

La especie humana: un largo camino para el sistema respiratorio

Joaquim Gea

Servicio de Neumología. Hospital del Mar. Unidad de Investigación en Músculo y Aparato Respiratorio (URMAR). IMIM. Departamento de Ciencias Experimentales y de la Salud (CEXS). Universidad Pompeu Fabra. Barcelona. España.

La evolución ha implicado importantes cambios en los homínidos, sobre todo por el proceso de encefalización y la bipedestación. Algunas modificaciones afectaron a estructuras relacionadas con el aparato respiratorio y cambiaron su comportamiento funcional. Así, los cambios experimentados en las relaciones entre cráneo y columna vertebral, junto con una mejor estructura laríngea (fonación), dieron lugar a una orofaringe blanda y alargada, con parte de la lengua integrada en su pared anterior, lo que facilita el colapso durante el sueño. La caja torácica disminuyó ligeramente su altura, interiorizó las vértebras y pasó además de una forma campaniforme a otra de tipo tonel, más aplanada, lo que dio como resultado una mecánica muscular respiratoria más eficiente para la bipedestación. Los clásicos gradientes ventilatorio y circulatorio pulmonares pasaron de un eje dorsoventral a uno de tipo apicobasal, mientras que los músculos respiratorios apenas modificaron su disposición estructural.

Palabras clave: Homínidos. Vía aérea superior. Tórax. Músculos respiratorios.

En la mayoría de los tratados sobre la evolución de los homínidos se hace especial hincapié en los elementos más diferenciales con otros grandes primates. Así, suelen dedicarse capítulos enteros a la evolución del cráneo, al desarrollo encefálico, a la capacidad prensil de las manos, a los cambios en la dentición y a las modificaciones que la bipedestación supuso para el sistema esquelético. Sin embargo, la posición erguida implicó también un importante reto para el sistema respiratorio. En esta revisión pretendemos aproximarnos a este desafío y a la respuesta que le dio la evolución; respuesta llena de elementos originales, únicos en el mundo animal, aunque hoy día la zanjemos con la expresión “fisiología respiratoria humana”, es decir, funcionamiento normal del sistema respiratorio en nuestra especie (el *Homo sapiens*). Y ciertamente es “normal”, por ser la

The Evolution of the Human Species: A Long Journey for the Respiratory System

Evolution has involved important changes in hominids, particularly in relation to the process of encephalization and the transition to bipedalism. Some of these changes involved structures related to the respiratory system and altered its functional behavior. Changes affecting the relationship between the skull and the spinal column, together with an improved laryngeal structure (allowing vocalization), resulted in a soft and elongated oropharynx, with part of the tongue integrated into its anterior wall, and thus in an increased tendency towards upper airway collapse during sleep. Vertebral bodies moved inwards into the thorax, which became slightly shorter and went from a bell-shaped appearance to that of a flatter barrel-shaped one. This resulted in respiratory muscle mechanics that were more efficient for upright posture. The pulmonary ventilation and perfusion gradients moved from a dorsoventral to a craniocaudal axis, while the structural organization of the respiratory muscles underwent only minor changes.

Key words: Hominids. Upper airways. Thorax. Respiratory muscles.

que compartimos la amplia mayoría de los humanos. Sin embargo, es extraordinaria desde un punto de vista filogenético. El conocimiento clásico de la evolución de los homínidos se ha basado tanto en la comparación con los grandes simios actuales (chimpancé, bonobo, gorila y orangután) como en los hallazgos paleontológicos de las diferentes especies del género *Homo* y los géneros *Paranthropus* y *Australopithecus*, entre otros. El análisis de estos restos se ha realizado clásicamente desde una óptica anatómica, con deducciones más o menos especulativas sobre su eventual fisiología. No obstante, en los últimos años el análisis genético está aportando importantes avances en nuestra comprensión del camino que ha llevado a la anatomía y fisiología actuales del ser humano¹.

Los humanos actuales pertenecemos a la especie *Homo sapiens*, desarrollada a partir de una población relativamente pequeña de individuos (se calcula que unos 3.000, aproximadamente). Esta especie, que ya era similar fenotípicamente a los humanos actuales hace 250.000 años, salió del continente africano hace unos 50.000 años y llegó a Europa unos pocos miles de años

Correspondencia: Dr. J. Gea.
Servicio de Neumología. Hospital del Mar.
Pg. Marítim, 27. 08003 Barcelona. España.
Correo electrónico: jgea@imim.es

Recibido: 15-6-2007; aceptado para su publicación: 3-7-2007.

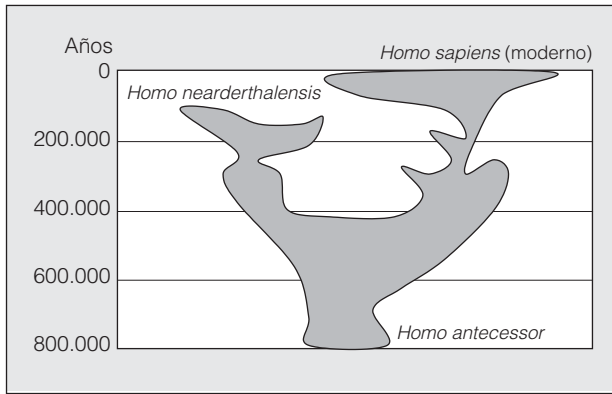


Fig. 1. Evolución de los homínidos más recientes en nuestro continente. Puede verse la coexistencia de *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*.

