



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

POSGRADO EN ANTROPOLOGIA

FACULTAD DE FILOSOFIA Y LETRAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES ANTROPOLOGICAS

“Evolución del cerebro. Cómo la diversificación de actividades ha contribuido a la expansión cerebral”

T E S I S

P A R A O B T E N E R E L G R A D O D E

MAESTRIA EN ANTROPOLOGIA

P R E S E N T A :

JEHU ISRAEL LOPEZ JUAREZ



TUTOR: DR. OSCAR PROSPERO GARCIA

MEXICO, D.F.

2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

AGRADECIMIENTOS

Para la realización de esta investigación cada una de las personas que se encuentran a mi alrededor fue partícipe. Por lo que estos agradecimientos van dirigidos a mi familia que siempre ha estado a mi lado en todos momentos; a mis profesores, muchos de ellos mis amigos, que han guiado en el intrincado camino de la producción de conocimiento; mis amigos que con sus experiencias, trabajo y fructíferas conversaciones, me ayudan a ordenar mis pensamientos.

También quiero agradecer a mis compañeros, muchos de ellos mis amigos que forman parte del Laboratorio de Canabinoides de la UNAM, a cargo del Dr. Oscar Próspero García y a mis compañeros, igualmente muchos de ellos amigos del Seminario de Complejidad Humana, dirigido por el Dr. Rafael Pérez-Taylor, ya que primeramente me arrojaron desde el principio de la maestría y en segundo lugar, la interacción y retroalimentación entablada en cada sesión fueron parte medular para la culminación de esta tesis.

Finalmente, quiero realizar un agradecimiento especial a la Coordinación de Estudios de Posgrado de la U.N.A.M., así como al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por los apoyos académicos y económicos que permitieron que ésta tesis llegara satisfactoriamente a su fin.

Para

Danae

Y

Daren

El motor de mi vida

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN

Antecedentes.....	1
Planteamiento del problema.....	36
Pregunta de Investigación.....	37
Hipótesis.....	37
Objetivos.....	38
Marco teórico.....	38
Metodología.....	44

CAPÍTULO I EL LUGAR DEL HOMBRE EN LA NATURALEZA

Introducción.....	45
La vida en grupo.....	58
Ontogenia.....	63
Ontogenia social.....	79
Primer componente del aprendizaje social.....	91
Aprendizajes en relación al entorno.....	97
Imitación y emulación.....	101

CAPÍTULO II MECANISMO DE LA EVOLUCIÓN

Introducción.....	114
Selección estabilizadora.....	118
Darwin y el concepto de especie.....	119
Selección individual.....	119
Adaptaciones complejas.....	121
Bases de la Genética moderna.....	126

ADN.....	137
Mutaciones.....	140
Equilibrio Hardy-Weinberg.....	142
Fuerzas evolutivas que provocan el cambio en las frecuencias génicas.....	147
Deriva génica.....	152
Migración.....	158
Especiación y filogenia.....	162
Concepto biológico de especie.....	163
Concepto ecológico de especie.....	165
Especiación alopátrida.....	167
Especiación parapátrida y simpátrida.....	169
Consideraciones finales.....	171
Adaptación y ambiente.....	176

CAPÍTULO III MEMORIA DE PROCEDIMIENTO

Antecedentes del descubrimiento de la memoria de procedimiento.....	194
Memoria de habilidades.....	198
Habilidades perceptual-motoras.....	199
Habilidades cognitivas.....	200
Modelo de Fitts.....	202
Sustratos cerebrales implicados en la memoria de habilidades.....	203
Vías motoras principales.....	206
Corteza cerebral.....	209
Tálamo.....	215
Ganglios basales	
Estriado.....	217

Conexiones del estriado.....	218
Eferencias del estriado.....	219
Globo pálido.....	220
Aferencias hacia el globo pálido.....	221
Eferencias del globo pálido.....	222
Sustancia negra.....	224
¿Cómo se comunican todas estas regiones para dar lugar a las diferentes habilidades?.....	225

CAPÍTULO IV
EL LARGO CAMINO HACIA LA DIVERSIFICACIÓN DE ACTIVIDADES

Introducción.....	226
África, lugar donde comienza la historia del linaje humano.....	227
La síntesis de Holloway.....	230
Primer cambio reorganizacional (3.5 a 2.0 m.a).....	231
Clima.....	240
Segundo gran cambio reorganizacional del cerebro.....	248
Historia de vida de las diferentes especies de homínidos.....	281
Masa corporal.....	283
Masa cerebral/volumen endocraneal.....	285
LVRH's dentales.....	286
Tiempos de formación de la corona y la raíz.....	286
Tiempo de formación y erupción de los dientes.....	289
Diferencias en el estriado.....	292
CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN.....	296
BIBLIOGRAFÍA.....	304

ANTECEDENTES

En la actualidad, el estudio de la historia evolutiva del hombre anatómicamente moderno, ha sido alimentada por diferentes disciplinas científicas como la Genética, la Arqueología, la Psicología evolutiva, la Primatología, la Paleoantropología, entre otras. Sin embargo, es ésta última la que ha aportado un gran cúmulo de evidencias, además de ser la fuente de las interrogantes sobre el origen del hombre, ya que se encuentran en contacto directo con los contextos en donde se localiza la evidencia material (fósiles, herramientas, etc.) en la cual se apoya. Pero esta historia aún estaría rodeada de bruma si no fuera porque todas las evidencias aportadas por las ciencias antes mencionadas se han ido relacionando para crear un corpus discursivo más completo sobre el tema. Es necesario anotar que el registro fósil es incompleto, aunque el número de evidencias es cada vez mayor; sin embargo, la historia del linaje humano se ha ido construyendo con evidencias limitadas como algunos esqueletos poscraneales, así como moldes endocraneales y otros que no terminan de ofrecer evidencias contundentes. No debemos olvidar que también se cuenta con evidencia material, producida por los mismos individuos que es considerada la única fuente directa que permite reconstruir el comportamiento de los primeros homínidos.

Aunque la producción de investigaciones sobre la historia del linaje humano es basta, ya que los primeros fósiles descubiertos datan del siglo XIX, continúa hasta nuestros días. En la actualidad, es posible encontrarse con explicaciones más elaboradas sobre las maneras en que pudieron haber ocurrido los diferentes cambios anatómicos, morfológicos y comportamentales en los integrantes del linaje humano ya extintos. Sin embargo, estas explicaciones inevitablemente se han nutrido de los primeros datos obtenidos.

Y uno de los órganos que ha recibido atención especial es el cerebro, debido a su papel como centro rector de una gran parte de procesos fisiológicos y comportamentales.

Así, hemos identificado dos tradiciones dentro de las que los investigadores sobre la evolución del cerebro se adscriben. La primera es la que habla de una reorganización del cerebro a lo largo de la historia del linaje humano y la segunda plantea que el cerebro humano siguió a otras modificaciones morfológicas, como el bipedalismo, entre otras, lo que pone al cerebro como un órgano que tuvo que esperar a que otras cambiaran para este hacerlo al final. Por tanto, en estos antecedentes, nos enfocaremos a hablar de estas dos posturas teóricas.

La primera de estas líneas, posiblemente, comienza con la publicación realizada en 1925 por Raymond Dart de la Universidad de Witwatersrand, ubicada en Johannesburgo, Sudáfrica. En esta publicación se da a conocer el descubrimiento de un cráneo fosilizado de mono cercopitecino, el cual fue localizado en Taungs a 80 millas al norte de Kimberley en la línea principal a Rodesia en Bechuanalandia. En la actualidad este sitio pertenece a la república de Sudáfrica. Este fósil fue donado a la universidad antes mencionada, a finales de 1924 por el Sr. E. G. Izod, propietario de Rand Mines Limited.

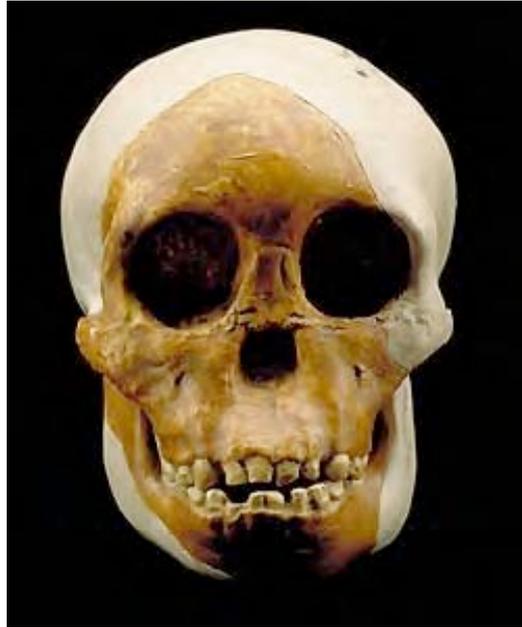


Figura 1.1- Vista frontal del niño de Taung, de la especie *Australopithecus africanus* procedente de Sudáfrica. (<http://humanorigins.si.edu/index.htm>)

En el artículo aparecen datos sobre mediciones tomadas a este fósil, evaluación de la edad aproximada del individuo por medio del brote dental y observaciones de algunas impresiones del endocráneo conservadas en el mismo fósil. Las conclusiones arrojan que este espécimen muestra rasgos más humanos que los que cualquier otro primate vivo, por lo que Dart se atreve a proponer el descubrimiento de una nueva especie que bautiza con el nombre de *Australopithecus africanus*. (Figura 1.1)

La edad al momento del deceso que se le asigna al fósil no es exacta, pero se piensa que se trata de un individuo juvenil, ya que sólo habían hecho erupción los primeros molares permanentes en el maxilar y la mandíbula en ambos lados de la cara, lo que coincide con la erupción de estas mismas piezas en un individuo subadulto de ocho años (Figura 1.2 y 1.3).



Figura 1.2.- Maxilar del niño de Taung, el cual presenta la aparición de los primeros molares permanentes (<http://humanorigins.si.edu/index.htm>).



Figura 1.3.- Mandíbula del niño de Taung que muestra la erupción de los primeros molares (<http://humanorigins.si.edu/index.htm>).

Al endocráneo, se encuentra unida la mayor parte de la cara del fósil comprende al hemisferio derecho del cerebro, la porción cerebelar del mismo lado y la porción anterior del hemisferio izquierdo del cerebro. Las impresiones en el mismo muestran la posición del surco paralelo como en otros antropoides, pero en el caso del surco

lunar, éste fue empujado hacia el polo occipital, en la protuberancia de las áreas de asociación parieto-tempo-occipital (Figura 1.4).

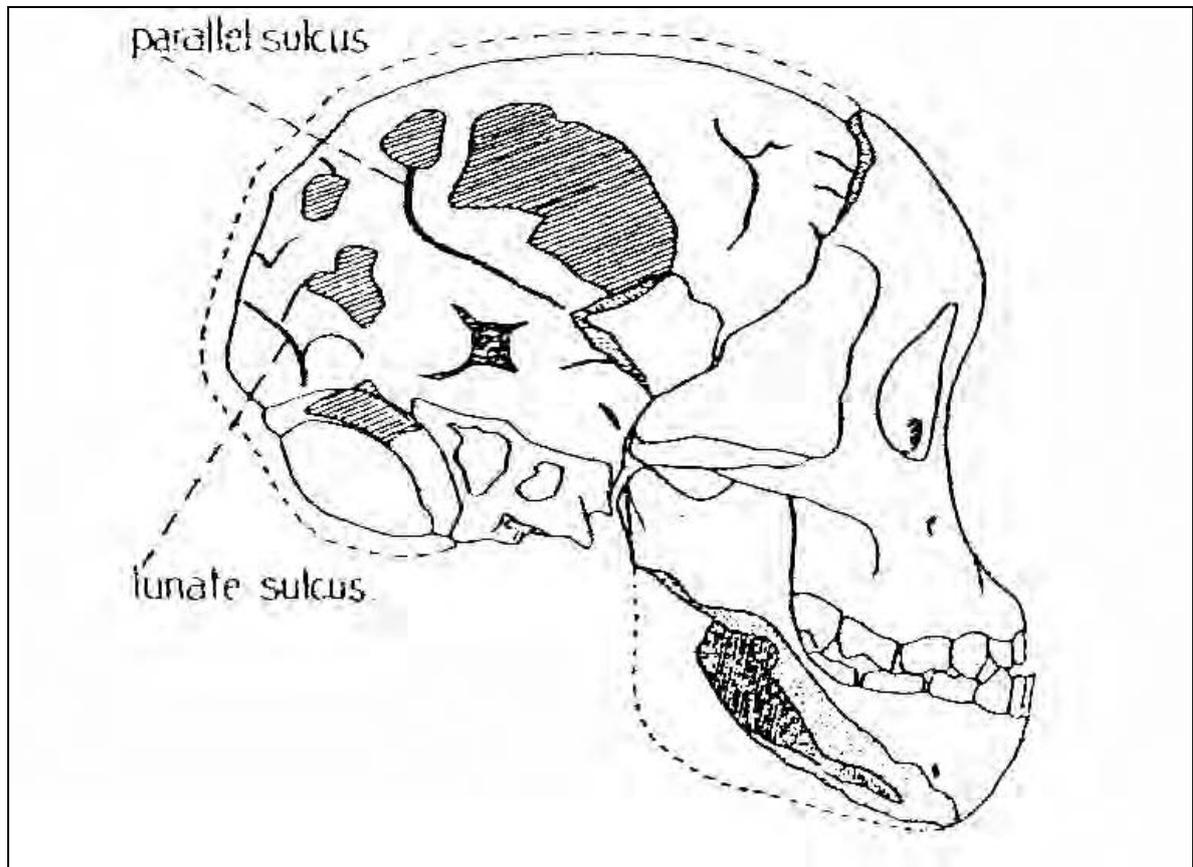


Figura 1.4.- Por medio de este trazo diptográfico realizado sobre el fósil del niño de Taung, se muestra la impresión dejada por el endocráneo y se observa la posición del surco lunar, el cual se encuentra en una posición más parecida a la que se observa en el humano moderno (Dart, 1925).

En cuanto a la cavidad craneal de este fósil, Dart piensa que no puede medir más de 114 mm, la cual es mayor en 3 mm que la de un chimpancé adulto y 14 mm menor que el molde endocraneal de un gorila. Por tanto, si el cerebro de un adulto del grupo hubiera sido mayor que el del individuo que representa el fósil aquí expuesto, entonces, el cerebro de los individuos que conformaron esta especie era distintivo en tipo, además de ser un instrumento de gran inteligencia con una importancia mayor que en los antropoides actuales. Las evidencias que permitieron hacer estas

afirmaciones se basan en comparaciones de este fósil con datos obtenidos de observaciones en antropoides actuales. Por tanto, el tamaño de la porción que va del cerebro al cerebelo de este fósil es más grande que en los gorilas.

Una de las características generales de cerebros de antropoides vivos es la presencia de un aplanamiento pre y post-Rolandico, el cual no está presente en este fósil, sin embargo, sí es notorio un redondeado y bien desarrollado contorno, lo cual propone Dart, nos habla de un desarrollo simétrico y balanceado de memoria de asociación y actividad inteligente.

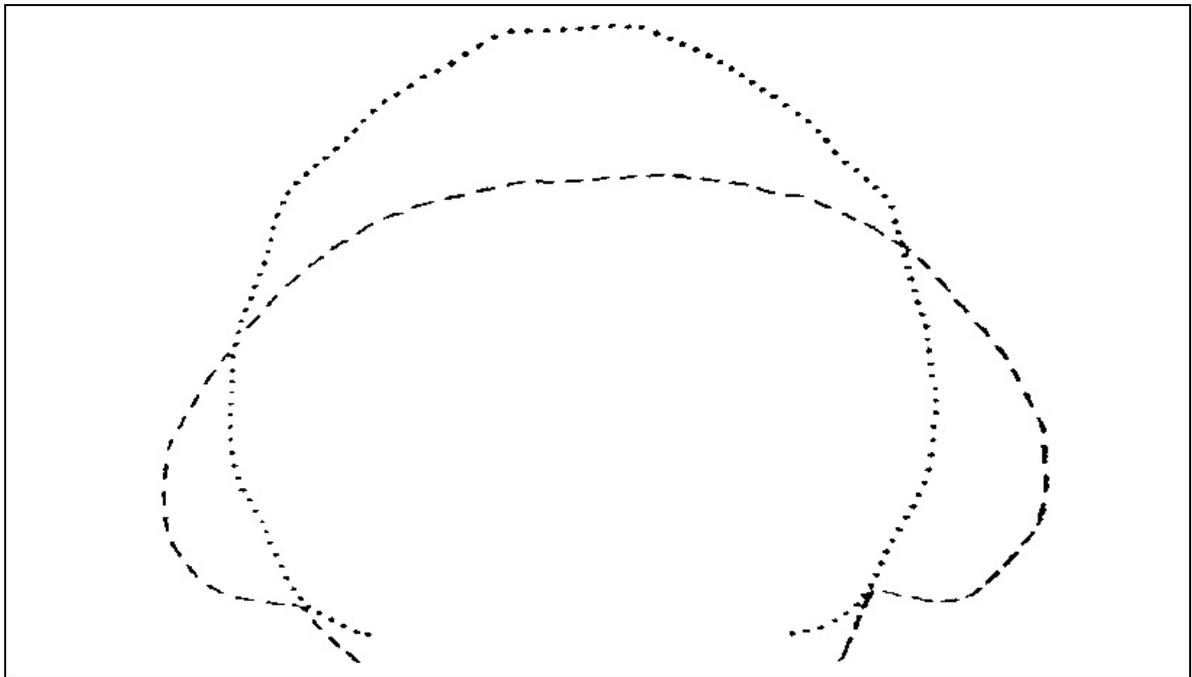


Figura 1.5.- Trazos de los contornos de la sección coronal. Muestra la parte ancha de la región parietal de dos casquetes endocraneales. El contorno con puntos pertenece al fósil en cuestión, mientras que el otro pertenece al endocráneo de un gorila (Dart, 1925).

Para observar lo anterior con mayor claridad, Dart, realizó una superposición del contorno coronal de la parte ancha de la región parietal de un molde endocraneal de un gorila y del fósil en cuestión (Figura 1.5), en donde es posible notar un aumento vertical y una expansión dorso-lateral de la región parietal.

Esta expansión resulta ser más significativa para explicar la posterior posición *humanoide* (cursivas del autor) del surco lunar. Además, para Dart, los integrantes de ésta especie ya contaban con visión estereoscópica, lo que les confirió beneficios como una corteza cerebral mayor que la cualquier antropoide actual, la cual fue utilizada como depósito de información relacionada con el ambiente que habitaban, así como detalles que eran simultáneamente mostrados a los sentidos de la visión, tacto y oído.

Finalmente estos individuos, piensa Dart, poseían un grado superior a cualquier antropoide vivo en cuanto al uso de las manos y el oído, lo que brinda la capacidad de asociarse con el color, forma y apariencia general de los objetos, su peso, textura, elasticidad y flexibilidad, así como la importancia de los sonidos emitidos por ellos. En palabras de Dart: “in other words, their eyes saw, their ears heard, and their hands handled objects with greater meaning and to fuller purpose than the corresponding organs in recent apes” (Dart, 1925).

Según Dart, estas capacidades conforman las bases del conocimiento discriminativo de la apariencia, sensación y sonidos de las cosas que fue un clave necesaria en la adquisición del lenguaje articulado.

Es menester mencionar que éste descubrimiento no fue bien recibido por los especialistas de la época, ya que se pensaba que la postura erecta era la pieza clave que ocasionaría la expansión cerebral. (Washburn y Moore, 1986: 201)

Debemos decir que la clasificación propuesta por Dart sigue vigente y acertó al afirmar que este individuo era un representante de la familia humana, lo cual será confirmado décadas después con los avances de la Genética y demás hallazgos de fósiles. Así mismo, como veremos más adelante estas observaciones sobre de la

expansión del cerebro marcarán una sólida postura de la importancia de la evolución del mismo que perdurará hasta nuestros días.

Un investigador fuertemente influenciado por Raymond Dart, el antropólogo físico Ralph Holloway, de la Universidad de Columbia, N.Y, es quien va a aportar una propuesta teórica que continuará las observaciones del Dart. A lo largo de su vida, Holloway, ha realizado múltiples investigaciones relacionadas con la evolución del cerebro y el comportamiento, así como investigaciones de índole paleoantropológico (<http://www.columbia.edu/~rlh2/>).

Ralph Holloway, ya en 1973, pensaba que había sucedido una reorganización en el cerebro de los primeros homínidos y escribe un artículo en el que reporta la capacidad craneal de 16 fósiles provenientes de África (8 del Sur y 8 del Este), además de una discusión acerca de la relación entre cerebro y peso corporal de esos homínidos.

Para evaluar lo anterior se sustenta en cuatro técnicas, las cuales no discute a profundidad ya que su utilidad ha sido probada con anterioridad y son:

- Método A.- se refiere al desplazamiento directo de agua en moldes craneos fósiles completos o semicompletos con una mínima reconstrucción (Holloway, 1970).
- Método B.- se hace uso de endocráneos parciales para obtener el volumen total.
- Método C.- uso extensivo de reconstrucción con plastilina tomando en cuenta sólo la mitad de cada modelo de cráneo fósil, descrita por P. V. Tobias en 1967 y 1971.
- Método D.- se hizo uso de la siguiente fórmula $V=f[\frac{1}{2}(LWB+LWH)]$, ya usada por Mackinnon y col. En 1956.

Es importante mencionar que en algunos casos fueron aplicadas dos o tres de las cuatro pruebas para obtener un resultado más confiable.

Según los resultados de estas mediciones (Tabla 1.1), en los fósiles analizados hay tres taxones representados, aparte de los fósiles de homínidos 9 y 12 provenientes de Olduvai que con mucha seguridad son representantes del tipo *Homo erectus*. Las otras tres especies que el autor identifica son *Australophitecus africanus*, *Australophitecus robustus* (dentro de esta están representadas dos subespecies una del este y otra del oeste de África) y *Homo habilis*.

Tabla 1.1.- En esta tabla es posible observar los volúmenes craneales de diferentes fósiles, las técnicas empleadas, así como el taxón que Holloway asignó a cada uno (Holloway, 1973).

Espécimen	Región	Taxón	Capacidad(cc)	Método	Evaluación
Taung	Sudáfrica	<i>A. africanus</i>	440	A	1
STS 60	Sudáfrica	<i>A. africanus</i>	428	A	1
STS 71	Sudáfrica	<i>A. africanus</i>	428	C	2-3
STS 19/58	Sudáfrica	<i>A. africanus</i>	436	B	2
STS 5	Sudáfrica	<i>A. africanus</i>	485	A	1
MLD 37/38	Sudáfrica	<i>A. africanus</i>	435	D	2
MLD 1	Sudáfrica	?	500±20	B	3
SK 1585	Sudáfrica	<i>A. robustus</i>	530	A	1
O.H. 5	Este de África	<i>A. robustus</i>	530	A	1
O.H. 7	Este de África	<i>H. habilis</i>	687	---	2
O.H. 13	Este de África	<i>H. habilis</i>	650	C	2
H.O. 24	Este de África	<i>H. habilis</i>	590	A	2
O.H. 9	Este de África	<i>H. erectus</i>	1067	A	1
O.H. 12	Este de África	<i>H. erectus</i>	727	C	3

E.R. 406	Este de África	<i>A. robustus</i>	510±10	D	2
E.R. 732	Este de África	<i>A. robustus</i>	500	A	1

Continuación Tabla 1.1.

Así, Holloway, concluye en primer lugar, que los resultados y métodos empleados deben ser confirmados por otros investigadores, así como la creación de nuevos métodos que permitan confirmar y complementar los propuestos por él. Aun así, estos resultados permiten acercarse a la diferencia que existe entre la gruesa morfología cerebral entre los primeros homínidos y simios actuales lo que permite argumentar que estos homínidos antiguos contaban con un cerebro que se fue reorganizando a lo largo de las líneas humanas, esencialmente. Por ejemplo, el surco lunar que es posible observar en el espécimen del Niño de Taung, indica que hubo una expansión en la corteza de asociación posterior del lóbulo parietal por el tiempo de los australopitecinos, la cual es igualmente observable en la línea robusta de la misma especie (SK 1585) (Figura 1.6).

En cuanto al temporal y los lóbulos del cerebelo ya presentan características humanas, muy diferentes de otros simios. También se puede observar una expansión de la tercera circunvolución frontal inferior, que en el hemisferios izquierdo, alberga el área de Broca que contiene los engramas lingüísticos encargados del control del área motora cerebral que regula el aparato del habla. Esto será discutido más adelante, ya que Holloway en la actualidad cuenta con elementos más sólidos para argumentar esta propuesta (Figura 1.6).

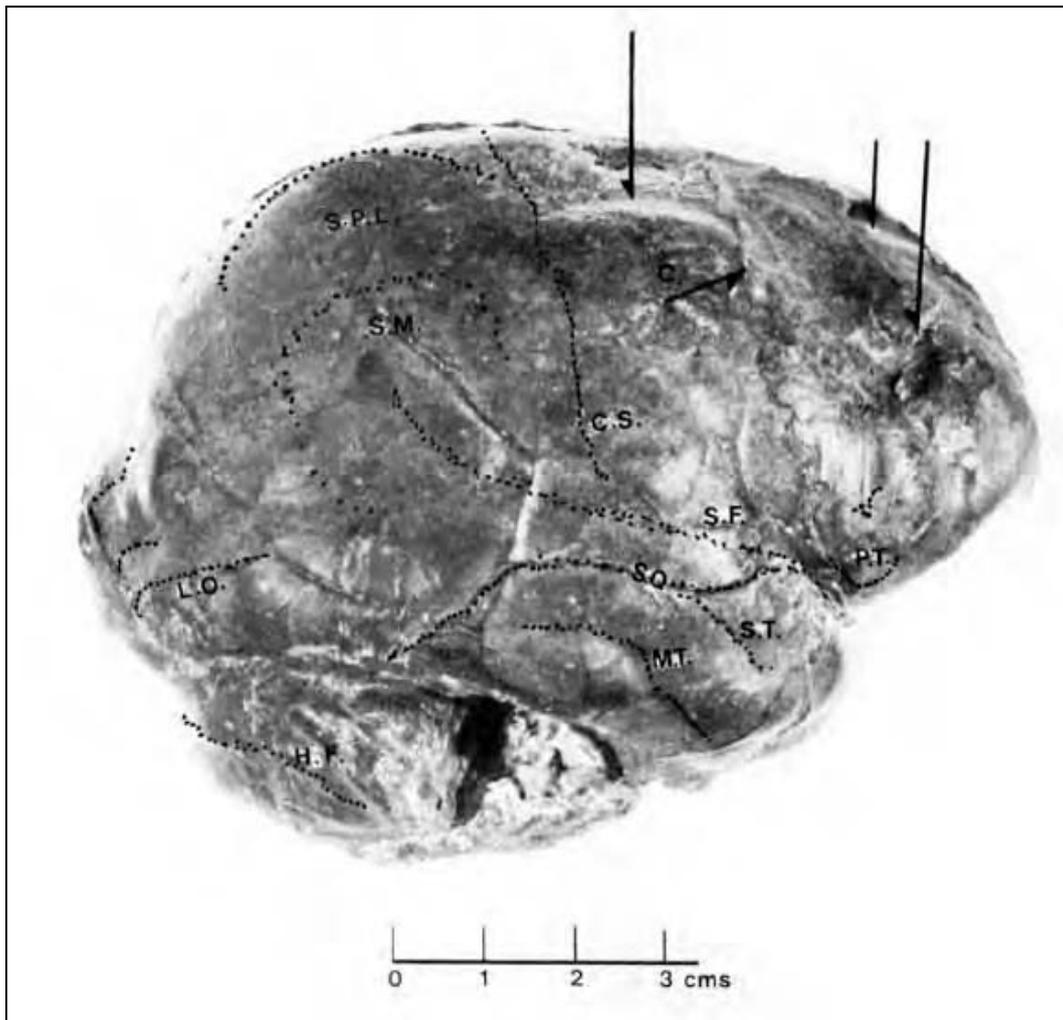


Figura 1.6.- Endocráneo de australopitecino SK 1585, localizado en Swartkrans, Sudáfrica en 1966 por el Dr. C. K. Brain. Es posible observar la expansión del córtex parietal posterior, al igual que en el niño de Taung. Las siglas se refieren a: P.T., pars triangularis; C, sutura coronal; S.F., cisura de Silvio; C.S., surco central; S.Q., sutura escamosa; S.T., surco temporal superior; M.T., surco temporal medial; H.F., gran fisura horizontal del temporal; L.Q., occipital lateral o prelunar; S.M., giro supramarginal; S.L.P, lóbulo parietal superior (Holloway, 1972).

En la discusión tenemos, al postulado de la evolución humana en mosaico, en donde Washburn (1967) propone que el cerebro humano juega un papel terminal en la evolución humana, es decir, el gran incremento de la capacidad craneal, siguió a otros cambios morfológicos que pueden ser observados en el registro fósil homínido como en la dentición, el aparato locomotor y la anatomía manual (de esto hablaremos más adelante). Holloway, postula lo contrario, o sea, que el cerebro ha jugado un papel

significante, sino primario en la evolución humana, lo que es posible confirmar por medio del registro fósil y arqueológico de restos de australopitecinos y habilinos, que muestra que la evolución ya había actuado en el cerebro, desde que la selección natural favoreció diferentes patrones comportamentales de estos individuos. Así, debemos tener presente que la capacidad craneal por sí sola, es un indicador poco confiable de alguna habilidad comportamental, por lo que es necesario tomar en cuenta la organización interna del cerebro humano, la cual está encargada de regular comportamientos específicos que no se observan en otras especies primates. Sin embargo, si se relacionan datos poco útiles por sí mismos como la capacidad craneal con otra característica morfológica (pelvis bípeda y estructura del pie) y alguna evidencia comportamental (construcción de herramientas) es posible inferir una diferente organización interna de componentes neuronales y su relación con su matriz morfológica apropiada.

Finalmente, la aportación que se puede considerar de mayor trascendencia, surge nuevamente en contraposición a otra propuesta de Washburn (1967), quien piensa que cualquier comportamiento precede a la estructura en evolución. Así, Holloway propone que para que un cambio en un rasgo comportamental sea evolutivamente significativo, este debe tener primero una base orgánica, subyacente a un cambio genético asociado a un comportamiento. Lo anterior se puede aclarar si pensamos que el conjunto de estructuras morfológicas que permiten, por ejemplo, la marcha bípeda, la cual es un comportamiento en sí, está determinada por la relación entre las estructuras óseas, músculos, irrigación sanguínea y esto íntimamente relacionado a una base neural integrada por centros superiores que funcionan como centro rector que controla un conjunto de comandos que regulan la ejecución con base en información que llega de la periferia como son la sensación, la propiocepción, la

percepción misma y que modularán los procesos cognitivos pertinentes para que se ejecuten las funciones ejecutivas.

Como apoyo a las anteriores observaciones y como muestra de que australopitecinos y habilinos poseían atributos diferentes a los de cualquier primate existente se cuenta con evidencias morfológicas directas (como el incremento absoluto en el tamaño del cerebro en *Homo habilis*, el incremento relativo del tamaño del cerebro en australopitecinos y habilinos y estructuras como la pelvis, el pie y la mano) que se acercan en demasía al modelo de los humanos modernos. Estos son indicadores de que las presiones selectivas operaron sobre patrones comportamentales asociados con la locomoción y la manipulación de objetos, lo que dio como resultado cambios estructurales en el cuerpo asociados a cambios estructurales y mejor aun, cambios funcionales en el cerebro. En otras palabras, esta evidencias nos muestran que hubo cambios estructurales en los huesos, músculos y en la organización nerviosa que permiten soportar estas funciones. Además, es posible que comportamientos como la marcha bípeda o la construcción de herramientas, estén interconectados con otros que no se observen directamente en las evidencias anatómicas primarias, que involucran procesos cerebrales ejecutivos como son atención, aprendizaje y memoria, toma de decisiones y procesos que sólo se desarrollan en el ámbito social como la cooperación; es decir, organización para la cacería, la división del trabajo y el compartir la ganancia. Esto finalmente generará el cuidado del grupo, el afecto expresado como amistad e incluso el amor. Mientras que evidencias indirectas obtenidas de los restos fósiles provenientes del Este y Sur de África, sugieren avances adicionales que pueden haber tenido una base orgánica diferente de las observadas en primates actuales, aunque basado en el mismo proceso biológico: construcción de herramientas con un patrón estandarizado (el “oldowan”); una baja dependencia de la

caza para obtención de alimento rico en proteínas, evidencia obtenida por medio de asociación faunística y sitios vivos; reducción en el dimorfismo sexual, al menos en los caninos superiores y posiblemente en la talla corporal. Estas evidencias, además de estar relacionadas con una mayor calidad “psíquica” comportamental, son resultantes de una combinación de características que sugieren una compleja integración de comportamientos sociales adaptativos (caza, división de las labores, receptividad sexual de las hembras de tiempo completo, menor agresividad entre los miembros del grupo, planeación, simbolización) lo que ha sido soportado por diferentes complejos de organización neuronal. Efectivamente, es posible llevar a cabo una integración de los dos tipos de evidencias.

