales existe tanta diversidad fenotípica en la naturaleza. Las múltiples formas y funciones que existen en todos los reinos filogenéticos son, en su mayoría, resultado de interruptores genéticos que se encendieron y apagaron

durante distintos momentos en el desarrollo de los organismos, a través de sus historias evolutivas.

Los conceptos hasta ahora mencionados son de fundamental importancia para el presente trabajo en la medida en que permiten explicar el desarrollo de la estructura del glúteo mayor en la especie *Homo sapiens*; en tanto afectan los mecanismos de expresión génica. Dichas modificaciones dan lugar a cambios radicales y pueden dar por resultado nuevas formas que a su vez producirán nuevas funciones y nuevos comportamientos en un organismo.

Pleiotrópico

Este término se refiere a los efectos secundarios que pueden suscitarse cuando existe un cambio a nivel molecular, debido a que los genes muchas veces tienen una influencia sobre rasgos fenotípicos no relacionados a un nivel superficial.

Autapomorfia

Dentro de la filogenética, este concepto denota cualquier carácter definitivo; es decir, un carácter derivado que, además, es único para un taxón. De manera más específica, esto significa que el carácter únicamente se encuentra en este taxón, pero no lo comparte con otros miembros del grupo taxonómico o en grupos externos. Esto indica que las autapomorfias excluyen a varios miembros que se encuentran más íntimamente relacionados con el taxón focal; en este caso, *Homo sapiens* (Appel y Feytmans 2009).

El concepto de autapomorfia suele utilizarse para determinar relaciones filogenéticas, pese a ser, como se mencionó, un concepto excluyente. El hecho de que se presente el carácter en un sólo taxón dificulta la tarea de obtener o concluir información

sobre la relación entre especies, familias, género o cualquier jerarquía filogenética de un clado.

Epigenética

La epigenética se define como: “El estudio de cambios heredables meióticos o mitóticos en la función de los genes, los cuales no pueden explicarse a través de los cambios en la secuencia de ADN” (Riggs et al. 1996; Felsenfeld 2008).

La epigenética es importante, ya que, como indica la definición anterior, aborda los cambios que existen no en los genes sino en cómo se expresan dichos genes, así como los mecanismos que ayudan a la expresión o la inhibición de los genes. Las células eucariotas tienen todas secuencias de ADN idénticas; sin embargo, hay gran variedad de células diferenciadas, así como en los genes que logran expresar, lo cual se vuelve fundamental para el estudio de la diversidad morfológica que existe dentro del mundo natural.

Los mecanismos epigenéticos son la metilación del ADN, la hydroxi metilación; las modificaciones post-traslacionales de las proteínas histónicas, la remodelación y reposicionamiento del nucleosoma, la reorganización de la cromatina de rango alto, la regulación de RNA no codificante y la edición de RNA (Qureshi y Mehler 2018).

La epigenética desempeña un papel importante en el desarrollo. Se sabe que este mecanismo cambia la expresión génica por la influencia que tiene sobre los reguladores de transcripción, que a su vez tienen control sobre varios genes del desarrollo. Algunos de los reguladores de transcripción más susceptibles al mecanismo epigenético son los genes Hox. La expresión de estos genes durante el desarrollo se encuentra en gran medida regulada por las modificaciones epigenéticas; es decir, por la o las interacciones entre el organismo y el ambiente que puede suscitarse en múltiples direcciones.

Comentarios finales

Como se puede observar en este recorrido histórico, teórico y conceptual, la Síntesis Evolutiva Extendida permite abordar los fenómenos evolutivos desde una perspectiva más completa: a partir del surgimiento de novedades evolutivas ocasionado por cambios en los mecanismos de expresión génica durante el desarrollo, hasta la adaptación del organismo a su entorno (selección natural).

En otras palabras, la modificación continua de caracteres determinados es únicamente posible hasta cierto grado y en cierto rango de dirección. “La variación que pueda surgir dentro de un grado y rango previamente imposible representaría un cambio cualitativo que daría lugar a una novedad fenotípica, aunque las estructuras resultantes no tengan una contraparte homóloga en la especie ancestral” (Peterson, 2017).

Otro aspecto notable es que las novedades que cuentan con elementos que han sido muy individualizados, especialmente cuando sólo una estructura de la serie homóloga ha sido alterada. Este concepto es en particular de gran relevancia para el presente trabajo, ya que postulo que el glúteo mayor puede ser concebido como un carácter novedoso en *Homo sapiens* (y en los homínidos en general; es decir, como un carácter derivado de la tribu homínidos), que surgió debido a alteraciones en la estructura originaria y homóloga, lo cual permitió que ese plano corporal se extendiera y/o disminuyera a proporciones nunca antes vistas dentro del clado al que corresponde nuestra especie. Esto conllevó al surgimiento de una nueva estructura, que a su vez modificó la forma y la función, generando nuevas combinaciones con otras estructuras, al igual que nuevas formas de comportamiento.

La novedad no es únicamente fundamental para la Síntesis Evolutiva Extendida y más en particular para Evo-Devo, sino también lo es para comprender la evolución en

términos generales, debido a que la Síntesis Moderna raramente resalta la importancia de las novedades, porque en su marco central explica que los cambios fenotípicos son graduales y secundarios a los cambios génicos, siguiendo una tendencia *cuasi* lineal que, por consiguiente, creaba en el registro fósil lagunas en la temporalidad y propagaba misterios evolutivos como el “eslabón perdido”.

Por otra parte, en Evo-Devo las novedades resaltan la existencia de discontinuidades evolutivas entre especies relacionadas, demostrando así que existen cambios en los patrones evolutivos. Además, aunque existen homologías profundas, las cuales señalan que durante el proceso del desarrollo hay ciertos caracteres sumamente conservados a través de todas las especies, persisten las discontinuidades morfológicas entre las especies y los clados, lo cual demuestra que existe una variación en cómo se llegan a expresar los patrones de regulación en cuanto a su expresión génica (Amundson 2005). De ahí se deriva la importancia de estudiar la microevolución, así como el carácter fundamental del desarrollo, de la novedad y de los fenotipos con objeto de comprender la evolución en general y la evolución humana en particular.

La evolución del desarrollo también demuestra que, aunque existan genes que se han preservado a lo largo de millones de años, la modificación en la maquinaria de expresión génica y/o en la de sus procesos de activación/inhibición ha desempeñado un papel determinante en el surgimiento de la variabilidad.

Capítulo 4

Resultados de la investigación

En este apartado se abordarán las tres preguntas de investigación que han dirigido el curso de este trabajo: 1) ¿Cómo fue la posible transición del glúteo ischiofemoralis y del glúteo mayor poprius al glúteo mayor? 2) ¿Son los glúteos mayores una autapomorfia de los homíninos? y 3) ¿Puede considerarse al glúteo mayor como una novedad evolutiva?

Para la primera pregunta presentaré las distintas aproximaciones de las tres corrientes evolucionistas predominantes; el Neo-Darwinismo, la Síntesis Moderna y la Evolución del Desarrollo (Síntesis Evolutiva Extendida) para examinarlas y determinar cuál de estas tres puede responder más acertadamente la transición de una estructura musculoesquelética a otra.

La segunda pregunta la abordaré a través de un análisis del concepto filogenético de la autapomorfía, la cual es una subcategorización de la apomorfía. A continuación consideraré si este concepto es aplicable a la estructura anatómica del glúteo mayor.

Con la tercera y última pregunta de la presente investigación concluiré si puede afirmarse que el glúteo mayor sea una novedad evolutiva.

En suma, analizo la noción de novedad evolutiva en la Síntesis Evolutiva Extendida y examino la pertinencia del concepto en las otras dos corrientes evolucionistas, el Neo-Darwinismo y la Síntesis Moderna. Una vez establecida la diferencia en la aplicación de esta categoría en cada una de estas aproximaciones teóricas, retomo el término de novedad, que cuenta con una subdivisión en tres tipos, establecidos por Peterson y Müller (2016), para poder determinar a cuál de estos corresponde esta estructura anatómica.

¿Cómo fue la posible transición del ischiofemoralis y del glúteo mayor proprius al glúteo mayor?

En relación con la primera pregunta de investigación que planteé, es necesario considerar cómo abordaría la problemática la Biología Evolutiva del Desarrollo. Como mencioné, para ello analizaré los enfoques del Neo-Darwinismo y de la Síntesis Moderna, por un lado, y el de la Síntesis Evolutiva Extendida, por otro, en particular la Evolución del Desarrollo (Evo-Devo).

Neo-Darwinismo

Esta corriente evolutiva, cuyos orígenes se describieron en el marco teórico, no explica el desarrollo de una sola estructura corporal/anatómica, puesto que su enfoque es la totalidad de los cambios que presenta un organismo para mejorar su capacidad de adaptarse a su medio e incrementar sus probabilidades de dejar descendencia, gracias, fundamentalmente, al mecanismo de la selección natural.

La selección natural dentro de esta perspectiva teórica es el principal proceso que actúa en los individuos y en las poblaciones. Los cambios fisiológicos y anatómicos únicamente tienen relevancia cuando el organismo que está mejor adaptado a su medio es el que logra sobrevivir y puede transmitir a sus descendientes los caracteres que son necesarios para sobrevivir en el ambiente en el que se encuentran.

Sin embargo, es importante destacar que, al tratarse de una fusión entre las propuestas teóricas de Darwin y de Wallace, junto con los descubrimientos genéticos de Mendel, como ya se ha mencionado, el Neo-Darwinismo no podría explicar por qué surgen nuevas formas fenotípicas o por qué surgen estas adaptaciones. Lo que afirma esta corriente es simplemente que un organismo o los organismos sobreviven debido al surgimiento de

ciertos rasgos ventajosos que pueden ser transmitidos a su progenie, a través de la intervención de la selección natural.

Esto queda mejor ejemplificado mediante una de las teorías más citadas para explicar por qué el ser humano es el único ser bípedo entre los mamíferos y sería la aproximación teórica para explicar el surgimiento del glúteo mayor en nuestra especie. La hipótesis de la planicie o de la sábana propuesta por Dart en 1925 establece que el desarrollo de este modo de locomoción fue resultado de la necesidad de nuestros antepasados de ver por encima de los pastizales altos para avistar animales carnívoros y así evitar ser depredados, además de que permitió el desplazamiento de manera más eficiente en un espacio abierto y extenso.

La hipótesis de la sabana fue postulada a partir de las nociones derivadas del Neo-Darwinismo, buscando demostrar que los individuos que adoptaban una posición erecta y la habilidad de caminar con sus dos extremidades inferiores, de manera constante, pudieron sobrevivir y adaptarse a un nuevo entorno. Y tuvieron, por ende, una mayor descendencia con este carácter.

Lo que parece ser evidente a partir de lo anterior es que en el Neo-Darwinismo no existe una necesidad de enfocarse en un origen o en una causa explicativa de los cambios morfológicos. Su interés radica simplemente en comprender y/o detallar por qué ciertos organismos con determinados rasgos anatómicos y fisiológicos sobrevivieron y se reprodujeron con una mayor tasa de éxito a través del mecanismo de la selección natural.

De manera más precisa, a esta teoría evolutiva no le interesa enfocarse en una sola estructura morfológica, sino que postularía que todos los cambios que surgen son cambios dentro de un panorama mayor, generados para la macroevolución de la especie. En pocas palabras, la filogenia es más importante que la ontogenia.