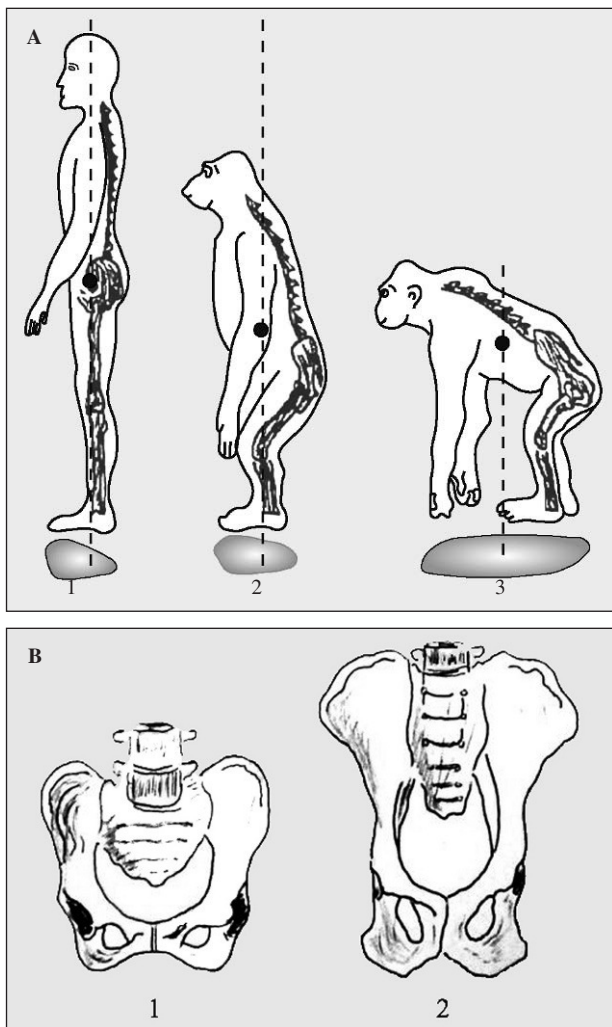


Fig. 2. A: bipedestación en el ser humano (1) y en el chimpancé (2). En 3 se muestra la posición más frecuente de este último, con 4 puntos de apoyo. Pueden observarse los centros de gravedad y sus proyecciones sobre la base de sustentación. En 1 y 3 la situación es adecuada anatómicamente. En 2, en cambio, la situación es inestable, pudiendo mantenerse la bipedestación, y sobre todo la deambulación erecta, a costa de un gran trabajo muscular. B: representación de la pelvis correspondiente a un ser humano actual (1) y a un chimpancé adulto (2).

después². Allí encontró a un pariente cercano, el *Homo neanderthalensis*, que había evolucionado en las condiciones sumamente adversas de la última glaciación, a partir de su llegada al continente 300.000 años atrás. Ambas especies del género *Homo* coexistieron y/o competieron en nuestra geografía durante un largo período (unos 15.000 años)³ (fig. 1), aunque no está del todo claro si intercambiaron material genético^{4,5}. Algunos trabajos recientes indican que pudo ser así, si bien la contribución porcentual a nuestro genoma sería escasa. Sin embargo, la posible importancia cualitativa de dicho intercambio puede ser mayor, ya que podría haber facilitado el desarrollo de nuestro cerebro⁶. Por otra parte, entre ambas especies de homínidos hubo también un intercambio y enriquecimiento cultural, como evidencian diversos hallazgos paleontológicos⁷.

Revisemos brevemente las eventuales causas del paso a la posición erguida y sus consecuencias más importantes en nuestra anatomía y fisiología. Es cierto que algunos grandes monos pueden también caminar erguidos, pero esto es a cambio de un gran gasto energético, ya que no son “bípedos anatómicos”, sino “posturales”; es decir, su pelvis y sus extremidades inferiores no están concebidas para caminar^{8,9} (fig. 2). Como consecuencia, su centro de gravedad no se halla en una línea perpendicular que partiendo de la pelvis llega al suelo, sino algo más adelante, lo que dificulta mantener la posición erguida. La bipedestación supuso importantes ventajas competitivas para los homínidos. Por un lado, comportó una mejor percepción del mundo circundante; es decir, permitió detectar a mayor distancia los peligros que acechaban en el entorno y mejoró la detección de las oportunidades de alimentarse. Además, tuvo como consecuencia importante la liberación de las extremidades superiores de la servidumbre de la deambulación⁹. Eso facilitó la manipulación progresiva de instrumentos, lo que en primera instancia permitió una mejor defensa y el aumento de las posibilidades nutricionales, y en último término, el desarrollo de la cultura.

Paralelamente a estos cambios tan importantes para el desarrollo posterior de nuestra especie, se produjeron otros que facilitaron el aprovechamiento óptimo de la posición erecta. Por ejemplo, el cráneo sufrió una serie de modificaciones muy importantes. Una de ellas resulta especialmente útil en paleontología, ya que permite incluir a un primate dentro la especie *Homo*: es la que experimentó la situación del orificio que une la base del cráneo con la columna vertebral (foramen magnum). Este foramen se halla en situación posterior en los animales cuadrúpedos, mientras que se ha desplazado a una localización inferior en los bípedos¹⁰ (fig. 3A). La especial disposición del punto de conjunción entre cráneo y columna vertebral permite mantener la cabeza erguida sin dificultad, lo que facilita la visión amplia del entorno, capacidad que sin duda resultó extremadamente útil a nuestros antepasados. Hay que recordar que se cree que el bipedismo se produjo en circunstancias de relativa desarboreización de lo que habían sido extensas zonas boscosas hacia un paisaje de sabana. Esta desarboreización de la parte más oriental del continente africano probablemente tuvo lugar por la aparición de la fa-