Halloway, piensa, por lo anteriormente dicho, que es un error pensar que el cerebro ha seguido en la evolución al resto de cambios anatómicos. Además, ve que los comportamientos sociales adaptativos, así como los cambios en la locomoción y la manipulación fueron favorecidos por la selección natural como efecto y avance de la evolución del cerebro que supone reorganización y ampliación.

Como conclusión, piensa que el cerebro no fue el último órgano en evolucionar, sino que pudo haber sido un componente por el cual comenzar. Dice que muchos cambios observados en los patrones anatómicos pudieron haber sido atendidos por cambios en la organización neural y no necesariamente se reflejan en el aumento de la capacidad craneal.

Con esta investigación Halloway, confirma las observaciones antes realizadas por Raymond Dart relacionadas con la reorganización del cerebro. Pensar que a través de la historia del linaje humano hubo una reorganización cerebral y que existe una relación entre la morfología y el comportamiento, los cuales no cambian el uno sin el

otro, pone de manifiesto la integración de diferentes elementos que nos permiten reconstruir nuestra historia con mayor exactitud.

Sin embargo, es en el artículo escrito por él mismo en 1981, en donde quedan plasmados los planteamientos teóricos que guiarán todas sus investigaciones. El artículo lleva el nombre “Culture, symbols and human brain evolution: a synthesis”. En este sus ideas acerca de la evolución humana se encuentran más acabadas debido a la intensa investigación realizada por el mismo autor.

Así, su objetivo principal se centra en el papel del cerebro en la adaptación humana y la posible relación de esta evolución sucedida durante el periodo geológico Plio/Pleistoceno con el incremento de la complejidad cultural mostrada en el registro arqueológico. Aunado a esto, el autor propone tomar en cuenta otras variables como el bipedalismo, comportamiento social, construcción de herramientas, lenguaje, caza, retraso en la maduración y el crecimiento, entre otros, para después integrarlos en una matriz de desarrollo, pero se debe evitar ver a las anteriores como una serie en la que una variable sucede a la otra, en una relación unilineal. Sin embargo, la postura de que el cerebro evoluciona continuamente como una emergencia directa de cambios como el bipedalismo, de la construcción de herramientas, así como de la liberación de las manos para “trabajar”, es debatida por Holloway, proponiendo que los cambios evolutivos más importantes de los homínidos no humanos a la especie humana sucedieron en el área del comportamiento social.

Un punto más a destacar, es la consideración del autor sobre lo que hace a la especie humana única, proponiendo que aunque compartimos diferentes aspectos de organización comportamental con otras especies como las habilidades motoras relacionadas con la mano o la necesidad de socialización y variedad de estímulos, entre otros, *Homo sapiens* posee un lenguaje basado en símbolos arbitrarios. La

trascendencia del símbolo, va más allá de la manipulación del medio a través de la comunicación hacia o con otros, los símbolos deben estar unidos a los efectos sobre la estructuración de la cognición, la producción o apertura de puertas de la percepción - que seleccionamos de nuestro medio para observar- y la creación real de un entorno, el cual genera presiones selectivas, mismas que repercuten sobre nosotros. Es por medio del sistema arbitrario de símbolos que los seres humanos imponemos una estructura a nuestro propio medio. Por símbolo arbitrario, Holloway, se refiere a no-icónico, o sea, no hay una relación necesaria entre el símbolo y su referente. Un claro ejemplo son las hachas de mano Acheulenses (Figura 1.7), las cuales presentan diferentes formas en los bordes de corte, simetría, etc. Sin embargo, estas diferencias dependen menos de la forma de la matriz que se usó para hacerlas que del proceso de pensamiento y su integración con las habilidades motoras del fabricante. Lo anterior nos permite pensar que los estándares de las formas son arbitrarias y sociales, no innatas o instintivas. A su vez, estas construcciones pueden ser impuestas a los demás miembros de su grupo y a su medio en general. Por tanto, Holloway, propone que la posible relación entre la ampliación del cerebro y su refinamiento con el crecimiento de la complejidad cultural, así como con otras variables no es materia de un análisis causal, ya que, aunque el crecimiento del cerebro refleja presiones selectivas debidas al incremento de la adaptabilidad comportamental, los aspectos perceptual, cognitivo y motor que intervienen en la fabricación de herramientas de piedra sucedida durante el periodo Plio/Pleistoceno, fueron parte de un sólo aspecto de la adaptabilidad del comportamiento social y su evolución durante el periodo antes mencionado. En palabras de Holloway:

“In other words, it was not the tools themselves that were the key factors in successful evolutionary coping. Rather, the associated social, behavioral and cultural processes, directing such activities as tool-making, hunting and gathering, were basic” (Holloway, 1981).

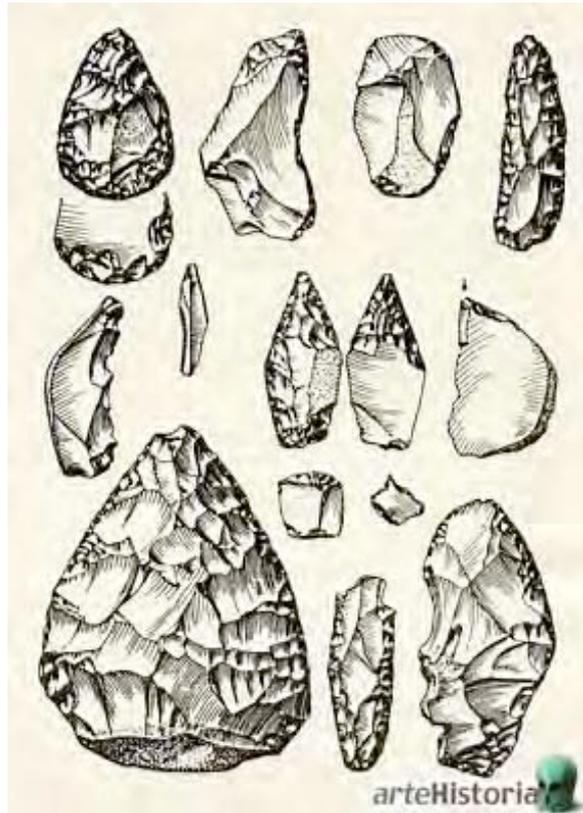


Figura 1.7.- Herramientas de piedra de tradición achelense. Los materiales con que fueron realizados no tienen ninguna relación con el producto final (<http://www.artehistoria.jcyl.es/historia/obras/7784.htm>).

Así, ésta interrelación de las diferentes variables ya mencionadas permite a Holloway pensar que por medio del lenguaje mediado por símbolos arbitrarios, el cual es hasta este momento, un atributo psicológico único de la especie humana que descansa sobre una determinada organización cerebral, en primera instancia, y partiendo de la aparición de la fabricación de herramientas de piedra sobre un patrón estándar, el cual precede a un claro cambio cerebral –como la medida de su volumen- que el comienzo del comportamiento cultural humano precedió una mayor ampliación del cerebro y a su vez hubo un paralelo de la evolución de este último con la evolución de la complejidad cultural.

Holloway, explica el problema de la interacción entre el cerebro y la cultura, usando un marco dialéctico, esto es, tomando en cuenta la existencia de una

retroalimentación positiva entre variables, las cuales se relacionan e interactúan. Así, un cambio en una de éstas produce un cambio en una segunda variable y por tanto esta última incrementa el cambio original, hasta que otros factores restringen o terminan esta interacción, dando lugar a una síntesis homeostática. Teniendo en cuenta lo anterior, es posible explicar el cambio en la complejidad del cerebro y del medio, además, permite plantear la manera en que el comportamiento humano y sus construcciones pueden incrementar la complejidad del medio, pero se debe tener presente, en primera lugar, que debido al lenguaje y su producción (la habilidad de decir cosas que nunca antes se habían dicho), así como a los símbolos arbitrarios, el comportamiento humano es un sistema relativamente abierto con la capacidad de crear nuevos y diferentes constructos a velocidades mayores que la replicación de instrucciones genéticas; en segundo lugar, dado el sistema de comunicación humano, la transmisión tradicional y los artefactos materiales, la calidad de la llamada “rápida atenuación” de comunicación puramente vocal es contrarrestada.

Finalmente, Holloway, piensa que el proceso de evolución humana fue posible ya que algunos cambios comenzaron con este proceso, antes de que el cerebro se ampliara y ocurriera una evolución cultural. Así, propone que la “patada inicial” o como él la llama “initial kick” se puede tratar de una selección del comportamiento social, el cual se pudo haber basado en un incremento en la cooperación y la disminución de la agresividad dentro de los mismos grupos sociales.

Holloway, a manera de especulación propone que cambios como la división sexual del trabajo en relación a la búsqueda de alimentos, cooperación y participación de los dos sexos, así como un cuidado social de las crías; decremento en el dimorfismo sexual en cuanto a la talla, pero a su vez el incremento en el dimorfismo en la llamada estructura epigámica (relacionada con la señalización sexual) entre los que se

encuentran una permanente ampliación de los senos, así como la distribución de grasa y pelo; un elevado umbral a la agresividad dentro de los grupos primarios; una receptividad sexual permanente de hembras y machos; y una nueva forma de transferir información acerca del medio, a través del lenguaje y la gesticulación, se basaron en la interacción endocrino-tejido blanco:

“The basic shift was possibly related to a change in endocrine-target relationship; as aggression and sexual dimorphism were affected so were prolonged periods of gestation, growth, and offspring dependency”. (Holloway, 1981)

Así, todo el conjunto de variables no debe ser visto como una secuencia lineal de acumulación automática de adaptaciones, sino como una reticulación de procesos que operaron al mismo tiempo, lo que provoca que estos procesos sean concebidos de manera mutuo-causal.

Por otro lado, existe una postura que se va a contraponer con la ya descrita. Es propuesta por el gran naturalista Charles Darwin, en el “Origen del hombre” ([1871] 1999: 89-90), resalta la importancia de la postura erecta como pieza clave, tanto en la expansión cerebral, como de la transformación total de antropoide a humano. Esta innovación, según Darwin, confirió al hombre una ventaja, ya que los brazos y las manos ahora están libres, lo que les permite defenderse con piedras y palos de depredadores, o atacar a sus presas, así como contar con nuevas fuentes de alimentación. Además, una postura cada vez más erecta trae consigo modificaciones como el ensanchamiento de la pelvis, una curvatura peculiar de la columna y por tanto la cabeza queda situada en una posición distinta, como es posible observar en los humanos modernos. La liberación de manos y brazos, propone Darwin, debió haber contribuido de manera indirecta a otras modificaciones estructurales, ya que si ahora los individuos usaban piedras y palos para defenderse, los rasgos de los primeros homínidos, en este caso los machos, como unos grandes colmillos que

usaban para defenderse de sus rivales o enemigos, fueron reduciendo cada vez más su tamaño, ya que dejaron de usarse. Esta reducción gradual, a su vez, provocó que los cráneos fueran cada vez más parecidos a los de un adulto actual. Para Darwin, el cerebro se fue haciendo más voluminoso, a medida que las distintas facultades mentales se fueron desarrollando de manera progresiva.

Inmerso en esta línea de pensamiento, el antropólogo de la Universidad de California, Sherwood Larned Washburn, pionero en los estudios sobre Primatología, en el libro escrito junto con Ruth Moore llamado “Del mono al hombre” ([1980] 1986) propone que a diferencia de los antropoides modernos, los primeros homínidos, contaban con características más cercanas a los primeros antropoides que a los humanos.

Así, entre 5 y 8 millones de años, mientras chimpancés y gorilas continuaban con una vida en el bosque, otro grupo de primates se acercó cada vez más a los límites entre el bosque y la sabana africana, los ramapitecinos. En este nuevo medio la vegetación, la comida y los demás animales eran diferentes, lo que traía consigo nuevas presiones selectivas que permitieron sobrevivir a los antropoides con un bipedismo más acentuado, así como a los que lograban escapar de los depredadores. Sin embargo, ya desde mucho tiempo antes, entre 8 a 10 millones de años, los primates existentes ya caminaban sobre los nudillos, basándose en observaciones en chimpancés Washburn dice:

“el chimpancé puede desplazarse a cuatro patas muy deprisa y después sortear el peligro trepando si es necesario. El chimpancé camina sobre los nudillos, trepa para buscar comida y ponerse a salvo, emplea la braquiación, puede caminar sobre dos patas durante cortas distancias, sobre todo cuando transporta algo” (Washburn y Moore, 1986: 93).

La importancia de andar sobre los nudillos (Figura 1.8) reside, aparte de ser una pieza importante en la evolución del bipedalismo, ya que bajo este tipo de andar es en el que se dieron, posiblemente, las condiciones para su desarrollo porque en el nuevo

ambiente no podía ser favorecido un animal que fuera torpe y lento al caminar sobre sus dos extremidades, permitió en conjunto con unos brazos largos, transportar objetos cerrando los dedos alrededor de una rama pequeña o una fruta, mientras se desplazaba, a diferencia de cualquier mono que se apoya sobre las palmas de las manos lo que no le permite transportar ninguna clase de alimentos. La ventaja de este tipo de desplazamiento reside en que las manos se liberan para realizar otro tipo de actividades, como gozar de una mejor alimentación, ya que pueden transportar alimentos del lugar donde los consumen, si no los terminaron ahí mismo. Washburn, reporta que Vernon y Frances Reynolds pudieron fotografiar a un chimpancé macho, en el bosque Budongo de Uganda, que transportaba una caña rota en la mano derecha y varias veces observaron a un chimpancé bajar de un árbol con una rama llena de frutas y transportarlas en una mano. El caminar sobre los nudillos según Washburn, tiene implicaciones evolutivas directas e inmediatas, ya que permite a las crías asirse del pelo de la madre para sobrevivir, mientras ésta realiza sus actividades cotidianas como alimentarse, dirigirse de un lado a otro y no separarse del grupo. Además, si la cría no se puede agarrar por sí sola de la madre, esta última podrá transportarla en una mano, aunque esto implique un mayor esfuerzo por parte de ésta (Washburn y Moore,1986:96).

A medida que el bipedalismo evolucionaba (Figura 1.8), también lo hacían formas más eficaces de utilización de instrumentos, lo que lleva a pensar a Washburn que existe una fuerte interrelación entre estas dos variables, una relación de retroalimentación, en la que una es la causa y efecto de la otra y viceversa. Sin embargo, la manipulación de herramientas es un fenómeno, que no se vio posibilitado por el bipedismo, ya que para el autor, este fenómeno fue resultado selectivo de fenómenos que se han repetido a lo largo millones de años en miles de

poblaciones de antropoides. Desde el Eoceno, las manos de los primates evolucionaron a partir de patas equipadas con garras. Así, por 50 millones de años diferentes especies de primates, utilizaron las manos para alimentarse, espulgarse y desplazarse, pero en todo este tiempo, sólo una vez se ha desarrollado la utilización sistemática de objetos como mecanismo adaptativo. (1986:101)

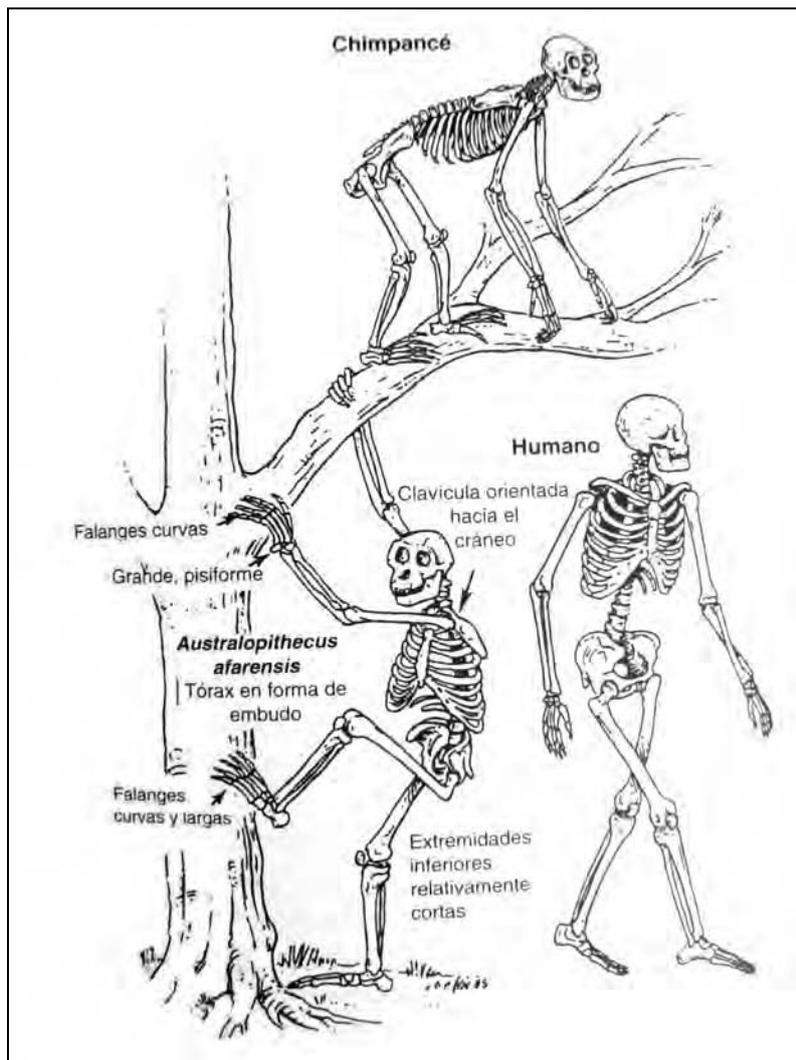


Figura 1.8.- En esta están representados los modos de locomoción, el cual se apoya sobre los nudillos y está equipado con unos largos brazos. En el caso del australopitecino se observa que ya camina erguido, pero aún conserva la habilidad de trepar a los árboles. Mientras que el humano muestra modificaciones no observadas en los otros dos individuos (Leakey, 2000).

Así, esta liberación de las manos, piensa, permitió la construcción de herramientas, así como la posibilidad de transportar objetos y alimentos a distancias mayores de lo que lo haría cualquier antroipoide que se apoyara sobre los nudillos para desplazarse. Apoyándose en evidencias provenientes del registro fósil (Figura 1.9), este investigador tiene la certeza de que la posición erecta ya estaba presente en los australopitecinos, los cuales contaban con un cerebro y mandíbulas muy semejantes a los de los monos antropoides, lo que lo lleva a otorgar una importancia primaria al bipedalismo y la manipulación de herramientas, sobre la aparición del lenguaje y la inteligencia tal cual como la conocemos hoy.



Figura 1.9.-Huellas descubiertas en Laetoli, Tanzania por Mary Leakey, entre 1974 y 1975. Fueron datadas en 3.6 millones de años. Su impresión fue atribuida a dos individuos de la especie *Australopithecus afarensis*. Estas huellas muestran que el andar de estos seres era bípedo.

Washburn, observa de manera general en el registro fósil que entre aproximadamente 4 a 2 millones de años ya existían bípedos que contaban con cerebros pequeños, como ejemplo fósil del australopitecino niño de Taung (arriba descrito). Para él esta especie no fue más exitosa que otras formas de vida. Sin embargo, entre 500,000 y un millón de años, se comienzan a fabricar instrumentos de piedra llamados “olduvaienses”, lo que coincide con la duplicación del tamaño del cerebro, entre estos elementos, Washburn observa una relación de retroalimentación. Hace 1.5 millones de años *Homo erectus*, comienza a fabricar instrumentos de piedra pertenecientes a la tradición achelense. Estos instrumentos, aunque fueron fabricados y perfeccionados por mucho tiempo, no se puede hablar de un gran progreso. Pero fue con los neandertales, hace 100,000 años donde este progreso resulta notorio, ya que entierran a sus muertos y las herramientas utilizadas, son más complejas y variadas. Y ya en los últimos 40,000 años aparecen en el registro arqueológico los ritmos de cambio y los tipos conductuales que nos son familiares. (1986:211)

Finalmente, Washburn, relaciona este registro temporal con la estructura del cerebro humano, observando que existen coincidencias. En el llamado homúnculo de Penfield, se puede observar el gran espacio que ocupa en la corteza cerebral el área que controla las habilidades manuales, la cual es mayor que en cualquier antropoide. La amplitud del pulgar en este esquema es igual de grande que la mano total.

Así, Washburn, desde una perspectiva histórica dice: “el éxito evolutivo de la manipulación de objetos condujo a la selección de pulgares de mayor tamaño y más fuertes y a su representación en áreas mayores de la corteza cerebral.” (Washburn y Moore, 1986:212)

Finalmente, propone que si pensamos en el área que ocupa el pulgar y la mano, en contraposición con el pie, y a esto le sumamos las diferentes actividades que se

pueden realizar con uno y con otro, podremos observar como el cerebro refleja los acontecimientos que han tenido más importancia en la historia de la evolución del hombre.

Aunque este argumento parece convincente, ya que se remite al gran cúmulo de investigaciones realizadas hasta el tiempo de la publicación de esta obra, no toma en cuenta las evidencias proporcionadas por las impresiones del endocráneo (niño de Taung), sino, sólo el tamaño los cráneos de las diferentes especies de homínidos, y como propone Halloway, este nos da muy pocos datos de la evolución del cerebro.

Por otro lado, no es posible pensar en un papel secundario del cerebro en la historia del linaje humano, ya que éste en conjunto con otras estructuras como la utilización de la mano y el bipedalismo, debe contar con una base neural. En otras palabras, es necesario pensar en el cerebro como centro rector que permitió que se llevaran a cabo diferentes actividades como la construcción de herramientas. Así, se tiene la posibilidad de pensar en cada especie y sus características particulares como un todo, sin dejar de lado ninguna variable. En cambio, pensar en que una sola característica ocasionó toda una cascada de cambios, minimiza todos las demás características que tienen la misma o mayor importancia que la que desencadenó todos los cambios.

Otro partidario de ésta línea de pensamiento es el antropólogo Claude Owen Lovejoy, de Kent State University, Ohio. En su artículo publicado en 1981 titulado “The origin of man”, propone que hay cinco características que separan al hombre de los demás homínidos y son: una gran neocorteza cerebral, bipedalismo, reducción de la dentición anterior con una preponderancia de los molares, producción de cultura material y un comportamiento sexual y reproductivo único. Sin embargo, su interpretación del registro fósil, de observaciones comportamentales de otros primates y análisis demográfico lo llevan a pensar que la temprana evolución humana

como causa directa de la expansión cerebral y la cultura material es errónea. En su lugar propone que el comportamiento reproductivo y sexual único del hombre pudo haber sido una condición crucial en la evolución humana.

Así, toma en consideración que entre los primates hay “tipos intercalados”, ya que, entre las formas vivas se pueden observar formas de etapas anteriores de desarrollo con mayor tendencia evolutiva. Como la tendencia incuestionable hacia la prolongación de esperanza de vida que presenta correlatos fisiológicos y demográficos que repercuten directamente sobre el origen filogenético de los homínidos.

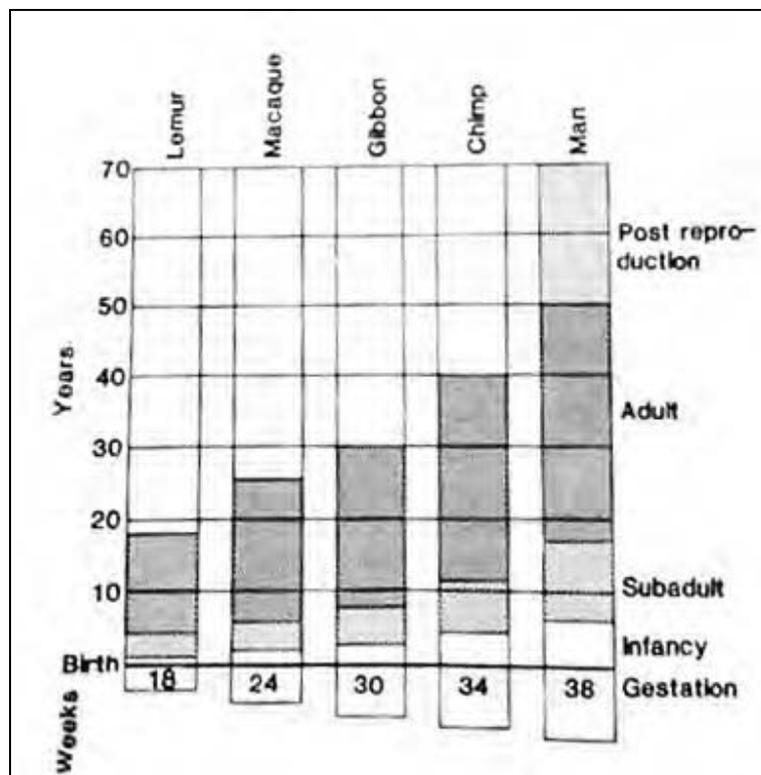


Figura 1.10.- Prolongación progresiva de las fases de la vida y gestación en primates. Obsérvese en el caso del humano está presente una fase post- reproductiva, lo cual según Lovejoy y colaboradores se trata de un desarrollo reciente de esta fase (Lovejoy et al. 1977).

Entre los correlatos fisiológicos se encuentran una larga prolongación de la dependencia de los infantes, gestación prolongada, nacimientos individuales y grandes periodos entre embarazo (Figura 1.10).

Estos parámetros, según Cutler, son cualitativa y secuencialmente similares en las diferentes especies de mamíferos, pero es el MLP (maximum life potencial) quien define sus velocidades características. Así, el alentamiento progresivo en las fases de la vida es posible explicarlo por el incremento en la estrategia demográfica tipo K, propuesta por R. H. MacArthur y E. O. Wilson en 1967. En un continuo de la estrategia de reproducción se encuentra los extremos K y r. En la estrategia reproductiva r se maximiza el número de crías a expensas del cuidado parental, mientras que en la estrategia K el cuidado parental es mayor, pero se tienen pocas crías, 1 es el límite efectivo. Por tanto, esto va a ocasionar que en una población en la cual se destina una gran proporción de la energía reproductiva al cuidado de los subadultos, también haya un incremento en la inversión en la sobrevivencia de pocas crías, lo cual tendrá importantes repercusiones demográficas ya que los periodos entre nacimientos aumentan, como en el caso de chimpancés de Gombe, Tanzania entre los que los periodos entre nacimientos son de 5.6 años. (G. E. Teleki et al., 1976 citado por Lovejoy, 1981)

Lo anterior también tiene repercusiones en el aumento de la longevidad. En la figura 1.11, Lovejoy muestra la existencia de un balance en la relación recíproca entre longevidad y los elementos demográficos primarios de la inversión parental. Los elementos de este balance hipotético son fisiológicamente interdependientes, ya que si la longevidad se incrementa las etapas de desarrollo se prolongan proporcionalmente. Así, como indica la escala, una larga longevidad va acompañada de retraso proporcional de la velocidad reproductiva y esto requiere de que una

hembra sobreviva hasta una edad avanzada para mantener el mismo valor reproductivo, hablando de nacimientos. Sin embargo, la velocidad total de reproducción puede mantenerse constante acompañada de un aumento progresivo de la longevidad, sólo si se reduce la velocidad de la mortalidad.

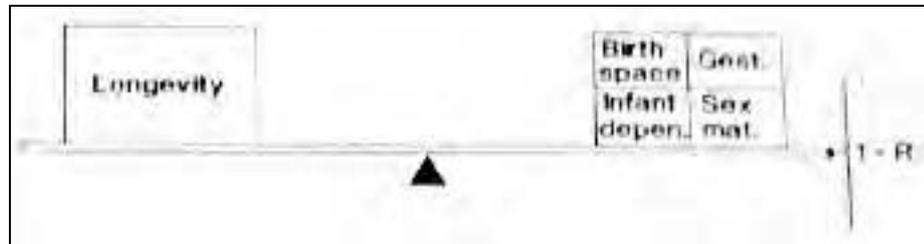


Figura 1.11.- Modelo mecánico de variables demográficas para homínidos. R es el valor intrínseco del ritmo de crecimiento poblacional ($1 =$ tamaño estático de la población). El incremento en la duración de los cuatro periodos ubicados en la parte derecha de la barra, van acompañados por un cambio en la longevidad, ubicada a la izquierda. Pero, sin tomar en cuenta esa longevidad, una maduración prolongada reduce R y lleva a la extinción o reemplazamiento por poblaciones en las que las fases de vida son cronológicamente más cortas. De las cuatro variables de la parte izquierda, sólo el espacio entre nacimientos puede ser significativamente corto (desplazada a la izquierda) pero no altera la fisiología del envejecimiento de los primates (Lovejoy, 1981).

Actualmente, en la velocidad de la mortalidad confluyen el potencial máximo de vida, el factor genético, así como la interacción con el ambiente. Sin embargo, los factores causantes de muerte como la predación, accidentes, parasitismo, infecciones, insuficiencias en el suministro de alimentos, entre otros, son eventos que pueden ser parcialmente controlados por los organismos. Y sólo si se desarrollan mecanismos que incrementen la resistencia a estos factores, pueden los efectos de una mayor longevidad ser reproductivamente alojados. Entre los mecanismos que pueden promover la reducción de la mortalidad están los lazos sociales fuertes, niveles altos de inteligencia, cuidado parental intenso y largos periodos de aprendizaje. Así mismo, para que estos elementos aparezcan es necesaria una longevidad larga, la cual

va a permitir el desarrollo del cerebro y aprendizaje, así como la adquisición de habilidades sociales y de cuidado de las crías. No obstante, esta suerte de retroalimentación positiva tiene límites, ya que los organismos no podrán tener un control absoluto de los factores ambientales que inducen la mortalidad.

Teniendo en cuenta lo anterior, Lovejoy, piensa que la situación de los homínidos del Mioceno se encontraba en el límite en que ésta retroalimentación es efectiva o al menos suficientemente cercana al límite, pero no como para prosperar en ambientes novedosos. A su vez, es posible que se alteraran las variables demográficas de aumento reproductivo suceso-sobrevivencia o probabilidad de sobrevivir y el periodo de tiempo entre nacimientos sucesivos (birth space). La propuesta anterior se basa en la siguiente ecuación:

$$RV = \frac{1}{\beta} \left[l(s) \int_0^{MLP} l(x) dx \right]$$

En donde RV es el valor reproductivo de un cohorte medido al nacimiento, en otras palabras, es el número esperado de crías producido por la unidad base (unidad radix); β es el espacio entre nacimientos; $l(x)$ es la sobrevivencia a una edad x y MLP el máximo potencial de vida.

Si el valor entre los corchetes es independiente de β , entonces RV es inversamente proporcional a β y entonces RV se incrementa si hay un espacio corto entre nacimientos a un valor alto de $l(x)$ a cualquier edad. Se obtuvieron valores reproductivos para chimpancés, monos del viejo mundo y humanos (Tabla 1.2). Se puede apreciar que los valores reproductivos para chimpancés y humanos son considerablemente más bajos que los de los monos del viejo mundo para valores

bajos de $l(x)$. Tomando en cuenta que los valores obtenidos son conservadores, Lovejoy, piensa que la existencia de clados homínidos exitosos en clima de mosaico del Pleistoceno es una sugerencia de la reducción en el espacio entre nacimientos y una elevada sobrevivencia de las crías probablemente se logró. Lo anterior es una explicación del cambio en las estrategias reproductivas acompañado de los ambientes novedosos que habitaron estos homínidos. Sin embargo, esto sucede antes de que se presente una expansión cerebral y la aparición de la cultura material.