Síntesis Moderna

De manera similar al Neo-Darwinismo, la visión Síntesis Moderna tiene se dirige principalmente al mecanismo de la selección natural. Sin embargo, esta última se diferencia de la primera en su interés y en la aplicación de la genética de poblaciones en el estudio de los procesos evolutivos y de la evolución misma.

Esta corriente postula varios procesos evolutivos que complementan a la selección natural, como la deriva génica, las mutaciones la recombinación y el flujo génico, permitiendo así una aproximación más amplia y distinta al estudio de la evolución. Así mismo, una de las mayores aportaciones de esta nueva síntesis ha sido el uso de las matemáticas aplicadas y de la estadística para comprender los cambios evolutivos y crear modelos que predigan cuáles mutaciones podrían suscitares o cuáles ya ocurrieron en los genes. A la unión de ambos se le conoce como genética de poblaciones.

La genética de poblaciones no solo ofrece una mirada al organismo a nivel individual y al de sus genes, sino hace también énfasis en las diferencias, al igual que en la distribución y en los cambios en los genotipos (en las frecuencias alélicas) de una población en respuesta a los procesos de selección natural, de la deriva génica, de la recombinación, de las mutaciones y del flujo génico.

Regresando a la primera pregunta de investigación, describo a continuación cómo sería la aproximación teórica dentro de los parámetros epistemológicos de la Síntesis Moderna y cómo teorizaría el surgimiento del glúteo mayor. La Síntesis Moderna abordaría el tema central de este trabajo, el surgimiento del glúteo mayor en nuestro linaje taxonómico, a través del uso de la teoría de la genética de poblaciones.

De acuerdo con esta teoría, los cambios evolutivos ocurren enteramente a nivel molecular. Cualquier cambio a nivel interespecífico e intraespecífico es ocasionado por

procesos estocásticos en los alelos. Se asume que los individuos dentro de una población que tienen más variedad en su genotipo contarán con una ventaja en el ambiente y podrán reproducirse con mayor facilidad. Este enfoque adaptacionista establece una dirección unilineal entre el organismo y el ambiente, en el que este último desempeña simplemente un papel pasivo.

Con base en este marco teórico, podría proponerse que el desarrollo del glúteo mayor sería resultado de una mutación en los alelos. Sin embargo, es necesario destacar las limitaciones de este planteamiento en el tema que se aborda en el presente trabajo.

En primer lugar, es necesario considerarse que las mutaciones rara vez aportan un beneficio y que pocas veces son realmente neutrales, pues en la mayoría de los casos producen efectos negativos que complican la vida del individuo (Diller y Cann 2010). Diller y Cann señalan que “las mutaciones únicas casi siempre producen enfermedad, discapacidad, y deficiencias catastróficas en los sistemas. Muchas veces toma varios cambios para que un sistema pueda adaptarse de manera positiva” (2010). Otro problema con esta teoría es que las mutaciones que no ocasionan efectos negativos en un organismo, difícilmente generan cambios fenotípicos (Laland et al. 2015).

En otras palabras, una limitación importante de la Síntesis Moderna es que es demasiado genocéntrica. Hardy, Weinberg, Haldane, Fischer, algunos de sus principales partidarios, y sus discípulos, no tomaron en cuenta los efectos que puede tener el ambiente sobre los genes o viceversa. En la actualidad se sabe que los factores epigenéticos desempeñan un papel preponderante en los mecanismos de expresión génica, los cuales pueden influir durante el desarrollo la manera en que se expresa o desactiva un gen. Cabe mencionar que el gen no muta. El factor de transcripción es el único que se ve afectado y, por consiguiente, tiene la posibilidad de conformar una nueva estructura morfológica.

Síntesis Evolutiva Extendida

A continuación, consideraré los criterios de la Síntesis Evolutiva Extendida para explicar cómo esta corriente evolutiva podría abordar la evolución y el surgimiento de esta estructura morfoanatómica.

La Síntesis Evolutiva Extendida surge por el descubrimiento de nuevos procesos evolutivos, gracias a los cuales se observó que, aun cuando la Síntesis Moderna y el Neo-Darwinismo son muy importantes y no se descartan, eran teóricamente insuficientes para responder a las nuevas problemáticas biológicas, como la plasticidad en el desarrollo, las diferencias fenotípicas que existen al interior o al exterior de la población determinada de un taxón, la teoría de construcción de nicho, la novedad y la herencia inclusiva (Müller 2007, Fuentes 2010, Laland et al. 2015).

El enfoque de la Evolución del Desarrollo (Evo-Devo) es la herramienta teórico-metodológica que utilizo dentro del presente trabajo, ya que propone que la maquinaria de expresión génica puede sufrir cambios a través de los agentes regulatorios, los cuales afectan la temporalidad, la localidad, la cantidad o el tipo de producto génico, a diferencia de la Síntesis Moderna y el Neo-Darwinismo que postulan que debe existir un cambio en los genes para que exista un cambio en el carácter. Esto último genera un problema, puesto que la interacción de un gen con un carácter rara vez es unidireccional, en la medida en que la afectación de un gen produce varios cambios en otros genes, que podría pensarse no guardan ninguna relación con el gen original. También es necesario destacar que ambas corrientes indican que la mayoría de los genes no codificadores (reclutadores, promotores, aisladores, silenciadores) no intervienen en el surgimiento de un carácter. Sin embargo ahora se sabe que desempeñan una función muy importante en el surgimiento de nuevas

formas. Por otra parte, Evo Devo busca además una explicación a la existencia de la gran diversidad fenotípica en los taxones.

En 1985, un grupo de científicos checos realizó un estudio embriológico sobre el desarrollo de los músculos glúteales en *Homo sapiens*. En su análisis describieron que: “La parte del glúteo mayor que se origina en el cóccix corresponde a un músculo embrionario separado, que suele encontrarse en embriones y en fetos humanos y el cual recibe el nombre de coccígeofemoralis (Tichy y Grim 1985).

Durante el periodo prenatal, este músculo se fusiona con los márgenes distales del músculo fetal del glúteo mayor. En el periodo posparto, la delimitación de los dos músculos fusionados se encuentra recubierta por las gruesas fibras musculares característica del glúteo mayor” (Ibídem).

En otro artículo del año 2020, titulado *Muscle Loss in Our Adult Primate Ancestors Still Imprint in Us: On Muscle Evolution, Development, Variations, and Pathologies*, Boyle et al. afirman que existen algunos músculos que sólo se encuentran dentro de la morfología de los primates no humanos y que se expresan en los seres humanos como anomalías y malformaciones congénitas, o como variaciones morfológicas en los adultos humanos.

Ahora bien ¿por qué es esta información importante para responder a la pregunta sobre la posible ruta de transición de los músculos ischiofemoral y glúteo proprius hacia la estructura del glúteo mayor? Debemos recordar que los primeros dos músculos están presentes en los primates no humanos como *Pan* y que se presentan de manera similar en *Gorilla* y *Pongo*, mientras que el último es un músculo singular que únicamente se encuentra presente en nuestra especie.

A primera vista, lo antes mencionado evidencia que los genes que intervienen en el desarrollo de estos músculos y de estos patrones anatómicos se encuentran intactos y no

han sufrido ni una sola modificación. Esto se debe a que en ciertos niveles y en ciertos momentos del desarrollo fetal característico de los humanos se expresan versiones primitivas de los músculos, los cuales se encuentran en existencia en primates no humanos adultos. Posteriormente, durante las etapas de desarrollo fetal en nuestra especie, estas versiones experimentan modificaciones para adecuarse a la morfología del ser humano o desaparecen.

Si estos genes se mantienen intactos, entonces ¿qué es lo que produce el cambio fenotípico y el surgimiento de otra estructura? Los genes homeóticos, como ya mencioné, son factores de transcripción que determinan dónde se localizarán los patrones axiales y longitudinales, así como los planos de simetría, en todos los metazoarios. La función de estos genes no es la formación de los planos corporales; únicamente indican, asignan y reclutan a las proteínas que activan a los genes que sí llevan a cabo la formación de las estructuras morfológicas.

Estos genes homeóticos que codifican y reclutan factores de transcripción pueden ser modificados, lo cual causa que un factor de transcripción que debió estar silenciado o activado realice la actividad contraria o que tenga una señal de actividad nula, la cual da por resultado una cascada de efectos pleiotrópicos dentro de los mecanismos de expresión génica durante las diversas etapas del desarrollo (Allis et al. 2007). El nivel de afectación por esos cambios en los factores de transcripción depende de los reguladores de los mecanismos de expresión génica y de si estos se encuentran en posición *cis* (dentro de la misma región del gen/proteína que se va a regular) o en posición *trans* (cuando el gen es regulado de manera lejana con respecto al lugar en el que se va a llevar a cabo la transcripción) (Ibídem).

Los cambios en los mecanismos de expresión génica, al igual que en la regulación, pueden afectar los ritmos de crecimiento durante el desarrollo, como he mencionado. Se piensa que estos cambios que ocurren a nivel de los ritmos de crecimiento son uno de los factores más importantes en la evolución para la formación de la diversidad morfológica dentro del reino animal (Müller 2008). Dicha diversidad en los ritmos de crecimiento durante el desarrollo embrionario se describe a través del concepto de heterocronía, a la cual hice antes referencia a grandes rasgos anteriormente.

En mi opinión, la heterocronía puede ser uno de los factores que contribuyó a la fusión del glúteo porpius y al glúteo maximus ischiofemoralis, dando lugar a un solo músculo cuyo desarrollo comienza a partir de la quinta semana del proceso embrionario para dar lugar al glúteo mayor. Se sabe que los ritmos de desarrollo controlan secuencias que se encargan de la creación de procesos morfogenéticos subyacentes, cuyas tareas son la formación de tejido, la proliferación y la diferenciación de las células, la aparición de estructuras y los procedimientos de organización de células especializadas. Considero que esto último indica que los cambios en los ritmos de crecimiento influyen en episodios específicos que crean y construyen estructuras anatómicas y morfológicas.

Existen diversos mecanismos que regulan los mencionados ritmos de crecimiento; por ejemplo, la regulación de la división celular a través de mecanismos moleculares como la fosforilización y la proteólisis. Otro mecanismo que es fundamental para el tiempo de desarrollo es la regulación de células especializadas del sistema nervioso central, la cual es resultado de las divisiones de las células progenitoras, y la tarea última que tendrán se encuentra determinada por la parte del cuerpo en la cual se formaron estas últimas (Moss 2007).

El mecanismo que se encarga de formar las vértebras, al igual que otras estructuras corporales en los metazoarios, es el de la formación de los somitas, poblaciones de células precursoras cuyo funcionamiento depende de la especificación que reciben de los genes *h*. Esta especificación se basa en la posición en la cual los genes *Hox* codifican la formación de estructuras corporales en el segmento de los ejes anteroposteriores a través de las especificaciones presomáticas mesodérmicas, antes de la somatogénesis (Gilbert 2010).