Ila del Rift (hace ahora unos 18.000.000 años)¹¹, que modificó las circunstancias climáticas al este de ese gran accidente orográfico, dificultando la llegada de lluvias, y dividió la población de los grandes primates en aquellos cuyo entorno continuó siendo de grandes bosques tropicales (África Occidental), y aquellos cuyo medio se tornó progresivamente árido, con mayor distancia entre los protectores elementos arbóreos (África Oriental). En ese contexto de sabana, la atalaya que supuso la bipedestación (hace unos 7.000.000 años) resultó sin duda muy útil para vislumbrar a los predadores. Por otra parte, junto al desplazamiento del punto de conjunción entre columna vertebral y cráneo, se produjeron cambios importantes en este último. En los primates el tamaño craneal es proporcional al de todo el cuerpo. Sin embargo, los homínidos constituyen una clara excepción a esta regla, pues tienen que albergar un cerebro proporcionalmente mucho mayor. Además, determi-

nadas zonas (como las asociativas parietales) han aumentado su tamaño relativo¹². Es decir, en el interior del cráneo se produjo progresivamente el proceso denominado de encefalización¹²⁻¹⁴: la proporción del peso encefálico fue aumentando respecto del peso corporal total (fig. 3B). Se cree que el aumento de la ingestión de carne¹⁵, como consecuencia de las mejoras anatómicas, y el tiempo libre excedente (impensable en un herbívoro) fueron esenciales en este proceso. En realidad se sabe que el tamaño del tubo digestivo y el cerebro suele ser inversamente proporcional en las diferentes especies de mamíferos¹⁵, pero esto implica que el aporte energético ha de ser muy eficiente para alimentar un cerebro grande¹². Por otra parte, se cree que la introducción de carne en la dieta fue además una ventaja competitiva frente a la especificidad vegetariana, muy dependiente de factores climáticos estacionales.

En paralelo al aumento del tamaño cerebral, se incrementaron la densidad neuronal, que puede llegar a ser de hasta un 50% más en el humano actual respecto a los grandes simios¹⁶, y el número de conexiones¹⁷. Esto no es siempre indicativo de una mayor capacidad, pero indica desde luego mayor complejidad estructural. Lamentablemente no se dispone de muestras de tejido cerebral, muy perecedero, procedentes de los primitivos homínidos. Por otra parte, en el camino evolutivo también se modificaron algunos órganos de los sentidos. En efecto, algo antes, al inicio de la diferenciación entre los primates, la visión se había hecho frontal y, como consecuencia de ello, estereoscópica^{8,12}. Este cambio, que resultó fundamental para la supervivencia en la vida arbórea, al facilitar el cálculo de las distancias, fue pro-

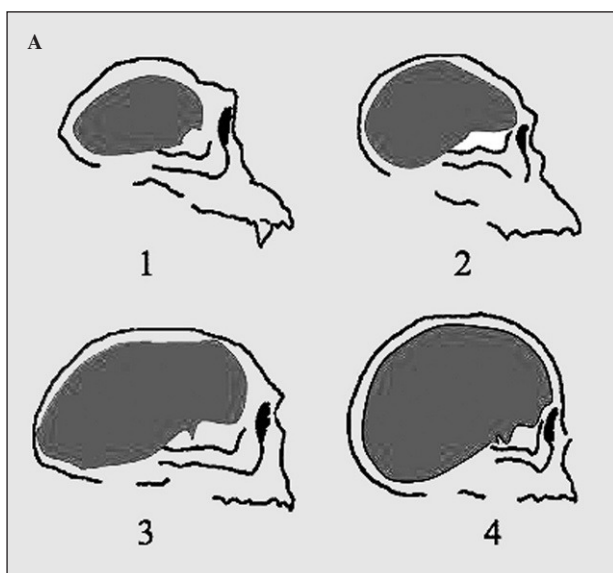
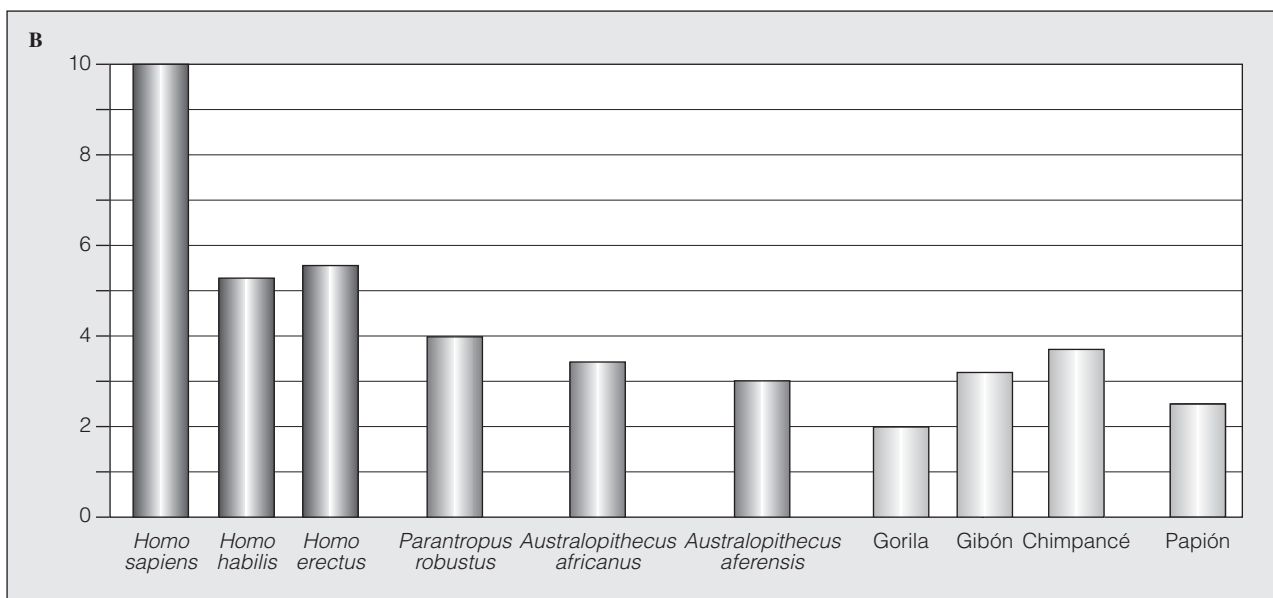


Fig. 3. A: representación esquemática del cráneo y encéfalo de diferentes primates: chimpancé (1), Australopithecus (2), Homo erectus (3) y Homo sapiens actual (4). B: encefalización relativa en diversas especies de simios y homínidos, normalizada en relación con el ser humano actual (para detalles, consúltense el texto y la bibliografía).