Annual survivorship	Reproductive values		
	Old World monkeys [*]	Chimpanzees [†]	Man [‡]
.90	17	4	2
.92	23	7	4
.94	31	13	9
.96	42	25	24
.98	58	50	64

Tabla 1.2.-Valores reproductivos para primates del viejo mundo calculados con la ecuación antes mencionada. Valores presentados en la ecuación para los diferentes grupos: Monos del viejo mundo MLP=20, maduración sexual=4, espacio entre nacimientos=2; Chimpancés MLP=40, maduración sexual=10, espacio entre nacimientos=3; humanos MLP=60, maduración sexual=15, espacio entre nacimientos=2.5.

Así, Lovejoy, piensa que cualquier comportamiento que incremente la velocidad de reproducción y la sobrevivencia de las crías, debió haber estado bajo una selección de máxima intensidad. La propuesta de un modelo comportamental debía tomar en cuenta que los primates superiores dependen de mecanismos de comportamiento social que promueven la sobrevivencia a lo largo de las diferentes bases del ciclo de la vida como evitar toxinas en la dieta, uso cada vez más frecuente de fuentes de

alimentación confiables o el incremento de la competencia por medio de la locomoción arbórea, entre otros ejemplos. Pero, estos comportamientos han estado bajo una fuerte presión selectiva a lo largo de la historia evolutiva de los primates, lo que hace poco probable que las adaptaciones de los primeros homínidos fueran producto de la fuerza de la selección natural sobre características casi universales presentes en primates antropoides.

Así mismo, Lovejoy, tuvo presente que las características comportamentales elegidas para describir a los primeros homínidos, son tomadas de rasgos presentes en homínidos tardíos como la posesión de una intensa tecnología, caza organizada y un masivo cerebro humano, lo que lleva a pensar en la baja probabilidad de que éstas adaptaciones aparecieran nuevamente de comportamientos elementales que exhiben primates no humanos vivos, como la capacidad de utilización de herramientas por parte de chimpancés, sin que haya de por medio un gran medio selectivo. Entonces, se debía encontrar un patrón comportamental novedoso presente en los homínidos del Mioceno que estuviera relacionado con las estrategias de sobrevivencia típicas de los primates, pero que a su vez se recombine con elementos comportamentales comunes a los mamíferos que permitan incrementar la sobrevivencia y la velocidad entre nacimientos.

Lovejoy, basándose en observaciones realizadas en chimpancés (Van Lawick-Goodall, 1969 citado por Lovejoy, 1981), se percató que las causas primarias de mortalidad entre infantes son “insuficiencia” en la relación madre-hijo y “lesiones causadas por caídas desde la madre”. Por tanto, si el cuidado parental se incrementa en calidad y cantidad, también aumentará la sobrevivencia de los infantes altriciales de chimpancé. Así, existen estrategias que permiten el cuidado de infantes altriciales y la búsqueda de alimentos a la vez y estos se observan tanto en primates superiores,

como en otros mamíferos. En estos últimos, las crías son llevadas a lugares de máxima seguridad como madrigueras, guaridas, etc. Mientras que en primates superiores ésta adaptación no se observa usualmente, la búsqueda de alimentos requiere que la madre y el infante estén en constante movimiento, lo que se convierte en una causa significativa de mortalidad, pero al mismo tiempo en una restricción importante para el espacio entre nacimientos.

Así mismo, entre los primates existen diferencias significantes entre sexos en la búsqueda de alimentos como la composición de la dieta, tiempo de alimentación, selección de alimentos, ocupación de distintos niveles en las copas de los árboles y sitios diferentes. Un ejemplo son los *Pongo pygmaeus* y *Colobus badius*, en donde los machos y las hembras comen en niveles diferentes de las copas de los árboles. El incremento de ésta separación será ventajoso cuando los animales se alimenten fuera de una base fija, si hay igualdad en la proporción de sexos entre los adultos y si el tiempo de alimentación es limitado por el tiempo de búsqueda más que por tiempo de manejo de los mismos, el cual es tiempo gastado tanto en la preparación como en el consumo de los alimentos. (Clutton-Brock, 1977 citado por Lovejoy, 1981).

Por tanto, si el ambiente en que vivieron los homínidos existentes en el Mioceno, en el que se incrementó la estacionalidad aunado al cambio ocurrido en variación biótica local, dio lugar a condiciones de mosaico. En otras palabras, el terreno que habitaban estos animales estaba compuesto de praderas, sabana, bosque y selva. Entonces, estas condiciones les permitieron tener acceso a una alimentación variable lo que los llevó a tomar estrategias generalistas. Sucede lo contrario en donde los alimentos son homogéneos, por lo que en esta situación es necesario que haya una gran cantidad de los mismos. Debe considerarse que el tiempo gastado en la búsqueda de alimentos es

mayor entre los animales que habitan ambientes variables; por tanto, la frecuencia de alimentación depende más del tiempo de búsqueda que del manejo de los alimentos.

La unión de grandes estacionalidades sumado al incremento del tiempo entre nacimientos y sobrevivencia, en parte, pudieron favorecer la separación del rango de días entre hembras y machos. La práctica de esta estrategia posiblemente promovió un incremento en la capacidad de transportar y aumentar el abastecimiento de proteínas y calorías de hembras a crías. En la vida terrestre hay un desplazamiento lineal por parte de los machos. Así, según las condiciones climáticas del Mioceno, según Lovejoy, en las épocas de sequía es el momento en que ésta separación es más notoria. Aun más, si la causa de esta separación fue debido a un incremento en el rango de días de los machos, el rango del grupo de hembras con crías sufrió una reducción a medida que se presentaba una eliminación progresiva en la competencia de los machos por los recursos locales, estaríamos hablando de que esta separación se encuentra bajo una fuerte selección positiva. Por tanto, esta baja movilidad de las hembras pudo contribuir en la reducción de accidentes durante los viajes, hay un aumento en la familiarización con el área común, se reduce la exposición a depredadores, se facilita la intensificación del cuidado parental y por tanto se eleva la sobrevivencia, como se observa en orangutanes (Horn, 1979 citado por Lovejoy, 1981).

Para que los machos sean genéticamente favorecidos dentro de este tipo de estrategia de alimentación, es necesario que haya una igualdad en la proporción de sexos, la cual se puede obtener si el patrón de apareamiento es de parejas monógamas. En este caso no habría necesidad de competir con sus parejas o crías biológicas, ya que se hace uso de sitios alternativos de alimentación) y por tanto no sería una desventaja la

separación física de machos y hembras, o lo que es lo mismo, no se perdería la oportunidad con el cónyuge.

En este mismo sistema, posiblemente, el aprovisionamiento de alimentos por parte del macho es un componente de su repertorio comportamental, lo que va a permitir que se incremente la sobrevivencia y se reduzca el espacio entre nacimientos, por tanto, aumentará el número de crías dependientes, porque los requerimientos nutricionales (proporcionados por el macho) y de supervisión (proporcionados por la hembra) serán cada vez más adecuados. Así, dado el clima del Mioceno y la necesidad de reducir el tiempo entre nacimientos, aunado al carácter altricial de las crías, es posible que se haya recurrido al tipo de sistema descrito.

Relacionado íntimamente, con lo anterior, está la manera en que los machos transportan los alimentos hacia el lugar donde se encuentran las crías. Algunos animales como aves y perros, los cuales tienen crías altriciales y viven en parejas monógamas, transportan en la boca alimentos, muchas veces regurgitados para sus crías. Sin embargo, para los primeros homínidos esto pudo haber sido poco adecuado, pero en su lugar, según Lovejoy, el bipedalismo bajo una fuerte selección, pudo haber permitido que los alimentos fueran transportados en las manos, a lo que acompaña un comportamiento de aprovisionamiento. Teniendo en cuenta que los chimpancés recorren de manera bípeda cortas distancias, ya que cuentan con una pelvis y miembros inferiores bajos (características también presentes en los primeros homínidos), provoca que esta manera de andar sea fatigosa. Por tanto, los cambios sucedidos en el esqueleto para una andanza bípeda eficiente, sólo puede estar bajo una fuerte selección si los periodos de mantenerse caminando erguido son extensos, lo que es consistente con la necesidad de transportar cantidades significantes de alimentos. Mientras que la cultura material, sólo permite estar caminando o de pie

ocasionalmente, por tanto, es posible que la transportación de alimentos haya sido un fuerte factor selectivo a favor de la cultura material primitiva. (Leakey y Lewin, 1978 citado por Lovejoy, 1981)

El uso de herramientas primitivas, como las varas que usan los chimpancés para pescar termitas, más que favorecer la habilidad de cargar cosas, permitió el cambio del uso de herramientas primitivas y ocasionales a herramientas de piedra que aparecen en el Pleistoceno, ya que un periodo prolongado y extensivo de uso habitual y regular de artefactos simples transportados, eventualmente, pudo permitir una coordinación y patrones de reconocimiento necesarios que permitieran una cada vez más avanzada dependencia de la cultura material.

Finalmente, como se puede notar, para Lovejoy, una avanzada cultura material y una acelerada expansión del cerebro durante el Plioceno son una consecuencia de un sistema homínido que incluye un cuidado parental y relaciones sociales intensas, parejas monógamas, un comportamiento sexual-reproductivo especializado y el bipedalismo.

Sin embargo, aunque su propuesta sigue una continuidad con otras especies, ya que el hombre es una más de estas, lo que considero correcto, no toma en cuenta la continuidad anatómica y funcional del cerebro que pudiera haber con otras especies, elemento de suma importancia, ya que la ejecución de cualquier comportamiento debe tener un centro rector. Aún con esto otorga ciertos elementos que deben ser tomados en cuenta como para dar una explicación más completa de la historia evolutiva de nuestra especie.

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Esta propuesta de investigación surge de observaciones realizadas por medio de sentido común sobre el presente del animal humano, lo cual concuerda con las ideas de Michel de Certeau (2006:25), quien propone que “el punto de partida de un historiador, está constituido por determinaciones del presente. La actualidad es su verdadero comienzo”, las cuales pueden ser confirmadas por cualquiera de nosotros, si pensamos en la gran cantidad de actividades que realizamos y hemos realizado – según la historia personal de cada individuo- en cada grupo de los que formamos y hemos formado parte, o sea, a lo largo del proceso ontogenético. Para muestra de lo anterior, sólo tenemos que reflexionar en un día cualquiera, donde interactuamos, desde el comienzo del día con los miembros de nuestro núcleo familiar (en la mayoría de los casos), para después salir con destino a los lugares de trabajo, en donde la manera de transportación es variable. Y ya llegando a este, realizar las actividades correspondientes, que serán diferentes según a la ocupación de cada individuo. Tan sólo en estos tres momentos hay al menos dos coincidencias, por una parte, en cada grupo se lleva a cabo una actividad diferente, y en segundo lugar, en cada uno de los anteriores se llevan a cabo interacciones con diferentes individuos.

Por tanto, esta investigación busca mostrar la influencia de la aparición de cada vez más grupos y la variedad de actividades realizadas en cada uno de estos, a lo largo de la historia del linaje humano, como elemento de gran importancia en la evolución humana, no tomado anteriormente en consideración y la manera en que se obtuvo esta capacidad (no hay que olvidar que existen otros elementos morfológicos y comportamentales como la postura erecta, el cambio de alimentación de nutrimentos vegetales a proteínas de origen animal, la aparición del dedo pulgar oponible en la

mano, la construcción de herramientas, etc., que también han presentado cambios junto con la expansión de este).

Además, es importante considerar la idea de que un factor de suma importancia en la expansión cerebral fue la necesidad de tomar decisiones y analizar la conducta de los demás miembros de nuestro grupo. Ya que somos unos primates sociales que vivimos en grandes comunidades, tenemos la necesidad de procesar una gran cantidad de información sobre un sistema (la comunidad) de enorme complejidad, en el cual intervienen muchos elementos que se relacionan entre sí (individuos) en un número virtualmente infinito de formas. Así, es posible entender lo anterior tomando el concepto de software (usado por la informática), en el cual mientras más instrucciones contenga este, se observará más flexibilidad y capacidad de hacer cosas diferentes, incluso se será más eficaz analizando situaciones y tomando decisiones. Y en un futuro próximo hasta podrá aprender de sus propias experiencias. (Arsuaga y Martínez, 2004)

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

- ¿Ha contribuido a la evolución humana, hablando filogenéticamente, que los individuos lleven a cabo diferentes actividades dentro de su mismo grupo, para después formar parte de diferentes grupos y a su vez diversificarse sus actividades?

HIPÓTESIS

El humano actual exhibe una diversificación de actividades que han sido consecuencia del efecto de la selección natural sobre estructuras específicas de su cerebro a lo largo de su historia evolutiva.

OBJETIVOS

- 1.-Exponer los postulados de la teoría de la evolución propuesta por Charles Darwin y las aportaciones realizadas por otras ciencias como la Genética.
- 2.- Exponer la importancia anatómica y funcional de los componentes cerebrales implicados en la memoria de procedimiento.
- 3.- Dilucidar los rasgos de la historia de vida de las especies de homínidos ya extintas.
- 4.- Exponer como está conformada la filogenia y las diferencias observadas en las distintas especies de homínidos que aportan información paleoneurológica y su relación con el registro arqueológico.

MARCO TEÓRICO

Esta propuesta girará en torno a los postulados de la Teoría de la Evolución, propuesta por Charles Darwin, en conjunto con descubrimientos realizados por la Genética, esto para referirnos a las modificaciones sufridas por las diferentes especies del linaje humano en los niveles genético, anatómico y morfológico.

Pero cuando se habla de la conducta y los cambios sucedidos a la misma a lo largo del devenir evolutivo, debemos pensar en la interacción que se ha presentado entre la información genética y la información del medio que habita cada especie, en específico, cuando hablamos del humano anatómicamente moderno, debemos pensar en una coevolución gen-cultura, pensando a la cultura al estilo de Paul R. Ehrlich (2005), que dice que es información no genética (conductas sociales transmitidas, creencias, instituciones, artes, etc.) compartidas e intercambiadas por los *Homo sapiens*. Y un elemento de suma importancia en esta interacción es el tiempo de cambio, es decir, la cultura cambia con mucha mayor velocidad que lo cambia la información genética. (Levinson, 2006)

Para llevar a cabo esta diligencia, debemos tomar en consideración información proveniente de distintas disciplinas para posteriormente hacer dialogar estas partes y tener un panorama más completo de la problemática a tratar.

La Paleoneurología, es el estudio de la evidencia fósil acerca de la evolución del cerebro y es en la actualidad, la única línea directa de evidencia de cómo los cerebros de diferentes animales han evolucionado a través del tiempo (Holloway et al. 2009) y nos permitirá acercarnos a las investigaciones realizadas sobre los endocráneos disponibles de algunos de las especies que conforman la historia evolutiva de los humanos modernos. Los endocráneos, objeto de estudio de la Paleoneurología, son moldes hechos a partir de la tabla interior del hueso del cráneo, pero sólo son esos, no son moldes de cráneos (Holloway et al. 2009).

Los datos que se pueden obtener por medio de endocráneos son el volumen total del cerebro que se determina por los métodos arriba descritos. Cuando se cuenta con datos como peso corporal, el cual se puede extraer de mediciones realizadas al esqueleto poscraneal, se pueden calcular algunos estadísticos que permitan generar valores epistémicos. Por ejemplo, el “tamaño relativo cerebral” (RBS por sus siglas en inglés) se obtiene dividiendo el peso cerebral entre el peso corporal conocido. Otro más es valor del coeficiente de encefalización (EQ por sus siglas en inglés) y se puede obtener por medio de dos ecuaciones:

$$EQ (1) = \text{Peso cerebral (de cualquier especie)} / 0.12 \times \text{peso corporal}^{0.66}$$

$$EQ (2) = \text{Peso cerebral} / 1.0 \text{ peso corporal}^{0.64}$$

El tamaño relativo aproximado de los lóbulos de la corteza cerebral, es otro dato que se puede obtener por medio de los endocráneos. Es aproximado, ya que los surcos de un endocráneo de primate, especialmente de homínido, no es posible apreciarlos. Por tanto, no se puede localizar el surco central con exactitud con la finalidad de delinear

el lóbulo frontal o también es imposible encontrar el surco precentral para delinear al lóbulo prefrontal (Holloway et al. 2009).

Los endocráneos brindan información de patrones convolucionales (giros y surcos) y la información que se obtenga depende del estado de conservación del endocráneo y de la fidelidad de las impresiones de las convoluciones en la tabla interna del cráneo (Holloway et al. 2009).

Una vez más, dependiendo de la completud y de una relativa poca distorsión del endocráneo, se pueden observar diferentes grados de asimetría de los lóbulos temporales lo que permite obtener información acerca de la especialización del uso de las manos y la adquisición del lenguaje articulado (Holloway et al. 2009).

Los suministro de sangre de las meninges muestran diferentes patrones según la especie de homínido que se trate y puede ser útil para identificar líneas filéticas (Holloway et al. 2009).

Otra fuente de información que será tomada en cuenta son las investigaciones realizadas por las Neurociencias, las cuales basan sus descubrimientos en diferentes técnicas.

El conjunto de técnicas modernas que permiten observar la estructura del cerebro, se conocen como neuroimagenología estructural, su uso es corriente en la Medicina. Así, está la tomografía computarizada (TC), es un método que por medio de múltiples radiografías logra obtener imágenes cerebrales, ya que se toman desde diferentes ángulos, las señales obtenidas se integran por medio de una computadora para generar imágenes que parecen “rebanadas” o cortes transversales del cuerpo. Ya con los cortes transversales disponibles, los investigadores pueden establecer la ubicación exacta de estructuras anatómicas internas en un espacio tridimensional (Gluck et al. 2009: 51).

Otra técnica que permite estudiar las estructuras cerebrales, es la imagenología por resonancia magnética (IRM). Es por medio de la utilización de los cambios en los campos electromagnéticos, que se generan imágenes internas, esto es, con la ayuda de un imán de gran potencia en forma de un tubo de gran tamaño, dentro del que se desliza al individuo con la ayuda de una plataforma. La labor del imán es alinear las propiedades magnéticas de una pequeña porción de los átomos ubicados en el cerebro, o la parte del cuerpo a examinar. Acto seguido, se emiten ondas de radio que perturban a los átomos antes alineados, lo que ocasiona la generación de corrientes eléctricas diminutas y en el momento en que las ondas se suspenden, los átomos regresan a su estado estable de alineación. El tiempo necesario para que las distintas regiones del cerebro regresen a su estado estable varía y depende de la densidad de los átomos en cada región. Finalmente, las señales emitidas son recogidas por una computadora y genera imágenes que son parecidas a rebanadas de cerebro. Es necesario mencionar que estas dos técnicas sólo muestran las estructuras anatómicas del cerebro, pero no permiten observar su funcionamiento en condiciones normales (Gluck et al. 2009: 52).

La observación de actividad cerebral en condiciones normales, se realiza por medio de técnicas que forman parte de la neuroimagenología funcional. El principio básico de su funcionamiento se basa en el hecho de que al momento de que una parte del cerebro está en funcionamiento o se activa, necesita una mayor cantidad de oxígeno y dentro del lapso de 4 a 6 segundos se incrementa el flujo de sangre hacia esa región en cuestión, con su carga respectiva de oxígeno. Mientras que si una estructura del cerebro disminuye su actividad, el flujo sanguíneo se reduce y con esto la cantidad de oxígeno requerida es menor. Es pocas palabras, se sabe que una región del cerebro

está activada o desactivada según se presenten los cambios locales en el flujo sanguíneo (Gluck et al. 2009: 59).

La tomografía por emisión de positrones (TEP), es una de estas técnicas. La actividad del cerebro se mide por medio de la detección de radiación emitida por unas partículas subatómicas llamadas positrones. Se inyecta una mínima cantidad de una sustancia químicamente radioactiva al torrente sanguíneo del individuo durante el estudio. Después, las moléculas radioactivas se acumulan gradualmente en diferentes regiones cerebrales y el grado de acumulación dependerá de la actividad y de la demanda de oxígeno de cada región. Así, a medida que las moléculas radioactivas se van descomponiendo dentro del cerebro, se liberan partículas con carga positiva (positrones) que desencadenan la liberación de rayos gamma, los cuales son detectados por el tomógrafo TPE. Las señales registradas se recogen con una computadora y se realizan mapas a detalle del cerebro de los lugares donde se originó la liberación de los rayos gamma (Gluck et al. 2009:59).

Las técnicas antes descritas permiten registrar la actividad de grandes regiones cerebrales, pero la neurofisiología que se ocupa del estudio de la actividad y función de las neuronas (Gluck et al. 2009: 68) permite obtener datos más finos acerca del cerebro.

Una de las técnicas que permiten medir los patrones de disparo de las neuronas es el registro de una sola neurona y los datos se obtienen a través de microelectrodos implantados en el cerebro de un animal, temporal o permanentemente. El electrodo se inserta hasta que la punta se ubica muy cerca o en ocasiones dentro de una sola neurona. Ya colocado el electrodo, este mismo transmite señales a altavoces de manera que las espigas individuales se puedan escuchar como chasquidos, por tanto,

un patrón de chasquidos avisa al investigador que el electrodo está cerca de una neurona que aportará información importante (Gluck et al. 2009:68).

También es posible anestesiar a un animal e implantar quirúrgicamente uno o más microelectrodos de registro en una área determinada del cerebro y cuando el animal despierta es posible registrar la actividad neuronal mientras los animales realizan sus actividades cotidianas (Gluck et al. 2009:69).

Por medio de los microelectrodos, también es posible provocar la actividad neuronal por medio de la aplicación de cantidades diminutas de estimulación eléctrica. La técnica se basa en el hecho de que en el momento de disparo de las neuronas, una carga eléctrica recorre el axón lo que ocasiona la liberación de moléculas del neurotransmisor en la sinapsis. Por tanto, un microelectrodo estimulante tiene la capacidad de proporcionar una descarga similar y con esto manipular la actividad de disparo a voluntad del investigador y así observar y registrar la actividad (Gluck et al. 2009: 70).

Otro de los tópicos que se abordarán en esta investigación es la teoría de la historia de vida. Es un campo que intenta explicar variaciones en las probabilidades de sobrevivencia y reproducción a lo largo de la duración de la vida de todos los organismos vivientes, resaltando la interrelación existente entre el tiempo y las tasas variables. La historia de vida está menos interesada en los mecanismos fisiológicos subyacentes a las tasas y velocidad de crecimiento, desarrollo, reproducción y vejez, que en los efectos relacionados con la adecuación (fitness), esto es, la probabilidad que el resultado sea una relativamente mayor descendencia en las poblaciones futuras. Estos efectos pueden explicar porque la selección natural ha ajustado el tiempo y tasas variables (y por lo tanto los mecanismos subyacentes ellos) diferencialmente en las variedades de organismos vivientes. Así, el objetivo de este campo de estudio es

descubrir los costos de la eficacia y los beneficios, las tendencias que permitan explicar la diversidad de historias de vida a lo largo del mundo viviente (Hawkes, 2006).

Otra fuente de información importante para esta investigación son los descubrimientos hechos por la Arqueología, ya que, son las primeras herramientas las que darán pistas sobre el comportamiento de sus productores. Es la única manera de indagar en el comportamiento de los homínidos ya extintos, porque desgraciadamente este no se fosiliza.

Finalmente, la comparación a nivel comportamental, de la historia de vida, neuronal y endocraneal entre los humanos moderno y chimpancés, es sumamente necesaria. Partiendo del supuesto arrojado por la biología molecular, de que humanos y chimpancés compartimos un ancestro común hace 5 m.a. y unos dos millones de años antes el gorila se separó del ancestro común entre los primeros homínidos y los chimpancés, por lo que genealógicamente nos encontramos más emparentados con los chimpancés que con los gorilas (Ehrlich, 2005: 139).

METODOLOGÍA

Se echará mano de literatura especializada, muchas de las fuentes provienen de revistas especializadas y en otros casos se trata de libros relacionados con evolución biológica, evolución humana, paleoantropología, psicología evolutiva, neurociencias, antropología social.

CAPITULO I

EL LUGAR DEL HOMBRE EN LA NATURALEZA

INTRODUCCIÓN

El interés de los seres humanos por conocer sus orígenes y el de los demás seres vivos data de hace siglos, como lo muestran los mitos fundacionales que están presentes en cualquier sociedad humana y reflejan la necesidad de explicarse a si mismos lo que parece estar profundamente arraigado como un aspecto de la psique humana (Tattersall, 2009: 1).

Ya desde los tiempos clásicos, Aristóteles propuso la noción de la Gran Cadena del Ser, que se refiere al orden existente en la naturaleza, en el que los seres humanos se parecen a algunas criaturas no humanas en un grado mucho mayor de lo que hacen los demás. Ésta manera de contemplar a los seres vivos reinó hasta el siglo XVIII. Sin embargo, fue en éste mismo siglo y bajo esta propuesta que Karl von Linné (Linneo en español) creó un sistema para nombrar y clasificar a los organismos vivos, que aún está vigente hoy en día. Éste sistema consiste en una jerarquización de categorías cada vez más inclusiva, es decir, Linneo agrupó a las especies dentro de géneros, a los géneros dentro de ordenes y a los ordenes dentro de reinos, dando lugar a la subdivisión más grande de cosas vivientes y en la actualidad sigue siendo la base de las clasificaciones de los seres vivientes (Tattersall, 2009: 2).

Hoy existen diferentes escuelas de clasificación, por un lado tenemos a la sistemática evolutiva que toma en cuenta el parentesco y las similitudes de los organismos, mientras que la sistemática cladística solamente se basa para clasificar a los seres vivientes en el parentesco o ascendencia entre los mismos (Boyd y Silk, 2004:126). Debemos aclarar que ninguna escuela es mejor o peor que la otra, la elección de una u otra depende de cual resulte más útil en la practica para el investigador.

Así, desde la sistemática evolutiva, se sitúa a los humanos modernos bajo el orden *Primate* (Tabla 2.1), ya que evolutivamente hablando, estamos más cerca de los primates no humanos

<i>Suborden</i>	<i>Infraorden</i>	<i>Superfamilia</i>	<i>Familia</i>	<i>Subfamilia</i>	
Prosimii (prosimios)	Lemuriformes	Lemuroidea (lémures)	Cheirogaleidae (lémures enanos y lémures ratón)		
			Lemuridae	Lemurinae (lémures verdaderos) Lepilemurinae (lémures jugueteros)	
			Indiidae (indrís) Daubentoniidae (aye-ayes)		
	Lorisiformes	Lorisoidea (grupo de los lorís)	Lorisidae	Lorisinae (lorís)	
	Tarsiiformes	Tarsioidea	Tarsiidae (tarseros)	Galaginae (gálagos)	
	Anthropoidea (antropoides)	Platyrrhini	Ceboidea (monos del Nuevo Mundo)	Cebidae	Cebinae (p. ej., capuchinos)
Aotinae (p. ej., monos lechuzas)					
Atelinae (p. ej., monos araña)					
Alouattinae (monos aulladores)					
Pithecinae (p. ej., saquís)					
Callimiconinae (monos de Goeldi)					
Catarrhini		Cercopithecoidea (monos del Viejo Mundo)	Cercopithecoidea	Callitrichidae (titís y tamarines)	Cercopithecinae (p. ej., macacos y monos verdes)
				Cercopithecoidea	Colobinae (p. ej., langures)
		Hominoidea (simios superiores)	Hominoidea	Hylobatidae	Hylobatinae (gibones y siamangs)
				Pongidae	Ponginae (simios superiores)
	Hominidae			Homininae (humanos)	

Tabla 2.1.- Taxonomía de los primates actuales (The Cambridge Encyclopedia of human evolution citado por Boyd y Silk, 2004).

que cualquier otra especie animal y debido a ésta cercanía compartimos con ellos muchas características morfológicas, fisiológicas, de desarrollo y comportamentales (Tabla 2.2). Entre otras características, los humanos al igual que muchos otros

primates contamos con una visión sumamente desarrollada, así como manos y pies capaces de sujetar. También tenemos en común con ellos ciertos rasgos de forma de vida,

1. El dedo pulgar del pie es **opuesto** y las manos son **prensiles**. Esto significa que los primates pueden usar sus pies y manos para agarrarse. El dedo pulgar opuesto del pie se ha perdido en los humanos.
2. Hay uñas planas en las manos y pies de la mayoría de especies, en lugar de garras, y hay carnosidades táctiles sensibles con «huellas dactilares» en manos y pies.
3. La locomoción viene **dominada por las extremidades posteriores**, lo que significa que las extremidades posteriores realizan la mayor parte del trabajo y el centro de gravedad se encuentra más cerca de las extremidades posteriores que de las anteriores.
4. Tienen un sentido del **olfato** no especializado que se ve reducido en primates diurnos.
5. El sentido de la vista se encuentra altamente desarrollado. Los ojos son grandes y se encuentran desplazados hacia la parte anterior de la cabeza ofreciendo visión estereoscópica.
6. Las hembras tienen camadas pequeñas y la gestación y los períodos juveniles son más largos que en otros mamíferos de tamaño similar.
7. El cerebro es grande comparado con los cerebros de mamíferos de tamaños similares y tiene características anatómicas únicas.
8. Los **molares** están relativamente poco especializados y hay un máximo de dos **incisivos**, un **canino**, tres **premolares** y tres **molares** en cada mitad de las mandíbulas superior e inferior.
9. Hay un buen número de otras características anatómicas sutiles que son útiles para los sistemáticos pero son difíciles de interpretar funcionalmente.

Tabla 2.2.- Características de las especies que conforman el orden *Primate*. (Boyd y Silk, 2004).

incluyendo un periodo prolongado de desarrollo juvenil. Una característica en común muy importante es un tamaño cerebral mayor en relación al tamaño corporal (relación alométrica) que cualquier otro grupo taxonómico. Estas dos características se deben a la forma de vida en grupo de los primates y se traducen en una tendencia progresiva dirigida hacia una dependencia mayor en comportamientos complejos, aprendizaje y flexibilidad en el comportamiento hacia dentro del orden primate (Boyd y Silk, 2004: 135). En cuanto al comportamiento humano, las características fisiológicas y cognitivas que lo determinan, igualmente son más similares a las de los primates que a los miembros de cualquier otro grupo taxonómico (Boyd y Silk, 2004:132).

Por último, un elemento más a considerar es la dentición de los primates, la cual ha sido de gran utilidad en la Paleontología. Por un lado, porque en muchos casos por su dureza, los dientes son la única evidencia que se recupera y se conserva de alguna especie ya extinta, por otro lado, permite a los investigadores realizar inferencias acerca del tipo de alimentos consumidos por el dueño de la misma, estructura social de su grupo y además permite la reconstrucción de relaciones filogenéticas entre individuos ya extintos, así como la evaluación de sus patrones de desarrollo (Arsuaga, 2004: 37; Boyd y Silk 2004: 137). En la Tabla 2.3 se encuentran ejemplos de las fórmulas dentales de algunas especies integrantes del orden *Primate*.

<i>Grupo de primates</i>	<i>Fórmula dental</i>
<i>Prosimios</i>	
Loris, potos y gálagos	$\frac{2.1.3.3.}{2.1.3.3.}$
Lémures enanos, lémures ratón y lémures verdaderos	$\frac{2.1.3.3.}{2.1.3.3.}$
Indris	$\frac{2.1.2.3}{2.0.2.3.}$
Aye-Aye	$\frac{1.0.1.3.}{1.0.0.3.}$
<i>Tarseros</i>	$\frac{2.1.3.3.}{1.1.3.3.}$
<i>Monos del Nuevo Mundo</i>	
La mayoría de las especies	$\frac{2.1.3.3.}{2.1.3.3.}$
Titís y tamarines	$\frac{2.1.3.2.}{2.1.3.2.}$
<i>Todos los monos del Viejo Mundo</i>	$\frac{2.1.2.3.}{2.1.2.3.}$

Tabla 2.3.- La fórmula dental de las especies que conforman el orden *Primate* son variables en el número de incisivos, caninos, premolares y molares en cada lado de los maxilares superior e inferior (Boyd y Silk, 2004).