También se ha identificado que la formación de los somitas es resultado de la oscilación en la expresión génica de las células progenitoras. Las oscilaciones comienzan a un ritmo constante y, a través del tiempo, comienzan a ser menos frecuentes, hasta detenerse por completo. Mientras tanto, las células se especializan dependiendo en cuáles genes cíclicos se van a diferencias. “Las oscilaciones las llevan a cabo principalmente las señales Notch y se relacionan con otros aspectos importantes del desarrollo temporal somático; el crecimiento del eje a través del cual los somitas se forman, depende de una adición de señales del desarrollo” (Moss 2007).

Kmita y Duboule proponen que “La temporalidad es también un sello distintivo de la co-linealidad de la expresión de los genes homeóticos en las vértebras, debido a que los genes que se expresan en la temporalidad se expresan gracias al orden en el cual se encuentran dentro de los cromosomas. La diversidad de señales en el desarrollo destaca el orden temporal en la expresión de los genes homeóticos” (2003, citados en Moss 2007).

Estos diferentes mecanismos de diversidad temporal afectan la expresión génica y los ritmos de crecimiento durante el desarrollo (heterocronía), lo cual permite especular la posibilidad de que las crestas iliacas, que han sido descritas como más reducidas en tamaño en comparación con las de *Pan*, tienen una orientación lateral que les proporciona la forma de tazón que se observa en *Homo sapiens*. La alteración del ritmo de crecimiento por

cambios en los mecanismos de expresión génica, que determinan la especialización de las células somáticas, no sólo van a determinar la estructura sino también la forma y el grado de expansión que tendrán cuando estén agrupadas.

Al igual que el isquion y la tuberosidad isquial, las cuales han sido descritas como mucho menores en tamaño en comparación con las especies de los géneros: *Pan*, *Pongo* y *Gorila*, y aunque el glúteo mayor no tenga una inserción o un origen en el isquion, el tamaño del isquion permite que el músculo del glúteo mayor pueda recubrir el área durante una extensión del cuádriceps y de las patelas, posibilitando un mayor rango de movimiento y flexibilidad. Así mismo, cabe destacar que el cambio de tamaño permite, sin duda alguna, que la inserción cambie de lugar y produzca por consiguiente otras modificaciones a las estructuras óseas y musculares adyacentes. El mayor tamaño del isquion en *Pan* y *Gorila* permite que el área que ocupa el tendón de la corva sea mayor y que por ello sea el músculo principal involucrado en la flexión de la cadera.

En este caso, no podría afirmarse que las crestas iliacas han experimentado una neotenia pedomórfica, ya que no existe un consenso del tipo de locomoción que tuvo el último antepasado común. Sin embargo, es posible que su locomoción incluyera más de un tipo de movimiento como la braquiación, la caminata sobre nudillos, el cuadrupedismo y la caminata vertical (Ward 2002).

Por otra parte, no se ha encontrado o identificado algún espécimen cuyos restos pudiesen revelar los caracteres morfológicos de la pelvis del último antepasado común de chimpancés y humanos, ni como adulto, y mucho menos se ha encontrado la versión juvenil para poder aseverar que lo que se presenta en *Homo sapiens* es una heterocronía neoténica pedomórfica. Lo que sí puede afirmarse es que las estructuras de la pelvis como las crestas iliacas y el isquion en nuestra especie muy probablemente son una forma intermedia entra

la pelvis de homínidos como *Australopithecus afarensis* y *Ardipithecus ramidus* y la del chimpancé.

¿Son los glúteos mayores una autapomorfia de los homínidos?

El carácter del glúteo mayor, como se mencionó, ha sido descrito como único por varios autores, como Stern (1982), Sussman (1982), Tuttle (1982); Greiner (2002), Lovejoy (2006) y Moore et al. (2011), entre otros. El propósito mismo de la segunda pregunta planteada es precisamente determinar si en verdad es único o si lo comparte con otras especies vivas o extintas.

Los *primates* conforman un grupo monofilético¹¹, que ha sido definido por características compartidas entre los cinco grupos naturales de primates vivos: los lémures, los lorises, los tarsos, los monos del Nuevo y Viejo Mundo y los grandes simios.

Estas características distintivas de los primates incluyen la morfología del hallux, las manos y los pies adaptados para el agarre (excepto en los homínidos), uñas planas, dermatoglifos, un centro de gravedad que se encuentra en la porción del tren inferior, al igual que su locomoción, que es la marcha en un sentido diagonal, con la mano anterior al pie y alargamiento del segmento distal del talón (Al-Imam 2011).

Así mismo se encuentra la visión binocular y los ojos grandes, en tanto que la estructura del oído de los primates es muy peculiar, debido al cartílago ventral que protege al oído medio (XXX) Sin embargo, el carácter que más distingue a los primates de otros metazoarios dentro de los mamíferos y otros animales es el tamaño del cerebro en comparación con el tamaño del cuerpo, lo que se conoce como encefalización. En palabras

¹¹ En la cladística, un grupo monofilético es un clado, o un grupo de taxones, que están conformados por un antepasado común o, mejor dicho, una población o un conjunto de poblaciones ancestrales con todos sus descendientes directos (Allaby 2015).

de Martín, “[E]xisten dos características únicas del cerebro primate: los surcos silvianos, que se extienden de manera oblicua desde el surco rinal, destacando la importancia del lóbulo temporal y la cisura calcarina en la cara interna del lóbulo occipital” (2012).

Otras características distintivas son que las hembras sólo tienen una cría por cada ciclo reproductivo, debido a los largos períodos de gestación (con algunas excepciones en algunas especies de monos del nuevo mundo), y la condición altricial neonatal de las crías. Su crecimiento y desarrollo, al igual que su maduración sexual y física, son en general lentos, además de tener un ciclo de vida bastante largo en comparación con el de otros animales. Una distinción importante es la necesidad de alta inversión parental para los infantes (Ibídem).

También cabe mencionar que los primates machos tienen en su mayoría un escroto que se localiza en la parte posterior del pene y que las hembras tienen una separación completa del tracto urinario con respecto al reproductivo (Ibídem).

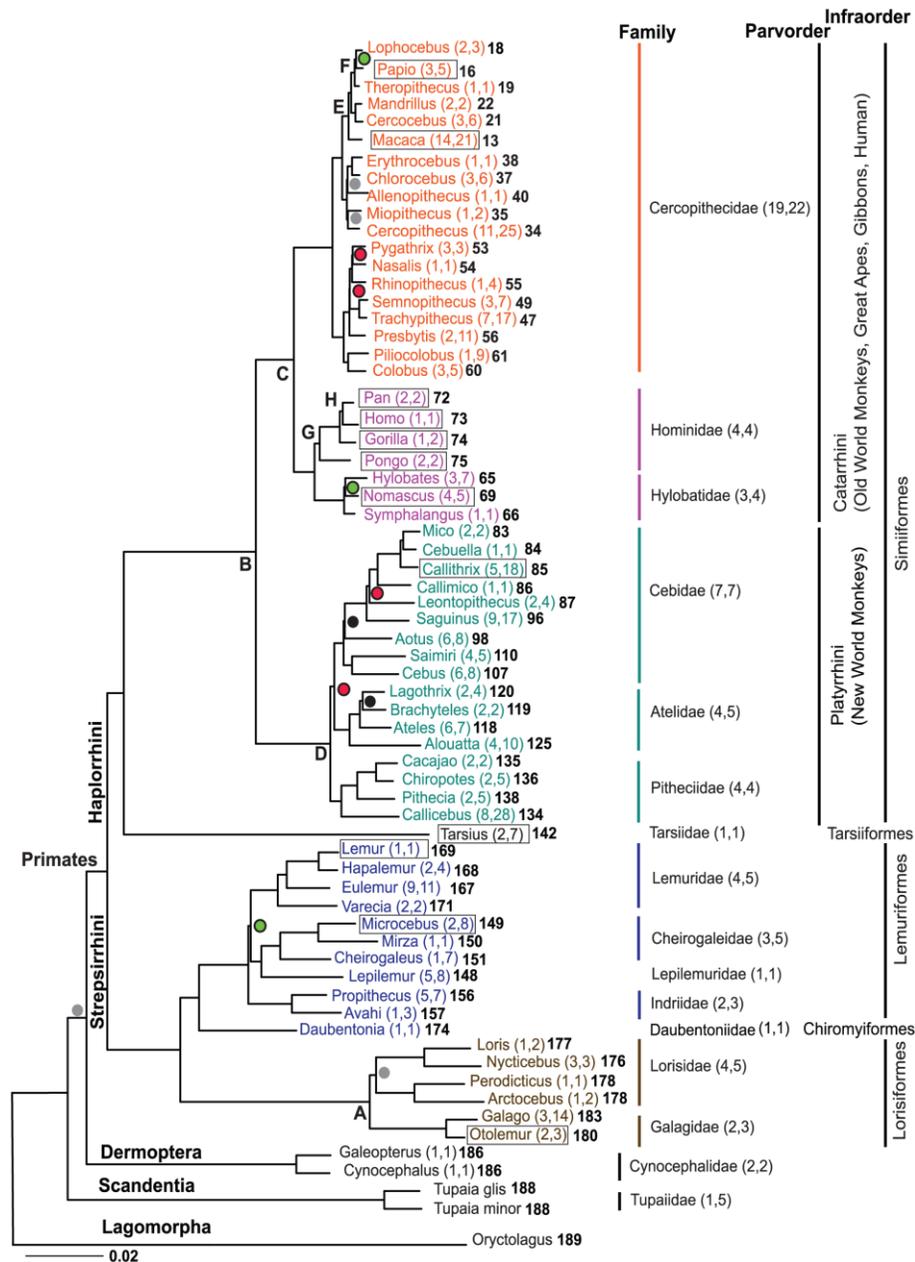


Figura 1 Árbol filogenético de 61 genera de primates (Perelman et al. 2011).

En suma y como lo ejemplifica el cladograma de la Figura 1, este conjunto de caracteres anatómicos, fisiológicos, conductuales y de locomoción que comparten los primates permite demostrar que constituyen un grupo monofilético; es decir un orden taxonómico bien delimitado.

Ahora bien, en lo que respecta al glúteo mayor y a la pregunta antes formulada de si se trata de una autapomorfia de los homininos, el interés no se dirige en confirmar la relación filogenética que existe entre los primates con respecto a esta estructura, porque, como ya se sabe, existe un consenso en los caracteres que identifican a este grupo taxonómico. El propósito es entonces establecer la relevancia ontogénica en nuestra especie de este caracter y cómo esta configuración morfológica permitió el desarrollo de comportamientos relevantes para la supervivencia de nuestra especie. Igualmente debe tomar en cuenta cómo el Neo-darwinismo, la Síntesis Moderna y la Síntesis Evolutiva Extendida usarían ese concepto.

La autapomorfía se utiliza en el Neo-Darwinismo y la Síntesis Moderna para realizar una reconstrucción filogenética gradual y unilineal de la historia evolutiva de nuestra especie. Esto se debe a la manera en que estas dos teorías evolutivas abordan los cambios morfológicos, siempre vistos a la luz de la adaptación y de la selección natural, asumiendo que todo cambio de caracter y de su preservación se da de forma escalar; en otras palabras, cada cambio es preservado y subsecuentemente construido sobre una estructura original, a la cual se van añadiendo cambios.