bablemente muy importante en la posterior colonización de la sabana y otros ecosistemas por los homínidos. Junto a la posición erecta y la disposición erguida de la cabeza, conllevó un mayor y más perfecto campo de visión. Por tanto, otros sentidos que antes habían sido esenciales para la supervivencia, como el olfato o el oído, perdieron importancia relativa en los homínidos. En la dentición se produjeron también ciertos cambios, derivados de los hábitos alimenticios, aunque en general el patrón de los homínidos es similar al de los grandes simios^{8,18}. Unos y otros poseen 2 generaciones de dientes (deciduales y permanentes), si bien la apariencia es algo distinta, sobre todo respecto de los caninos. Éstos destacan por su tamaño en los grandes simios, sobre todo en los gorilas machos. Los *Australopithecus*, a su vez, mostraban también unos caninos algo mayores que los nuestros y los de otras especies del género *Homo*. Los arcos dentales, condicionados por la anchura del cráneo, la longitud de la mandíbula, los tejidos blandos circundantes y el tamaño y la inclinación dentales son algo diferentes entre las distintas especies. Por ejemplo, la arcada mandibular de los humanos actuales y los homínidos fósiles tiene en general forma parabólica o redondeada, mientras que alguna especie de *Australopithecus* muestra una forma de V y los grandes simios actuales presentan una forma en U¹⁹. La arcada dental superior, importante desde el punto de vista ventilatorio por sus relaciones con el paladar, es también más ancha en el género *Homo* que en *Australopithecus* o en grandes simios¹⁹. Un tema igualmente interesante desde la óptica respiratoria es el relativo prognatismo de algunas especies como los diferentes *Australopithecus*, el *H. neanderthalensis* y el *H. antecessor*²⁰. Sin embargo, la ausencia de mentón no siempre implica la disminución efectiva del espacio bucal y el conflicto entre sus diversos componentes.

Si seguimos con el sistema esquelético, llegamos a otras 2 estructuras que se modificaron sustancialmente para permitir la bipedestación: las 2 cinturas. En el caso de la cintura escapular, las modificaciones vinieron dadas por la "libertad" que adquirieron las extremidades superiores. Como ya se ha dicho, éstas dejaron de tener una función de apoyo a la deambulación y, junto al desarrollo de los distintos elementos de la mano⁹, permitieron el uso de útiles²¹; función esta última que, según se cree, se halló en íntima conexión con el desarrollo de funciones superiores como la abstracción o la planificación. En la cintura pelviana los cambios tuvieron a su vez repercusiones funcionales y estructurales, ya que la nueva disposición de las líneas de fuerza requería una pelvis menos robusta y un canal óseo de parto menos amplio y directo²². Esta característica, ya presente en los *Australopithecus*⁸, coexistió con un mayor desarrollo craneal, lo que dificultó algo el nacimiento y condicionó además que parte de dicho desarrollo debiera proseguir en la infancia^{8,12}. Afortunadamente, las circunstancias sociales de los homínidos permitieron una buena tutela de los niños en ese período, contribuyendo además a su aprendizaje. Por tanto, los humanos, desde nuestro primer acto vital, que es el nacimiento, nos hallamos condicionados por la posición bípeda.

¿Cómo condicionó la bipedestación la disposición actual de las vías aéreas, la caja torácica y sus diversos elementos? Respecto de las vías aéreas superiores, y por tanto de una parte importante de nuestro espacio muerto anatómico, hay que destacar que resultan muy variables en las diferentes especies. Así, un cisne o una jirafa presentan un importante volumen de aire que no participará en el intercambio de gases²³. En el caso de los grandes primates actuales y nuestros antepasados lejanos, las diferencias con el *H. sapiens* son menores pero interesantes desde una óptica neumológica y de la fisiología respiratoria.

Las vías aéreas superiores son una de las partes que han sufrido transformaciones más importantes en el pasado. La información de que disponemos es fragmentaria, aunque se ha podido elaborar a partir de hallazgos ocasionales de huesos asociados a la faringe, laringe y lengua. En los grandes primates actuales la faringe se halla íntimamente unida a los huesos del cráneo, mientras que en los humanos modernos sólo contacta en una pequeña porción²⁴. Esto, junto con la distinta configuración en la parte inferior del cráneo, hace que nuestra nasofaringe sea más amplia y alta²⁵. Mientras que los homínidos más primitivos, como el *Australopithecus*, parece que tuvieron una nasofaringe similar a la de los grandes monos actuales²⁵, los primitivos miembros del género *Homo* eran ya muy similares a los actuales⁸.

Por lo que se refiere a la laringe, en chimpancés, gorilas y orangutanes se halla situada algo más alta (cerca de la base de la lengua) y angulada hacia atrás que en el ser humano moderno, lo que les dificulta enormemente la vocalización. Además, los humanos podemos cerrar por completo la entrada a la laringe, lo que nos permite una gran fuerza expulsiva con la tos; indudable ventaja adaptativa si tenemos en cuenta que ese esfuerzo expulsivo lo realizamos contra la gravedad. Por su parte, la epiglotis desempeña un importante papel protector de las aspiraciones en los grandes monos actuales, mientras que ese papel es relativamente irrelevante en los humanos modernos. Respecto de nuestros ancestros homínidos, algunos autores opinan que la configuración de sus vías aéreas, con una faringe pequeña, les obligaba a una respiración predominantemente nasal²⁶, que a su vez debió de limitar su capacidad fonadora²⁷. Sin embargo, otros autores creen que algunos de estos homínidos primitivos, como los neandertales, poseían una faringe aún mayor que la de los humanos actuales, con una cavidad bucal similar, por lo que deducen que su capacidad verbal no debió de ser muy diferente de la nuestra. Un tema interesante e inexplorado es qué consecuencias tuvo la especial configuración de las vías aéreas en los primeros homínidos sobre sus enfermedades respiratorias, en concreto, en las entidades con trastornos de la ventilación asociados al sueño. Los grandes monos actuales roncan²⁸, pero parece que no presentan un número significativo de apneas durante el sueño²⁹. Sin embargo, como se ha visto, los humanos adultos poseemos una laringe mucho más baja que ellos, lo que facilita la fonación pero hace más fácil el colapso durante el sueño, al implicar el desarrollo de una orofaringe blanda. Además, la lengua de algunos homínidos