Sin embargo, aunque las distintas especies del orden *Primate* han evolucionado adaptaciones por medio de las cuales pueden lidiar con retos que les permitan sobrevivir como la búsqueda de alimento, conseguir pareja, criar a los hijos y abrirse paso entre los competidores, existe una enorme diversidad morfológica, ecológica y

comportamental entre las especies que conforman a éste orden. Así, mientras un lémur ratón pesa sólo 30g, un gorila macho puede llegar a pesar hasta 160kg (Boyd y Silk, 2004: 133). Algunas especies de primates habitan bosques tropicales húmedos o subtropicales monzónicos, donde las lluvias son estacionales y en épocas secas los árboles pierden las hojas (Arsuaga, 2004: 36), mientras que otras viven en montes y sabanas abiertos (Boyd y Silk, 2004: 133). La alimentación de unas especies consiste solamente de hojas, a diferencia de otras que llevan una dieta omnívora, es decir, comen hojas, frutos, flores, semillas, goma, néctar, insectos y hasta presas pequeñas. Algunas especies son nocturnas y otras diurnas. Algunas especies defienden su territorio de las incursiones de individuos de su misma especie y otras no. Dentro de algunas especies primates el cuidado de los hijos es relegado a las hembras, mientras que en otras los machos contribuyen de manera activa a esta labor (Boyd y Silk, 2004:133).

Continuando con esta clasificación, el *orden Primate* se divide en dos subordenes, *Prosimii* (prosimios) y *Anthropoidea* (antropoides).

La mayoría de los primates que se agrupan bajo el suborden de los prosimios son de tamaño pequeño, sus patrones de actividad generalmente son nocturnos y cuentan con adaptaciones para vivir en la oscuridad como un olfato bien desarrollado, ojos grandes, orejas con movimiento independientes y son arbóreos. A su vez, éste suborden se divide en tres infraordenes: *Lemuriformes* los cuales se encuentran sólo en Madagascar y la Isla Comore, frente a la costa Sureste de África, una característica comportamental sobresaliente se observa en el dominio rutinario de los machos sobre las hembras; *Lorisiformes* habitan los bosques de Asia y África, por las noches dejan a sus crías dependientes escondidas en nidos construidos en los agujeros de los árboles y por el día las hembras duermen, alimentan y hacen “grooming” a sus crías, a

veces rodeados de individuos de la misma especie que le son familiares; *Tarsiiformes* se encuentran en los bosques lluviosos de Borneo, Sulawesi y Filipinas y aunque viven en grupos monogámicos muchos de ellos tiene más de una hembra criando a la vez; su alimentación se basa únicamente en materia animal, o sea, se alimentan de insectos y pequeñas presas vertebradas lo que los hace únicos entre los primates (Boyd y Silk, 2004: 141).

En cuanto al suborden *Anthropoidea* (simios o antropoideos), dentro de él se encuentran los infraordenes *Platyrrhini* (platirrinos) y *Catarrhini* (catarrinos), mejor conocidos como monos del Viejo Mundo y monos del Nuevo Mundo, respectivamente, debido a que los primeros se localizan en Sudamérica y Centroamérica, mientras que los segundos viven en África y Asia (Boyd y Silk, 2004: 141). Sin embargo, los humanos rompemos con la regla ya que aunque pertenecemos al infraorden catarrinos, nos hemos expandido por todo el planeta Tierra.

En general, los antropoideos son diurnos, excepto, el mono de noche sudamericano (*Aotus trivirgatus*), el cual pudo haberse convertido a la vida nocturna a partir de antepasados diurnos (Arsuaga, 2004: 40). Otras características generales son la posición completamente frontal de los ojos, por medio de la que se obtiene un amplio campo de visión estereoscópica o visión en tres dimensiones, para lo que es necesario que los campos visuales de ambos ojos se solapen. Gracias a este tipo de visión los individuos pueden hacer cálculos precisos de distancias a objetos, ya sea ramas o presas. Los simios tienen cerebros grandes, aún cuando los dos infraordenes lo han desarrollado por diferentes caminos evolutivos. Así mismo, los lóbulos olfativos de estos cerebros son pequeños. La manera en que los integrantes de este suborden nos representamos el mundo es básicamente por medio de imágenes y no por olores (Arsuaga, 2004: 40).

El infraorden de los platirrinos se divide en dos familias más *Callitrichidae* y *Cebidae*. Aunque los integrantes de este infraorden exhiben una enorme diversidad de tamaños, dieta y organización social, es posible enumerar algunas características básicas. Todos los primates del Nuevo Mundo son diurnos, excepto como ya lo mencionamos, el *Aotus trivirgatus*, los cuales habitan áreas forestales y son arbóreos. La mayoría de estos primates son cuadrúpedos y su movimiento se limita a las puntas de las ramas y saltando entre árboles adyacentes. Pero las especies que conforman la familia *Cebidae*, son capaces de suspenderse sólo usando las manos, pies o cola, además de que se pueden columpiar con los brazos por debajo de las ramas (monos aulladores, monos araña, monos capuchinos, etc.) (Boyd y Sylk, 2004: 142).

En cuanto al infraorden catarrinos, esta compuesto de dos superfamilias, *Cercopithecoidea* (monos del Viejo Mundo) y *Hominoidea* (simios y humanos).

A su vez, la superfamilia de los monos del Viejo Mundo se divide en dos subfamilias *Cercopiyhecinae* y *Colobinae*.

Los cercopitecinos, se encuentran en África, con excepción del género *Macaca*, el cual habita una gran extensión de terreno en Asia y Europa. En cuanto al tamaño y la dieta, es más variada que en la subfamilia de los colobinos, como veremos a continuación. En la mayoría de los casos viven en grupos medianos o grandes compuestos por múltiples machos y hembras (bisexuales). Por lo regular las hembras continúan viviendo dentro del grupo en que nacieron a lo largo de su vida (grupo natal), además mantienen una relación duradera y muy próxima con sus parientes maternos; en cambio, los machos al alcanzar la madurez sexual, abandonan sus grupos natales para unirse a nuevos grupos (Boyd y Silk, 2004: 144).

Ahora pasaremos a la superfamilia *Hominoidea*, esta conformada por tres familias de simios: *Hylobatidae* (gibones), *Pongidae* (orangutanes, gorilas y chimpancés) y *Hominidae*

(humanos). Entre las características particulares de los simios y que van a marcar la diferencia con los monos tenemos la ausencia de cola, narices y paladares más anchos, además de cerebros mayores. También cuentan con unos molares poco especializados a un sólo tipo de dieta, sus molares inferiores cuentan con cinco cúspides, las cuales forman un patrón de aristas de Y desviadas hacia un lado, mientras que los monos del Viejo Mundo exhiben unas cúspides anterior y posterior prominentes que van a formar dos aristas (Figura 2.1) (Boyd y Silk, 2004: 144).

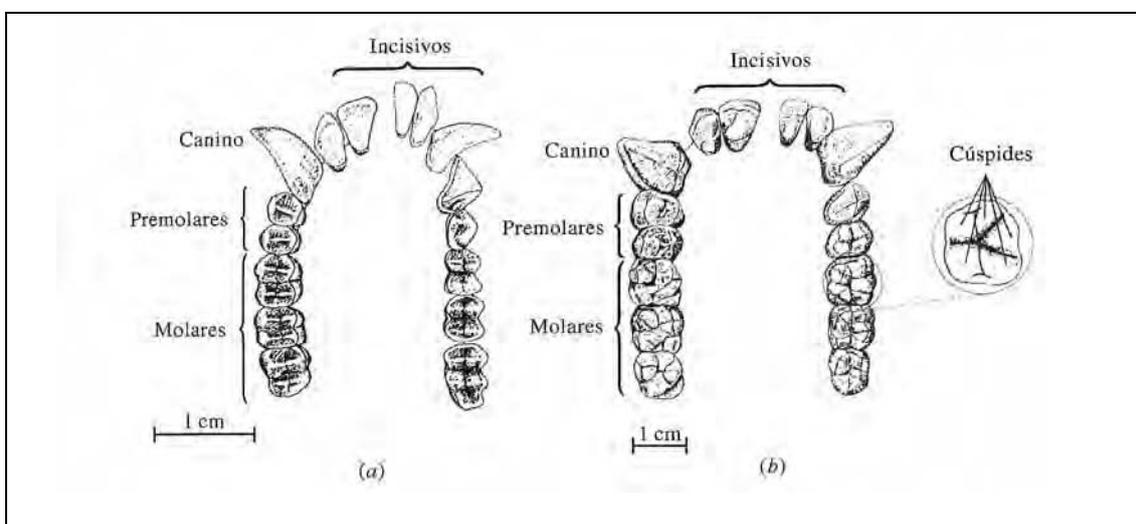


Figura 2.1.- En la imagen se observa en lado izquierdo el maxilar de un macho colobino (a) y en el lado derecho la mandíbula de un gorila macho (b). Mientras que en los monos del Viejo mundo las prominentes cúspides anteriores y posteriores de los molares inferiores forman dos aristas paralelas, en los simios las cinco cúspides de los molares inferiores forman un patrón en forma de Y (Boyd y Silk, 2004).

La familia *Hylobatidae* o simios inferiores, entre los que se encuentran los gibones y los siamangs, se ubican en Asia y son únicamente arbóreos y cuentan con unos brazos largos en relación a su tamaño corporal, lo que les permite moverse a través de la

copas de los árboles con extremada soltura. Los gibones y siamangs, son los únicos primates que se impulsan a sí mismos solamente con sus brazos y entre agarre y agarre están en vuelo libre, este modo de locomoción fue llamado braquiación por sir Arthur Keith en el siglo XIX (Arsuaga, 2000: 44). Los simios inferiores viven en grupos familiares monógamos y defienden enérgicamente sus áreas de campeo y su alimentación se basa en flores, hojas, frutos e insectos. Los machos siamang ocupan un lugar importante en el cuidado de las crías, ya que con mucha regularidad las llevan a cuevas durante el día, mientras que los gibones macho ponen menos atención a este tópico (Boyd y Silk, 2004: 147).

Por otro lado, tenemos a la familia de los simios superiores (*Pongidae*), compuesta por orangutanes, gorilas y chimpancés. Mientras que los humanos se sitúan dentro de su propia familia, como ya dijimos, la *Hominidae*.

En lo que respecta a los orangutanes, en la actualidad sólo se localizan en las islas de Sureste asiático de Sumatra y Borneo. Se alimentan en su gran mayoría de frutos y en menor cantidad de hojas y cortezas. Las hembras adultas casi todo el tiempo están acompañadas de sus propias crías e hijos no adultos y escasamente se encuentran e interaccionan con otros orangutanes. Los machos, en cambio, la mayor parte del tiempo lo pasan solos, aún así, cada uno es capaz de defender un área que contiene las áreas de campeo de varias hembras adultas, a su vez, otros machos exploran grandes áreas y se aparean cuando encuentran una hembra receptiva. Pero si un macho residente se encuentra con alguno de estos exploradores se entablan luchas feroces y ruidosas (Boyd y Silk, 2004: 147).

El gorila es considerado como el mayor de los simios. La subespecie gorila de montaña, que se encuentra en las montañas de Ruanda, vive en grupos conformados por un macho o dos, varias hembras adultas y sus hijos. Día con día se alimentan de

cantidades bastante importantes de hierbas, enredaderas, matorrales y bambú, raras veces comen frutos ya que escasean en las montañas. Los machos de ésta subespecie son llamados “espaldas plateadas” (silverbacks), ya que cuando llegan a la madurez el color del pelaje que cubre su espalda y hombros es gris plateado y su presencia es determinante para la estructura del grupo y cohesión de sus grupos sociales. Pocas veces los gorilas machos continúan viviendo en sus grupos natales para criar, la mayoría de las ocasiones emigran de su grupo natal y forman sus propios grupos robando a los otros machos a sus hembras cuando se presentan encuentros entre grupos. Los gorilas “espalda plateada” van a determinar los horarios de actividad del grupo y la dirección a seguir (Boyd y Silk, 2004: 148).

Finalmente llegamos a los parientes más cercanos de la especie humana, los chimpancés. La observación de éstos primates ha permitido proponer hipótesis acerca del comportamiento de los primeros humanos, ya sea haciendo uso de un razonamiento por analogía (comparación de caracteres similares por convergencia o que no surgieron de un ancestro en común) o por homología (comparación de caracteres que surgieron de un ancestro en común) (Boyd y Silk, 2004: 117). Se conocen dos especies de chimpancés, los comunes y los bonobos o pigmeos. Estos primates forman grandes comunidades compuestas por múltiples hembras y machos. Sin embargo, al contrario de la organización social mostrada por otras especies de primates que ya hemos mencionado, es común que las hembras chimpancés se separen de sus grupos natales cuando llegan a la madurez y los machos son los que toda su vida la pasarán en sus grupos de nacimiento. Otra diferencia notable con los demás primates reside en que los miembros que conforman las comunidades de chimpancés, en muy pocas ocasiones se encuentran juntos como un grupo único, en su lugar todos los días se forman grupos que varían en tamaño y composición. Entre

los chimpancés comunes, las uniones más fuertes se presentan entre los machos, a diferencia de los bonobos entre los que los lazos más fuertes se observan entre las hembras y sus hijos adultos (Boyd y Silk, 2004: 149). Los chimpancés realizan incursiones en territorios vecinos y de vez en vez matan premeditadamente a integrantes de la tribu “rival” que están cautivos (Ehrlich, 2005: 140). Algunas investigaciones apuntan a la capacidad de los chimpancés para ejercer un razonamiento causal, si por ejemplo se les da una caja que contiene dentro alimentos atada con un cordón alrededor, son capaces de aprender a romper piedras para obtener piedras afiladas y cortar con ellas el cordón (Limongelli, 1995 citado por Ehrlich, 2005).

También son los únicos primates capaces de modificar objetos naturales para usarlos como herramientas rutinariamente. Para cazar termitas, pelan ramas y las introducen en los montículos de estos insectos, la misma operación realizan para obtener hormigas (Boyd y Silk, 2004: 149).

A estas características es necesario agregar una muy importante, los chimpancés cuentan con un cuerpo de información no genética que se trasmite de individuo a individuo y de generación en generación, en otras palabras, son poseedores de una cultura. Sin embargo, entre los diferentes grupos de chimpancés la cultura variará en las formas de uso de sus herramientas, así como en los patrones de acicalamiento y de llamado de atención en momentos de peligro (Ehrlich, 2005: 140). Por ejemplo, los chimpancés observados por Hedwige Bosch en 1984, que viven en el parque nacional Taï, ubicado en el Oeste de África, para partir las nueces de las palmeras utilizan una piedra como martillo y una piedra pesada y plana o en su defecto una raíz saliente que van a tener la función de yunque (Boyd y Silk, 2004: 151) y en algunas ocasiones usan una piedra adicional a manera de cuña que permite nivelar el yunque. Esta piedra

adicional se le conoce como metaherramienta, se trata de una herramienta que permite mejorar el funcionamiento de otra herramienta. Es necesario mencionar que ésta manera de romper las nueces es únicamente exhibido por este grupo (Ehrlich, 2005: 141). Otro ejemplo sucede entre los chimpancés de Gombe, los cuales introducen dentro de su boca varias hojas (sin ingerirlas), posteriormente sumergen las hojas en hendiduras y toman la función de esponjas para absorber el agua (Boyd y Silk, 2004: 151).

Aunque, entre los humanos y sus parientes más cercanos es posible encontrar muchas similitudes (como los rasgos que acabamos de mencionar compartidos con los chimpancés), también existen diferencias importantes tanto de grado como de clase. A nivel genotípico, las diferencias entre los chimpancés y nosotros es menor al 2%, pero a nivel fenotípico sí se observan diferencias importantes como la posición totalmente erguida, sólo observada en los humanos o la falta de vello corporal en comparación con los chimpancés; los caninos e incisivos de los humanos son menores en tamaño si los comparamos con los de los chimpancés; los humanos tenemos dedos pulgares opuestos a la palma de la mano en su totalidad; las hembras humanas son diferentes a las hembras chimpancés y a cualquier otra hembra primate, ya que antes de la lactancia exhiben pechos grandes y adiposos; en cuanto a la forma de vida, los chimpancés se orientan más rápidamente que los humanos en un mundo tridimensional, como los bosques (Ehrlich, 2005: 141).

En lo tocante a la organización social de la especie humana, como propone el primatólogo Jan A. R. A. M. Van Hooff (2004), los individuos que la conforman son animales sociales y en cualquier lugar que se les encuentre viven en grupos y sociedades, lo que con seguridad ha ocurrido a lo largo de toda su historia evolutiva. Sin embargo, las asociaciones que presentan exhiben una estructura de múltiples

niveles y cada uno de los individuos que conforman la especie, crece en el seno de una unidad familiar compuesta por un macho reproductor y una o varias hembras y su prole, posteriormente este individuo se convertirá en miembro de una unidad semejante. También propone que por regla general, varias de estas unidades forman grupos o clanes, mientras que los progenitores de las diferentes familias tienden a unirse. Estos individuos y las unidades familiares tienen la cualidad de integrarse de manera simultánea en diversas organizaciones que se superponen produciendo en algunas ocasiones una complejidad extraordinaria como se observa en la sociedad actual. Así, cada individuo es capaz de formar parte de una clase de un instituto, una orquesta, un club de fútbol, una asociación profesional, un partido político, una nación, etc. Debemos hacer notar que cada organización desarrolla sus propias estructuras de relaciones y sus normas de interacción. Sin embargo, como subraya este primatólogo, el hecho de ser miembro de una “unidad reproductora” o de una familia integrada en un clan o una tribu genera un ajuste de relaciones tan antiguo, o más, que la misma humanidad.

En la actualidad, las relaciones familiares ya no son determinadas por una coherencia espacial, como sucedía en el pasado, tiempo en el que el gran desarrollo cognitivo del humano le permitía sostener relaciones de naturaleza diferente, hasta el punto de que sus parejas físicamente ausentes, existían sólo en sus representaciones mentales (Van Hooff, 2004). Las normas y reglas que permiten mantener un cierto orden entre las relaciones, además de tomar parte en ellas, son transmitidas por medio de procesos ontogenéticos que favorecen muchas de las convenciones culturales. En esto nos enfocaremos más adelante, pero antes hablaremos de la importancia de la vida en grupo.

LA VIDA EN GRUPO

Como acabamos de ver las diferentes especies que conforman el orden *Primate* exhiben diversos tipos de organizaciones sociales (Tabla 2.4) y aunque se trata de grupos sociales estables dentro de los que cada integrante se reconoce a sí mismo y a los demás miembros como individuos, este tipo de vida es también exhibida por muchas otras especies animales entre las que se encuentran las orcas, perros salvajes, las mangostas y los elefantes (Boyd y Silk, 2004: 187).

Así, las variaciones observadas entre las diversas especies de primates y dentro de cada una de ellas, es necesario concebirlas bajo el lente de la evolución, ya que pueden ser el resultado de algún proceso aleatorio o de una desviación genética, pero también debemos

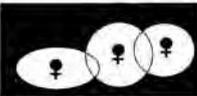
	SOLITARIO <i>Unimacho/multiembras</i> Orangutanes (y numerosos prosimios)
	UNIMACHO/MULTIEMBRAS <i>Sin subgrupos</i> Cercopitecos, numerosos langures, patas (gorila)
	UNIMACHO/MULTIEMBRAS <i>Subgrupos</i> Papiones sagrados, babuinos gelada, hombres
	MULTIMACHOS/MULTIEMBRAS <i>Lazos entre las hembras</i> Babuinos de la sabana, macacos, capuchinos
	MULTIMACHOS/MULTIEMBRAS <i>Sin lazos entre las hembras</i> Bonobos, monos aulladores
	MULTIMACHOS/MULTIEMBRAS <i>Lazos entre los machos</i> Chimpancés, colobos rojos, monos araña, monos lanudos
	UNIMACHO/UNIEMBRA <i>Monogamia</i> Gibones, siamangs, monos nocturnos, algunos calitriquidos
	UNIEMBRA/MULTIMACHOS <i>Poliandria</i> Tamarinos

Tabla 2.4.- Las diversas organizaciones sociales en las diferentes especies de primates (Van Hooff, 2004).

recordar que los seres vivos se encuentran en un entorno específico y por lo tanto éstas variaciones van a ser producto de un proceso adaptativo (Van Hooff, 2004: 202). Cuando pensamos en las variaciones de las organizaciones sociales dentro de una misma especie, es posible adjudicarlas a ontogenias diferentes y puesto que los individuos reaccionan a entornos diversos, es posible que las diferencias genéticas sean las responsables de las variaciones observadas. Sin embargo, las cosas cambian cuando nos referimos a las variaciones entre especies, ya que como en el caso anterior también se pueden observar estructuras variadas que se someten a los mismos mecanismos de reacción por el simple hecho de que el resultado tiene que ser diferente cuando las condiciones medioambientales divergen. En este caso nos referimos, por tanto, a variaciones fenotípicas. Aún así, entre especies diferentes se observan variaciones genotípicas, lo que se traduce en que los animales de especies diferentes ponen en práctica mecanismos de reacción genéticamente distintos. Esto es posible probarlo cuando especies diferentes viven en condiciones similares –como en zoológicos- y aún así mantienen los rasgos sociales específicos correspondientes a cada una (Van Hooff, 2004).

Así, si consideramos como adaptaciones evolutivas a las estructuras sociales específicas de cada una de las especies, por tanto, estamos hablando que están sujetas al proceso de selección natural de tipo darwiniano (tema que abordaremos en el capítulo siguiente). Las disposiciones e inclinaciones que sustentan el comportamiento de los individuos de una especie determinada fueron seleccionados por la razón de que permiten que se lleven a cabo interacciones que generan una estructura social dentro de la que dichos individuos se benefician de un mayor éxito reproductivo. Por lo tanto, la evolución va a seleccionar animales orientados a desarrollar relaciones con los demás que les van a permitir obtener el máximo de

descendientes a lo largo de las generaciones. En otras palabras, las disposiciones sociales seleccionadas van a asegurar una aptitud biológica óptima (Van Hooff, 2004).

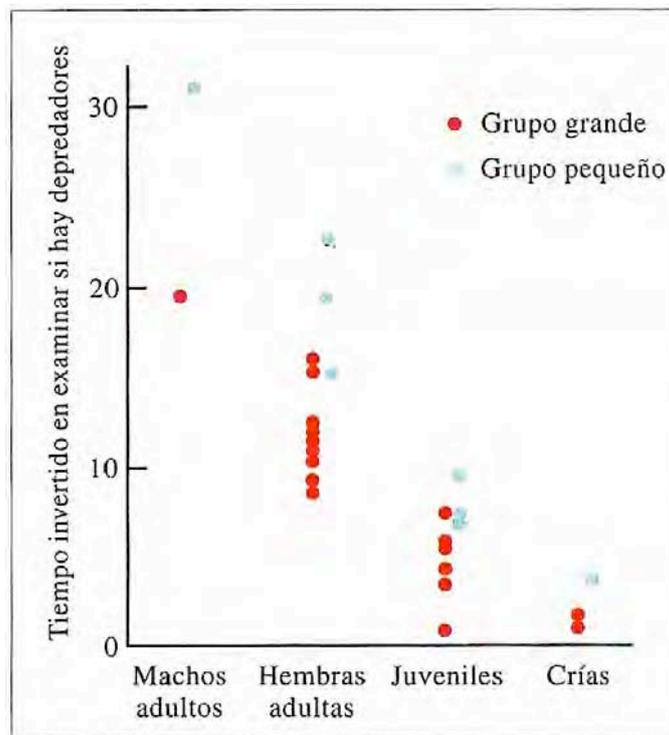
Se han propuesto dos modelos que intentan explicar porque los primates viven en grupos y aunque ambos presentan dificultades, pensarlos como conjunto permite abrir la perspectiva sobre este tipo de vida.

Por un lado, está el modelo propuesto por el primatólogo de la Universidad de Harvard, Richard Wrangham, que nos dice que el beneficio que se obtiene de la sociabilidad se centra en la posibilidad que brinda a los individuos, en especial a las hembras, de defender colectivamente el acceso a los recursos alimenticios. Así, si varios individuos se unen en bandas con éste fin, con seguridad podrán excluir a los individuos solitarios y evitar que hagan uso de los recursos. La defensa en conjunto de los recursos alimenticios es mucho más beneficiosa si los alimentos son relativamente valiosos, si las fuentes de alimentos se agrupan en el espacio y el tiempo y si la comida que se localiza dentro de los comederos es bastante como para cubrir las exigencias alimenticias de varios individuos. Para Wrangham, estos tres criterios son cubiertos con frecuencia por los frutos, ya que son valiosos por su alto contenido en carbohidratos que rápidamente se convierten en energía necesaria para suministrar las necesidades metabólicas corporales; en segundo lugar, los frutos crecen en árboles, matorrales y enredaderas que se encuentran en partes específicas de un territorio, además existe una gran variedad de especies frutales que producen cosechas bastante abundantes de las que muchos individuos pueden alimentarse al mismo tiempo. Entonces, como diferentes especies de primates se alimentan en su mayoría de frutos es posible que esta observación explique el porque los primates viven en grupos sociales (Boyd y Silk, 2004: 188).

El segundo modelo que trata de explicar porque los primates viven en grupo, fue propuesto por el primatólogo holandés Carel van Schaik y es conocido como el modelo de la “depredación”. Los primates viven bajo la amenaza constante de depredadores como leopardos, águilas, serpientes, papiones o los mismos humanos (Boyd y Silk, 2004: 170). Así, si los individuos permanecen agrupados es posible que se reduzca la vulnerabilidad a la depredación. Las evidencias que arroja la primatología y que permiten validar éste modelo son las siguientes:

1. Se ha observado que las especies terrestres, por lo general, forman grupos mayores que las especies arbóreas, tal vez porque vivir en el suelo conlleva muchos más riesgos que vivir en los árboles. Sin embargo, aunque no existen evidencias de que las especies de primates terrestres se encuentren mayormente expuestas a la depredación, la justificación la podemos encontrar en los grupos extensos que conforman los primates terrestres ya que brindan una defensa efectiva contra cualquier depredador.
2. Como ya dijimos, entre los primates existen especies que no se alimentan en grupo, pero están menos expuestos a la depredación ya que son de gran tamaño (orangutanes y moños araña).
3. Los individuos juveniles forman el grupo de edad más vulnerable a la depredación y los índices de mortalidad mayores se localizan entre grupos pequeños y son menores en grupos grandes en lugares donde hay presencia de depredadores.
4. Los primates presentan la característica de adaptar su comportamiento al riesgo de depredación, como se ha observado en algunos grupos de macacos que habitan islas en las que no hay depredadores, éstos primates forman grupos pequeños a diferencia de otros grupos que son mucho más grandes

pero viven en tierra firme. También se sabe que monos capuchinos de Venezuela que viven en grupos pequeños examinan el entorno con mayor frecuencia para detectar depredadores que los capuchinos que viven en grupos mayores (Gráfica 2.1) (Boyd y Silk, 2004: 191).



Gráfica 2.1.- Uno de los posibles beneficios de vivir en grupos sociales es que el agrupamiento de individuos reduce la vulnerabilidad hacia los depredadores. En esta gráfica es posible observar la relación que existe entre la frecuencia con que monos capuchinos de Venezuela examinan la presencia de depredadores con el tamaño del grupo. El grupo más numeroso de los observados (40 individuos) examinaban si había depredadores menos a menudo que los miembros del grupo más pequeño, que constaba de 8 individuos (Boyd y Silk, 2004).

El problema mayor con este modelo lo encontramos en las pocas evidencias que se tienen sobre casos de depredación y por tanto la falta de evidencia que nos hable de la mayor vulnerabilidad de los primates terrestres frente a los arborícolas. Aún con esto, es posible que la agrupación permita defender los recursos y además protegerse de los

depredadores, o sea, es más esclarecedor y explicativo tomar los en cuenta los dos modelos en conjunción.

ONTOGENIA

Sin embargo, la vida en grupo exige de un largo aprendizaje, el cual se basa en una ontogenia comportamental y física que implica muchos años, en el hombre al menos este periodo va desde el nacimiento hasta la edad adulta y representa casi un cuarto de la vida.

Cuando hablamos de ontogenia, nos referimos al proceso de construcción de un individuo no importando la especie a la que pertenezca (Deputte y Vauclair, 2004). Como veremos en el siguiente capítulo, la evolución solamente actúa sobre las estructuras genéticas de los individuos lo que da como resultado que algunos genomas sean eliminados y algunos otros sean conservados o favorecidos. Por tanto, para muchas especies el programa ontogenético es subyacente a su respectivo programa genético lo que ocasiona que los individuos –los “ontos” – se distingan muy poco unos de otros. Sin embargo, para otras especies, entre las que se encuentran los primates, la ontogenia es parte de procesos “epigenéticos”, lo que significa que después de su nacimiento el joven se “constituye” comportamental y psicológicamente por la dirección de las interacciones con sus congéneres y con todo lo que le rodea. Aquí es donde la noción de “ontos” toma su significado real, apuntando la unicidad de cada individuo (Deputte y Vauclair, 2004).

Pero, la noción de ontogenia tenía otra intención. En 1866, el biólogo alemán Ernest Haeckel, postuló que la historia evolutiva de una especie se reflejaba en el desarrollo, es decir, la sucesión de los antepasados en su estado adulto se recapitula en las sucesivas fases embrionarias (Arsuaga, 2001: 84) e incluso recuerda los modos de

vida de las especies predecesoras. Un ejemplo de lo anterior es el caso de los mamíferos, los cuales en el curso de su embriogénesis pasarían por un estadio de “pez” (Deputte y Vauclair, 2004).

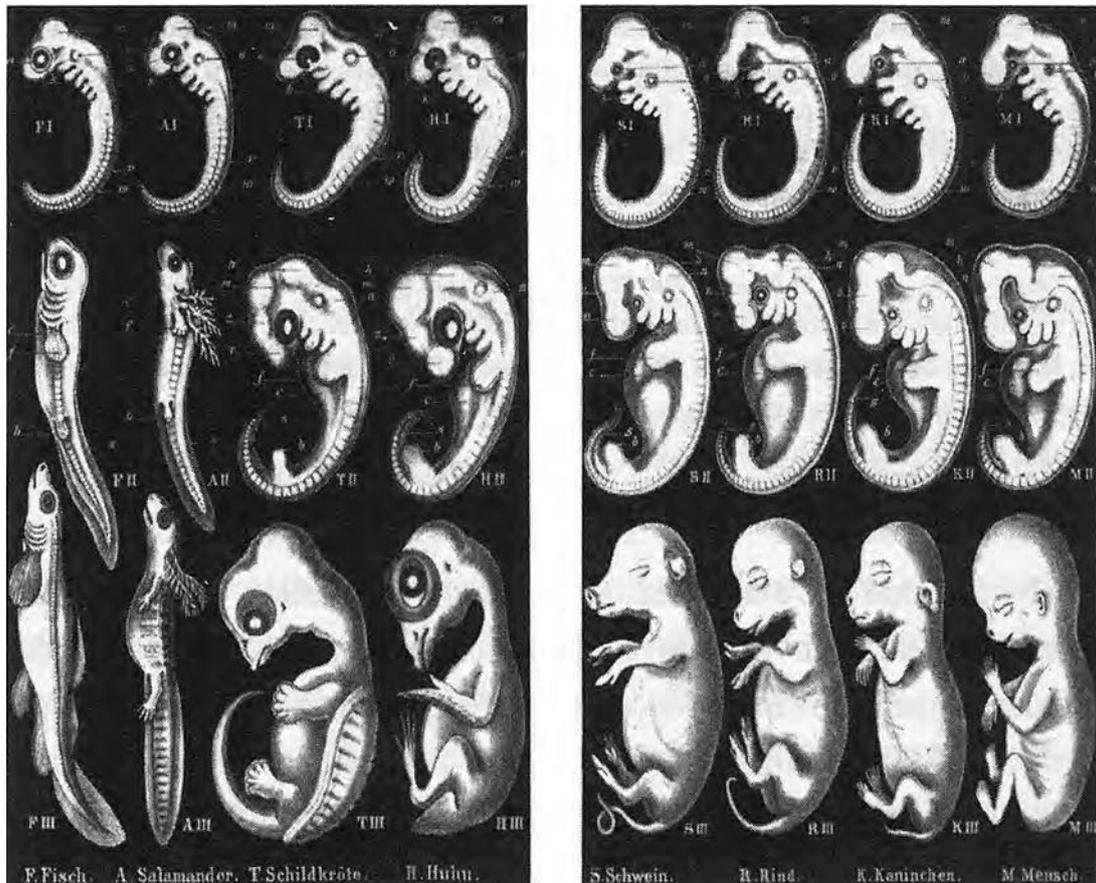


Figura 2.2.- En 1866, el biólogo alemán Ernest Haeckel, postuló que la historia evolutiva de una especie se reflejaba en el desarrollo. En esta imagen se pueden observar diferentes tipos de vertebrados que van desde el pez (izquierda), hasta el humano (derecha) y las similitudes que existen entre ellos en las primeras etapas de desarrollo (Arsuaga, 2001).