Por su parte, la Síntesis Evolutiva Extendida hace uso de este concepto para ilustrar que no todos los cambios morfológicos se preservan y son constantes a través de la historia evolutiva de varias especies, considerando que existen ciertos caracteres que están presentes en una especie ancestral, ausentes en una especie intermedia y que pueden en la especie más reciente. Es claro que esto último no aplica al caso del glúteo mayor; sin embargo, ilustra lo atractivo que es esta síntesis en su búsqueda de un mejor y mayor entendimiento del surgimiento de estructuras fenotípicas y su relación con la historia

evolutiva de una especie. Por ello el concepto de autopomorfía es útil, aunque se haya mencionado anteriormente que es un concepto excluyente.

Al considerar la definición de autapomorfia dentro de la cladística, se puede afirmar que el glúteo mayor no es una autapomorfia en el sentido estricto, ya que, pese a que se trate de un músculo singular en *Homo sapiens*, se cuenta con evidencia, como ya se mencionó, de que este músculo probablemente existía en otros homínidos. Por ejemplo, con base en las huellas entéticas encontradas en la pelvis de neandertales en restos recuperados de La Cueva de El Sidrón, España, se ha planteado la posibilidad de que *Homo neandertalensis* tuviese un glúteo mayor (Belcastro 2020).

De igual manera existe una posibilidad muy grande de que *Homo erectus* también lo haya tenido, aunque no se disponga de suficiente evidencia para poder corroborarlo, pero el argumento se fundamenta en relación con su locomoción bípeda. De tal forma que si *Homo erectus* era bípedo y el glúteo mayor se asocia con este tipo de locomoción, entonces esa especie tenía este músculo.

Al reiterar que en el marco de la cladística y la filogenética se define la autapomorfía como un carácter que se encuentra en un solo taxón y que está ausente en todas las demás especies del mismo clado o taxón focal, es posible afirmar que el glúteo mayor no puede considerarse una autapomorfía, sino una apomorfía. Esto se debe a que esta segunda categoría denota a un carácter singular cuyo estado es la variación de una forma morfológica anatómica que ha evolucionado de su forma ancestral (plesiomorfía) (Teleford y Budd 2003).

De tal modo que aun cuando no podemos catalogar al glúteo mayor como una autapomorfia dentro de los parámetros establecidos en el marco teórico de la cladística y la filogenética, sí podemos afirmar que es incuestionable que el desarrollo de esta estructura

anatómica tuvo efectos muy claros en la evolución ontogenética de nuestra especie y le confirió ciertos comportamientos y ciertas ventajas que otros primates (vivos) del grupo claramente no tuvieron.

La que consideraría la ventaja inicial fue la modificación anatómica de la pelvis, a partir de la cual surgieron efectos pleiotrópicos¹² en paralelo en la morfología de nuestros ancestros. Por ejemplo, el cambio en la posición de las escápulas que se tornó en una posición perpendicular, trajo como consecuencia el cambio de postura de los hombros, lo cual a su vez contribuyó a la ventaja de poder lanzar proyectiles a largas distancias (Lieberman 2006). Es precisamente bajo este razonamiento con base en el cual considero que el glúteo mayor se convirtió en un músculo importante, ya que controla la dirección y la velocidad del lanzamiento de proyectiles. Esto sin duda contribuyó a poder cazar animales desde un lugar distante y también facilitó la posibilidad de ahuyentar a los depredadores.

Por otro lado, la capacidad de adoptar y mantener la posición de cuclillas se facilitó también gracias al surgimiento del glúteo mayor. Se ha observado en cazadores recolectores contemporáneos que ésta es una postura en la que pasan mucho tiempo durante periodos de descanso (Jelenc y Riachlen et al. 2020), ya que aporta beneficios para la espalda baja y permite una activación muscular constante. Con base en el estudio de facetas distales de la tibia de *H. erectus* se ha propuesto una baja incidencia de trastornos de la columna y, por ende, explica por qué nuestros antepasados tenían niveles tan bajos de morbilidad (Jelenc y Raichlen et al. 2020). Por otra parte, una consecuencia indirecta de la

¹² Estos son los efectos secundarios que pueden suscitarse cuando existe un cambio a nivel molecular, debido a que los genes muchas veces influyen en los rasgos fenotípicos no relacionados a nivel superficial.

posición en cuclillas es que, al ser una postura de descanso, contribuye a la socialización a través de la charla, como se ha observado en grupos de cazadores recolectores (Ibídem).

Por último, pero no de menor importancia, tenemos la marcha de larga distancia. Esto permitió la migración a todas las esquinas del mundo. Constituyó además un recurso importante para la caza en nuestra especie, ya que la mayor parte de los animales no es capaz de sostener una carrera de resistencia larga, mientras que los seres humanos logran mantener un ritmo constante que hace que el animal se fatigue y se facilite matarlo (Lieberman 2006). Una vez más, un beneficio indirecto de esto fueron las estrategias de caza cooperativa, de la cual nuestros antepasados también participaban, al igual que en la carga y el traslado de recursos.

¿Es el glúteo mayor una novedad evolutiva?

La tercera pregunta que formulé para la investigación era si la estructura muscular del glúteo mayor puede considerarse una novedad fenotípica, debido a que, como ya se ha mencionado a lo largo de esta investigación, el músculo tiene varias configuraciones, inserciones, fibras y fascias, además de su gran tamaño que lo hacen singular en comparación con el que presentan otras especies de primates existentes y otros metazoarios dentro del reino animal.

Autores como Stern y Sussman(1972, 1982), Markze (1988), Greiner (2002) Lieberman (2006), Kazedá (2007), Al-Imam(2017) y Kozma (2018) han descrito la importancia del glúteo mayor en la bipedestación y su singularidad; sin embargo, no han cuestionado si esta estructura anatómica puede ser considerada una novedad fenotípica evolutiva, debido a que los enfoques teóricos que generalmente se derivan de la Síntesis Moderna y el Neo-Darwinismo rara vez categorizan a las estructuras morfoanatómicas como novedosas.

Debido a su presencia en la especie *Homo sapiens* y al hecho de que este músculo no se encuentra en otros animales vivos, se abre la posibilidad de que sea una novedad fenotípica que ha conferido a nuestra especie beneficios para poder adaptarse a condiciones climáticas muy variadas y, como se dijo, para mejorar su desplazamiento, para adquirir mejores tácticas y “armas” biológicas para la caza y para desarrollar nuevas conductas.

Antes de entrar a fondo en la noción de novedad evolutiva es necesario postular las diferencias entre la Síntesis Moderna y la Evolución del Desarrollo en torno al concepto de novedad. La Síntesis Moderna postula que los cambios fenotípicos y los cambios evolutivos son de un carácter incremental debido al mecanismo de la selección natural y de

la deriva génica que modifican de manera variable las secuencias de ADN, los parámetros fisiológicos o la morfología externa, conformando en conjunto el motor de los cambios adaptativos (Erwin 2019).

Para algunos de los arquitectos de la Síntesis Moderna, como Mayr (1976) y Simpson (1953), las novedades evolutivas surgen cuando existe un vacío de una zona adaptativa o la creación de una zona de esta naturaleza. En otras palabras, cuando los organismos colonizan y se adaptan a nuevos nichos a causa de la extinción de organismos que previamente ocupaban el territorio, dando así lugar a lo que se conoce como radiaciones adaptativas para la conquista de estos nichos (Mayr 1976).

Sin embargo, autores como Sanderson (1998), Gavrilets (2009) y Erwin (2015) resaltan que no existe una relación directa entre la radiación adaptativa y el surgimiento de nuevas morfologías. Erwin señala que la radiación adaptativa es una respuesta a las oportunidades ecológicas que emergen dentro de un ecosistema; es decir, a los cambios que se dan en el ecosistema y la manera en que los individuos de una población logran adaptarse a este entorno. No obstante, apunta que es poco común que surjan nuevas morfologías como consecuencia de dichos cambios (2015). Así mismo destaca que este concepto de adaptación ha sido sobre usado para poder explicar el surgimiento de tantas especies provenientes de un ancestro común y que en sí el concepto es muy limitado.

Por su parte, la Evolución del Desarrollo permite considerar un fenotipo y determinar si ese carácter constituye una nueva estructura elemental que se ha individualizado incrementalmente debido a la variación en una nueva dirección o dimensión que no era posible para el elemento estructural, sin una contraparte homóloga en la especie ancestral y/o en la nueva configuración corporal.

Por lo cual, una de las preguntas que surgen sería ¿por qué no utilizar los métodos teóricos de la Síntesis Moderna para responder a la pregunta postulada en vez de recurrir a la Evolución del Desarrollo? Una posible respuesta es que la visión de la Síntesis Moderna ignora la importancia de los cambios que ocurren y que se generan durante el desarrollo. Además, no se toman en cuenta los factores evolutivos que permiten que una novedad tenga éxito. Esto es importante, ya que, aun cuando surja una nueva morfología, esto no garantiza que el taxón con la nueva forma pueda adaptarse a un ambiente determinado, algo que se evidencia en el registro fósil y que ha dado lugar a brechas o lagunas en la reconstrucción filogenética de varias especies a partir de cladogramas.

Por ello, la visión de las discontinuidades en la evolución debe ser un foco central. Estudiar las discontinuidades permite un mejor acercamiento y estudio de los patrones del cambio evolutivo, aunque también demuestran que al parecer no existe una construcción gradual hacia ciertas estructuras, sino que los cambios en forma obedecen a una conexión deficiente entre los sistemas de organización en sus diferentes niveles.

Aquí los conceptos de modularidad y jerarquía adoptan un rol central, puesto que, al existir varios sistemas que tienen una unión superficial entre ellos, suele suceder que muchas veces un cambio en un nivel no afecta al otro, y por ello no siempre existe una correlación directa o una construcción gradual, hablando específicamente de varias especies relacionadas. Es por este motivo que se encuentran ciertos caracteres en algunos homínidos y en otros no, y se crean estas supuestas brechas de un “eslabón perdido” cuando se busca hacer una reconstrucción de la historia evolutiva de nuestra especie.

Existen varias clasificaciones para determinar si un carácter es una novedad o no. Para Wagner (citado en Erwin 2019), la novedad es un carácter homólogo e individualizado que se puede dividir en dos subclases. La primera involucra una nueva identidad del

carácter, mientras que la segunda es una variación modal que representa diferencias profundas entre el mismo carácter en diferentes clados (Erwin 2019). Por su parte, los autores Peterson y Müller proporcionan tres criterios para que un carácter sea considerado una novedad dentro del marco teórico de la Evolución del Desarrollo, los cuales han sido descritos brevemente en el marco teórico y se profundizarán más adelante. Ésta será la base para poder determinar si el glúteo mayor de *Homo sapiens* cabe dentro de una de estas tres categorías y por ende si es posible considerarla una novedad fenotípica.

Por otra parte, estos dos autores también destacan la importancia de la discontinuidad en el estudio de las novedades fenotípicas dentro de las tres definiciones en las que se puede categorizar el surgimiento de una innovación morfológica. “La variación discontinua se refiere al cambio entre los dos estados del carácter presente y/o ausente dentro de un marco filogenético. La innovación es el proceso por el cual la variación que es discontinua cambia a un nuevo estado, siendo la novedad la estructura resultante” (Peterson 2016).