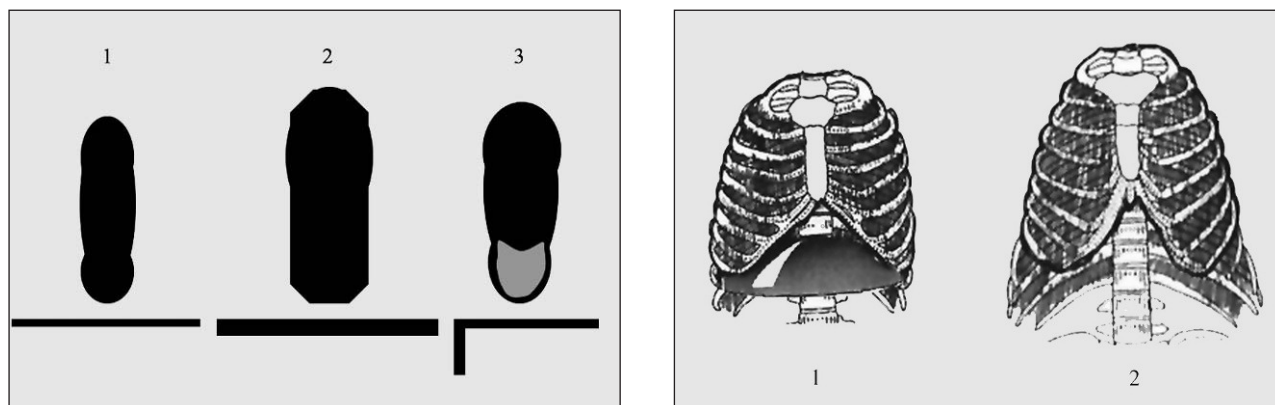


Fig. 4. A: representación esquemática de la lengua. En la parte superior se muestra su proyección plana: en los grandes simios actuales (1); en el hombre de Neandertal (2) y en el *Homo sapiens* actual (3; en gris la porción vertical que forma parte de la pared anterior de la orofaringe). La lengua del *Homo erectus* (no representada) era similar a la del ser humano actual. En la parte inferior se muestra la visión lateral de la disposición topográfica de la lengua respecto a la cavidad bucal y orofaringe: completamente bucal en 1 y 2, y parcialmente orofaríngea en los humanos actuales (3). B: representación del tórax correspondiente a un ser humano (1), con los diferentes músculos intercostales externos, paraesternales y diafragma, y a un chimpancé adulto (2), con tórax campaniforme.

(como nosotros) posee unas características y ubicación poco favorables para mantener libre la vía aérea en decúbito, ya que es relativamente ancha pero igual de larga que en los grandes monos, y nuestro espacio bucal libre es algo menor por los cambios en la conformación del cráneo y la cara²⁹. Como consecuencia, parte de nuestra lengua se halla parcialmente en posición faríngea (fig. 4A). Lamentablemente, para salvar estas dificultades no hemos desarrollado una musculatura específica en la vía aérea superior de nuestra especie, aunque algunos autores han postulado que alguno de nuestros antepasados más robustos pudo poseerla. Podemos conjeturar la presión selectiva que una exagerada facilidad al colapso de la vía aérea superior durante el sueño tuvo sobre nuestros antepasados lejanos, ya que supondría una desventaja para sobrevivir en la sabana “en la mañana siguiente”. Ése es un secreto de nuestra propia historia.

Si seguimos descendiendo en las vías aéreas superiores, nos encontramos con la tráquea y los grandes bronquios. Éstos no son especialmente diferentes entre los grandes monos actuales y los seres humanos^{30,31}. Respecto a otros homínidos no se conservan restos, pero todo indica que la distribución y la morfología debieron de ser parecidas a las nuestras, con pequeñas diferencias derivadas del tamaño.

El pulmón de los vertebrados es en realidad un divertículo del tubo digestivo²³, que posee una gran complejidad estructural. En los mamíferos, dicha complejidad implica la presencia de un árbol aéreo con múltiples ramificaciones, que terminan en millones de alvéolos²³. Allí se produce el intercambio pulmonar de gases entre las fases gaseosa (alveolar) y líquida (capilar). Es importante que la ventilación y la perfusión se hallen en buen equilibrio para que dicho intercambio tenga lugar adecuadamente, y que no haya limitación al paso de los gases a través de la interfase alveolocapilar³². Un punto interesante desde la óptica de la anatomía y fisiología comparadas es que los mamíferos más pequeños poseen una capacidad de intercambio de gases superior a la de los más grandes debido a su mayor superficie propor-

cional de interfase alveolocapilar²³. Sin embargo, debemos recordar que muchos de los conocimientos que aceptamos sobre la mecánica respiratoria y la distribución del aire ventilado y la circulación pulmonar se han obtenido mediante estudios en especies animales que naturalmente no son bípedas. Esto hace pensar que algunos de los principios que habitualmente manejamos no puedan extrapolarse del todo a los seres humanos. Debe recordarse además que la edad es también importante, ya que en los grandes primates y en los seres humanos el número de alvéolos sigue aumentando tras el nacimiento y alcanza su máximo en la edad infantil³³. Por otra parte, con el envejecimiento se producen unos cambios en el parénquima pulmonar que remedan ligeramente a los que se observan en el enfisema. Lamentablemente, al tratarse de tejido blando, no poseemos información sobre cómo era el pulmón en las otras especies del género *Homo*. Sin embargo, dado que el de los grandes simios actuales es muy similar estructuralmente al nuestro, cabe deducir que no fue muy diferente del que muestra el *H. sapiens*. Otra cuestión es la distribución de ventilación y perfusión en el pulmón, ya que ambas toman un gradiente vertical dependiente de la gravedad y las presiones respiratorias³². En el caso de la perfusión, el gradiente depende sobre todo de la fuerza de la gravedad, aunque pueden modificarlo localmente factores como la presión intraalveolar (que de ser muy elevada puede colapsar los vasos, continua o intermitentemente) o las resistencias vasculares locales. En el caso de la ventilación, las diferencias regionales de la presión pleural motivan mayores cambios de volumen en los alvéolos inferiores, que reciben por tanto más volumen de gas. En el ser humano la posición erecta ha conllevado un gradiente ventilatorio y circulatorio entre ápex y base, mientras que en los restantes mamíferos este gradiente es fundamentalmente dorsoventral^{34,35}. Es probable que los grandes simios presenten una situación intermedia, aunque faltan estudios al respecto.