De aquí su famoso aforismo en el mundo de la biología: “la ontogenia recapitula la filogenia”, propuesta que en la actualidad no tiene validez alguna, ya que ha sido desmentida por la ramas de la biología y la genética dedicadas al desarrollo. Por lo anterior, es necesario no pensar a la ontogenia como el desarrollo de una estructura “imperfecta” con rumbo hacia una acabada, sino como un proceso de desarrollo

integrado (que incluye los niveles anatómico, fisiológico y comportamental) en el que a cada momento el organismo debe adaptarse a su entorno, por tanto, el organismo va a recapitular su propia historia de desarrollo y no la de la evolución de las especies. Así, como proponen Bertrand L. Deputte y Jacques Vauclair, este aforismo desde la perspectiva que se tome, recuerda la necesidad de tener presentes los fenómenos del desarrollo con la finalidad de comprender el surgimiento de las diferencias entre las formas adultas.

Por tanto, dentro de la ontogenia se encuentran todos los fenómenos que conducen a la construcción de un individuo o un “ontos” como ya lo mencionamos. Este término pone énfasis en el hecho capital de que un organismo es un todo indisociable y los elementos que lo conforman se encuentran en constantes interacciones múltiples.

Sin embargo, los caracteres epigenéticos de la ontogenia de los primates van a estar determinados por los “rasgos de la historia de la vida”, entre los que tenemos particularidades fisiológicas y anatómicas como el desarrollo cerebral, la duración del desarrollo, la edad de la madurez sexual y la longevidad (Deputte y Vauclair, 2004).

La teoría de la historia de la vida trata de explicar la amplia diversidad de ciclos de vida en seres vivos y se basa en la teoría de las poblaciones estables, tomada de la Demografía, la cual explica la interdependencia del ritmo vital de las poblaciones y es útil siempre que en poblaciones pequeñas se mantengan constantes por pocas generaciones la edad específica de nacimientos y la tasa de mortalidad (sin tomar en cuenta la migración), además es necesario que la población alcance una estabilidad en la distribución de las edades. Por tanto, la proporción de individuos en cada rango de edad no puede cambiar, aún si la población crece o no. Así, cualquier cambio en la fertilidad o la mortalidad en una edad en particular que afecte la adecuación del tiempo de vida relativo puede ser calculado por medio de modelos de poblaciones

estables, asumiendo que las poblaciones, además de permanecer estables también tienen carácter estacionario, o sea, no muestran crecimiento (Hawkes, 2006).

En conjunción con los modelos de población estables, también se hecha mano de los modelos de optimización estándar y dependiente de la frecuencia, también conocido como estrategia evolutiva estable (ESS, por sus siglas en inglés), los cuales permiten analizar el intercambio impuesto en un mundo finito. Partiendo de la suposición de que tiempo y energía son limitados, mayores asignaciones a una cosa van a dejar menos de estos elementos disponibles para cualquier otra. Por tanto, una mayor inversión de tiempo y energía dispuestos para la manutención se traduce en menor cantidad de estos elementos disponibles para la reproducción y aún más, una mayor inversión en una sola de las crías significa poca producción, es decir, menos crías llegarán a edad adulta. Lo anterior se basa en la premisa de que la selección natural va a favorecer a las tendencias y capacidades que permitan realizar éste intercambio de tiempo y energía con la finalidad de mejorar la adecuación general de toda la vida. Ya que los costos y beneficios de diferentes componentes son determinados por las características propias de los individuos, así como de las circunstancias locales, las asignaciones óptimas variarán entre los individuos con el tiempo, así como entre los individuos de una misma población y aún entre poblaciones de una misma especie. Por tanto, las capacidades que permitan realizar ajustes a circunstancias inmediatas podrían dar lugar a una amplia variación fenotípica (Hawkes, 2006).

De acuerdo con lo anterior, los primates cuentan con una historia de vida lenta porque presentan maduración tardía, después de una gestación larga su índice de natalidad es relativamente bajo, dan a luz a un sólo individuo a la vez (la gran mayoría de las veces) y sus expectativas de vida en la adultez son enormes (Tabla 2.5). Por lo tanto, mientras el orangután (*Pongo abelli* y *Pongo pygmaeus*) tiene entre los primates no

humanos la edad más tardía de la primera reproducción y el intervalo de tiempo más largo entre nacimientos, el humano presenta la edad de la primera reproducción y la expectativa de vida más tardía y larga, respectivamente, que cualquier especie de gran simio (Van Schaik et al., 2006).

Great Ape Species	Maximum Lifespan (Years)	Age at First Birth (Years)	Adult Female Weight (kg)	Gestation Length (Days)
Orangutan (<i>Pongo pygmaeus</i> and <i>P. abelii</i>)	58.7 ^a	15.6 ^d	36.0 ⁱ	260 ^m
Gorilla (<i>Gorilla gorilla</i>)	54.0 ^a	10.0 ^e	84.5 (71–98) ^j	255 ^m
Bonobo (<i>Pan paniscus</i>)	50.0 ^{+b}	14.2 ^f	33.0 (27–39) ^j	244 ⁿ
Chimpanzee (<i>Pan troglodytes</i>)	53.4 ^a	13.3 ^g	35.0 (25–45) ^j	225 ^m
Human (<i>Homo sapiens</i>)	85.0 ^c	19.5 ^h	47.0 (38–56) ^k	270 ^m

Sources: a. Judge and Carey (2000), b. Erwin et al. (2002), c. Hill and Hurtado (1996); Howell (1979); Blurton Jones, Hawkes, and O'Connell (2002), d. Wich et al. (2004), e. Alvarez (2000); for humans, only data from two foraging populations, the Ache and !Kung, f. Kuroda (1989), g. Average age at first birth for five *P. troglodytes* populations: Bossou, 10.9 years (Sugiyama 2004); Gombe, 13.3 years (Wallis 1997); Mahale, 14.56 years (Nishida et al. 2003); Tai, 13.7 years (Boesch and Boesch-Achermann 2000); and Kibale, 15.4 years (Wrangham in Knott 2001), h. Average age at first reproduction from four human foraging groups: Ache, 19.5 years (Hill and Hurtado 1996); !Kung, 19.2 years (Howell 1979); Hadza, 18.77 years (Blurton Jones, unpublished data); and Hiwi, 20.5 years (Kaplan et al. 2000), i. Smith and Jungers (1997); mean of subspecies, j. Average (range reported in parentheses) compiled from Smith and Jungers (1997); Zihlman (1997a); and Smith and Leigh (1998), k. Average of range (reported in parentheses) of ethnographic samples from Jenike (2001:table 5), m. Harvey, Martin, and Clutton-Brock (1987), n. Median gestation length for bonobos in captivity reported by de Waal and Lanting (1997:190) from Thompson-Handler (1990), o. Average of range (reported in parentheses) compiled from Smith and Jungers (1997); Zihlman

Tabla 2.5.- Parámetros primarios de la historia de vida de los grandes simios femeninos (ordenados por la distancia filogenética existente en ellos y los humanos), principalmente para poblaciones salvajes, comparado con humanos, principalmente forrajeros (Robson et al., 2006) continua abajo

Neonate Weight (kg)	Neonate as a % of Maternal Weight	Age at Weaning (Years)	Interbirth Interval (Years)	Age at Last Birth (Years)
1.56 (1.31–1.81) ^o	4.3%	7.0 ^e	8.05 ^d	>41 ^d
1.95 (1.6–2.3) ^o	2.3%	2.8 ^e	4.40 ^e	–
1.38 (1.30–1.45) ^o	4.2%	–	6.25 ^r	–
1.90 (1.4–2.4) ^o	5.4%	4.5 ^e	5.46 ^s	42 ^u
3.00 (2.4–3.6) ^p	5.9% ^q	2.8 ^e	3.69 ^t	45 ^v

(1997a); and Smith and Leigh (1998), p. Average neonatal weight of seventy-eight groups worldwide (range reported in parentheses) from Meredith (1970), q. Calculated from data reported by Poppitt and colleagues (1994) on linked maternal/neonatal weight for eight populations, r. Average of two *P. paniscus* populations: Wamba, 4.5 years (Takahata, Ihobe, and Idani 1996), and Lomako, 8.0 years (Fruth in Knott 2001), s. Average interbirth interval of six *P. troglodytes* populations: Bossou, 5.3 years (Sugiyama 2004); Gombe, 5.2 years (Wallis 1997); Mahale, 5.6 years (Nishida et al. 2003); Tai, 5.7 years (Boesch and Boesch-Achermann 2000); Kanywara, Kibale, 5.4 years (Brewer-Marsden, Marsden, and Emery-Thompson n.d.); and Budongo, 5.6 years (Brewer-Marsden, Marsden, and Emery-Thompson n.d.), t. Average human interbirth interval of three foraging groups: Ache, 3.2 years (Hill and Hurtado 1996); !Kung, 4.12 years (Howell 1979); and Hiwi, 3.76 years (Kaplan et al. 2000), u. Average of latest recorded age at last birth in four *P. troglodytes* populations: Gombe, 44 years (Goodall Institute); Mahale, 39 years (Nishida et al. 2003); Tai, 44 years (Boesch and Boesch-Achermann 2000); and Bossou, 41 years (Sugiyama 2004), v. Hill and Hurtado (1996); Howell (1979); and Martin and colleagues (2003).

Continuación tabla 2.5.

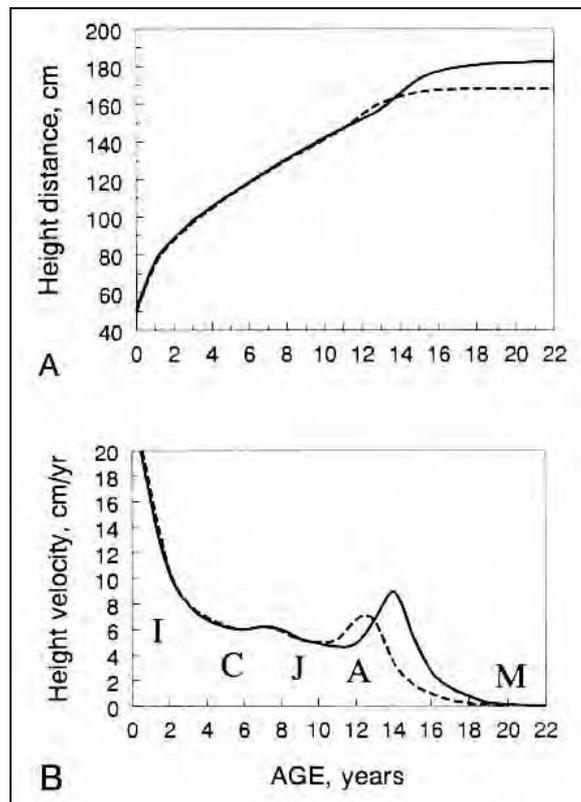
Así, en el caso de los humanos, su ciclo de vida que va desde el nacimiento hasta la adultez está constituido por cinco etapas de la historia de la vida y a su vez, cada una de ellas abarca un conjunto de rasgos biológicos y comportamentales que la definen (Bogin, 2006).

Stage	Growth Events/Duration (Approximate or Average)
<i>Prenatal Life</i>	
<i>Fertilization</i>	
First trimester	Fertilization to twelfth week: Embryogenesis
Second trimester	Fourth through sixth lunar month: Rapid growth in length
Third trimester	Seventh lunar month to birth: Rapid growth in weight and organ maturation
<i>Birth</i>	
<i>Postnatal Life</i>	
Neonatal period	Birth to 28 days: Extrauterine adaptation, most rapid rate of postnatal growth and maturation
Infancy	Second month to end of lactation, usually by 36 months: Rapid growth velocity but with steep deceleration in growth rate, feeding by lactation, deciduous tooth eruption, many developmental milestones in physiology, behavior, and cognition
Childhood	Years 3–7: Moderate growth rate, dependency on older people for care and feeding, midgrowth spurt, eruption of first permanent molar and incisor, near completion of brain growth by end of stage
Juvenile	Years 7–10 for girls, 7–12 for boys: Slower growth rate, self-feeding capability, cognitive transition leading to learning of economic and social skills
Puberty	An event of short duration (days or a few weeks) at the end of the juvenile stage: Reactivation in central nervous system of sexual development, dramatic increase in secretion of sex hormones
Adolescence	The stage of development that lasts five to ten years after the onset of puberty: Growth spurt in height and weight, permanent tooth eruption almost complete, development of secondary sexual characteristics, sociosexual maturation, intensification of interest in and practice of adult social, economic, and sexual activities
<i>Adulthood</i>	
Prime and transition	From 20 years old to end of childbearing years: Homeostasis in physiology, behavior, and cognition; menopause for women by age 50
Old age and senescence	From end of childbearing years to death: Decline in the function of many body tissues or systems
<i>Death</i>	

Tabla 2.6.- Estadios del ciclo de vida de los humanos (Bogin, 2006).

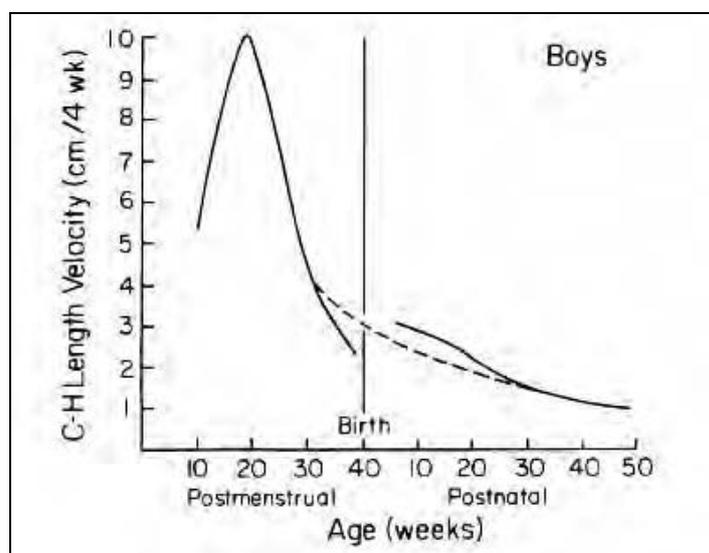
Las etapas de la historia de la vida humana desde el nacimiento hasta la adultez son mejor apreciadas en las gráficas del crecimiento del tamaño corporal de la talla de hombres y mujeres jóvenes (Gráficas 2.2 a y b). La utilidad de estas gráficas se conoce desde el final de la segunda década del siglo pasado, en aquel entonces ya se pensaba que el crecimiento y desarrollo de cualquier organismo posiblemente podría

ser visto como movimiento a través del tiempo y el espacio que sucede de dos maneras: en días, meses y años; y en el desarrollo y la maduración desde las primeras hasta las últimas etapas de la vida (Bogin, 1999). Así, en la gráfica 2.2a que se refiere a la curva de distancia, es posible observar la cantidad de crecimiento que han experimentado los individuos año con año, mientras que en la gráfica 2.2b se muestra la velocidad del crecimiento en talla en un año cualquiera sea este y es aquí donde se pueden observar las diferentes etapas de la historia de la vida humana.



Gráfica 2.2.- Gráficas de curvas de distancia (A) y curvas de velocidad de crecimiento (B) de 8 mujeres sanas (línea punteada) y hombres (línea sólida) que muestran los diferentes estadios posnatales del patrón de crecimiento humano. En la gráfica B es posible notar el estirón en el crecimiento que sucede entre la mitad de la niñez y la adolescencia en ambos grupos, es decir, mujeres y hombres. Las etapas del crecimiento postnatal humano son: (I) infancia; (C) niñez; (J) juveniles; (A) adolescencia; (M) adulto maduro (Bogin, 1999).

La etapa de la infancia, es el periodo en el que la velocidad del crecimiento es más rápido que en cualquier otra etapa postnatal y abarca desde el nacimiento hasta los tres años aproximadamente. La velocidad de crecimiento en esta etapa disminuye o en otras palabras, el crecimiento se desacelera. Esta aceleración y desaceleración observada en la curva de crecimiento de la infancia, es la continuación del patrón fetal, ya que la velocidad de crecimiento de la talla en la actualidad alcanza un pico hacia el segundo trimestre de gestación y entonces comienza una desaceleración que va a durar hasta la niñez (Gráfica 2.3) (Bogin, 2006).



Gráfica 2.3.- Curva de velocidad de crecimiento esperada sin haber ninguna restricción uterina. De hecho, las restricciones uterinas tiene lugar al final del embarazo y pueden impedir el flujo de oxígeno y nutrientes al feto. Por lo anterior, la velocidad de crecimiento disminuye, sin embargo, sufre un rebote después del nacimiento y regresa el recién nacido a la talla que el o ella habrían tenido sin la existencia de alguna restricción (Bogin, 1999).

La siguiente etapa es la niñez y abarca de los 3 a 7 años, al principio de ésta finaliza la desaceleración del crecimiento sufrido en la infancia y los individuos crecen alrededor de 6 cm por año. Sin embargo, hay una aceleración modesta de la velocidad de crecimiento que alcanza su pico máximo alrededor de los 7 años, también es conocida

como aceleración media (Bogin, 2006) y con esta aceleración del crecimiento culmina la niñez y se entra a una nueva etapa, la juventud (Gráfica 2.2b).

La etapa de juventud humana comienza alrededor de los 7 años y se caracteriza por presentar la velocidad más baja de crecimiento desde el nacimiento. En las mujeres, ésta etapa concluye, en promedio, a los 10 años, mientras que en los hombres concluye dos años después aproximadamente (Gráfica 2.2b). Lo anterior hace notar la temprana entrada al periodo de pubertad y adolescencia de las mujeres. Y aunque la pubertad es un periodo corta duración, es en este momento cuando el hipotálamo que ha estado prácticamente inactivo, en lo referente al desarrollo sexual, desde los 2 o 3 años, es estimulado nuevamente para producir hormonas gonadotrópicas, las cuales a su vez estimularán la maduración de las gónadas (Bogin, 2006).

Posterior a la etapa de la pubertad, entra en juego la etapa de adolescencia. Mientras la pubertad puede durar días o unas cuantas semanas, la adolescencia es un periodo largo y prolongado de desarrollo. Es en este momento cuando la mayoría de hombres y mujeres experimentan una súbita aceleración en la velocidad de crecimiento de prácticamente todos los huesos que componen el cuerpo humano (mejor conocido como el estirón de la adolescencia). Es también en ésta etapa de la vida cuando los individuos alcanzan la madurez social, económica y social. Su duración varía entre sexos, es decir, en promedio para las mujeres va desde los 10 a los 18 años y para los hombres abarca de los 12 a los 20 años (Gráfica 2.2b). La adolescencia concluye cuando se ha completado el estirón de la adolescencia y a su vez comienza la etapa de adultez (Bogin, 2006).

Así, alcanzada la adultez los individuos obtienen una completa madurez reproductiva, lo que en otras palabras significa que ya cuentan con suficiente madurez física, económica, psicosocial y capacidad para una crianza exitosa. Con el comienzo de ésta

etapa, cesa el crecimiento de talla ya que los huesos largos del esqueleto (húmeros, fémures y tibias) pierden su capacidad de alargarse. En los humanos, se lleva a cabo una compensación entre invertir más tiempo y energía en el crecimiento corporal contra la reproducción (Bogin, 2006).

Así, uno de rasgos de la historia de la vida que permite observar similitudes y diferencias entre los humanos y los primates no humanos y por tanto precisar continuidades y discontinuidades físicas y psíquicas es el desarrollo cerebral. La continuidad está dada por una *scala naturae* que se basa esencialmente en el grado de encefalización y ubica a todos los primates, en conjunto, como los poseedores de los cerebros relativamente más grandes entre los mamíferos. Sin embargo, el tamaño del cerebro junto con los diferentes patrones de crecimiento del mismo marcará las discontinuidades entre las diferentes especies de primates (Deputte y Vauclair, 2004; Bogin, 2006), como se mostrará a continuación.

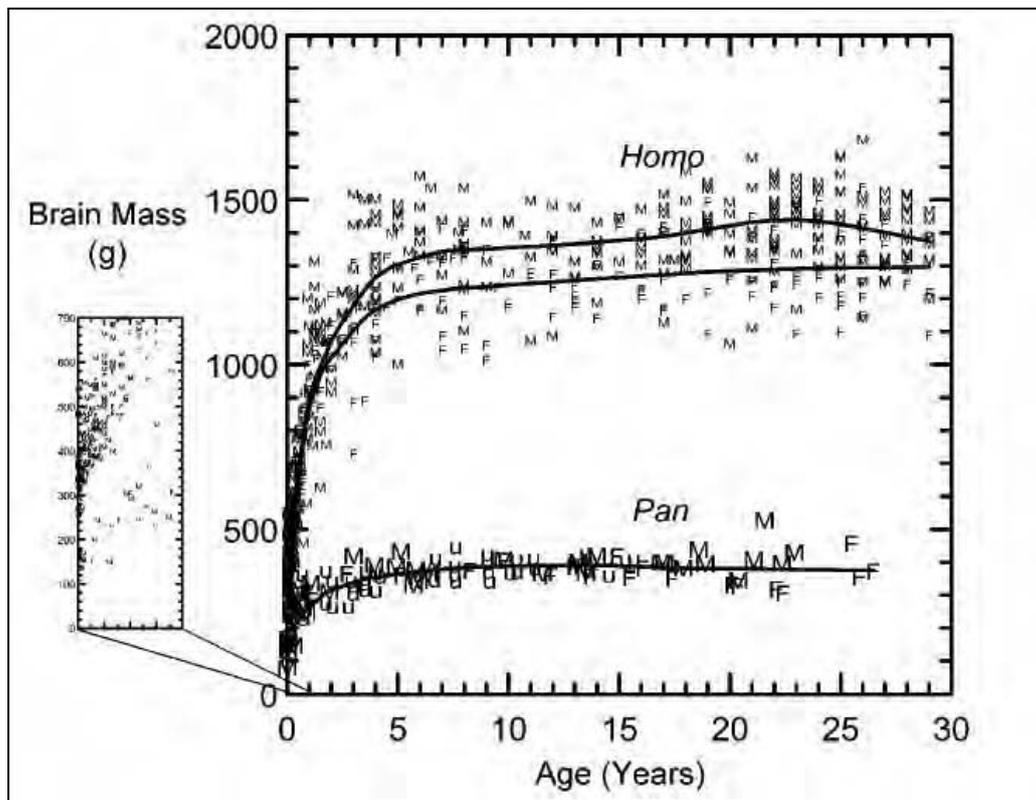
En el estudio realizado en el 2004, el antropólogo Steven R. Leigh logró observar las diferencias que existen en cuanto al crecimiento cerebral entre humanos (*Homo sapiens*) y chimpancés (*Pan troglodytes*). Los datos analizados se obtuvieron, en el caso de los humanos, de autopsias provenientes del ramo médico, mientras que los datos relacionados con primates no humanos fueron tomados de necropsias realizadas a primates que vivían en cautiverio, así como de mediciones de capacidad craneal tomadas a especímenes de museo. Antes del nacimiento (lo cual no aparece en la gráfica) en ambas especies, el ritmo de crecimiento cerebral es relativamente rápido y permanece constante hasta los 18 meses después del nacimiento (Bogin, 2006). Aún así, la cantidad total del crecimiento de la masa cerebral en los humanos se incrementa mucho más rápido que en los chimpancés y al momento del nacimiento el

cerebro humano pesa en promedio 366 g, mientras que cerebro de los chimpancés pesa en promedio 136 g (Tabla 2.7).

Species	Sex	Average Neonatal Brain Weight (g) ¹	Average Adult Brain Weight (g) ²	Percent of Adult Total at Birth
<i>Homo sapiens</i> ³	Males	371 (n = 16)	1404 (n = 150)	26.4
	Females	361 (n = 8)	1281 (n = 116)	28.2
<i>Pan troglodytes</i> ⁴	Males	125 (n = 3)	406 (n = 17)	30.8
	Females	146 (n = 4)	368 (n = 17)	39.7

Tabla 2.7.- En esta tabla se observan el tamaño del cerebro de humanos y chimpancés al nacimiento y en la adultez por sexo ((1) neonato es definido como un individuo que se encuentra entre el nacimiento y los 10 años; (2) el promedio del tamaño del cerebro de los adultos se calculó como la media de entre 20 y 40 años por sexo para humanos y para los chimpancés la media de los individuos entre 7 y 30 años por sexo, lo anterior es debido a este rango con seguridad precede a la tendencia conocida entre la declinación del peso del cerebro con la edad; (3) tomado de Marchand, 1902 citado por Robson et al. 2006; (4) tomado de Herndon et al. 1999 citado por Robson et al. 2006).

En la gráfica 2.4, se observa que al cumplir 18 meses de vida extrauterina, los cerebros humanos pesan más de 1000g y los cerebros de chimpancés pesan en promedio 300g; después de los 18 meses en las dos especies la velocidad de crecimiento disminuye, pero es más notorio en los chimpancés. Durante la fase de niñez (3-5 años), la velocidad y la cantidad del crecimiento cerebral excede a los chimpancés. En los chimpancés, el crecimiento del cerebro cesa a los 5 años de edad, a diferencia de los seres humanos en los que continua a una velocidad lenta pero constante y permanece así por varios años más (Bogin, 2006).



Gráfica 4.- Datos del crecimiento de la masa cerebral para humanos (*Homo sapiens*) y chimpancés (*Pan troglodytes*). La masa cerebral se incrementa durante el periodo posnatal en ambas especies. (M) machos; (F) hembras; (U) sexo indeterminado. El recuadro de la izquierda muestra el crecimiento de la masa cerebral para ambas especies durante el primer año posnatal (Leigh, 2004).

El corolario del desarrollo cerebral de los primates son otros rasgos específicos como su estrecha relación con la precocidad de las crías al momento del nacimiento lo que contrasta con los tamaños corporales relativamente pequeños. Según la especie de mamífero que hablemos, las crías nacen con un estadio de desarrollo más o menos avanzado lo que les confiere una cierta autonomía funcional. Por un lado, se encuentran las especies “altriciales”, en las que las crías después de una gestación relativamente corta en relación con su tamaño, nacen con los ojos y orejas cerrados y gozan de una escasa, casi nula, movilidad, entre estos mamíferos se encuentran los roedores. Mientras, que en el otro extremo se encuentran las especies “precoces”, que a diferencia de las especies anteriores, cuentan con una gestación larga respecto a su tamaño corporal y además cuando nacen los ojos y orejas se encuentran abiertos y a

las pocas horas del evento son capaces de moverse por sí mismas (Martin, 1990 citado Deputte y Vauclair, 2004). En el caso del hombre, aunque se encuentra entre las crías “precoces” como los demás primates, al nacer, posee una capacidad de movimiento casi nula lo que lo hace necesitar ayuda considerable por parte de los padres.

Por tanto, ahora es posible ubicar al humano entre las especies “secundariamente altriciales”, ya que presenta características de especies “precoces” al momento del nacimiento como los ojos y orejas abiertos y el cuerpo cubierto de pelo, pero también exhibe una movilidad casi nula y un desarrollo que va a continuar después de la gestación, como las especies altriciales (Martin, 1990 citado Deputte y Vauclair, 2004).

Cabe mencionar que el desarrollo cerebral específico de las especies primates también se encuentra asociado con otros rasgos de la historia de la vida como una gestación larga en relación con el tamaño corporal de cada especie, un periodo largo de inmadurez que nos habla de la duración del desarrollo que abarca desde el nacimiento hasta la aparición de la madurez sexual (capacidad de reproducirse) y una gran longevidad (Deputte y Vauclair, 2001).

Así, un largo periodo de inmadurez va a tener repercusiones muy importantes sobre la ontogenia, ya que es durante este periodo cuando las crías se desarrollarán física y psicológicamente, el cual estará a cargo de las interacciones de la cría en “construcción” y el entorno que habita.

<i>Sistemas</i>	<i>Capacidades</i>
Para recibir información	Percepción: Visual Auditiva Táctil, etcétera
Para actuar	Reflejos: Succión Prensión Marcha Babinski, etcétera
Para transmitir información	Llanto Expresiones emocionales Sonrisa

Tabla 2.8.- Repertorio de capacidades del recién nacido (Delval, 2000).

El humano recién nacido, aunque ya cuenta con un repertorio de capacidades que le permiten recibir y transmitir información y por tanto interactuar con el mundo (Tabla 2.8), aún no funcionan perfectamente y su grado de desarrollo varía de un sentido a otro. Por ejemplo, mientras que el oído ya se encuentra bastante desarrollado al nacer ya que la percepción del sonido está presente desde la vida uterina, la visión se encuentra menos desarrollada, pero, en los primeros seis meses progresará rápidamente y va a alcanzar un nivel cercano al de cualquier niño mayor y adulto (Figura 2.3), ya que durante este tiempo la mielinización de las conexiones nerviosas en la corteza visual es muy intensa y las neuronas que al nacer se encontraban escasamente conectadas entre sí, ahora forman una red muy densa de fibras (Delval, 2000:154).

Así mismo, el recién nacido como ya lo mencionamos, cuenta con una capacidad de acción sumamente limitada, pero es necesario que lleve a cabo algunas conductas que le permitirán seguir con vida. Los humanos tienen a su disposición una serie de mecanismos, llamados

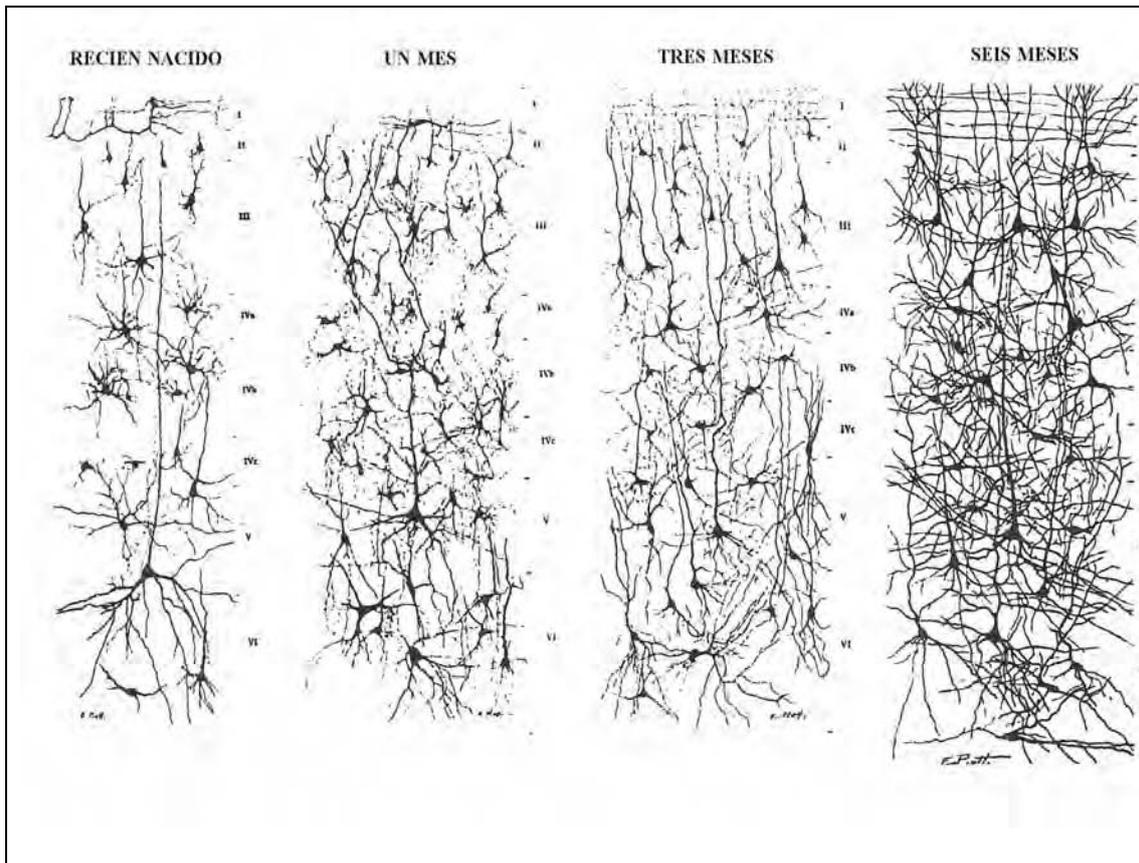


Figura 2.3.- Estas ilustraciones representan las conexiones neuronales de la corteza visual desde el nacimiento hasta los seis meses. Es posible notar que las conexiones aumentan con rapidez y son cada vez más densas. La numeración romana al lado de cada ilustración es correspondiente a cada capa de la corteza cerebral (Banks y Salapatek, 1983 citado por Delval, 2000).

reflejos, son conductas que se ponen en marcha cuando se producen determinadas condiciones. Hay diversas variedades de reflejos, algunos van a perdurar toda la vida como el cierre de los ojos ante una luz intensa, pero algunos otros sólo están presentes en los recién nacidos como el reflejo de succión y el de prensión. Este último en especial permite al bebé sujetarse a la madre, además permite asir y explorar objetos para llegar hasta a realizar movimientos finos con las manos, lo que algunos consideran la herramienta más valiosa del hombre (Delval, 2000: 109-114).