Retomando los tres criterios: la novedad tipo I se refiere a los grandes cambios morfológicos, como la aparición de la morfología bilateral en los animales o el surgimiento de las vértebras que produjo un cambio radical en el plano anatómico y ecológico. En otras palabras, las novedades tipo I son las que surgen y forman la base sobre la cual pueden añadirse las novedades tipo II y III a lo largo del tiempo.

Las novedades tipo II, como se dijo, son el producto de la adición de nuevos elementos en el plano corporal. Sin embargo, se debe mencionar que para ser considerado una novedad tipo II, los autores destacan que el surgimiento del nuevo elemento no debe tener una contraparte homóloga en alguna especie ancestral; en otras palabras, no puede ser una variación de otro carácter existente previamente. Ejemplos de este tipo de novedad son

un nuevo tipo de tejido, el nuevo elemento cartilaginoso en la maxila que se ha observado en algunas especies de víboras, un órgano con una nueva capa fótica y el cambio de escalas planares a plumas tubulares, entre otros (Ibídem).

Los autores señalan que esta forma de aproximación al estudio de estructuras o caracteres novedosos puede ser muy limitada debido a las restricciones en la definición de lo que puede constituir o no una novedad. Sin embargo, la importancia de que existan novedades tipo II radica en la posibilidad de que un nuevo elemento surja en una estructura ya establecida y no sólo una variación continúa de una forma previamente delimitada.

Las novedades del tipo II también son relevantes porque demuestran la importancia de la epigenética, ya que el desarrollo y los sistemas génicos se encuentran subordinados a los cambios locales y a las subrutinas que pueden activar nuevos sitios en los sistemas génicos, lo cual conduce a modificaciones en los mecanismos génicos que se encargan de la generación de fenotipos.

El tercer tipo de novedad que describen Peterson y Müller (2007) hace referencia al carácter que ahora ocupa un nuevo espacio o forma que la especie ancestral nunca llegó a ocupar, o que ha adaptado una forma, hasta ahora desconocida, a pesar de compartir una estructura homóloga con la especie ancestral. El concepto de novedad tipo III se vincula al concepto de morfoespacio¹³, el cual implica que únicamente existe un rango de posibilidades que una forma puede adoptar en un espacio determinado. Cabe añadir que las formas son limitadas por la selección natural, así como por el desarrollo y la morfogenética (Raup 1966, Drake y Klisnberg 2010, Gould y Lewontin 1979 y Oster et al 1988, citados en Peterson 2016).

¹³ La definición de este concepto se encuentra en el apartado del marco teórico.

Por consiguiente, un carácter se considera novedoso cuando una estructura se genera en un eje en el que previamente se pensaba imposible su surgimiento. Esto lo hace diferente a las modificaciones continuas que únicamente surgen en ejes previamente existentes.

Con base en los criterios descritos por Müller y Peterson, se establece que si el glúteo mayor cabe en alguna de las tres definiciones antes citada, podría por consiguiente ser categorizado como una novedad evolutiva.

La novedad tipo I difícilmente aplica para la condición del glúteo mayor, en la medida en que corresponde a cambios de mayor alcance, como sería el origen de la vida, el origen de las células pluricelulares y la formación de la base de los planos corporales. Por otra parte, la novedad tipo II no puede aplicarse a la estructura muscular que he estado analizando, ya que este tipo de novedad busca estudiar la introducción de un nuevo elemento, en lugar de una alteración cuantitativa de una estructura anterior.

Es decir, aun cuando el glúteo mayor existe de hecho dentro de la anatomía de otros primates vivos, lo hace en un tamaño reducido y con inserciones, orígenes, fascias y fibras distintas, compartiendo una función con otro músculo que no existe en la anatomía de *Homo sapiens*. Por lo tanto, aunque existan estas diferencias, hay una base o una contraparte homóloga en la especie ancestral.

La novedad tipo III plantea que sólo existe un número limitado de posibilidades en las cuales un carácter puede surgir ante las restricciones presentes en un plano corporal que, entre otras cosas, responde a la historia evolutiva, por un lado, y está canalizado por las pautas de desarrollo específicas del individuo, por el otro. Esto significa que la existencia de un plano corporal morfológico homólogo y heredado de un antepasado limita la configuración de las formas que pueden surgir. Sin embargo, estas limitaciones no evitan el

surgimiento o el origen de variantes fenotípicas que dentro del marco teórico de Evo-Devo son novedades por su forma, al igual que por su función.

La configuración músculoanatómica del glúteo mayor en *Homo sapiens* exhibe claras diferencias en comparación con otros primates vivos, como el acortamiento del isquion, lo cual limita tanto la inserción del tendón de la corva como el rango de la misma y tiene un área superficial mayor, debido a la ubicación de las inserciones en la pelvis, además de no tener el músculo isquiofemoral.

Por otra parte, su origen es diferente al de otros primates vivos, siendo que, en nuestra especie, su origen se localiza en la porción superior de la cresta ilíaca, la espina ilíaca posterosuperior, la fascia toracolumbar, el sacro y el coxis, mientras que la porción profunda se origina en el ala del ilion, detrás de la línea glútea posterior al ligamento sacrotuberoso y a la fascia del glúteo medio (Stern 1972 ,Tuttle 1975, Lieberman et al. 2006, Drake, Vogl y Mitchell 2007, Ellisa y Kram 2013).

Ahora, ¿cómo se abordaría el concepto de la novedad tipo III aplicada a otros homínidos, hablando de la estructura del glúteo mayor? Debido a la posible presencia de esta estructura morfológica en los homínidos, podría pensarse que esta novedad ya no se aplicaría. Sin embargo, no es así, porque la novedad tipo III no especifica que el rasgo analizado deba ser singular a una sola especie, sino que sólo debe tener proporciones no antes vistas en la especie ancestral, previo a la divergencia entre el chimpancé y el ser humano. También es necesario señalar que lo más probable es que el posible glúteo mayor de otros homínidos hubiese tenido dimensiones similares, pero no iguales, al de *Homo sapiens* y esto se debe a que la configuración de su pelvis no era exactamente igual, por lo cual sus inserciones y dimensiones serían distintas.

Con base en estas nuevas configuraciones, mi análisis establece que el glúteo mayor correspondería, dentro del marco de la biología evolutiva del desarrollo, al concepto de novedad tipo III, ya que cumple con los requisitos propuestos por Peterson y Müller al poseer configuraciones y ocupar secciones morfoespacialmente nunca antes vistas en la especie ancestral y en los otros miembros del grupo primate. Este hecho también destaca la validez implícita en estudiar una novedad mediante los conceptos teóricos de la Evolución del Desarrollo, pues ésta permite un acercamiento distinto a la evolución y propone la importancia de los procesos microevolutivos no graduales.

Por último, el pensamiento hegemónico en la Síntesis Moderna postula que los procesos microevolutivos tienen significación secundaria en el panorama general de la evolución, particularmente en los procesos de especiación, y que simplemente son la sumatoria de procesos que soportan a los procesos macroevolutivos. En otras palabras, las causas próximas únicamente forman parte del panorama mayor las de causas últimas. Sin embargo, esta perspectiva ignora que las causas próximas, como las pautas ontogenéticas y su evolución, son causas evolutivas. Se sabe que “los procesos de desarrollo crean variantes novedosas, contribuyen a la herencia, generan adaptaciones y dirigen el curso de la evolución” (Laland et al. 2015).

A continuación presento las conclusiones finales del presente trabajo.

Conclusiones

Preguntas Finales

En el presente trabajo formulé tres preguntas:

1. ¿Cómo se desarrolló el glúteo mayor en *Homo sapiens*?
2. ¿Es el glúteo mayor una autapomorfía? y
3. ¿Es el glúteo mayor una novedad evolutiva?

Para la primera pregunta concluí que la evolución y el desarrollo del glúteo mayor fueron posibles gracias a modificaciones en los mecanismos de expresión génica, debido a la aceleración o desaceleración de la transcripción durante el desarrollo embrionario. Estos cambios de ritmos en el desarrollo se conocen como heterocronía en el marco teórico de la Síntesis Evolutiva Extendida.

En la segunda pregunta hice uso del método de la cladística para poder determinar si el glúteo mayor era una estructura singular en nuestra especie, condición conocida como una autapomorfía en este método de clasificación. Establecí que no era singular debido a que existen ciertas evidencias en otros homínidos que señalan la posible existencia de dicha estructura. Sin embargo, el ser humano sí es la única especie viva que lo posee.

Para la tercera pregunta recurrí nuevamente a Evo-Devo y a la bioantropología para determinar si este músculo es una novedad evolutiva. Utilice los criterios de dos autores, Müller y Peterson (2017), quienes postulan la existencia de tres tipos de novedades. Concluí que el caso del glúteo mayor corresponde al tercer tipo de novedad evolutiva, ya

que éste apunta a una estructura que ha llegado a dimensiones nunca antes vistas dentro del linaje evolutivo o del clado al que pertenece. Así mismo, analicé brevemente si el glúteo mayor continúa siendo una novedad en nuestra especie, pese a que existan evidencias de su presencia en otros homínidos. En esto concluí que sí la es, debido a que en esta categorización, la novedad puede pertenecer a un mismo clado focal, en la medida en que las otras dos categorizaciones se enfocan en cambios a un nivel organizacional mucho mayor. Así mismo destacué la importancia de estudiar las novedades, ya que revelan cómo los procesos microevolutivos son esenciales dentro de la evolución.

A continuación hago referencia a estas preguntas en relación con el proceso de desarrollo del trabajo.

Evolución del Desarrollo

Para dar respuesta a la primera pregunta, hice referencia al marco teórico de la evolución extendida y, en específico, de la Evolución del Desarrollo (Evo-Devo), recurriendo al paradigma de la nueva antropología biológica propuesta por Washburn (1951) y retomada por Fuentes (2010). Comenzaré aludiendo a la Evolución del Desarrollo y a las implicaciones que esta nueva herramienta epistémica conlleva para estudiar los fenómenos evolutivos y los procesos de hominización.

Esta metodología permite una nueva aproximación que antes se encontraba limitada a los estudios de los genes, debido a las propuestas genocéntricas que se aplicaban al estudio poblacional en las teorías de la Síntesis moderna y del adaptacionismo del Neo-Darwinismo.

Por una parte, no debe excluirse la posibilidad de hacer estudios de los fenómenos genéticos, de la adaptación de un organismo a su medio ambiente y de la selección de un

nuevo fenotipo por el mecanismo de la selección natural. Sin embargo, con los avances en la tecnología biomolecular se ha descubierto que los genes no rigen todo y que tanto la selección natural como la deriva génica constituyen sólo una parte del panorama de las causas evolucionarias.

Goldschmidt (1953, 1954), Erwin (2015) y Müller y Peterson (2017), por ejemplo, destacan la problemática de contar con un enfoque meramente genético para poder explicar el surgimiento de nuevos fenotipos, argumentando que el número de genes que se tendrían que modificar para que pudiera surgir una estructura novedosa sería muy elevado y que los cambios que originarían en cualquier organismo serían muy drásticos. Como ya he comentado, se ha encontrado que es muy poco probable que las modificaciones a nivel génico debido a mutaciones produzcan un cambio positivo en un organismo y, mucho menos, a nivel de poblaciones.