La caja torácica también se modificó con la bipedestación. Los humanos actuales tenemos 7 vértebras cervicales, 12 torácicas, 5 lumbares, 5 sacras y 4 coccígeas.

Si comparamos esta distribución con la de los grandes monos actuales, veremos que el número de vértebras cervicales es equivalente, pero gorilas y chimpancés poseen más vértebras dorsales³⁶. Esto significa que tienen una mayor proporción de vértebras en el tórax, y cabe recordar que las vértebras dorsales tienen unas facetas para las costillas, lo que condicionará una costilla suplementaria y una caja torácica proporcionalmente más larga en los grandes simios que en los humanos. Sin embargo, el número de costillas “verdaderas” (las que se conectan al esternón por sus propios cartílagos condrocostales) y “flotantes” (articuladas sólo en una faceta de las vértebras y sin contacto anterior) es similar en humanos y grandes simios actuales. Ambos poseen además una “falsa costilla” (conectada al esternón a través de los cartílagos de las superiores) suplementaria. Sin embargo, los humanos actuales poseemos la llamada costilla cervical^{37,38}, por lo que algunos autores han conjeturado que podría tratarse en realidad de una modificación de la primera dorsal⁸, secundaria al nuevo uso de las extremidades superiores (de nuevo, la bipedestación). Esta característica, que los humanos compartimos con *Australopithecus* y *H. neanderthalensis*, haría coincidir el resto de la numeración costal con la de los simios. Por otra parte, los *Australopithecus* muestran unas vértebras torácicas y costillas muy robustas, lo que, junto a una musculatura torácica poderosa, debió de ser muy útil para trepar a los árboles o realizar trabajos pesados³⁹. Estas características continuaban relativamente presentes en los más próximos neandertales⁴⁰, aunque sus vértebras dorsales ya eran más parecidas a las nuestras. Un aspecto también interesante desde el punto de vista evolutivo es que la columna vertebral de los grandes primates, incluido el género *Homo*, se ha “introducido” en la caja torácica (lo que, al adelantar el centro de gravedad, supone importantes ventajas en cuanto a la bipedestación), mientras que en los restantes mamíferos se halla “fuera” del tórax⁸. El último elemento de la caja torácica ósea, el esternón, que la cierra por delante, es más ancho en humanos y grandes monos que en otros simios más alejados filogenéticamente.

Vistas en su conjunto, las cajas torácicas de los humanos actuales y grandes monos son similares, con un diámetro transversal amplio, que contrasta con el ventrodorsal, más pequeño. Esto les confiere una sección “aplanada” en sentido anteroposterior. El resto de los primates, por el contrario, tiene una caja torácica alargada anteroposteriormente, lo que supone una mecánica respiratoria con elementos específicos³⁶. Este punto se minusvalora con frecuencia cuando se diseñan modelos animales de enfermedades respiratorias en primates clásicos de laboratorio, como el babuino o el mono araña. Es interesante señalar que las diferentes formas del tórax se desarrollan tras el nacimiento, ya que los fetos humanos y de los restantes primates muestran similares diámetros anteroposterior y transversal. Sin embargo, a pesar de las similitudes en la configuración de su área de sección, la caja torácica difiere entre humanos y grandes simios. Los primeros poseemos una caja con aspecto característico “en tonel”, mientras que la de los

segundos se asemeja más a una campana o un embudo invertido (fig. 4B)^{36,41,42}. Esto implicará una diferente configuración en los componentes musculares de la caja, sobre todo en los últimos músculos intercostales y en el propio diafragma.

Por lo que se refiere a los primeros homínidos, disponemos afortunadamente de restos tanto costales como vertebrales que permiten una aproximación a lo que fue su tórax y, por tanto, algunos de sus elementos ventilatorios. Los restos de *Australopithecus* parecen indicar que estos homínidos tenían una sección redondeada del tórax, diferente del nuestro y más parecido al de algunas especies de monos actuales⁴¹. Es más, el aspecto general de la caja era de tipo campaniforme, característico de los actuales chimpancés. Sin embargo, su primera costilla era similar a la de los humanos actuales, lo que se interpreta como una consecuencia de un tórax erecto⁴³ y el patrón de “liberación” de las extremidades superiores³⁸. Una especie más moderna, el hombre de Neandertal, poseía una caja extremadamente robusta, con vértebras y costillas mucho más macizas que las nuestras, aunque con una curvatura menor en estas últimas. El resultado era un tórax mayor y con gran potencial mecánico.