ONTOGENIA SOCIAL

Así, el desarrollo de las capacidades antes descritas va a estar determinado por la interacción con los demás integrantes del grupo social en el que cada cría nace.

Aquí es donde entra en juego la ontogenia social, proceso que es descrito por los primatólogos Bertrand L. Deputte y Jacques Vauclair (2004). Antes de comenzar debemos recordar que el término “social” hace referencia al compañero (del latín *socius*) y se usa cuando se habla de más de un individuo. A su vez, el término anterior es imposible separarlo de “sociedad”, término que hace referencia a un tipo particular de agrupamiento de individuos de la misma especie, diferente del gregarismo. Por tanto, estar socializado como producto de la ontogenia, se refiere a la capacidad de vivir con otros representantes de la misma especie (Deputte y Vauclair, 2004).

Según Deputte y Vauclair (2004) dentro de la ontogenia social hay diferentes fuentes de aprendizaje que van influir en el desarrollo de las crías y el primero de estos es el contexto social.

Antes ya hablamos de las diferentes organizaciones sociales que existen entre los primates, pero debemos resaltar que el tamaño de cada una de éstas es determinada por los rasgos de la historia de la vida de cada especie. Por ejemplo, la mayoría de los simios tienen una gestación de 6 meses y las hembras pesan alrededor de 5 kg., las cuales sólo van a dar a luz una sola cría. Esta característica será la encargada de determinar el número y la naturaleza de los compañeros con los que interactúa la cría (Deputte, 1990 citado por Deputte y Vauclair, 2004). Como resultado, la mayoría de las veces los hermanos mayores del recién nacido tendrán mínimamente un año más que él y ninguna de las crías de su edad compartirá la madre (Deputte y Vauclair, 2004).

Al mismo tiempo, cada una de estas organizaciones va a definir el entorno social de las crías desde su nacimiento, en especial, va a determinar el número de congéneres de su misma edad no emparentados con los que interactuará. Potencialmente, todos los comportamientos de la cría serán presenciados por uno o varios compañeros del mismo grupo y estos mismos tienen la capacidad de influir sobre el comportamiento de los últimos y viceversa, los comportamientos de los integrantes del grupo van a ser apreciados por la cría y tal vez hasta condicionar o forzar su comportamiento. Es por esto que el desarrollo sensoriomotor del que ya hablamos, será moldeado, facilitado o atenuado por la organización social del grupo al que pertenece la cría, o sea, por el comportamiento de los compañeros de grupo, el que a su vez será limitado por el comportamiento de los demás miembros (Deputte y Vauclair, 2004).

Por lo tanto, un primate de cualquier edad no es posible considerarlo en aislamiento, de la misma manera que la expresión de su comportamiento y ontogenia no es posible concebirlas sin hacer referencia al grupo social en el que nació o vive. La vida dentro de un grupo social exige que la cría comprenda lo que hacen sus compañeros y los mensajes que le son dirigidos. Así mismo, es necesario que la cría sea comprendida por sus compañeros para que finalmente se individualice a cada uno de ellos. En otras palabras, la ontogenia comportamental se transforma en esencia en ontogenia social, y más allá, en socialización. Así, ésta socialización se compone de dos grandes procesos, el primero se encarga de constituir el repertorio de comportamientos propio de la especie y secundariamente dará lugar al propio individuo, mientras que el segundo proceso formará una red de relaciones sociales en la que estarán incluidos todos o la mayoría de los integrantes del grupo (Deputte y Vauclair, 2004). La importancia del contexto social, por tanto, reside no solamente en la presencia de

compañeros como fuente de estímulos, sino también en la interacción que la cría debe llevar a cabo con sus congéneres.

Lo anterior en el caso del hombre es primordial, ya que gran parte de su éxito adaptativo se debe a su capacidad de cooperación con otros hombres. Al igual que otras especies primates, el ser humano, además de vivir con sus congéneres en grupos, es capaz de cooperar estrechamente con los demás integrantes de su grupo en la realización de tareas, así como mantener vínculos sociales por largos periodos de tiempo y por si fuera poco con individuos que se encuentran lejos. Por tanto, se puede pensar que el desarrollo social y las relaciones con otros posibilitan la asimilación cultural y contribuyen importantemente al desarrollo intelectual y a su vez este último hace posible el mantenimiento de relaciones sociales extensas en un marco que desborda por completo las relaciones inmediatas. Esto es, los humanos pueden relacionarse con individuos del pasado por medio de vestigios de textos escritos, objetos, así como mantener comunicación con otros individuos que se encuentran alejados en el espacio a través de la representación (Delval, 2000: 180).

Como ya vimos, las crías de primates y en especial las de humanos nacemos en un estadio de inmadurez y una implicación más de éste fenómeno es la presencia de adultos que satisfagan las necesidades de los recién nacidos durante un periodo prolongado, relación que en el caso de nuestra especie es más prolongado e intenso, con consecuencias más duraderas (Delval, 2000: 180). Y una de las conductas que fue seleccionada a lo largo de la evolución que favorece el contacto y la cooperación entre los humanos y además puede ser considerada como la primera relación social del recién nacido es el apego madre-cría (Delval, 2001:187).

En el caso de los bebés humanos, una fuente de aprendizaje es la regularidad de los acontecimientos, es decir, los comportamientos mostrados por los adultos cuando

brindan cuidados al recién nacido, alimentarlo, limpiarlo, interaccionar con él, calmarlo, etc., se producen de una misma manera y se desarrollan en un cierto orden constante, lo que brinda al niño diversas posibilidades de adecuar su conducta así como realizar anticipaciones, adecuaciones que incluso pueden producirse antes de que tenga lugar el acontecimiento (Delval, 2000: 184).

Pero, de las relaciones que el niño entabla con su alrededor, incluyendo personas y cosas, surge una relación especial con la persona que se ocupa de él más directamente, nos referimos a la figura materna, ésta puede ser su madre natural o alguna persona que cumpla estas funciones, o cualquier otra persona, ya que posiblemente ésta relación se puede establecer con cualquier adulto, incluso un hermano mayor (Delval, 2000: 188).

Por mucho tiempo psicólogos y psiquiatras sostuvieron que el momento y la causa del establecimiento de ésta relación sucedía cuando en los recién nacidos eran satisfechas sus primeras necesidades ligadas a la supervivencia (alimentación, limpieza y descanso adecuado). Esta postura se basó en la creencia de que éstas necesidades son suplidas, por lo general, por una misma persona, lo que provoca que el niño asocie la satisfacción de necesidades con la persona y así establecer una relación con ésta última. Pasado el tiempo la relación se independiza de la satisfacción y el niño encuentra un placer en la relación y el contacto con su cuidador por sí mismo. En otras palabras, por medio de la satisfacción de una necesidad primaria se establecería una relación secundaria, la cual con el tiempo se volvería autónoma (Delval, 2000: 188).

Sin embargo, en la actualidad ésta idea ya no está vigente y fue sustituida por la propuesta de que la relación con otros es una necesidad primaria que se establece al margen de las anteriores. Fue Konrad Lorenz, considerado el padre de la Etología

(disciplina que se encarga de estudiar el comportamiento de los animales generalmente en las condiciones



Fotografía 1.- El zoólogo austriaco Konrad Lorenz, es seguido por un grupo de ocas, con las estableció una fuerte relación llamada troquelado o impronta (cienciaparagentedelettras.wordpress.com).

naturales en que vive la especie), quien puso las bases sobre este tópico. En la década de los 50s del siglo pasado, por medio de la observación de muchas aves después de salir del cascarón, se percató de que seguían al primer objeto que se movía en sus proximidades, lo que provoca el establecimiento de una fuerte relación de la cría con el objeto, que se mantendrá hasta que el ave se convierte en un ser independiente. Lorenz logró entablar una relación de éste tipo con ocas y patos recién salidos del cascarón, los cuales le seguían por todos lados emitiendo pitidos de llamada con la esperanza de que él los contestara. Así, la primera relación que entablan las aves con

un objeto que se desplaza, fue llamada por Lorenz troquelado (Fotografía 2.1) y pensando que en condiciones naturales es la madre éste primer objeto, también propuso que es de gran importancia para la sobrevivencia de la cría el establecimiento de ésta relación en el momento en que es capaz de desplazarse por sí sola, ya que es el adulto con el que establece el vínculo el que lo protegerá de infinidad de peligros promoviendo la llegada de la cría a la adultez. Así, para Lorenz, cualquier cosa que favorezca la proximidad con un adulto se traduce en un beneficio para la cría por lo que a lo largo de la evolución éstas conductas han sido seleccionadas (Delval, 2000: 190).

Y aunque entre las diferentes especies de mamíferos no se ha observado la existencia del troquelado al estilo de las aves, también se establecen vínculos con los adultos, suceso que por lo general se presenta al momento en que la cría comienza a desplazarse por sí sola, lo que en algunas especies sucede en los meses posteriores al nacimiento. El momento en que la cría adquiere la capacidad de alejarse, es cuando más está expuesta a los peligros y también es el momento en que resulta más útil para la sobrevivencia el vínculo con un adulto (Delval, 2000: 190).

Los postulados de Konrad Lorenz, así como el contacto con Niko Tinberger y Robert Hinde (Van der Horst y Van der Veer, 2008), sirvieron de inspiración al psiquiatra inglés John Bowlby, quien en el año de 1958 lanza la teoría del apego, la cual fue realizada de manera teórica ya que nunca llevó a cabo trabajo experimental y denominó a esa primera relación “apego”, teoría de naturaleza totalmente etológica. Según su propuesta el niño aún no es capaz de valerse por sí mismo, y desde el momento en que empieza a desplazarse, mantenerse próximo a un adulto garantiza su supervivencia. Aquí reside la razón por la que la formación del vínculo es una

necesidad primaria, la cual no se apoya en la satisfacción de otras necesidades (Delval, 2000: 191).

En apoyo a esta propuesta, en el mismo año, el psicólogo norteamericano Harry Harlow, realizó observaciones en crías de macacos que fueron separadas de sus madres desde el nacimiento y fueron puestas al cuidado de madres sustitutas. Se construyeron dos tipos de madres sustitutas, la primera estaba hecha de un cilindro de alambre con un biberón acoplado al mismo, mientras que la segunda también estaba hecha de un cilindro de alambre pero estaba forrada de felpa. Este investigador observó que aún estando el biberón en la madre sustituta de alambre, las crías pasaban la mayor parte del tiempo que no se alimentaban subidos a la madre de felpa e interactuando con ella, además cuando algo los asustaba inmediatamente se aferraban a la madre de felpa (Harlow, 1958).



Fotografía 2.2.- En esta fotografía se observan los dos tipos de madres sustitutas utilizadas en los experimentos de Harlow (bebesymas.com).

Así entonces, en la teoría propuesta por Bowlby , cada individuo humano posee un sistema de conductas cuyo resultado predecible será la aproximación y el mantenimiento del contacto con el individuo que se ocupa directamente del cuidado de la cría o la figura materna. Sin embargo, al referirse al resultado de los sistemas conductuales como predecible, significa que no es posible evitar que el contacto se mantenga pero si es muy posible que suceda (Delval, 2000: 191).

Los diversos sistemas conductuales con que cuenta el niño son característicos de la especie y contribuyen a su supervivencia. Están compuestos en primer lugar por las conductas señaladoras entre las que se encuentran el llanto, el llanto y la sonrisa, cuya labor es atraer la atención del adulto y en segundo lugar se encuentran las conductas más activas como la locomoción o trepar y su función es la establecer y mantener el contacto (Delval, 2000: 193).

Sin embargo, es necesario considerar la relación de apego madre-cría, aún con su singularidad, como parte de un grupo social organizado en el que los compañeros con lo que la cría puede interactuar potencialmente se encuentran unidos por redes dinámicas relacionales, el cual es el segundo componente de la socialización.

Así, cada individuo que forma parte de un grupo social cuenta con una red de relaciones particulares a la que la cría se enfrentará, aquí la socialización reside, entre otras cosas, en tejer su propia red de relaciones diferenciada en función de la naturaleza de los compañeros. En otras palabras, la cría echará mano de la red relacional de cada integrante del grupo para construir la suya propia.

En principio, para llevar a cabo la diferenciación de la red, la cría necesita adquirir las capacidades que le permitan comunicarse con sus compañeros, ya que debe tanto comprenderlos (reaccionar de forma adecuada), como de emitir su intención. Y en

segundo lugar debe constituir un repertorio comportamental propio (cuantitativo y en menor grado cualitativo). Esto dará como resultado que cada integrante del grupo adquiera un perfil comportamental particular que corresponde a la frecuencia relativa con la que expresa un gran conjunto de comportamientos sociales. Por tanto, la cría que desde el nacimiento se enfrenta a diferentes perfiles, se constituirá un perfil comportamental más rico mientras más diversificados sean los de sus compañeros y las posibilidades de interacción con la totalidad de ellos también sean mayores (Deputte y Vauclair, 2004).

Lo anterior es sustentado por la investigación experimental (Deputte y Quris, 1996) en la que 9 crías de mangabés (*Cercocebus albigena albigena*; 5 hembras y 4 machos) se desarrollaron en tres distintos ambientes sociales, el primero es de tamaño pequeño y lo conforman de 3 a 4 individuos, incluyendo una pareja adulta y un macho joven; el segundo, de tamaño intermedio (5 a 6 individuos) incluye a un macho adulto, 2 hembras adultas y 2 jóvenes; el tercer grupo es de gran tamaño (6 a 8 individuos) estaba formado por 2 machos adultos, 2 o más hembras adultas y de 0 a 4 individuos jóvenes. Sin embargo, la mayor distinción entre de los miembros de cada grupo se encuentra en su perfil de comportamiento, el cual está determinado por su propia ontogenia y la organización social respectiva. Esta investigación que duró un año y medio, cabe destacar que cuando las crías son las que comienzan la interacciones con sus compañeros, la edad influye en la riqueza del repertorio comportamental, ya que las crías de mayor edad fueron las que exhibieron un número mayor de comportamientos diferentes (Tabla 2.9). Es a partir de los seis meses que todas las crías comienzan a conformar su propia red de interacciones y a diferenciar su comportamiento según los compañeros con los que interactúa.

Este mismo estudio también mostró que cuando las interacciones con las crías son iniciadas por los compañeros, no importando la edad de la cría, la naturaleza del entorno social va a determinar la riqueza de los estímulos sociales que recibe (Tabla 2.9), o sea, a mayor

Sources of variation	Infants						
	df	Initiators			Receivers		
		SS	%	F	SS	%	F
Soc. Envir. + Age + Sex	5	2.17	36.2	8.95 ***	1.99	33.2	7.85 ***
Soc. Envir.	2	0.68 +	11.3	6.93	1.12 +	18.7	10.89
Age	2	0.81 +	13.5	8.26	0.20 +	3.3	2.02
Sex	1	0.02 +	0.3	0.33	0.32 +	5.3	6.40
Individuality	7	0.74 +	12.3		0.84 +	14.0	
Error	72	3.09	51.5		3.16	52.7	
Total	84	6.00	100.0		6.00	100.0	

Tabla 2.9.- Contribución relativa de las variables independientes ambiente social, edad, sexo e individualidad a la variación total de las variables dependientes del proceso de socialización (Deputte y Quris, 1996).

importancia y diversificación del entorno social, más variados serán los estímulos sociales. Sin embargo, la influencia de un entorno social complejo, se podrá percibir siempre y cuando las exigencias impuestas a los miembros del grupo por sus compañeros sean débiles y permitan la interacción con la cría y su exposición a las características propias de sus comportamientos. Por ejemplo, una madre que vive en un grupo grande y que cada vez que se presenta un conflicto es agredida por sus compañeros, tenderá a restringir los contactos que su cría pueda entablar con los demás miembros del grupo, no importando el contexto en que se encuentren. Ésta restricción de interacciones con los miembros del grupo por parte de la madre va a provocar una reducción considerable de la diversidad de perfiles comportamentales que potencialmente tendría la cría a su disposición. La posición en que la cría se encuentra en este caso sería la misma que una cría que se desarrolle en un grupo de tamaño pequeño en el que las exigencias sociales se expresan con menor fuerza. Hay

que mencionar que ésta desventaja de partida se desvanecerán con la edad (Deputte y Quris, 1996).

Por otro lado, los aprendizajes que las crías de primates adquieran serán procesos esenciales para la ontogenia social. A su vez, el “aprendizaje social” será determinado por el contexto social en el que la cría se desarrolle y está constituido por el aprendizaje que está relacionado con el hecho de vivir con otros individuos, o sea, con otros individuos de su especie, en primer término, y por el aprendizaje por parte de la cría de ciertas características del entorno físico y el modo de utilizarlas en donde la fuente de aprendizaje son los demás miembros del grupo. Este último punto puede ser observado en el caso de los comportamientos alimentarios y las manipulaciones ocasionales de herramientas, así como todo lo que hace referencia a la comunicación sobre el entorno (Deputte y Vauclair, 2004).

Estos aprendizajes tienen un correlato biológico, el cual se encuentra en la dependencia del desarrollo de las estructuras cerebrales en función de la complejidad de los estímulos presentes en el entorno (Figura 2.3). Lo anterior se pone de manifiesto en la investigación realizada por Kathleen R. Gibson (1991), donde relaciona al cerebro con la maduración del comportamiento, tomando como factor primario la mielinización como estimador de la maduración neural. La mielina es una sustancia blanca de tipo graso que rodea a las neuronas y sus conexiones, su importancia reside en su acción como aislante de las células nerviosas que facilita la transmisión de las informaciones de una células a otras (Delval, 2000: 173).

Entre otros resultados arrojados por este estudio, es posible observar en la Tabla 2.10 la edad en meses en que se comienzan a mielinizar las diferentes capas corticales en los humanos, mientras que en la Tabla 2.11 podemos ver que la mielinización ocurre más rápido en primates, como mono Rhesus que en los humanos.

<i>Cortical area</i>	<i>Cortical Layer</i>							
	<i>I</i>	<i>II</i>	<i>III</i>	<i>IV</i>	<i>Va</i>	<i>VB, VIa</i>	<i>VIb</i>	
FA	Leg	3	6	15	3	3	3	1
FA	Trunk	3	6	3	3	3	1	1
FA	Hand	3	15	6	3	3	1	1
FA	Head	3	24	24	3	3	3	1
FB	GFS	3	24	24	3	3	3	3
FB	GFM	6	48	24	15	15	6	6
FCBm	GFI	15	48	24	15	15	6	3
FC	GFS	15	48	24	15	15	6	3
FD	GFM	15	48	48	4	6	6	6
FDII	GFI	15	48	48	15	15	3	3
FDm	GFS	15	72	24	15	15	6	3
FDΔ	GFM	15	72	48	15	15	15	15
FDp	GFI	15	96	48	15	15	3	3
FF	G Or	15	48	48	15	15	15	3
FE	p. FR.	15	96	96	4	15	3	3
PB	Leg	6	15	15	3	3	3	3
PB	Trunk	6	24	3	3	1	1	1
PB	Hand	6	24	6	3	3	3	1
PB	Head	15	24	24	15	15	1	1
PC	Trunk	6	48	24	6	3	3	3
PE	S. par lob.	6	48	24	15	15	15	3
PF	Supramarginal	6	48	24	6	6	6	3
PG	Angular	6	48	24	6	6	6	6
PH	Basalis	6	48	24	15	6	6	6
OA	Parastriata	15	48	24	15	6	6	6
OB	Parastriata	15	48	24	15	6	6	6
OC	Striate	6	48	24	1	3	3	3
TA		15	24	24	6	6	6	3
TB		6	24	24	6	6	3	3
TC		6	24	6	6	6	3	3
TE		6	48	48	15	6	6	6
TG		6	72	48	15	6	6	6
IA		6	48	48	15	15	6	6
IB		6	48	24	15	15	6	6
LA		6	48	24	6	6	6	6
LC		6	48	24	6	6	6	6
LD		15	48	24	15	15	6	6
LE		15	48	24	15	15	6	6
MA		1	15	15	15	6	6	6
PC	Hand	15	48	24	6	6	6	3
PC	Leg	6	15	15	3	3	3	3
PC	Head	15	48	24	15	15	3	3
TF		15	48	48	15	15	15	6

Tabla 2.10.- Edades en meses a las que las capas corticales alcanzan la mielinización en cerebros humanos (Conel 1939-1967, citado por Gibson, 1991).

	<i>Rhesus monkey birth to 2 years (Gibson, 1970)</i>	<i>Human 1 month–8 years (Conel, 1939–1967)</i>
Layer 6		
Motor cortex	Birth	1 month
Premotor, primary sensory, sensory association	Birth	3 months
Association areas	2–4 weeks	6 months
Layer 4		
Primary sensory	Birth	3 months
Premotor, secondary sensory	1 month	6 months
Association	2–6 months	6–15 months
Layer 2		
Motor	2 months	6 months
Premotor, primary sensory	3–6 months	15–24 months
Secondary sensory	6 months–1 year	24 months–4 years
Association	1–2 years	4–8 years

Tabla 2.11.- Inicio de la mielinización de las capas corticales VI, IV y II de diferentes áreas corticales de humanos y mono Rhesus (Gibson, 1991).

PRIMER COMPONENTE DEL APRENDIZAJE SOCIAL

Así, para que se lleve a cabo el primer componente del aprendizaje social, o sea la familiarización de los compañeros de grupo la cría hace uso de diferentes capacidades cognitivas. La diferenciación de los comportamientos que exhiben los compañeros puede ir acompañada o no, de una individualización de los coetáneos. La cría realiza ésta individualización en base a criterios visuales, acústicos y olfativos, los cuales pueden ser tomados en cuenta o por separado o en conjunto, en un principio. Es al nacimiento cuando en el mono Rhesus, las placas corticales más bajas del neocórtex ya se han mielinizado, en especial las áreas primarias sensorial y motora, mientras que en el humano las placas neocorticales comienzan a mielinizarse hacia el primer mes de vida, o sea, que el nivel de mielinización que exhibe el mono Rhesus al nacer, al humano le cuesta tres meses alcanzarlo (Gibson, 1991).

Mientras que la discriminación visual que permite la diferenciación social va a comenzar hasta los tres meses en la mayoría de los monos (Deputte y Vauclair, 2001).

Por tanto, es durante la etapa que comprende entre los 3 y 6 meses de edad en el mono

Rhesus cuando el cuerpo estriado y el cerebelo alcanzan un estado de mielinización que se va a mantener hasta la adultez, lo cual ocurrirá en los humanos entre el primer y segundo año de edad. Al final de los 6 meses en el mono y entre los 15 y 24 meses en el humano, es cuando la mielina alcanza la capa II de las áreas primarias sensorial y motora, así como la capa IV de las áreas secundarias (Gibson, 1991).

Así, las crías van a comenzar por reconocer a su madre ya que se mantiene un contacto prolongado y constante con ella, para posteriormente poder individualizar a los demás miembros del grupo. En el caso de los humanos, la exploración de una cara, entre los niños de un mes, se limita a su contorno y ya a los dos meses se detiene en el interior (Figura 2.4).

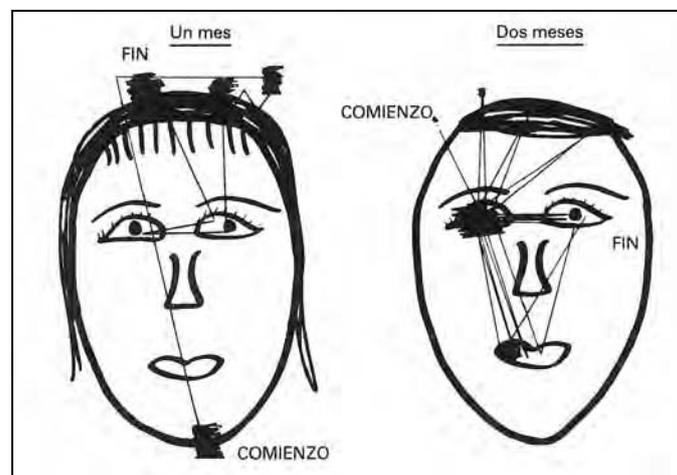


Figura 2.4.- Representación esquemática de los movimientos aculares de exploración de un rostro. Las líneas indican los barridos visuales de la figura. Mientras que los bebés de un mes se concentran sobre todo en los bordes de la figura, los de dos meses le brindan más atención al interior, sin embargo, la exploración aún no es sistemática (Salapatek, 1971 citado por Delval, 2008).

También resulta útil en la diferenciación de los demás miembros del grupo la preferencia de los niños por figuras que presenten una pauta con dibujo a las figuras lisas (Figura 2.5). Sin embargo, es necesario un tiempo de contacto considerable para

que se pueda conocer y brindarle una individualidad a los integrantes del grupo en que habita.

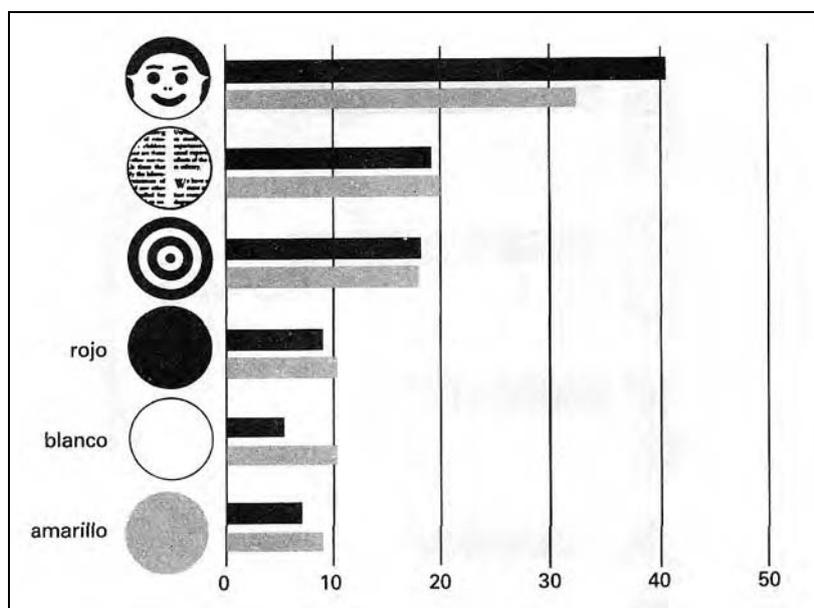


Figura 2.5.- Los bebés prefieren mirar figuras con un dibujo. Se les presentaron a los bebés seis discos de aproximadamente 15 cm. El primer disco representa una cara, otro tiene material impreso, el tercero tiene una diana, los últimos tres discos eran de colores brillantes, rojo, blanco y amarillo, respectivamente. Las barras negras representan a los niños de dos a tres meses y las grises a los niños de más de tres meses. Se puede observar que las figuras con pauta atraen más la atención de los niños que los colores brillantes (Fantz, 1961 citado por Delval, 2008).

Una vez adquiridas las capacidades que permitan diferenciar entre uno y otro de los integrantes del grupo, es necesario que los infantes adquieran la competencia de adaptarse a los comportamientos ajenos o de los demás miembros del grupo.

En apoyo a lo anterior, está la propuesta de la “Teoría de la mente”. Robin Dunbar (2007) realizó investigaciones sobre este tópico por medio de pruebas de “falsa creencia” como la siguiente, la cual, para ser superada por un niño debe comprender que otro individuo puede tener una creencia falsa, o sea, una creencia que el niño sepa que es falsa, o en su defecto, una creencia distinta de lo que el niño considera verdadero: “Sally y Ann son dos niñas. Sally tiene una pelota; la esconde bajo el

cojín de una silla y sale de la habitación. Mientras Sally no está en la habitación, Ann toma la pelota escondida bajo el cojín y la cambia de escondite, al otro lado de la habitación, en el cajón de los juguetes. Posteriormente, Sally regresa a la habitación. ¿Dónde cree Sally que se encuentra la pelota?”, se ha observado que la respuesta de un niño hasta los cuatro años de edad es “Sally cree que la pelota está en el cajón de los juguetes”. Su respuesta se debe a que un niño de esa edad aún es incapaz de distinguir entre su propio conocimiento del mundo y el conocimiento que otros individuos tienen de la realidad. Sin embargo, niños que tienen entre cuatro y cuatro años y medio pasan por fase rápida de comprensión y para los cuatro años y medio aproximadamente, su respuesta será que Sally sabe que su pelota está bajo el cojín, aunque él sepa que la han cambiado de escondite. En este momento, el niño ha adquirido la capacidad de reconocer que otros individuos pueden tener una creencia sobre el mundo diferente de la suya, en otras palabras, una creencia que sabe que es falsa, o al menos eso considera. Es por tanto, cuando se dice que el niño ha adquirido una “teoría de la mente”, lo que se refiere a que el niño instintivamente comprende que los demás tienen mentes propias, que difieren poco del contenido de su propia mente.

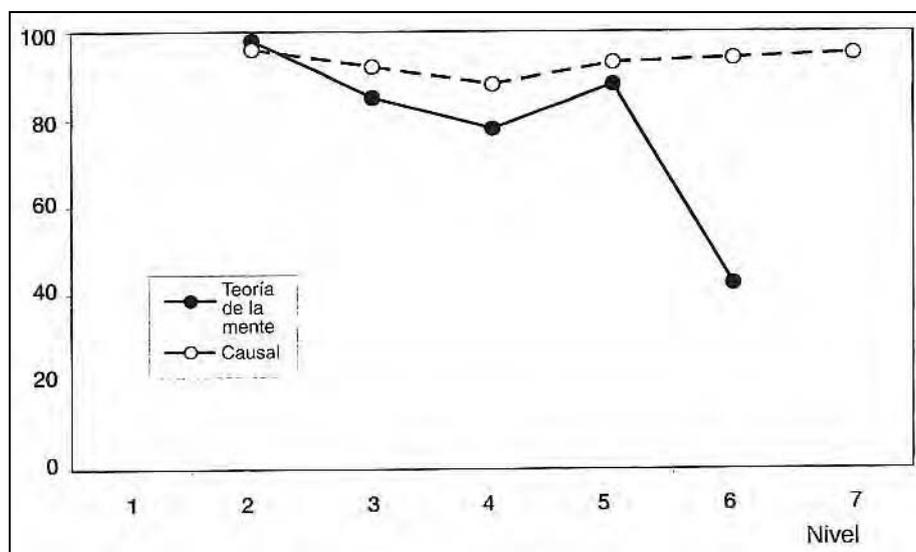
Este tipo de pruebas se han convertido en indicadores confiables del desarrollo de la capacidad de un niño para deducir estados mentales de otros individuos y los investigadores que lo han usado interpretan los resultados como el momento en que los niños comienzan a conectar con un mundo imaginario que no se encuentra físicamente presente. Se trata del momento en que empieza a incorporar formas de juego que son realizadas por niños más grandes, por ejemplo, los niños imaginan que la muñeca está viva y puede beber de un biberón. Ahora, los niños son capaces de realizar algo característico de la vida adulta, explorar el punto de vista que otro

individuo tiene del mundo para engañarlo o sugestionarlo (Dunbar, 2007) y poder actuar en consecuencia.