Mayr (1971), por otra parte, afirma que los genes que logran preservarse dentro de una especie se conservan en su mayoría, no porque conlleven un beneficio, sino debido a que la selección natural es el proceso que los mantiene presentes, aunque sean desfavorables para el organismo, como resultado de los efectos pleiotrópicos de un gen modificado. Por ello es necesario buscar una nueva perspectiva para el estudio de estos fenómenos. La evolución del desarrollo que forma parte de la Síntesis Extendida Evolutiva ofrece esta perspectiva.

En este trabajo propuse que uno de los mecanismos que posibilitó el desarrollo del glúteo mayor fue la heterocronía, una herramienta teórica de otras tantas que conforman la Síntesis Extendida Evolutiva, de acuerdo con la cual, durante el desarrollo y a causa de factores externos (epigenéticos), el mecanismo de expresión génica puede alargarse o alentarse, modificando así el desarrollo de los somitas (que pueden ser

músculoesqueléticos, o derivarse del sistema nervioso, de la formación de los órganos, del sistema linfático, etc.) por el ritmo de las oscilaciones durante el canal celular Notch durante la transcripción. Esto produce el cambio de forma de una estructura, que puede o no surgir como novedad evolutiva, pero que, en el caso particular en el que me he centrado, teorizo que efectivamente llegó a formar una modificación radical en las inserciones, el tamaño, las fibras musculares, y la función que hace que el glúteo mayor constituya una novedad evolutiva. Si bien el glúteo mayor fue el enfoque de mi trabajo, esta metodología podría aplicarse fácilmente a cualquier estructura de cualquier organismo para comprender su historia evolutiva desde una perspectiva filogenética u ontogenética.

La Evolución del Desarrollo no permite únicamente una nueva forma de aproximarse a estos fenómenos, sino también posibilita un mejor entendimiento de las causas próximas (microevolución) de la evolución. Las causas próximas solían verse como un proceso secundario o menor que sólo constituía un paso más hacia el gradualismo y hacía la modificación de las frecuencias génicas para las causas últimas, las cuales son procesos históricos evolutivos.

Si una nueva morfología llega a mejorar la aptitud de un organismo, esto así mismo ejemplifica de gran manera la aportación y la importancia del estudio de los fenómenos microevolutivos, al igual que el de los macroevolutivos.

Se sabe que no todo cambio se da a nivel genético y que los cambios fenotípicos pueden ser de enorme relevancia para la sobrevivencia de un organismo que transmite el mismo carácter a través de varias generaciones. Por ello se debe tomar en cuenta, primero, el surgimiento de una estructura novedosa, resultado de cambios en los mecanismos de expresión génica provocados por factores epigenéticos y genéticos. Sin embargo, cabe destacar que no todo cambio morfológico o fisiológico confiere una ventaja evolutiva. Es

por ello que el segundo paso del proceso deber ser que este caracter haya sido seleccionado; es decir, que el organismo se pueda adaptar a su ambiente, que logre incrementar su capacidad para reproducirse y que este nuevo caracter se transmita a través de varias generaciones.

Además si bien es necesario señalar que para la Síntesis Moderna, al igual que para el Neo-Darwinismo, el surgimiento de fenotipos son causas de la selección natural, un posible problema es que no toman en cuenta que las nuevas estructuras morfológicas y/o anatómicas pueden tener efectos negativos en la supervivencia de una especie, puesto que asumen que todo cambio es positivo debido a los postulados de la selección natural.

Por otra parte, una de las propuestas más interesantes de la Evolución del Desarrollo es poder estudiar y categorizar cambios fenotípicos como novedades, así como su impacto en el organismo, ya que, al estudiar los fenómenos de las varianzas morfológicas que pueden surgir dentro de un espacio limitado (morfoespacio), existen ventajas que se obtienen y que cuales pueden o no conferir beneficios evolutivos al organismo, como se vio en el tercer y en el cuarto capítulo, donde enumeré y definí los diversos conceptos de novedad.

La Síntesis Extendida también estudia los procesos y las modificaciones que se presentan en la maquinaria de expresión génica y que conllevan al surgimiento y/o a la modificación de los planos corporales.

El marco teórico de la Evolución del Desarrollo permite una nueva aproximación al estudio de varios problemas humanos que antes se estudiaban con otros organismos que compartían una estructura similar. Con los avances tecnológicos y la naciente importancia de Evo-Devo como herramienta teórica y metodológica, es posible colocar al ser humano

como objeto central de estudio para poder comprender los fenómenos del desarrollo humano, así como su evolución, anatomía y patologías.

En años recientes, el estudio de las patologías humanas se ha también incrementado gracias al interés y las propuestas de la Evolución del Desarrollo. Dentro de la evolución del desarrollo patológico antropológico se busca hacer un análisis de las teratologías que surgen en los seres humanos para comprender para tanto los procesos del desarrollo ontogénico como la presencia de novedades morfológicas y de variaciones ocultas, además de permitir encontrar una forma para poder evitar estas malformaciones en generaciones posteriores.

Por otra parte Evo-Devo, demuestra la importancia de realizar estudios comparativos de los músculos en el grupo primate, ya que estos tipos de trabajos posibilitan “[las]]reconstrucciones filogenéticas, para demostrar la importancia de las homoplasias, los retrocesos en la evolución, la direccionalidad dentro de la evolución para desmitificar el concepto de la complejidad humana, temporalidad y el estudio de la historia evolutiva de primates no humanos y humanos, la radiación adaptativa y la influencia de la morfogénesis en la variabilidad” (Diogo 2015).

Como se mencionó, esta escuela de pensamiento dentro de la evolución utiliza al organismo como el eje central de estudio para analizar la evolución, a diferencia del Neo-Darwinismo y de la Síntesis Moderna, cuyo enfoque se da a un nivel organizacional mayor. Gracias a esta posición primordial es posible investigar y formular nuevas preguntas, no sólo en torno a la evolución, sino a nivel más específico, con respecto a la relación que existe entre el desarrollo y la evolución.

En el marco de la relación del desarrollo y la evolución han surgido múltiples consideraciones ontológicas. Baedke, por ejemplo, afirma que existen cuatro nuevas consideraciones al conjuntar el desarrollo con la evolución. La primera es la de utilizar al organismo como unidad central, ya que “el organismo durante su desarrollo atraviesa por varios procesos integrados durante su ciclo de vida, el cual tiene relaciones complejas entre ella misma y sus partes” (2021).

La segunda consideración es que los organismos que se desarrollan y evolucionan son grupos de individuos integrados u holobiontes o ‘metaorganismos’ (2020). Gracias a esto se establece que una especie “se forma por una gran aglomeración de individuos que tienen varios genomas y no únicamente uno” (Roughgarden 2020).

La tercera consideración contempla la unión del desarrollo con la evolución. En esta ontología se establece que el organismo desempeña un rol activo en su entorno; es decir, es un agente autodeterminado que, a través de su comportamiento, puede modificar los efectos de selección que actúan sobre él (Odling-Smee et al. en Baedke 2021).

La cuarta gira en torno al concepto de la plasticidad y de cómo el desarrollo está relacionado con el ambiente. Esta visión sobre la plasticidad permite un nuevo acercamiento al análisis del surgimiento de los fenotipos que no son regulados únicamente por los genes, ya que existen ejemplos dentro de la embriología y de los estudios de ecología que demuestran que el genotipo puede ser afectado por el ambiente.

En suma, es posible establecer lo prometedor que es el uso de la Evolución del Desarrollo para explicar fenómenos biológicos, al igual que su aplicación en los estudios sobre los procesos de hominización en la paleoantropología, en la biomedicina y en las investigaciones comparativas y de reconstrucción de filogenias, lo cual hace que sea aún más atractivo abordar estos temas, debido al amplio alcance de esta teoría evolutiva.

Antropología Biológica

Por otra parte, debo recalcar la importancia del uso de la antropología biológica en conjunto con la teoría de la evolución del desarrollo en este trabajo, ya que la perspectiva antropobiológica considera los temas evolutivos como una totalidad. En otras palabras, toma en cuenta los aspectos moleculares pero, de igual manera, resalta los cambios socioculturales o protoculturales que pueden emerger y/o modificarse en los homínidos, debido a un cambio de estructura morfológica, química, etc.

Por ello, este enfoque también ha permitido explicar el papel tan significativo del glúteo mayor en la especie humana, al exponer la importancia mecánica de este músculo y los costos energéticos sumamente bajos que se tiene en la marcha bípeda acelerada y constante, la cual fue fundamental para la expansión del ser humano a todas las latitudes del globo terráqueo.

La antropología biológica también posibilita realizar un análisis del tipo de armas que se desarrollaron para la cacería por el desarrollo del glúteo mayor. La creación de arcos, de sondas y de lanzas fueron posibles por una antropometría específica y una función específica, la cual únicamente fue factible tras el surgimiento de una estructura tan grande y poderosa como el glúteo mayor, que posibilita lanzamientos a largas distancias y con gran ímpetu y fuerza al actuar como ancla del tronco superior, inclinándolo y estabilizándolo.

Como se mencionó, un tipo de caza que es muy particular en *Homo sapiens* es la de carrera larga. Este tipo de actividad se realizaba haciendo una persecución dilatada de un animal, el cual, aunque podía rebasar al ser humano con facilidad en un arranque de carrera corta, se fatigaba después de varios kilómetros de persecución y se volvía presa fácil para nuestra especie. Esta capacidad de cansar a la presa no sería posible si nuestra anatomía no

tuviese el glúteo mayor con esas dimensiones y con ese grosor. De igual manera puede explicar la estrategia del forrajeo, que fue una de las más comunes, para que los homínidos pudieran obtener comida, debido a que para pasar de una posición de cuclillas a una posición erguida se necesita de la hiper-flexión del glúteo mayor.

En lo que concierna a la función del glúteo mayor y su relación con la bipedestación, se debe destacar que no es la causa significativa para este modo de desplazamiento, puesto que este músculo no desempeña un papel en la marcha bípeda, en la medida en que la base y el patrón de esta locomoción se encontraban en la escalada vertical, la cual ya poseían varios homínidos arbóreos.

Sin embargo, cabe hacer mención de que la modificación de la pelvis, que posibilitó la nueva morfología, en cuanto a dimensiones y conexiones, en conjunto con otras modificaciones anatómicas que tal vez se desarrollaron en paralelo, gracias a los diferentes módulos que pudieron ser afectados y generaron variaciones, aunque sin cambiar otra parte de la estructura o de la estructura base, posibilitó un nuevo arsenal de movimientos que le confirió ventajas a nuestra especie sobre otros organismos y sobre otros primates con los que compartimos el espacio para nuestra supervivencia y reproducción.

Bibliografía:

Adcock, I. M., y Caramori, G.

(2009) *Transcription Factors. Asthma and COPD*, 373–380. doi:10.1016/b978-0-12-374001-4.00031-6.

Allaby, Martin

(2015) *A Dictionary of Ecology*. Oxford University Press.

Al-Imam, Ahmed

(2017) *Anatomical Modifications for Bipedal Locomotion in Modern Humans: A Mini Review*. Mathews Journal of Orthopedics. 2(1):016.

Allshire, R. C., y Madhani, H. D.

(2017) *Ten principles of heterochromatin formation and function*. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 19(4), 229–244. doi:10.1038/nrm.2017.119.

Amorim, D. de S.

(1994) *Elementos básicos de sistemática filogenética*. Sociedad Brasileira de Entomologia, São Paulo.