Los músculos respiratorios, y en concreto los inspiratorios, generan con su contracción una mayor negatividad en la presión del espacio pleural. Como es sabido, esta mayor negatividad se transmite al espacio alveolar y provoca la entrada de aire en los pulmones. Resulta evidente que la disposición del diafragma, principal músculo respiratorio, es absolutamente diferente entre los bípedos y los cuadrúpedos. En realidad, hay posiciones que podríamos calificar de intermedias, al menos desde una óptica ventilatoria y cardiovascular. En estas posiciones, presentes, por ejemplo, en los grandes monos actuales, la caja torácica y el tronco en general se hallan en posición medio reclinada. Por tanto, el paso desde una situación paralela a la fuerza de la gravedad hasta otra disposición “perpendicular” a ésta ha sido probablemente progresivo. También es interesante señalar que nosotros mismos “volvemos” a la posición “paralela” cuando descansamos. Hemos visto que la caja torácica ósea experimentó cambios en su forma y que estas modificaciones conllevaron probablemente cambios musculares. En los humanos actuales el diafragma tiene un origen aproximadamente circular, que parte de la base del tórax óseo y termina en una región tendinosa central. Su forma recuerda una cúpula bilobulada (con 2 puntos acimutales), que al contraerse se aplanan y desciende. En el chimpancé, aunque la forma es similar, la porción muscular es más amplia y el tendón central, más reducido^{8,44}. Lo contrario ocurre con el gorila, que tiene un gran tendón central y una parte muscular relativamente pequeña⁴⁵. Esto probablemente tenga repercusiones funcionales en las presiones máximas que unos y otros sean capaces de generar, aunque desconocemos estudios al respecto. En cuanto a los primeros homínidos, contamos con pocos datos, ya que, como se ha mencionado, los elementos musculares no se conservan. Sin embargo, las improntas en los huesos indican que esos elementos eran poderosos (sobre todo en los nean-

dertales)⁸, y probablemente esos humanos eran capaces de generar presiones muy superiores a las nuestras. Respecto a la forma global del diafragma, es posible conjeturar que fuera parecido al nuestro, dadas las similitudes observadas para este músculo entre nosotros y los grandes primates actuales.

Además del diafragma, disponemos de una serie de músculos que lo auxilian en su función ventilatoria. Son los llamados músculos accesorios de la respiración. Entre ellos se encuentran, los escalenos, intercostales y esternocleidomastoideo⁴⁶. Naturalmente, muchos otros músculos, como el gran dorsal (latísimus dorsi), pectorales, serratio e incluso deltoides y bíceps, pueden intervenir en la respiración cuando ésta se realiza bajo cargas^{47,48}. La actividad de los músculos intercostales se ha estudiado fundamentalmente en modelos caninos^{49,50} o de monos de laboratorio⁵¹. De ellos hemos deducido, por ejemplo, que los intercostales superiores presentan una mayor actividad inspiratoria que los inferiores. Sin embargo, es probable que algunos de nuestros conocimientos no puedan extrapolarse a los humanos en posición erecta, ni tan sólo a simios con una situación troncular intermedia. Respecto de la forma y función de los músculos intercostales en los primeros homínidos, carecemos obviamente de información, excepto por las improntas en los huesos de inserción. Lamentablemente, las propias costillas se conservan con dificultad y eso limita las observaciones. Sin embargo, como en el caso del diafragma, las impresionantes improntas óseas de los *H. neanderthalensis* hacen pensar en unos músculos torácicos muy desarrollados⁸, con una disposición similar a la de los humanos y grandes simios actuales.

En resumen, el desarrollo de la fonación y el paso a la posición erecta característica de los homínidos supusieron una serie de cambios estructurales y funcionales en diferentes elementos de nuestro sistema respiratorio. Para comprender estos cambios, nos valemos tanto de los hallazgos en otros homínidos ya extintos (paleontología y antropología clásicas, enriquecidas recientemente con los estudios genéticos) como de las similitudes y diferencias con los grandes monos actuales (primatología y anatomía y fisiología comparadas). Esto nos permite afirmar que la posición erecta, la consiguiente liberación de las extremidades superiores y la fonación probablemente condicionaron una caja torácica más eficiente desde el punto de vista mecánico, con unos pulmones adaptados para mantener unas relaciones de ventilación/perfusión adecuadas en la nueva situación. Algunos de los cambios, sin embargo, facilitaron la aparición de efectos negativos como serían las apneas del sueño.