Podemos ir mas allá, al introducir el término de “intencionalidad”, que se refiere de manera general a los estados mentales como saber, creer, pensar, querer, desear, esperar, proponerse algo, etc., y se encuentra relacionado con el hecho de estar consciente de los contenidos de la mente propia. La intencionalidad se conceptualiza como una serie de estados de creencias jerárquicamente organizados. Así, tener una creencia acerca de una creencia (o intención) de un tercero constituye un segundo grado de intencionalidad y el criterio para la teoría de la mente. Tomando esto en cuenta y regresando a la prueba anterior, diríamos que Jane cree que Sally piensa que la pelota se encuentra bajo el cojín. Por tanto, Jane cuenta con dos estados de creencias, el suyo propio y el de Sally, y entonces la teoría de la mente es equivalente al segundo grado de intencionalidad (Dunbar, 2007).

En las situaciones de la vida diaria no se necesita más que el segundo grado de intencionalidad, sin embargo, en la práctica real los adultos promedio ubican el límite de intencionalidad en el cuarto o quinto grado. Esto ha sido atestiguado por una investigación realizada en 120 estudiantes universitarios a los que se leyó historias como las siguientes, dispuesta en viñetas constituidas por 200 palabras, aproximadamente: un hombre que quiere invitar a salir a una mujer que él cree que sale con otro hombre o una mujer que quiere convencer a su jefe que le dé un aumento fingiendo que le han realizado una propuesta de trabajo en otro sitio. A los estudiantes se les pidió que respondieran preguntas sobre quien pensaba que cosas. Los resultados mostraron que entre el 80% y 90% de los sujetos contestaron correctamente hasta el quinto grado de intencionalidad, pero su aptitud descendió

considerablemente con las preguntas de sexto nivel a las que sólo contestaron correctamente 40% de los estudiantes (Gráfica 2.5).



Gráfica 2.5.- Los humanos son capaces de responder de manera correcta hasta el 5to nivel de intencionalidad, cuando se trata de teoría de la mente. Sin embargo, en una situación que se trate de una secuencia de causalidad, los humanos alcanzan hasta el grado 7mo grado de concatenación de eventos (Dunbar, 2007).

En este mismo estudio se les presentó a los estudiantes una situación factual simple que mostrara una secuencia de casualidad de acontecimientos sobre un anciano que accidentalmente se prende fuego a sí mismo por quedarse dormido fumando. Esta situación está constituida por la misma estructura jerárquica que en el caso de la teoría de la mente (A causa B, que causa C, etc.). Entre el 90% y 95% de los estudiantes respondió correctamente y logró seguir la concatenación de acontecimientos hasta el séptimo grado. Para Dunbar, estos resultados muestran que llegar sólo al 5 grado de intencionalidad en las pruebas de teoría de la mente está relacionado con la reflexión sobre los estados mentales más que con las secuencias causales por sí mismas (Dunbar, 2007).

Esta capacidad en un contexto social puede permitir a los individuos adaptarse a las situaciones que se le presenten, no importando quien sea la otra persona y con esto soportar sus presiones, librarse de ellas o imponerlas (Deputte y Vauclair, 2004).

APRENDIZAJES EN RELACION AL ENTORNO

En este momento nos referiremos al aprendizaje ligado a la función de la comunicación, el cual es de carácter individual y los congéneres no intervienen en él mas que de manera indirecta. En este punto resulta relevante la investigación realizada por R. Seyfarth y D. Cheney (1980), ya que nos habla del desarrollo de la facultad de clasificar y comunicar, más específicamente, de informar a los demás sobre los elementos del entorno no social. Este estudio fue realizado en monos ververts, los cuales emiten gritos de alarma diferentes en cuanto a la acústico respecta, según el depredador que los amenace (los cuatro principales son el leopardo, el águila marcial, el pitón y el babuino). Así mismo, los congéneres van a reaccionar según el predador: trepan a un árbol si el grito de alarma anuncia a un leopardo, se ponen a cubierto cuando el depredador es un águila y en el caso de que el pitón sea el depredador miran la tierra a su alrededor antes de subir a los árboles.

Las investigaciones fueron realizadas en el parque Amboseli, Kenia en monos ververt (*Cercopithecus aethiops*) en libertad por un lapso de catorce meses. Se estudiaron tres grupos y cada uno contenía una media de cuatro adultos machos (rango de 2 a 7), 7.6 adultos hembras (rango de 7 a 8), 6.2 juveniles (rango 1 a 12) y 6.5 infantes (rango 6 a 8). Durante 15000 horas se realizó un muestreo sistemático de comportamientos sociales, además de la grabación de tantas vocalizaciones como fuera posible, además se llevó a cabo una grabación 10 segundos antes de que se emitiera la vocalización y 10 segundos posteriores a ella. Posteriormente, se instalaron altavoces

entre la vegetación y fueron usados para difundir los gritos de alarma previamente grabados y se observó que los sujetos de todas la edades miraban a su alrededor 10 segundos más después de escuchar la grabación, lo cual posiblemente se realizó para buscar la fuente de la alarma. La emisión de la grabación también desencadenó un conjunto distinto de repuestas (Tabla 2.12).

Alarm type	Responses on ground					Responses in tree				
	No. of trials	Run into tree	Run into cover	Look up	Look down	No. of trials	Run higher in tree	Run out of tree	Look up	Look down
Leopard	19	8 (E)S*	2	4	1	10	4	0	3	4
Eagle	14	2	6 LS	7 (L)S	4	17	4	5 (L)S	11 (L)	12
Snake	19	2	2	2	14 L*E*	9	2	0	5	9 L*(E)

Tabla 2.12.- Respuesta de los monos a las grabaciones de alarma para leopardo, águila y serpiente. Se observa en la tabla el número de pruebas en las que al menos un sujeto exhibió una respuesta por más de tiempo en los 10 segundos después de la reproducción de la grabación que en los 10 segundos precedentes. Las letras indican donde había una diferencia estadísticamente significativa entre las respuesta a dos tipos de llamados. Por ejemplo, los monos que se encuentran en el suelo, cuando se reproduce la alarma de leopardo (L) causa que uno o más sujetos miren hacia abajo en 1 de 19 pruebas. La alarma para águila (E) provocó que uno o más sujetos miraran hacia abajo en 4 de 14 pruebas y la señal de alarma para serpiente (S) en 14 de 19 pruebas. Entonces, es significativamente más probable que la alarma para serpiente cause en los animales que se encuentran en el suelo mirar hacia abajo que la alarma de leopardo o águila. Niveles de significancia: letras con paréntesis = $.05 < P < .10$; letras solas = $.01 < P < .05$; letras con asterisco = $P < .01$ (Seyfarth y Cheney, 1980).

Así, cuando los sujetos se encontraban en el suelo, la alarma de leopardo causaba que corrieran hacia los árboles; la alarma de águila provocó que miraran hacia arriba y se pusieran a cubierto; la alarma de serpiente provocó que miraran hacia abajo. En cambio, cuando los sujetos se encontraban en los árboles, la alarma de águila provocó más que otras alarmas que miraran hacia arriba, bajaran de los árboles o ambas; la llamada de alarma de serpiente provocó que los sujetos miraran hacia abajo. Esto hace pensar a los primatólogos que existe muy probablemente un inicio de “semantización”

de las señales, refiriéndose a un objeto (una clase de depredador en este caso) que no está presente en el momento en que se emiten (Seyfarth y Cheney, 1980).

Así mismo, la diferenciación en las alarmas según el depredador del que se trate, hace pensar que los velvets clasifican a sus depredadores, ya que muchas de las especies con las que conviven no provocan llamadas de alarma. Y son los adultos los que son más selectivos, ya que dieron la llamada de alarma de leopardos a leopardos, la llamada de águila a águila marcial, la de serpiente a pitón y la de gibones a gibón. El 64% de las llamadas de alarma de (N=122) se dio para estas cuatro especies. En cuanto a los infantes las cosas fueron diferentes, ya que dieron señal de alarma a un rango mayor de especies (prueba de Mann-Whitney de dos colas, $P < 05$). Los infantes dieron señales de alarma de leopardo para animales terrestres, alarma de águila para las aves y alarma de serpiente para serpientes y objetos delgados que se parezcan. En la Figura 2.5 se puede observar que la edad se encuentra relacionada con las diferencias observadas en el comportamiento de llamada de alarma, así, mientras los infantes son capaces de distinguir de manera general entre las diferentes clases de depredadores (distinguen un mamífero terrestre de un ave), los adultos pueden distinguir entre especies particulares de depredadores dentro de sus respectivas clases, esto es, distinguen a los leopardos de otros mamíferos terrestres (Seyfarth y Cheney, 1980).

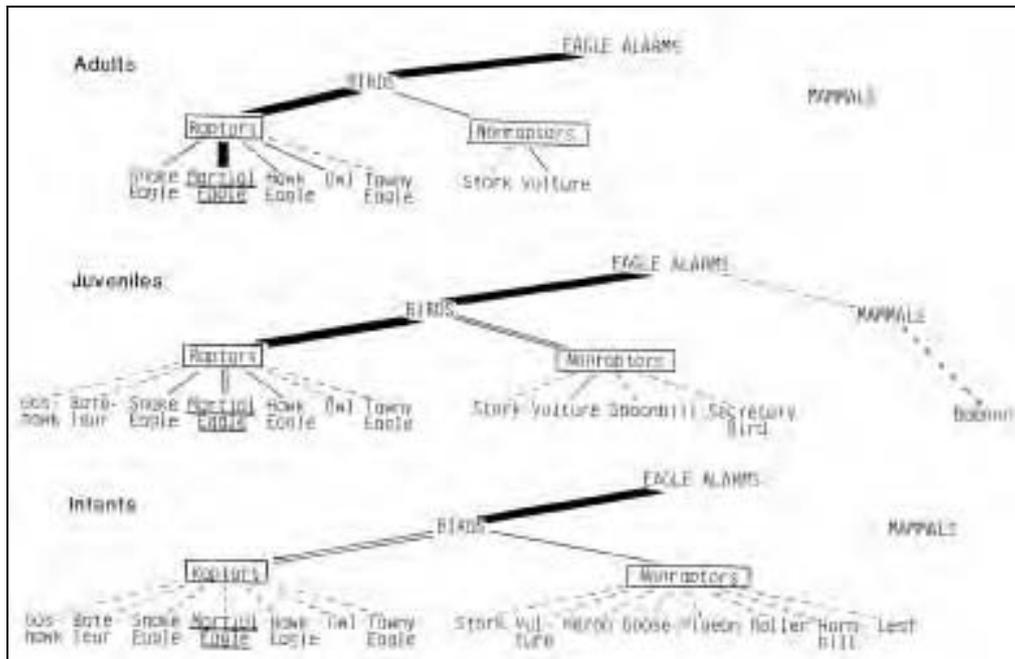


Figura 2.5.- Señal de alarma dada por monos adultos, jóvenes e infantiles para diferentes especies. Las líneas punteadas de 1 a 5 alarmas; línea sencilla de 6 a 10 alarmas, línea doble de 11 a 15 alarmas; línea negra más de 15 alarmas. Los datos de 149 alarmas fueron recolectadas de 31 adultos, 16 jóvenes y 17 infantiles, después de 14 meses (Seyfarth y Cheney, 1980).

Basados en estos resultados, Deputte y Vauclair (2001), proponen que la capacidad de clasificar y “nombrar” a los depredadores de manera correcta se desarrolla en el curso de la ontogenia y está conformado por tres procesos:

1. Los infantiles y los jóvenes dejan de emitir vocalizaciones cuando los estímulos no contraen ningún peligro, ya que el desarrollo cerebral permite que el umbral de reacción al conjunto de estímulos sea mayor, en especial las estructuras ligadas a la emoción.
2. Después, los jóvenes son sometidos a refuerzos selectivos por parte de los adultos, esto es, cuando estos últimos emiten la misma voz de alarma en ocasiones semejantes o reaccionan corriendo a ponerse a cubierto o trepando al escuchar la alarma de un individuo joven, se lleva a cabo el reforzamiento en la mente de estos de la asociación entre el grito y la acción que

desencadenó. Sin embargo, la ausencia de cualquier reacción por parte de los adultos disuadirá a los jóvenes de emitir nuevas vocalizaciones de alarma.

3. Finalmente, para que los individuos realicen una clasificación eficaz de los depredadores, es necesaria la agudeza visual de los jóvenes y su capacidad para discriminar dos estímulos que presenten características similares.

IMITACION Y EMULACION

Además, de aprender y comunicar sobre los elementos del medio físico, los primates también aprenden a manipular por medio de la adquisición de nuevos comportamientos, los objetos que se encuentran a su alrededor.

Lo anterior es posible, por medio de dos mecanismos del aprendizaje social. Por un lado tenemos la imitación, término propuesto por W. H. Thorpe en 1956, que se refiere a la adquisición de un comportamiento por medio de copiar el comportamiento de un demostrador. De esta manera el observador va a adquirir los movimientos motores necesarios para resolver un problema. Como podría suceder con un niño que aprende a hacer un movimiento al igual que un adulto para operar una máquina después de observar como lo hace el adulto (Call y Carpenter, 2002).

El segundo de los mecanismos del aprendizaje social fue propuesto Michael Tomasello y su equipo en 1990. Se trata de la emulación y se refiere a la reproducción de los resultados de las acciones de un demostrador, es decir, la emulación implica la reproducción de los cambios en el estado del medio ambiente que suceden como resultado del comportamiento exhibido por el demostrador (Call y Carpenter, 2002).

Así, mientras en la imitación las acciones que llevan a un resultado son copiadas por los individuos, en la emulación sólo se reproducen las acciones de un demostrador.

Es necesario tomar en cuenta que el demostrador produce al menos tres fuentes de información de manera simultánea a las que los observadores selectivamente atenderán a una de estas pero no a otras y se enumeran a continuación (Figura 2.6):

1. Objetivos.- son los objetivos del demostrador, el estado final del asunto que el individuo (demostrador) quiere lograr.
2. Acciones.- son los patrones motores que el demostrador lleva a cabo para lograr los resultados buscados.
3. Resultados.- son los cambios en el medio ambiente que son consecuencia de las acciones del demostrador.

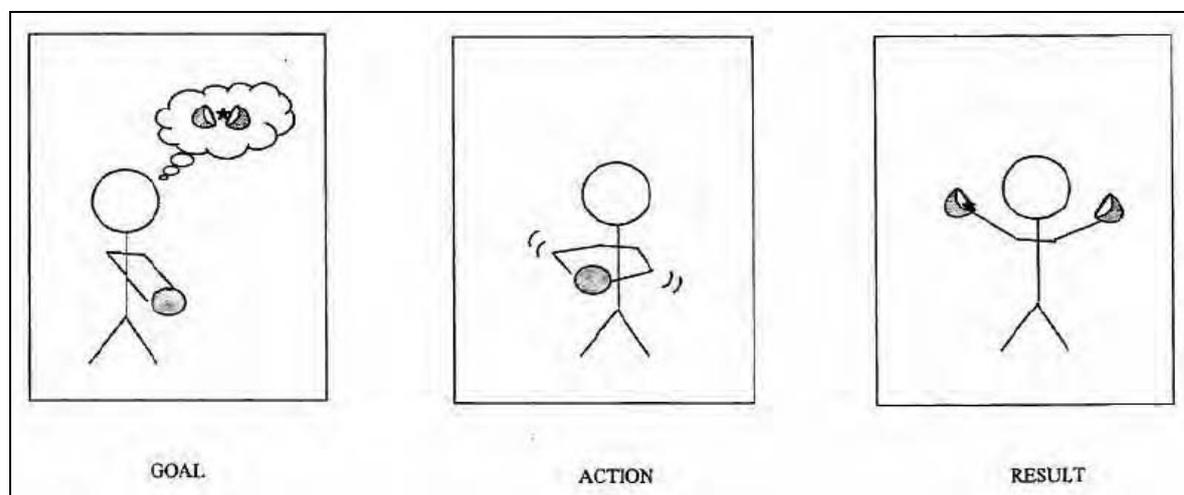


Figura 2.6.- Tres diferentes fuentes de información en una situación de aprendizaje social. El demostrador abre un huevo de pascua de plástico y obtiene el premio que contiene. Se puede observar que es común que haya varios objetivos jerárquicamente organizados (obtener el premio, abrir el huevo, tirar para separar el huevo), acciones (tira del huevo, toma el premio) y resultados (el huevo está abierto, el huevo está en dos piezas, el premio se encuentra disponible) (Call y Carpenter, 2002).

Estos tres tipos de información se encuentran jerárquicamente organizados, ya que los objetivos determinan las acciones y las acciones determinan los resultados. (Call y Carpenter, 2002).

La investigación realizada por Tennie, Call y Tomasello en 2006, ilustra en buena medida la antes expuesto. El objetivo fue probar si monos observadores, al igual que los niños humanos se beneficiaban de observar a un demostrador de su misma especie y si esto era así, valorar si las transformaciones experimentadas por el aparato en ausencia de un demostrador tendrían el mismo efecto en las respuestas del observador.

Para este fin se usaron tres grupos diferentes (los cuales se describirán a continuación) y el paradigma usado consistió una caja (Figura 2.7) que contenía alimento en su interior al cual se podía acceder empujando o jalando una puerta ubicada en uno de los lados de la caja. Así a cada grupo de individuos se les presentó la caja bajo tres condiciones diferentes: condición del modelo completo, un demostrador jala o empujar la puerta de la caja para abrirla; condición fantasma, los investigadores mueven la puerta de la caja hacia adentro o hacia fuera con ayuda de cuerdas de nylon; y en la condición de línea base no se les da a los individuos ningún tipo de información acerca de cómo abrir la puerta de la caja.

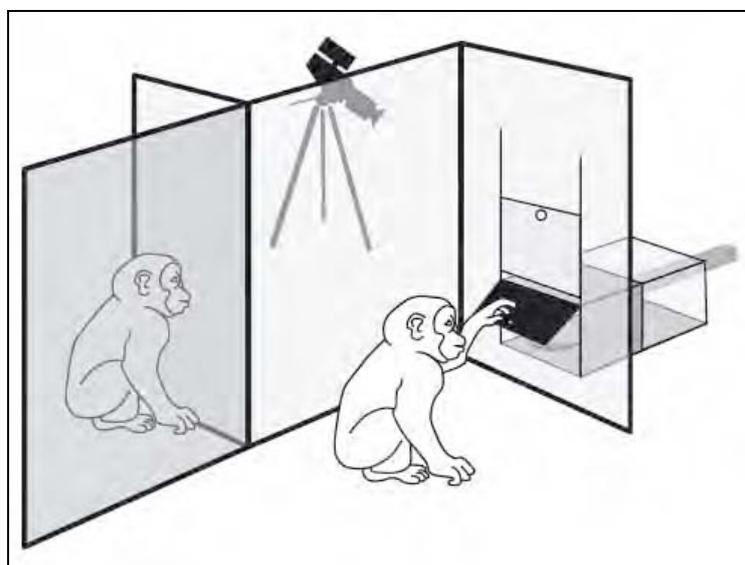


Figura 2.7.- Caja utilizada en los tres experimentos. Este experimento consiste en jalar la puerta de la caja (estudio 2) (Tennie et al., 2006).

Las características de los grupos sometidos a las pruebas anteriores son:

- Grupo 1.- fueron usados treinta y tres chimpancés (*Pan troglodytes*) agrupados en dos grupos diferentes. Estos primates estaban alojados en el Yerkes Primate Center Field Station in Lawrenceville (GA) USA. El grupo estaba conformado de 14 adultos mayores de 15 años, 10 adolescentes de entre 15 y 8 años y 6 individuos juveniles menores de 8 años. De estos 10 eran machos y 20 hembras. Se les daba frutas y vegetales dos veces al día y durante el tiempo de prueba no fueron privados de agua ni alimento.
- Grupo 2.- este grupo se conformó por treinta y dos grandes simios (14 chimpancés, 4 bonobos (*Pan paniscus*), 6 gorilas (*Gorilla gorilla gorilla*), 8 orangutanes (*Pongo pygmaeus abelii*). De estos 11 eran machos y 21 hembras. Los sujetos estaban alojados en el Wolfgang Köhler Research Center del zoológico de Leipzig, Alemania. Eran alimentados con frutas y vegetales y fueron privados de alimento y agua durante la prueba.
- Grupo 3.- este grupo fue compuesto por 76 niños de 12 ± 2 semanas de edad, sesenta y uno de $18 \text{ meses} \pm 4$ semanas y 50 de $24 \text{ meses} \pm 4$ semanas. Todos los niños se desarrollaron en el área de Leipzig, Alemania. Se sometieron a las pruebas a un número igual de niños y niñas.

Se intentó que los procedimientos de las pruebas fueran lo más parecido posibles. La distribución de los grupos bajo las tres condiciones fue contrabalanceada en cuanto a sexo y edad se refiere. Dos quintas partes de los individuos se asignaron a la condición del modelo completo, otras dos quintas partes a la condición fantasma y una quinta parte a la condición de línea base.

En la condición del modelo completo, los demostradores de la misma especie sometida a la prueba mostraron a los observadores la manera de abrir la caja. Los

observadores requerían presenciar al menos una vez la demostración completa (que va desde el primer toque realizado a la puerta hasta la inserción de la mano para obtener el alimento) antes de que se les permitiera manipular el aparato. Llevado a cabo el proceso anterior, los demostradores salían de la habitación y comenzaba la prueba. La mitad de los sujetos observaron la acción de empujar la puerta, mientras que la otra mitad observó la acción de jalar de ella. Así mismo, la mitad de los sujetos observó que el demostrador tomó la comida de la caja y la mitad restante de los sujetos observó solamente al demostrador abrir la caja sin obtener la recompensa.

En la condición fantasma, el experimentador abre la puerta hacia adentro o hacia fuera tirando de unas cuerdas de nylon fijadas a la caja. El movimiento hacia adentro y hacia afuera corresponde a las acciones de empujar y jalar, respectivamente. El uso de las cuerdas por parte del experimentador garantiza que los observadores no se percaten de su presencia. También en esta prueba los observadores presenciaron una demostración de principio a fin.

En la condición de línea base, los sujetos tuvieron acceso al aparato sin ningún tipo de información previa de cómo abrir la caja. Algunas hembras dominantes sometidas a ésta condición, posteriormente sirvieron como demostradores en la condición de modelo completo. A estos sujetos se les mostró el cebo dentro de la caja antes de comenzar la prueba y se les estimulaba a acercarse a la caja por medio de vocalizaciones (como “ven aquí”), o golpeando la caja suavemente. La duración de cada ensayo por sujeto fue de 10 minutos.

Todos los procedimientos fueron videograbados. Se analizaron dos variables independientes: (1) si los sujetos abrieron con éxito la caja y obtuvieron el alimento y (2) si la técnica utilizada para abrir la caja (jalar o empujar la puerta) empataba con lo que habían presenciado.

Así, en el estudio 1 realizado con chimpancés, el 82% de los sujetos abrieron la caja exitosamente y obtuvieron el alimento. No hubo diferencias significativas (Fisher test: $p= 0.57$) entre las condiciones de información ni entre las condiciones de información combinados con la línea base (Fisher test: $p= 1.0$) (Tabla 2.13).

	Pass	Fail
Full demo	10	1
Ghost	8	3
Baseline	5	1
Total	23	5

Tabla 2.13.- Número de sujetos que abrieron la puerta exitosamente bajo las diferentes condiciones (Tennie et al., 2006).

En el estudio 2, realizado con diferentes especies de primates superiores, el 88% de los sujetos lograron abrir la puerta. No hay diferencias significativas entre las condiciones de información (Fisher test: $p= 1.0$) o entre las condiciones de información y la línea base (Fisher test: $p= 1.0$), y tampoco se observaron diferencias entre las especies que conforman este grupo (Fisher test: ns en todos los casos) (Tabla 2.14).

	Chimpan- zees		Bonobos		Gorillas		Orang- utans		Total	
	Pass	Fail	Pass	Fail	Pass	Fail	Pass	Fail	Pass	Fail
Full demo	4	1	2	0	1	1	3	0	10	2
Ghost	6	0	1	0	2	0	2	1	11	1
Baseline	2	1	1	0	2	0	2	0	7	1
Total	12	2	4	0	5	1	7	1	28	4

Tabla 2.14.- Número de sujetos que abrieron y fallaron en abrir la puerta entre especies y condiciones (Tennie et al., 2006).

En el estudio 3 realizado con niños humanos, el 84 % de los sujetos abrió con éxito la caja y recuperó su contenido. No hay diferencias significativas entre las condiciones de información [$\chi^2 (2) = 0.08, p = 0.96$] o entre los grupos de edad que componen al grupo [$\chi^2 (2) = 4.08, p = 0.13$] (Tabla 2.15).

	12-mo-old		18-mo-old		24-mo-old		Total	
	Pass	Fail	Pass	Fail	Pass	Fail	Pass	Fail
Full demo	24	9	21	3	19	1	64	13
Ghost	24	5	20	3	17	3	61	11
Baseline	10	2	10	4	10	0	30	6
Total	58	16	51	10	46	4	155	30

Tabla 2.15.- Número de sujetos que abrieron y fallaron en abrir la puerta entre edades y condiciones (Tennie et al., 2006).

En cuanto a la segunda variable se analizó el número de individuos que empataron o no la observación del abrir de la puerta de la caja exhibida en las tres condiciones de información.

En el estudio 1, no se observaron diferencias significativas en el número de sujetos que empataron la manera de abrir la caja entre la condición de la demostración completa y la condición fantasma (Fisher test: $p = 1.0$). Sin embargo, tomando en cuenta las tres condiciones fue significativamente más probable que los chimpancés tiraran de la puerta (87%) que la empujaran (13%) ($\chi^2 (1) = 12.56, p = 0.36$) (Tabla 2.16).

	Match	Mismatch
Full demo	6	4
Ghost	4	4
Total	10	8

Tabla 2.16.- Sujetos que empataron el movimiento de la puerta entre condiciones (Tennie et al, 2006).

En el estudio 2, entre los grandes simios no se observaron significativas entre las diferentes condiciones (Fisher test: $p = 1.0$) y tampoco entre las especies que conforman el grupo (Fisher test: ns para todos los casos). Pero, las diferencias entre especies en el estilo de abrir las puertas fueron significativas. Fue más probable que los chimpancés empujaran la puerta (91.7%) que las otras especies (37.5%), ($\chi^2(1)=7.631$; $p= 0.014$). Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre la línea base y la otras condiciones de información combinadas para chimpancés (Fisher test: $p= 1.0$) o para los otros simios (Fisher test: $p=0.093$) (Tabla 2.17).

	Chimpanzees		Bonobos		Gorillas		Orangutans		Total	
	Yes	No	Yes	No	Yes	No	yes	No	Yes	No
Full demo	3	1	0	2	1	0	2	1	6	4
Ghost	3	3	0	1	1	1	2	0	6	5
Total	6	4	0	3	2	1	4	1	12	9

Tabla 2.17.- Número de sujetos que empataron el movimiento de la puerta entre especies y condiciones (Tennie et al., 2006).

En el estudio 3 los niños exhibieron comportamiento coincidente, a diferencia de los mostrado por otras especies de primates en los dos estudios anteriores. En la condición de modelo completo, los niños de 24 meses presentaron comportamientos coincidentes más a menudo que en los niños de 12 meses que no presentaron comportamientos coincidentes (Fisher test: $p=0.012$) y los mismo sucedió en la condición fantasma ($\chi^2(2)= 8.99, p= 0.011$). En cuanto a los niños de 18 meses si presentaron comportamientos coincidentes en la condición del modelo completo, pero esto no sucedió en la condición fantasma (Tabla 2.18).

	12-mo-old		18-mo-old		24-mo-old		Total	
	Yes	No	Yes	No	Yes	No	Yes	No
Full demo	15	9	18	3	18	1	51	13
Ghost	12	12	12	8	16	1	40	21
Total	27	21	30	11	34	2	91	34

Tabla 2.18.- Número de sujetos que empataron el movimiento de la puerta entre grupos de edad y condiciones, incluyendo los intentos fallidos (Tennie et al., 2006).

En la condición base, los niños significativamente prefirieron tirar de la puerta (81.3%) que empujarla (18.7%) [$\chi^2(1)=12.5, p<0.001$], y este resultado a su vez fue independiente de la edad (Fisher test: $p=1.0$). Así, 8 de los 10 niños de 18 y 24 meses jalaban de la puerta. Y lo mismo sucedió con los de 12 meses, 10 de los 12 niños prefirieron tirar de la puerta. Esta preferencia general de tirar de la puerta se redujo significativamente al 58.5% en las condiciones donde la demostración de abrir la puerta consistía en empujarla (Fisher test: $p= 0.029$) y se incremento al 90.5% cuando en la demostración estaba implícita abrir la puerta tirando de ella. Este último

incremento no difirió significativamente de lo observado en la condición de línea base (Fisher test: $p= 0.21$).

Por tanto, esta investigación en primer lugar muestra que tanto especies de primates no humanos como el mismo humano llevan a cabo tareas a altos niveles sin tener en cuenta la recepción de información y por esto la información brindada no da ventajas de ningún tipo a alguna de las especies que fueron estudiadas. Por otro lado, es en este elemento donde podemos encontrar una continuidad entre las diferentes especies de primates, ya que todas son capaces de realizar las mismas tareas.

Sin embargo, los niños de 18 y 24 meses difieren de los simios y los niños de 12 meses en cuanto que los primeros copian la estrategia que usa el demostrador para abrir la puerta, o en otras palabras llevan a cabo imitación, lo cual no fue encontrado en las especies de primates no humanos. Es aquí donde se puede apreciar la discontinuidad entre diferentes especies de primates, ya que realizan las mismas tareas pero por medio de distintos procesos.

También es importante hacer notar que en los niños, la diferencia en la realización de las tareas va en función de su edad, lo que puede estar relacionado como ya vimos con la madurez fisiológica en que se encuentra cada individuo.

De manera general, se sostiene la hipótesis de que los niños humanos tienen una gran inclinación más que los grandes simios a enfocarse en las acciones del demostrador o en los resultados de la acción, según la necesidad, en situaciones de aprendizaje social. Lo cual confirma la propuesta de Call y Carpenter (2002) que dice que durante el curso de una tarea de aprendizaje, los observadores pueden echar mano de diferentes tipos de información ofrecida por el demostrador. Recordando lo ya dicho de que la información observacional es de al menos tres diferentes tipos (objetivos, acciones y resultados), es posible entender que los observadores pueden

potencialmente atender a diferentes tipos de información dependiendo del éxito o fracaso previo, o de la información que se haya obtenido por medio de la aplicación de la información adquirida recientemente o de ambos. Por ejemplo, entre los adultos humanos es común la experiencia de ver a alguien alcanzar algún resultado (con una nueva herramienta, o cuando se aprende a jugar un nuevo deporte o cuando se aprende a tocar un instrumento musical) y luego tratar de reproducir ese resultado uno mismo. Si el primer intento no es exitoso, durante la próxima demostración uno mismo intentará prestar más atención a la acciones del demostrador que a al resultado final (Figura 2.8).