Amundson, Ron

(2005) *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*. Cambridge University Press.

Apostolakos, J., Durant, T. J., Dwyer, C. R., Russell, R. P., Weinreb, J. H., Alaei, F., Beitzel, K., McCarthy, M. B., Cote, M. P., y Mazzocca, A. D.

(2014) *The enthesis: a review of the tendon-to-bone insertion*. *Muscles, ligaments and tendons journal*, 4(3), 333–342.

Appel RD, Feytmans E

(2009) *Introduction of Phylogenetics and its Molecular Aspects. En Bioinformatics: a Swiss Perspective*. World Scientific Publishing Company.

Avis C. John

(2014) *Conceptual Breakthroughs in Evolutionary Genetics* Academic Press. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-13618-5>.

Baedke, Jan; Mc Manus, Siobhan F.

(2018) From seconds to eons: Time scales, hierarchies, and processes in Evo-Devo. *Studies in History and Philosophy of Science. Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, (), S1369848617301358–. doi:10.1016/j.shpsc.2018.10.006.

Baedke, Jan and Scott F. Gilbert

(2021) Evolution and Development. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Edición de otoño de 2021), Edward N. Zalta (ed.). <https://plato.stanford.edu/archives/fall2021/entries/evolution-development/>. Último acceso 18 de agosto de 2022.

- Barber Benjamin A.; Rastegar Mojgan
(2010) *Epigenetic control of Hox genes during neurogenesis, development, and disease*. 192(5), 261–274. doi:10.1016/j.aanat.2010.07.009.
- Bartlett, J. L., Sumner, B., Ellis, R. G., y Kram, R.
(2013) Activity and functions of the human gluteal muscles in walking, running, sprinting, and climbing. *American Journal of Physical Anthropology*, 153(1), 124–131. doi:10.1002/ajpa.22419.
- Belcastro, M. G., Mariotti, V., Pietrobelli, A., Sorrentino, R., García-Taberner, A., Estalrich, A., y Rosas, A.
(2020) The study of the lower limb entheses in the Neanderthal sample from El Sidrón (Asturias, Spain): How much musculoskeletal variability did Neanderthals accumulate? *Journal of Human Evolution*, 141, 102746. doi:10.1016/j.jhevol.2020.102746.
- Bertrand-Lehouillier, V., Legault, L.-M., y McGraw, S.
(2018) *Endocrine Epigenetics, Epigenetic Profiling and Biomarker Identification. Reference Module in Biomedical Sciences*. doi:10.1016/b978-0-12-801238-3.65830-0.
- Biswas, M., Voltz, K., Smith, J. C., y Langowski, J.
(2011) *Role of Histone Tails in Structural Stability of the Nucleosome*. *PLoS Computational Biology*, 7(12), e1002279. doi:10.1371/journal.pcbi.1002279
- Blumenschine, Robert J.; Cavallo, John A.
(1992) *Scavenging and Human Evolution*. , 267(4), 90–96. doi:10.1038/scientificamerican1092-90.
- Boyle, E. K., Mahon, V., y Diogo, R.
(2020). *Muscles Lost in Our Adult Primate Ancestors Still Imprint in Us: on Muscle Evolution, Development, Variations, and Pathologies*. *Current Molecular Biology Reports*. doi:10.1007/s40610-020-00128-x
- Brakefield, P. M., and J. C. Roskam
(2006) Exploring evolutionary constraints is a task for an integrative evolutionary biology. *American Naturalist* 168(supplement):S4-S13.
- Bürglin TR, Affolter M
(2016) [Homeodomain proteins: an update](#). *Chromosoma*. **125** (3): 497–521.
- Casamassimi, A., y Ciccodicola, A.
(2019) *Transcriptional Regulation: Molecules, Involved Mechanisms, and Misregulation*. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(6), 1281. doi:10.3390/ijms20061281.
- California State University Chapter 24: *Promoters and Enhancers*
<http://www.csun.edu/~cmalone/pdf562/Chapter24.pdf>. Último acceso: septiembre de 2022.
- Charlesworth, B., Lande, R., y Slatkin, M.
(1982) *A Neo-Darwinian Commentary on Macroevolution*. *Evolution*, 36(3), 474. doi:10.2307/2408095.
- Diller, Karl y Cann Rebecca

(2010) *The innateness of language: A view from genetics*. Proceedings of the 8th Int. Conf. on the Ev. of Lang.

Dunsworth H, Challis JH, Wlaker A

(2003) Throwing and bipedalism: a new look at an old idea En: Franzen JF, Köhler M, Moyá-Solà S (eds.) *Walking Upright*. Cour Forsch-Inst Senckenberg 234:105-110 Eiseley LC (153) Fossil man. *Sci Am* 189:65-72

Drake Richard L, Vogl Wayne, Mitchell Adam W. M.

(2007) Anatomía de Grey para Estudiantes *Elsevier España*.

Erwin Douglas H.

(2015) *Novelty and Innovation in the History of Life*. Current Biology, Volume 25, Issue 19, 2015, Pages R930-R940,ISSN 0960-9822, <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.019>.

Felsenfeld, Gary

(2008) A Brief History of Epigenetics. In: Allis David, C., Jenuwein, Thomas, Reinberg, Danny y Caparros Marie-Laure (eds.) *Epigenetics*. Cold Spring Harbour Laboratory Press.

Garstang, Walter

(1922) The Theory of Recapitulation: A Critical Re-statement of the Biogenetic Law. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*. 35 (232): 81-101.

Gavrilets, S., y Losos, J. B.

(2009) *Adaptive Radiation: Contrasting Theory with Data*. Science, 323(5915), 732–737. <http://www.jstor.org/stable/20403010>.

Gilbert, S.F.

(2010) *Developmental Biology*. Sinauer Associates, Inc. pp. 413–415. [ISBN 978-0-87893-384-6](https://doi.org/10.1016/0-87893-384-6).

Granatosky, Michael

(2016) *A Mechanical Analysis of Suspensory Locomotion in Primates and Other Mammals*. Tesis de Doctorado. Duke University.

Gruss LT, Schmitt D.

(2015) The evolution of the human pelvis: changing adaptations to bipedalism, obstetrics and thermoregulation. *Phil. Trans. R. Soc. B* 370: 201400063.

Greiner, T.M.

(2002) The Morphology of the Gluteus Maximus during Human Evolution: Prerequisite or Consequence of the Upright Bipedal Posture? *Human Evolution* Vol.17-n. 1-2 (79-94).

Guralnick Rob

(1995) *An introduction to cladistics*. Universidad de Berkeley <https://ucmp.berkeley.edu/clad/clad1.html>

Hancock, Z. B., Lehmborg, E. S., y Bradburd, G. S.

(2021) Neo-darwinism still haunts evolutionary theory: A modern perspective on Charlesworth, Lande, and Slatkin (1982). *Evolution*, 75(6), 1244–1255. doi:10.1111/evo.14268.

Haszprunar, Gerhard

(1992) The types of homology and their significance for evolutionary biology and phylogenetics. *J. Evol. Biol.* 5:13 24.

Heitkamp, Lauren

(2019) *The Role of the Gluteus Maximus on Trunk Stability in Human Endurance Running*. Tesis Doctoral, University of Cincinnati.

Hinton, Barry T y Avellar, Maria Christina W.

(2018) *Hox Gene en Encyclopedía of Reproduction*.

Hirasaki, E., Kumakura, H., y Matano, S.

(2000) Biomechanical analysis of vertical climbing in the spider monkey and the Japanese macaque. *American Journal of Physical Anthropology*. 113(4), 455–472. doi:10.1002/1096-8644(200012)113:4<455::aid-ajpa2>3.0.co;2-c.

Hirasaki, E., Malaivijitnond, S., y Hamada, Y.

(2019) Locomotor Kinematics of Two Semi-Wild Macaque Species (*Macaca assamensis* and *Macaca arctoides*) in Thailand. *Folia Primatologica*, 162–178. doi:10.1159/000496024.

Hogervorst, T., y Vereecke, E. E.

(2014) Evolution of the human hip. Part 2: muscling the double extension. *Journal of Hip Preservation Surgery*, 2(1), 3–14. doi:10.1093/jhps/hnu014.

Holland PW, Booth HA, Bruford EA

(2007) Classification and nomenclature of all human homeobox genes. *BMC Biol.* 2007 Oct 26;5:47. PubMed: 17963489. Texto completo y gratuito en: PubMed Central: [PMC2211742](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/PMC2211742/)

Jacobson, Brad,

(2010) Homeobox Genes and the Homeobox. *Embryo Project Encyclopedia* ISSN: 1940-5030 <http://embryo.asu.edu/handle/10776/2070>. Último acceso: agosto 14 de 2022.

Jayavelu ND, Jajodia a, Mishra A, Hawkins RD.

(2020) Candidate silencer elements for the human and mouse genomes. *Nature Communications* 11:1061 <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14853-5>.

Jordania, Joseph

(2014) *Tigers, Lions and Humans: History of Rivalry, Conflict, Reverence and Love*. Logos Publishing. ISBN 978-9941-437-60-1

Jouffroy, F. K., y Médina, M. F.

(n.d.) *A Hallmark of Humankind: The Gluteus Maximus Muscle. Human Origins and Environmental Backgrounds*, 135–148. doi:10.1007/0-387-29798-7_10.

Laland KN, Uller T, Feldman MW, Sterenly K, Müller GB, Moczek A, Jablonka E, Odling-Smee J.

(2015) The Extended Evolutionary Synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc. R. Soc. B* 282: 20151019.

Lappin, RJ, Grier, David G., Thompson Alexander y Halliday Henry L.

(2006) Hox genes: Seductive Science, Mysterious Mechanisms. *Ulster Med J.* 2006 Jan; 75(1): 23–31.

[Lewontin, Richard C.](#)

(1973) [*The genetic basis of evolutionary change*](#). Columbia University Press. ISBN 978-0231033923.

Lieberman Daniel E., Raichlen David A., Pontzer Herman, Bramble Dennis M. and Cutright-Smith Elizabeth.

(2006) [*The human gluteus maximus and its role in running*](#). *Journal of Experimental Biology*, 2143-2155.

Liu, E., Li, L., y Cheng, L.

(2018) *Gene Regulatory Network Review. Reference Module in Life Sciences*. doi:10.1016/b978-0-12-809633-8.20218-5.

Lovejoy, C. Owen

(1981) *The Origin of Man*. Jan 23;211(4480):341-50. doi: 10.1126/science.211.4480.341. PMID: 17748254.

Lovejoy, Owen et al.

(2009) Rexamining Human Origins in Light of Ardipithecus Ramidus. *Science* 326, 74.

Kadayifci, F. Z., Zheng, S., y Pan, Y.-X.

(2018) Molecular Mechanisms Underlying the Link between Diet and DNA Methylation. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(12), 4055. doi:10.3390/ijms19124055.

Kuratani, Shigeru

(2009) *Modularity, comparative embryology and Evo-Devo: Developmental dissection of evolving body plans. Developmental Biology Volume 332, Issue 1; 61-69.*

Kwang, Hyun Ko

(2015) Origins of Bipedalism. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. Vol. 58, n.6: pp. 929-934,. Doi.org/10.1590/S1516-89132015060399 ISSN 1516-8913

Ma, Jun

(2011) *Transcriptional activators and activation mechanisms. Protein y Cell*. 2(11): 879-888. doi:10.1007/s13238011-1101-7. ISSN 1674-8018. PMC 471217.