BIBLIOGRAFÍA

- Bertranpetit J, Calafell F. Genome views on human evolution. En: Moya A, Font E, editors. Evolution: from molecules to ecosystems. Oxford: Oxford University Press; 2004. p. 260-71.
- Origen y evolución de la especie humana. En: Historia universal. Libro I. Los orígenes. Madrid: Salvat Editores SA; 2004. p. 130-73.
- Smith FH, Trinkaus E, Pettitt PB, Karavanic I, Paunovic M. Direct radiocarbon dates for Vindija G(1) and Velika Pecina late Pleistocene hominid remains. Proc Natl Acad Sci U S A. 1999;96:1281-6.
- Green RE, Krause J, Ptak SE, Briggs AW, Ronan MT, Simons JF, et al. Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA. Nature. 2006;444:330-6.
- Noonan JP, Coop G, Kudaravalli S, Smith D, Krause J, Alessi J, et al. Sequencing and analysis of Neanderthal genomic DNA. Science. 2006;314:1113-8.
- Evans PD, Mekel-Bovrov N, Vallender EJ, Hudson RR, Lahn BT. Evidence that the adaptive allele of the brain size gene microcephalin introgressed into *Homo sapiens* from an archaic *Homo lineage*. Proc Natl Acad Sci U S A. 2006;103:18178-83.
- Hublin J, Spoor F, Braun M, Zonneveld F, Condemi S. A late Neanderthal associated with upper Paleolithic artefacts. Nature. 1996;381:224-6.
- Aiello L, Dean C. An introduction to human evolutionary anatomy. London: Harcourt Brace & Company, Publishers; 1990.
- Kelly RE. Tripedal knuckle-walking: a proposal for the evolution of human locomotion and handedness. J Theor Biol. 2001;213: 333-58.
- Lieberman DE, McCarthy RC. The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions. J Human Evol. 1999;36:487-517.
- Encyclopaedia Britannica. East African Rift System. Disponible en: <http://www.britannica.com>
- Bermúdez de Castro JM. El chico de la Gran Dolina. En los orígenes de lo humano. Barcelona: Editorial Crítica SL; 2002.
- Holloway RL. Within-species brain-body weight variability: a re-examination of the Danish data and other primate species. Am J Phys Anthropol. 1980;53:109-21.
- Jerison HJ. Evolution of the brain and intelligence. New York: Academic Press; 1973.
- Aiello L, Wheeler P. Brains and guts in human and primate evolution: the expansive organ hypothesis. Curr Anthropol. 1995;36:199-221.
- Le Gros Clark WE. The fossil evidence for human evolution. Chicago: University of Chicago Press; 1964.
- Steele J, Shennan S, editors. The archaeology of human ancestry: power, sex and tradition. London: Routledge; 1996.
- Bermúdez de Castro JM, Rosas A, Carbonell E, Nicolás ME, Rodríguez J, Arsuaga JL. A modern human pattern of dental development in lower Pleistocene hominids from Atapuerca-TD6 (Spain). Proc Natl Acad Sci U S A. 1999;96:4210-3.
- Le Gros Clark WE. "Ape-men" of South Africa. Antiquity. 1950; 24:179-86.
- Carbonell E. Els somnis de l'evolució. National Geographic. Adventure Press. Barcelona: La Magrana SA; 2003.
- Susman RL. Hand function and tool behavior in early hominids. J Human Evol. 1998;35:23-46.
- Rose MD. A hominine hip bone, KNM-ER 3228, from East Lake Turkana, Kenya. Am J Phys Anthropol. 1984;63:371-8.
- Randall D, Burggren W, French K. Intercambio de gases y equilibrio ácido-base. En: Eckert R, editor. Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones. Madrid: McGraw-Hill; 1998. p. 563-622.
- Dean MC. Comparative myology of the hominoid cranial base. II. The muscles of the prevertebral and upper pharyngeal region. Folia Primatol (Basel). 1985;44:40-51.
- Reznik GK. Comparative anatomy, physiology, and function of the upper respiratory tract. Environ Health Perspect. 1990;85:171-6.
- Laitman JT, Heimbuch RC. The basicranium of Plio-Pleistocene hominids as an indicator of their upper respiratory systems. Am J Phys Anthropol. 1982;59:323-43.
- Lieberman P, Crelin ES. On the speech of Neanderthal man. Linguist Inquiry. 1971;2:203-22.
- Garriga R, Franquesa S. El País. 8/11/2004. Disponible en: www.elpais.com
- Barsh LI. The origin of pharyngeal obstruction during sleep. Sleep and Breathing. 1999;3:17-21.
- Nakakuki S. The bronchial tree and lobular division of the gorilla lung. Primates. 1991;32:403-8.
- Nakakuki S. The bronchial tree and lobular division of the chimpanzee lung. Primates. 1992;33:265-72.
- West JB. Fisiología respiratoria. 7.ª ed. Madrid: Editorial Médica Panamericana; 2005.
- Núñez B, Cosío BG. Estructura y desarrollo del pulmón. En: Casán P, García-Río F, Gea J, editores. SEPAR. Fisiología y biología respiratorias. Madrid: Ergón; 2007. p. 13-21.
- Wagner PD, Laravuso RB, Goldzimmer E, Naumann PF, West JB. Distribution of ventilation-perfusion ratios in dogs with normal and abnormal lungs. J Appl Physiol. 1975;38:1099-109.

35. Rollin F, Desmecht D, Verbanck S, Van Muylem A, Lekeux P, Paiva M. Multiple-breath washout and washin experiments in steers. *J Appl Physiol*. 1996;81:957-63.
36. Schultz AH. Vertebral column and thorax. En: Hufer H, Schultz AH, Starck D, editors. *Primatologia, Handbuch der Primatenkunden*, IV. Basel: S. Karger; 1961. p. 5/1-5/66.
37. Tredgold AF. Variations of ribs in the primates, with especial reference to the number of sternal ribs in man. *J Anat Physiol*. 1897;31:288-302.
38. Ohman JC. The first rib of hominoids. *Am J Phys Anthropol*. 1986;70:209-29.
39. Cook DC, Buikstra JE, DeRousseau CJ, Johanson DC. Vertebral pathology in the afar australopithecines. *Am J Phys Anthropol*. 1983;60:83-102.
40. Trinkaus E. Functional aspects of Neandertal pedal remains. *Foot Ankle*. 1983;3:377-90.
41. Schmidt P. A reconstruction of the skeleton of A.L. 288-1 (Hadar) and its consequences. *Folia Primatol (Basel)*. 1983;40:283-306.
42. Beckman DL. Mechanical properties of the primate thorax. *J Med Primatol*. 1973;2:218-22.
43. Stern JT, Susman RL. The locomotor anatomy of Australopithecus afarensis. *Am J Phys Anthropol*. 1983;60:279-317.
44. Gibbs S, Collard M, Wood B. Soft-tissue anatomy of the extant hominids: a review and phylogenetic analysis. *J Anat*. 2002;200:3-49.
45. Steiner PE. Anatomical observations in a Gorilla gorilla. *Am J Phys Anthropol*. 1954;12:145-79.
46. Montserrat JM, Gea J. Enfermedades del diafragma y de los músculos ventilatorios. En: Farreras P, Rozman C, editores. *Medicina interna*. 15.ª ed. Madrid: Elsevier; 2004. p. 853-7.
47. Orozco-Levi M, Gea J, Monells J, Aran X, Aguar C, Broquetas J. Activity of latissimus dorsi muscle during inspiratory threshold loads. *Eur Respir J*. 1995;8:441-5.
48. Orozco-Levi M, Borrat X, Broquetas JM, Gea J. Evidence of deltoid muscle recruitment in COPD patients and the theory of muscle compartments. *Am J Crit Care Med*. 2000;161 Suppl: A519.
49. De Troyer A, Leduc D. Effect of diaphragmatic contraction on the action of the canine parasternal intercostals. *J Appl Physiol*. 2006;101:169-75.
50. Legrand A, De Troyer A. Spatial distribution of external and internal intercostal activity in dogs. *J Physiol*. 1999;518:291-300.
51. Jurgens U, Schriever S. Respiratory muscle activity during vocalization in the squirrel monkey. *Folia Primatol (Basel)*. 1991;56: 121-32.