Marzke, M. W., Longhill, J. M., y Rasmussen, S. A.

(1988) Gluteus maximus muscle function and the origin of hominid bipedality. *American Journal of Physical Anthropology*, 77(4), 519–528. doi:10.1002/ajpa.1330770412.

McAndrew, D., Gorelick, M., y Brown, J. M. M.

(2006) Muscles within Muscles: A mechanomyographic analysis of muscle segment contractile properties within the human gluteus maximus. *Journal of Musculoskeletal Research*, 10(01), 23–35. doi:10.1142/s0218957706001704.

McNamara, K. J.

(2012) Heterochrony: the Evolution of Development. *Evolution: Education and Outreach*, 5(2), 203–218. doi:10.1007/s12052-012-0420-3.

MacNeil, L. T., y Walhout, A. J. M.

(2011) Gene regulatory networks and the role of robustness and stochasticity in the control of gene expression. *Genome Research*, 21(5), 645–657. doi:10.1101/gr.097378.109.

Martin, R. D.

(2012) *Primates*. *Current Biology*, 22(18), R785–R790. doi:10.1016/j.cub.2012.07.015

Mayr, Ernst.

(1942) *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, Nueva York.

(1976) *The Emergence of Evolutionary Novelties* En: *Evolution and the diversity of life*. Selected Essays. Harvard University Press.

(2001) *What Evolution Is*, Basic Books, Nueva York.

Minelli A, Fusco G.

(2008) *Evolving Pathways Key Themes in Evolutionary Developmental Biology* Cambridge University Press.

Mitteroecker, Philipp y Huttegger, Simon M.

(2009) The Concept of Morphospaces in Evolutionary and Developmental Biology: Mathematics and Metaphors. *Biological Theory*, 4(1), 54–67. doi:10.1162/biot.2009.4.1.54.

Mitsis, T., Efthimiadou, A., Bacopoulou, F., Vlachakis, D., Chrousos, G.P., y Eliopoulos, E.

(2020) Transcription factors and evolution: An integral part of gene expression (Review). *World Academy of Sciences Journal*, 2, 3-8. <https://doi.org/10.3892/wasj.2020.32>.

Moss, E. G.

(2007). *Heterochronic Genes and the Nature of Developmental Time*. *Current Biology*, 17(11), R425–R434. doi:10.1016/j.cub.2007.03.043

Morrone, J.J.

(2003) *El lenguaje de la cladística segunda edición*. Dirección general de Publicaciones y Fomento Editorial, UNAM, México D.F.

Müller, G. B.

(2007) *Evo–devo: extending the evolutionary synthesis*. En: *Evolving Pathways Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*. Eds. Minelli A, Fusco G. Cambridge University Press.

(2008) Evo–devo as a discipline. *Nature Reviews Genetics*, 8(12), 943–949. doi:10.1038/nrg2219.

(2017). *Why an extended evolutionary synthesis is necessary*. *Interface Focus*.72017001520170015.

Myers, P.

(2008) Hox genes in development: The Hox code. *Nature Education* 1(1):2

http://scienceblogs.com/pharyngula/2007/09/the_hox_code.php

Niemitz, Carsten

(2010) The evolution of the upright posture and gait- a review and a new synthesis. *Naturwissenschaften* 97:241-263 DOI10.1007/s00114-009-0637-3.

Nüsslein-Volhard, Christiane; Wieschaus, Eric

(1980) }Mutations affecting segment number and polarity in Drosophila. *Nature*. 287 (5785): 795–801. [Bibcode:1980Natur.287..795N](https://doi.org/10.1038/287795a0). doi:10.1038/287795a0. PMID 6776413. S2CID 4337658.

Pang, C. N. I., y Wilkins, M. R.

(2018) *Protein Post-Translational Modification Prediction*. *Reference Module in Life Sciences*. doi:10.1016/b978-0-12-809633-8.20265-3.

Pang, B., y Snyder, M. P.
(2020) Systematic identification of silencers in human cells. *Nature Genetics*. doi:10.1038/s41588-020-0578-5.

Peng, Y., Li, J., y Zhu, L.
(2019) Cancer and non-coding RNAs. *Nutritional Epigenomics*, 119–132. doi:10.1016/b978-0-12-816843-1.00008-4.

Pennacchio, L. A., Bickmore, W., Dean, A., Nobrega, M. A., y Bejerano, G.
(2013) Enhancers: five essential questions. *Nature Reviews Genetics*, 14(4), 288–295. doi:10.1038/nrg3458.

Perelman, Polina; Johnson, Warren E.; Roos, Christian; Seuánez, Hector N.; Horvath, Julie E.; Moreira, Miguel A. M.; Kessing, Bailey; Pontius, Joan; Roelke, Melody; Rumpfer, Yves; Schneider, Maria Paula C. y Peterson, Erik L.,
(2017) *The Life Organic: The Theoretical Biology Club and the Roots of Epigenetics*, Pittsburgh, PA: University of Pittsburgh Press.

Qureshi, I. A., y Mehler, M. F.
(2018) *Epigenetic mechanisms underlying nervous system diseases*. *Handbook of Clinical Neurology*, 43–58. doi:10.1016/b978-0-444-63233-3.00005-1.

Raichlen, David A.; Pontzer, Herman; Zderic, Theodore W.; Harris, Jacob A.; Mabulla, Audax Z. P.; Hamilton, Marc T. y Wood, Brian M.
(2020). Sitting, squatting, and the evolutionary biology of human inactivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201911868–. doi:10.1073/pnas.1911868117.

Richmond, B. G., Begun, D. R., y Strait, D. S.
(2001) Origin of human bipedalism: The knuckle-walking hypothesis revisited. *American Journal of Physical Anthropology*, 116(S33), 70–105. doi:10.1002/ajpa.10019.

Robinson, J. T., Freedman, L., y Sigmon, B. A.
(1972) Some aspects of pongid and hominid bipedality. *Journal of Human Evolution*, 1(4), 361–369. doi:10.1016/0047-2484(72)90.

Roughgarden, Joan,
(2020), Holobiont Evolution: Mathematical Model with Vertical vs. Horizontal Microbiome Transmission. *Philosophy, Theory, and Practice in Biology*, 12: 20200608. doi:10.3998/ptpbio.16039257.0012.002

Sanderson, M. J.
(1998) Reappraising adaptive radiation. *American Journal of Botany*. 85(11), 1650–1655. doi:10.2307/2446495.

Salazar-Ciudad, Isaac
(2008) Conflicting hypotheses on the nature of mega-evolution en *Evolving Pathways Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*. Ed. Minelli A, Fusco G. Cambridge University Press

Schmidt, M.

(2011) Locomotion and postural behaviour. *Advances in Science and Research*, 5(1), 23–39. doi:10.5194/asr-5-23-2010.

Scott, Gilbert

(2000) *Developmental Biology*. Sinauer Associates. Oxford University Press.

Silva, Artur; O'Brien, Stephen J.; Pecon-Slattery, Jill; Brosius, Jürgen

(2011) A Molecular Phylogeny of Living Primates. *PLoS Genetics*, 7(3), e1001342–. doi:10.1371/journal.pgen.1001342.

Steele, S.A., Yunker, L.K., and Zebrowski, R.M.

(1994) Effects of stair-stepping exercise direction and cadence on EMG activity of selected lower extremity muscle groups, *J. Orthop. Sports Phys. Ther.*, **19**:173-180.

Stern, J. T.

(1972) Anatomical and functional specializations of the human gluteus maximus. *American Journal of Physical Anthropology*, 36(3), 315–339. doi:10.1002/ajpa.1330360303.

Susman, R. L., y Stern, J. T.

(1982) Functional Morphology of Homo habilis. *Science*, 217(4563), 931–934. doi:10.1126/science.217.4563.931.

Stern Jr., J. T. y Susman, R. L.

(1981) Electromyography of the Gluteal Muscles in Hileobates, Pongo, and Pan: Implications for the Evolution of Hominid Bipedality. *American Journal of Physical Anthropology*, 55:153-166.

(1983) The locomotor anatomy of Australopithecus afarensis. *American Journal of Physical Anthropology*, 60(3), 279–317. doi:10.1002/ajpa.1330600302.

Taylor, Hugh S.

(2000) The Role of HOX Genes in the Development and Function of the Female Reproductive Tract. *Seminars in Reproductive Medicine*, 18(1), 081–090. doi:10.1055/s-2000-13478.

Telford, M. y Budd, G.

(2021) The place of phylogeny and cladistics in Evo-Devo research. <http://www.ijdb.ehu.es/web/paper.php?doi=14756323>. Consulta: 3 de agosto de 2021.

Tichy, M., y Grim, M.

(1985) Morphogenesis of the human gluteus maximus muscle arising from two muscle primordia. *Anatomy and Embryology*, 173(2), 275–277. doi:10.1007/bf00316309.

Tuttle, R. H.

(1975). *Primate Functional Morphology and Evolution*. Gene Expression Regulation. University of Leeds. doi:10.1515/9783110803808.

<https://www2.le.ac.uk/projects/vgec/highereducation/topics/geneexpression-regulation>. Consultado el 18 de septiembre de 2020.

Ward, C. V.

(2002) Interpreting the posture and locomotion of Australopithecus afarensis: Where do we stand? *American Journal of Physical Anthropology* 119(S35), 185–215. doi:10.1002/ajpa.10185.

Wheeler, P. E.

(1991) The thermoregulatory advantages of hominid bipedalism in open equatorial environments: the contribution of increased convective heat loss and cutaneous evaporative cooling. *Journal of Human Evolution*, 21(2), 107–115. doi:10.1016/0047-2484(91)90002-d.

White T.D., Lovejoy C.O., Asfaw B, Carlson J.P., Suwa G.

(2015) Neither chimpanzee nor human, *Ardipithecus* reveals the surprising ancestry of both. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2015;112 (16):4877-4884. doi:10.1073/pnas.1403659111.

Valentin, S., y Licka, T. F.

(2015) Comparative need for spinal stabilisation between quadrupedal and bipedal locomotion. *Comparative Exercise Physiology*, 11(2), 95–105. doi:10.3920/cep150008.

Vakos, J. P., Nitz, A. J., Threlkeld, A. J., Shapiro, R., y Horn, T.

(1994) Electromyographic Activity of Selected Trunk and Hip Muscles During a Squat Lift. *Spine*, 19(Supplement), 687–695. doi:10.1097/00007632-199403001-00008.

Wiley, E.O

(1981) *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley y Sons. New York

Yáñez Macías Valadez, Bernardo

(2016) El concepto de homología en Evo-Devo y ciencias cognitivas: un enfoque histórico-epistemológico. *Cuicuilco*, 23(65),133-164. ISSN: 1405-7778. Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=35145329007>. Consulta: 22 de marzo de 2022.

Zimmermann, C.L., Cook, T.M., Bravard, M.S., Hanse, M.M., Honomichl, R.T., Karn, S.T., Lammers, M.A.

(1994) *Effects of stair-stepping exercise direction and cadence on EMG activity of selected lower extremity muscle groups*, *J. Orthop. Sports Phys. Ther.*, **19**: 173-180.