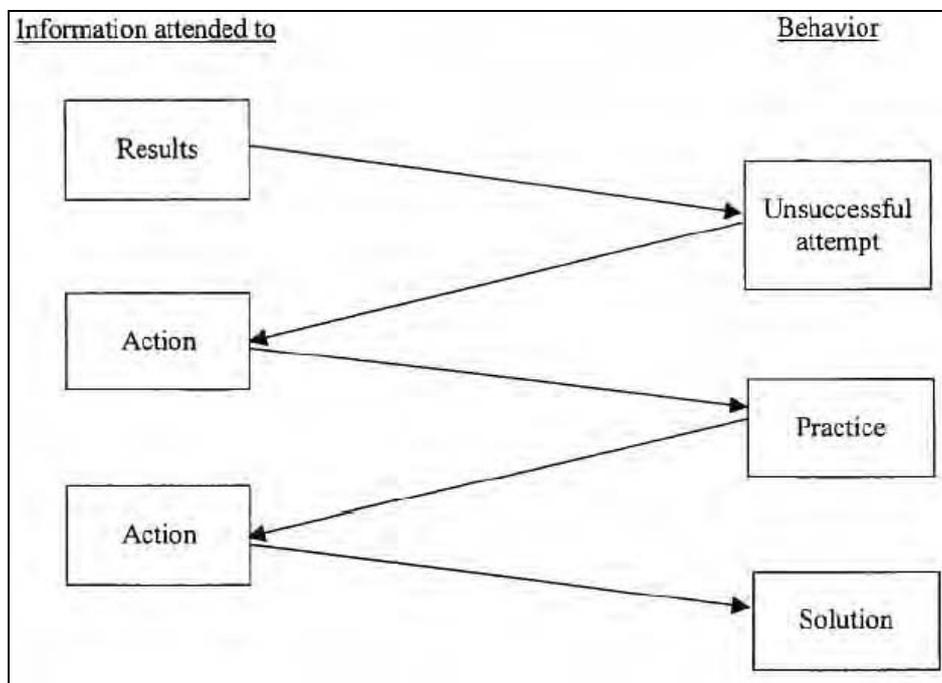


Figura 2.8.- Cambios entre las fuentes de información en una tarea de aprendizaje social (Tennie et al, 2006).

Así, la construcción de los individuos antes relatada, es compartida por muchas especies de primates, entre ellas el hombre. Sin embargo, los resultados entre especies variarán en función de los rasgos de la historia de la vida y la interacción con sus

congéneres y su entorno específico. En el caso de los humanos, ha surgido un nuevo método de adaptarse a su ambiente.

A principio del siglo pasado Johannes von Uexküll propuso la existencia de un “círculo funcional” que está conformado por dos sistemas que se encuentran presentes en cada organismo y son determinados por la anatomía de cada uno, los llamó sistema “receptor” que tiene la función de recibir los estímulos externos y sistema “efector” por medio del que los organismos reaccionan a los estímulos externos. Gracias al equilibrio y cooperación y a que se encuentran estrechamente entrelazados ambos sistemas, los organismos son capaces de sobrevivir, lo que permite pensar que no sólo están adaptados a su ambiente, sino que además se encuentran totalmente coordinados con el mismo (Citado por Cassirer, 1968: 25-26).

Así, Ernst Cassirer, basado en los postulados de von Uexküll propone que el “círculo funcional” humano no sólo se ha ampliado cuantitativamente, sino que también sufrió un cambio cualitativo. Entre los sistemas “receptor” y “efector”, se encuentra un eslabón intermedio al llamó sistema “simbólico”. Este sistema ha transformado toda la totalidad humana, a diferencia de las reacciones de los demás organismos en los que una respuesta directa e inmediata sigue al estímulo externo, en el caso de los humanos, ésta respuesta es demorada, interrumpida y retardada por la acción de un proceso lento y complicado de tratamiento y ahora se pasó de vivir en un universo físico a un universo simbólico (Cassirer, 1968:26).

Cassirer continúa diciendo que algunas partes constituyentes del universo simbólico como el lenguaje, el mito, el arte y la religión van a formar diversos hilos que constituyen una red simbólica o como también la llama la urdimbre complicada de la experiencia humana, la cual se refuerza y afina por medio del pensamiento y la experiencia (Cassirer, 1968: 26).

Ahora, el hombre es incapaz de enfrentarse con la realidad de modo inmediato, y a su vez, la realidad física parece retroceder a medida que avanza su actividad simbólica. El hombre se encuentra envuelto en formas lingüísticas, en imágenes artísticas, en símbolos míticos o en ritos religiosos, de tal manera que no puede ver o conocer nada sino es a través de la interposición de este medio artificial (Cassirer, 1968:26).

Lo anterior sucede tanto en la esfera teórica como en la práctica, ya que en ésta última, el humano no vive en un mundo que se encuentre gobernado por sus necesidades y deseos inmediatos. Más bien, vive en medio de emociones, esperanzas y temores, ilusiones y desilusiones imaginarias, en medio de sus fantasías y sueños (Cassirer, 1968:26).

CAPITULO II

MECANISMOS DE LA EVOLUCIÓN

INTRODUCCIÓN

La información vertida en este capítulo se basa principalmente en cinco obras, el “El origen de las especies” escrito por Charles Darwin (1989), “Cómo evolucionaron los humanos” de Robert Boyd y Joan P. Silk (2004), “Evolución” de Theodosius Dobzhansky y colaboradores (2003), el libro escrito por David Christian llamado “Mapas del tiempo” (2007) y “Genes, culture and human evolution. A synthesis” de Linda Stone, Paul F. Lurquin y Luigi Luca Cavalli-Sforza (2007).

Aunque, la historia de la vida data de hace 13,000 millones de años (Christian, 2007), no es sino hasta la mitad siglo XIX que se brinda una explicación convincente de la manera en que los diferentes organismos que han habitado el Planeta Tierra se han modificado para dar lugar a otros nuevos que poblarán al mismo en diferentes escalas de tiempo y en otros casos, muchos de estos, se han extinguido completamente.

Estamos hablando de la teoría de la evolución y el origen de las especies por medio de la selección natural, propuesta por el naturalista inglés Charles Darwin y que aparece impresa por primera vez en el año de 1859 en su libro llamado “El origen de las especies”. Es necesario mencionar que como en cualquier proceso de generación de conocimiento y en la misma formación profesional, siempre están presentes datos generados igualmente por otros pensadores que deben ser tomados en cuenta, lo que queremos decir es que las teorías científicas no nacen de la nada, sino que son de suma importancia las investigaciones generadas con anterioridad por otras disciplinas así como por otros pensadores, las cuales serán en la mayoría de los casos complementarias con los resultados obtenidos en el presente de cada investigador.

Así mismo, la propuesta de Darwin se basó en datos y observaciones realizados en su viaje por la costa de Sudamérica sobre diferentes organismos y fósiles, así como en los trabajos realizados por criadores de animales y plantas.

Debemos recordar que en la época en que Darwin vivió reinaba la visión entre los científicos de que la vida era una creación divina y el hombre era la culminación de este proceso, estaba en la cima de la evolución, por tanto, era una visión lineal y progresiva que tenía como finalidad al hombre actual. En cambio, Darwin proponía que la evolución no era un proceso lineal y progresivo, sino que avanzaba por medio de bifurcaciones. También pensó que la aparición de una especie, así como la evolución de una especie en una totalmente nueva, sucede porque sobre los rasgos que se transmiten de los padres a los hijos actúa la selección natural. Entonces, cuando un entorno cambia, las especies, se ven forzadas a adaptarse a su nueva forma de vida adecuando su fisiología y comportamiento; mientras que las especies que no lograron adaptarse se extinguen y sus linajes se pierden definitivamente (Dunbar, 2007:21).

La propuesta antes mencionada se basa en tres postulados (Boyd y Silk, 2001:20):

1. La capacidad de expansión de una población es infinita, en cambio, la capacidad de los hábitats para soportar a las poblaciones es limitada.- uno de los libros que más influyó en el pensamiento de Darwin fue el “Ensayo sobre el principio de la población” escrito por el demógrafo y economista Robert Thomas Malthus (Sarukan, 1998), el cual fue publicado por primera vez en 1798 de forma anónima y es de donde extrae este postulado que afirma que el tamaño de las poblaciones depende los recursos que se obtienen del medio, los cuales abastecen a las mismas y a su vez también se van volviendo más limitados. A la competencia por los recursos, Darwin, la llamó «lucha por la

existencia». Para ejemplificar este punto tenemos que los animales para crecer y reproducirse, necesitan alimentos. Así, cuando la comida abunda, las poblaciones de animales crecen hasta que el número de sus integrantes excede los recursos alimenticios locales. Por tanto, como los recursos siempre son limitados, no todos los individuos que forman parte de una población serán capaces de sobrevivir y reproducirse.

2. Los individuos dentro de una población varían y a su vez esta variación afecta la capacidad de sobrevivencia y reproducción de los mismos.- en “El origen de las especies”, Darwin menciona que una de las fuentes de donde surgen sus postulados es la crianza de animales, él mismo se dedicaba a la cría de palomas (Figura 3.1). Esta actividad le permite observar que en cada generación nacen palomas con diferentes características, lo que lo lleva a pensar en la variabilidad que sufren las poblaciones (Darwin, 1989). Así, según este postulado, en un ambiente dado, algunos individuos poseerán ciertas características que les permitirán sobrevivir y reproducirse con más éxito –dando como resultado la producción de mayor descendencia- que otros individuos que habiten el mismo ambiente.
3. Las variaciones se transmiten de padres a hijos.- si los caracteres que resultan ventajosos en un ambiente, son heredados por la descendencia, estas características podrán ser observadas con mayor frecuencia en las siguientes generaciones. Entonces, al proceso por el cual los caracteres que brindan mayores ventajas para la supervivencia y la reproducción se mantienen en una población y los que resultan desventajosos desaparecen, Darwin lo llamó *selección natural*. Dicho lo anterior, podemos decir que este mecanismo tiene

un carácter netamente adaptativo, en otras palabras, es un proceso que produce adaptación (Arsuaga, 2001:42; Boyd y Silk, 2001:20).

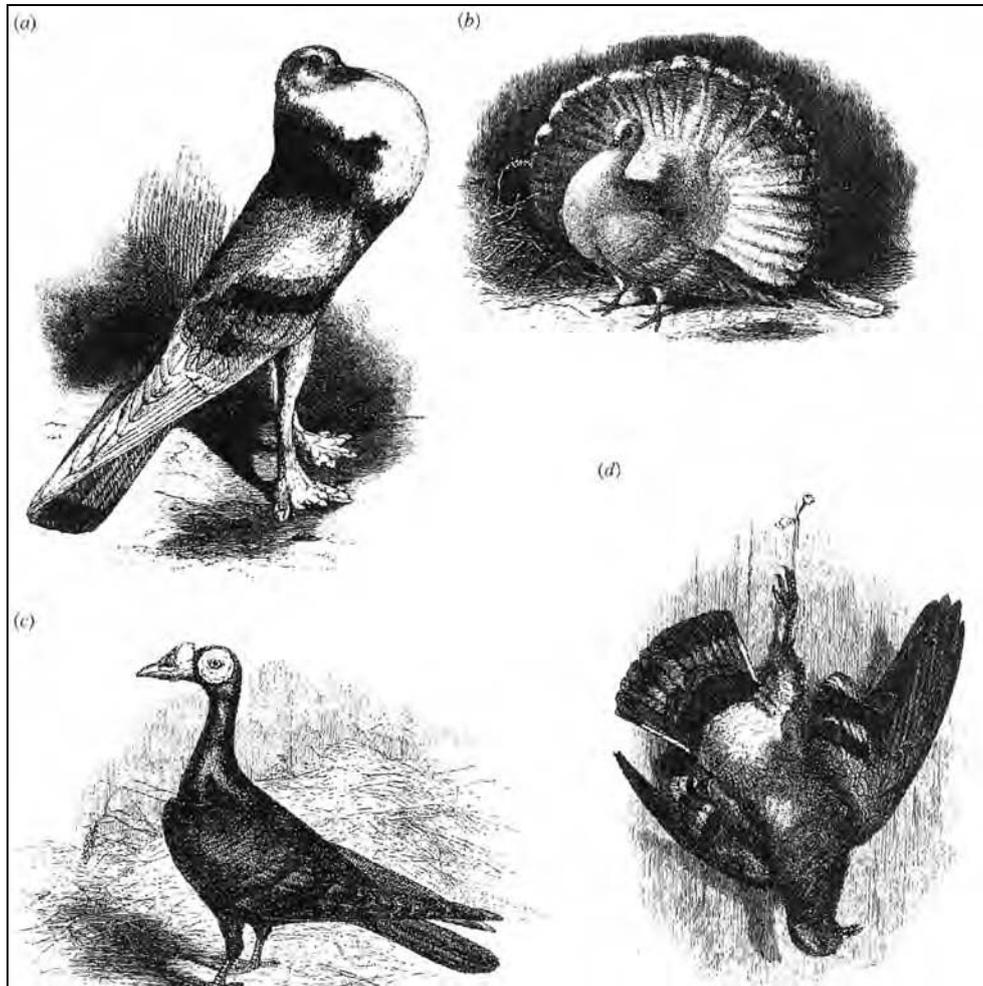


Figura 3.1.- Algunos de las razas de palomas producidas por los criadores en la época de Charles Darwin. a) palomas buchonas, b) palomas colipavas, c) palomas mensajeras, estos tipos surgieron de la paloma común d) (Boyd y Silk, 2004).

Entonces, una adaptación es una característica de un organismo que llega a establecerse en una población por medio de una selección preferencial, ya que desempeña o facilita una función específica y aumenta las probabilidades de sobrevivencia de los organismos. Sin embargo, existen características que no tienen ningún valor adaptativo y surgen sin ninguna razón aparente. Como ejemplo tenemos los huesos frontales que se encuentran fusionados en los tarsios y antropoides. Todos

los demás primates mantienen separados los huesos frontales derecho e izquierdo al estilo de los primitivos mamíferos placentarios. Y en pequeño número de humanos estos huesos están separados y sus funciones continúan con normalidad (Singer, 1999).

SELECCIÓN ESTABILIZADORA

Pero, aunque la selección natural se encarga de guiar la adaptación de los organismos como respuesta a cambios en su entorno natural, también es necesaria para mantener a una población sin cambios. Lo anterior es posible por un proceso llamado *selección estabilizadora*. Así, en una población la selección incrementará a lo largo del tiempo la media de un rasgo en una población, pero sólo hasta que los costes de un tamaño mayor que la media, del mismo rasgo, excedan a sus beneficios (Boyd y Silk, 2001:24). Por ejemplo, pensemos en los pinzones que habitan las Islas Galápagos, los cuales fueron la fuente inspiración de Darwin, bajo ciertas condiciones ambientales los picos de éstas aves que presenten un tamaño medio en la población tendrán mayores oportunidades de sobrevivir y reproducirse, mientras que los pinzones con picos más altos o más bajos que el tamaño medio de la población estarán en desventaja frente a las aves que presenten esta última característica. Por lo tanto, cuando esto se cumple el tamaño de los picos no varía y se puede decir que hay un equilibrio en la población en cuanto al tamaño de los picos. Sin embargo, se debe recalcar que aunque el tamaño de los picos no cambie, aún sigue trabajando la selección (Boyd y Silk, 2001:24).

DARWIN Y EL CONCEPTO DE ESPECIE

En este mismo tono, Darwin ya pensaba que las especies no son entidades fijas (como pensaban sus contemporáneos), ya que por medio de los postulados arriba descritos cambian continuamente sus características generales de generación en generación.(Boyd y Silk, 2004:25; Christian, 2007:119) .

Así, según la propuesta de Charles Darwin, una especie es una población dinámica de organismos individuales que no son idénticos, pero que cuentan con un parecido suficiente como para reproducirse entre sí. Por tanto, las especies se delimitan entre ellas por los rasgos que comparten los individuos de cada una, no por sus pequeñas diferencias. Pero, como ya dijimos las características de una especie se mantienen estables por un periodo largo de tiempo, gracias a que los individuos que portan estas características están fuertemente favorecidos por la selección estabilizadora de la que ya hablamos (Boyd y Silk, 2004:25). Sin embargo, posiblemente las variables aleatorias o pequeñas diferencias de los individuos, sean las responsables en un plazo de tiempo largo de las modificaciones de los rasgos medios de toda una especie (por ejemplo el cambio de la estatura media), ya que se acumulan a lo largo de miles de generaciones hasta cambiar la morfología media de la especie (Christian, 2007:119)

SELECCIÓN INDIVIDUAL

Teniendo en consideración lo anterior, es posible percatarnos que las especies se transforman gracias a que los rasgos de algunos individuos se vuelven más comunes en la población, mientras que otros se desvanecen y desaparecen, pero ¿Por qué y como sucede?

Es necesario hacer hincapié en el hecho de que la selección natural produce adaptaciones que benefician a los individuos, las cuales a su vez pueden ser

beneficiosas o no para la población o la especie y comúnmente provocan cambios en el comportamiento y la morfología que incrementan el éxito reproductivo de los mismos, pero a su vez se disminuye el éxito reproductivo del grupo, la población y la especie.

Como ejemplo de lo anterior está el conflicto entre los intereses de los individuos y el grupo, que surge del hecho de que muchos de ellos producen muchos más descendientes que los necesarios para mantener a su especie. Podríamos pensar que en un grupo de monos, una hembra que produce 10 crías, como valor medio, durante toda su vida, sólo dos de éstas sobrevivirán y se reproducirán en condiciones en que la población se encuentre estable. Mientras que las ocho restantes, desde la perspectiva de la especie, representan un gasto de recursos, ya que compiten con los demás miembros de su especie por los alimentos, el agua y lugares para dormir. Lo anterior pone en riesgo a la especie, ya que se encuentra en crecimiento y para cubrir las necesidades que esto conlleva, se puede producir una sobreexplotación del medio, por lo tanto, la especie tendrá mayores oportunidades de sobrevivir si todas las hembras producen menos de dos hembras. Pero en la realidad esto no sucede, ya que la selección natural entre los individuos favorecerá a las hembras que produzcan más crías (Boyd y Silk, 2004:25).

Tomemos en cuenta el siguiente caso hipotético para entender por qué la selección individual dirige al resultado anterior. Tenemos en una especie de monos dada que las hembras están maximizando su éxito reproductivo individual cuando tienen 10 crías, mismas que tenderán a dejar menos descendientes en la próxima generación. Y supongamos, además, que las probabilidades de que la especie se extinga disminuyen si las hembras producen cada una, sólo dos crías. Ahora, supongamos que hay dos tipos de hembras, el primero y más numeroso del grupo está compuesto por hembras

con poca fertilidad que sólo producen dos crías, mientras que el segundo grupo es menor pero sus hembras cuentan con una fertilidad alta produciendo 10 crías. Así, las hembras con alta fertilidad tendrán crías hembras muy fértiles, mientras que las de baja fertilidad tendrán crías hembras con esta misma característica. Lo que sucederá a continuación es que la proporción de hembras con alta fertilidad aumentará en la siguiente generación, ya que producen más crías que las hembras con baja fertilidad. A su vez, en un periodo largo de tiempo, la proporción de hembras fértiles se incrementará con rapidez. Este aumento en la fertilidad, provocará que la población crezca rápidamente haciendo latente el peligro del agotamiento de los recursos y también aumentará las probabilidades de extinción de la especie. Sin embargo, la extinción se vuelve irrelevante para la evolución de la fertilidad, ya que la selección natural es el resultado de la competencia entre los individuos no entre las especies (Boyd y Silk, 2004:25)

ADAPTACIONES COMPLEJAS

Como ya dijimos hay características que permiten a los individuos de una especie sobrevivir en un ambiente particular, para posteriormente quedar fijada en la población, como el tamaño de los picos de los pinzones de las Islas Galápagos. Pero el pico de estas aves es una característica demasiado sencilla, si se compara, por ejemplo, con la complejidad que muestra un ojo.

Darwin ya sabía que existían variaciones continuas y discontinuas (o como él mismo llamaba a éstas últimas “monstruosidades”). La primer clase se refiere a la variación en el fenotipo de los organismos en el que es posible observar una distribución continua de tipos, como ejemplo tenemos la estatura de los humanos modernos, en donde se presenta una distribución gradual desde un extremo a otro (de estatura baja a

estatura alta) con sus casos intermedios bien definidos. Mientras que una variación discontinua, es aquella variación fenotípica en la que hay un número discreto o muy pequeño de fenotipos sin tipos intermedios. Nuevamente, nos apoyamos en el ejemplo de la estatura de los humanos en la que se presenta una condición con bases genéticas llamada acondroplasia, los individuos que sufren esta condición exhiben características diferenciales como un tamaño menor que el presentado por el resto de las personas, así como las extremidades proporcionalmente más cortas, entre otras (Boyd y Silk, 2004:26).

Darwin pensaba que este último tipo de variaciones era de importancia menor en la evolución, ya que la probabilidad de que aparezca de un solo salto es mínima, a diferencia de las variaciones continuas que se encuentran dentro de la normalidad y las probabilidades de que aparezcan es alta (Boyd y Silk, 2004:26).

Por tanto, son indispensables las variaciones continuas para que sucedan adaptaciones complejas, ya que la selección natural las genera a partir de pequeñas variaciones al azar y es por tanto un proceso acumulativo. Resulta muy improbable que de una combinación de caracteres sencilla surja al azar algún tipo de adaptación compleja, pero las probabilidades de que alguno de los numerosos pequeños cambios al azar resulten ventajosos es mucho mayor (Boyd y Silk, 2004:28).

Es de suma importancia para la aparición de adaptaciones complejas que cada pequeño cambio que se presenta en el proceso de conformación sea adaptativo por sí mismo, o en otras palabras, para que surja una adaptación compleja es necesario que todos los pasos intermedios sean favorecidos por la selección natural. Un buen ejemplo de este proceso y de los pasos que se han seguido para obtener una adaptación compleja se encuentra en los ojos de los moluscos actuales (Figura 3.2). Este proceso es posible que haya comenzado con la aparición de un simple punto de

luz que surgen en la mayoría de los casos de células epidérmicas, favoreciendo a los individuos que son más sensibles a los cambios de luz, pasando por la formación de una cavidad en la que se situarán las células anteriormente mencionadas y con esto los individuos podrán obtener información complementaria sobre la dirección del cambio de intensidad de la luz y por consiguiente serán seleccionados los que presenten esta adaptación en un ambiente donde sea de utilidad. Por medio de pequeños pasos, esta depresión se vuelve más profunda y cada paso es favorecido por la selección natural ya que brinda cada vez mejor información referente a la dirección de la luz, hasta que la cavidad alcance una profundidad suficiente como para que en el tejido sensible a la luz se formen imágenes. Así, en circunstancias en que las imágenes detalladas sean de utilidad para los individuos la selección favorecerá la formación de una estructura neuronal que permita interpretar estas imágenes. El paso siguiente es la formación de una cubierta transparente la cual será favorecida por la selección natural ya que su función será proteger el interior del ojo del daño mecánico, así como de la presencia de parásitos y a través de modificaciones graduales de ésta o por medio de modificaciones de estructuras internas del ojo es posible que evolucione una lente (Boyd y Silk, 2004:29).

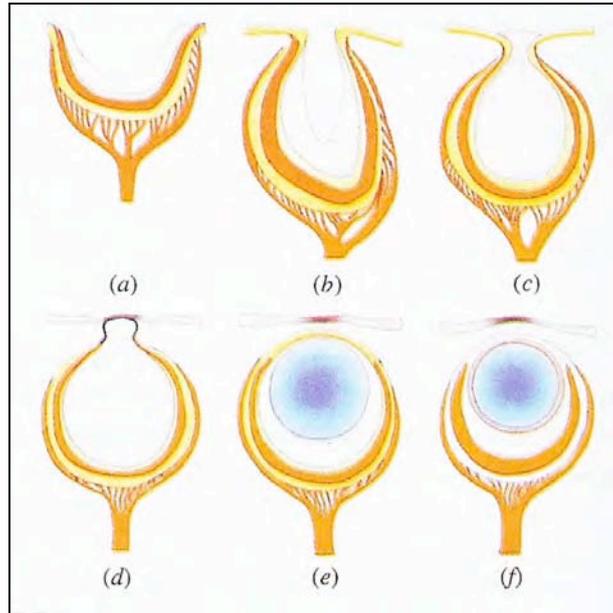


Figura 3.2.- Pasos intermedios entre un ojo en forma de copa y un ojo tipo cámara, observables entre los moluscos gasterópodos. a) hueco del ojo de una lapa, *Patella sp.*; b) ojo en forma de copa perteneciente al molusco *Pleurotomaria beyrichi*; c) ojo de las llamadas orejas marinas o *Haliotis sp.* en forma de un agujero diminuto; d) ojo cerrado de *Turbo creniferus*; e) ojo con lente de una cañadilla perteneciente a *Murex brandaris*; f) ojo con lente de *Nucella lapis*. En las últimas dos especies las lentes son azules (Boyd y Silk, 2004).

Es necesario recordar que la evolución produce adaptaciones sin una idea previa de lo que surgirá. Los nuevos organismos son creados por medio de pequeñas modificaciones que presentan otros ya existentes, no comenzando de cero. Así mismo, muchas de las veces adaptaciones beneficiosas no surgirán, ya que van a ser bloqueadas en alguno de sus estadios intermedios o algún paso concreto del proceso que la selección natural no favorecerá (Boyd y Silk, 2004:29).

Lo anterior nos puede llevar a pensar que las adaptaciones complejas son sólo producto de la casualidad, y por tanto el azar es un elemento de suma importancia en su producción, pero no hay que olvidar el poder que ejerce la selección natural acumulativa. Y que mejor evidencia para observar la importancia del proceso de selección en la generación de adaptaciones complejas que la evolución de adaptaciones similares en grupos de animales relacionados, fenómeno llamado

convergencia. Este es el caso de las similitudes entre los mamíferos placentarios que predominan en la mayoría del planeta y los marsupiales que habitan o han habitado Australia y Sudamérica. Antes de que surgieran los primeros mamíferos placentarios, se presenta el evento de fragmentación del supercontinente llamado Pangea, por lo que América y Australia se convierten en continentes individuales. Ha sido posible observar la similitud que existe entre algunos mamíferos placentarios y marsupiales que habitan diferentes continentes, como el caso de un lobo marsupial que vivía en Australia y tenía un gran parecido con los lobos placentarios euroasiáticos y norteamericanos. Lo anterior adquiere mayor importancia cuando se toma en cuenta que el último ancestro común entre los mamíferos marsupiales y placentarios existió hace 120 millones de años y fue un animal insectívoro similar a la musaraña (Boyd y Silk, 2004:30).

Aun, cuando Darwin tenía claros los mecanismos de lo que él mismo llamaba la teoría de la descendencia con modificación por variación y selección natural, había un problema que no pudo sortear. Se sabía que los caracteres sobre los que actúa la selección natural son transmitidos por los progenitores por medio de lo que en siglo XIX se llamaba herencia por mezcla, pero, como Darwin dijo:

“ las leyes que gobiernan la herencia son desconocidas en su mayor parte. Nadie puede decir por qué la misma peculiaridad en diferentes individuos de la misma especie, o en diferentes especies, es a veces heredada y a veces no; por qué el hijo vuelve en ciertos caracteres a lo que fue el abuelo, su abuela o un antepasado más remoto; por qué una peculiaridad es transmitida a menudo de un sexo a los dos, o a un sexo solamente, que es por lo común, pero no siempre, el sexo correspondiente” (Darwin, 1989:11).

BASES DE LA GENÉTICA MODERNA

Como acabamos de ver, Darwin propuso un marco teórico de la forma en que nuevas especies aparecen, descendientes de otras más antiguas o ya extintas, y su explicación se basó en parte en la variación natural o continua de las propiedades biológicas de los organismos vivos, como la altura, el tamaño del cráneo o la longevidad (Tamarin, 2004:16). Sin embargo, no pudo explicar dos cuestiones: los mecanismos por los que éstas variaciones ocurren y como los rasgos son transmitidos de una generación a otra. Así, los postulados de la Genética permiten responder a estas interrogantes.

Fue el padre agustino de origen austriaco Gregor Mendel, interesado en la herencia, quien entre 1856 y 1867 puso sobre la mesa las bases de ésta disciplina. Él propuso, a diferencia de Darwin, que las características heredadas eran discretas y constantes, a lo que se llamó variación discontinua (Tamarin, 2004:16). Para sus experimentos hecho mano de la plantas de guisantes de huerto, también conocida como chícharos. Así, realizó una selección de guisantes que presentaran sólo dos formas o variantes de un mismo rasgo, o sea, seleccionó guisantes con dos variantes de color (amarillo y verde), aunque también seleccionó plantas con el rasgo textura que presenta variantes liso y rugoso. Es necesario decir que las plantas elegidas por Mendel, provenían de poblaciones en las que los productos de las cruza eran puros, por lo que no se observaban cambios de una generación a otra, es decir, las plantas que se reprodujeron eran verdes, dando como resultado descendencia del mismo color.

El primer paso en los experimentos de Mendel fue cruzar guisantes verdes con amarillos (la población fundadora u original es llamada generación F_0), dando como resultado descendientes de color amarillo (generación F_1). El segundo paso fue cruzar la descendencia de la población fundadora o F_0 , los cuales fueron amarillos en su

totalidad y se obtuvo la generación F₂ que constó de tres plantas de color amarillo por cada verde (Figura 3.3).

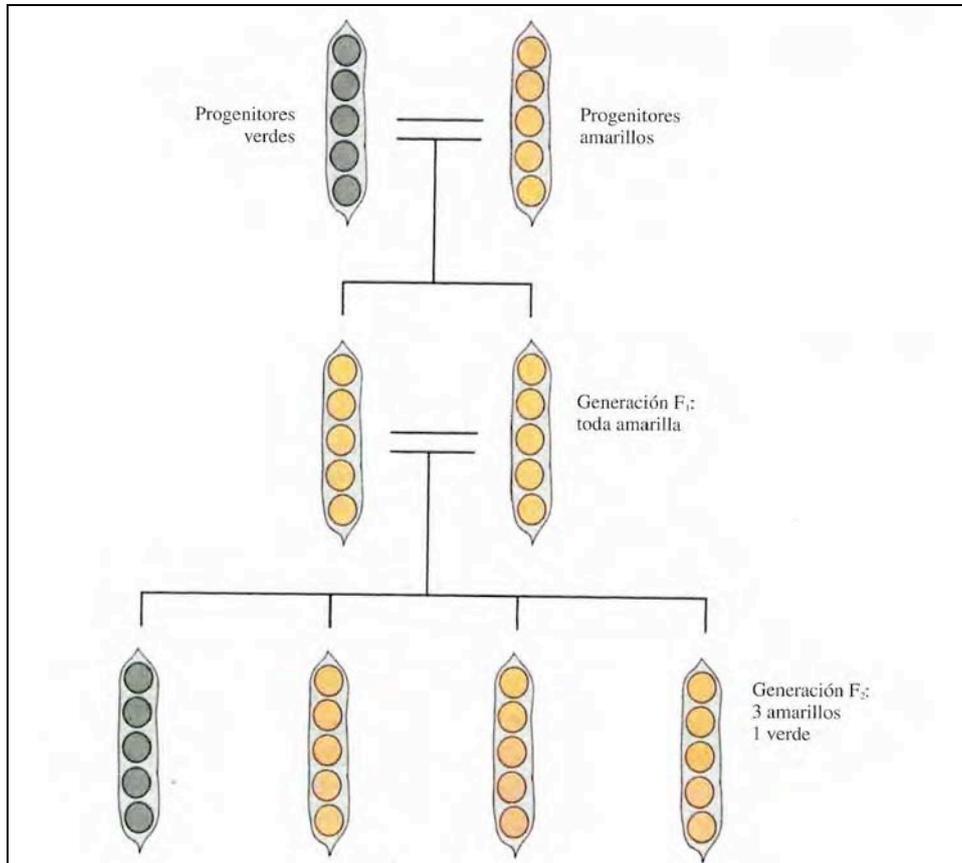


Figura 3.3.- Guisantes comunes utilizados por Gregorio Mendel en los experimentos que le permitieron postular las leyes de la herencia (Boyd y Silk, 2004).

En este caso, al rasgo color amarillo, Mendel lo llamó dominante, mientras que al rasgo color verde lo llamó recesivo.

Por medio de estos experimentos, los cuales Mendel repitió infinitas veces, pudo proponer dos conclusiones, las cuales son la base de la Genética Moderna y son:

1. Las unidades de herencia o genes, término usado por primera vez en 1909 por Wilhelm Johannsen, determinan los rasgos observados en los organismos y vienen en pares, uno proviene de la madre y otro del padre. Este principio lleva el nombre de ley de segregación y en otras palabras se

refiere a la separación de pares de genes variantes durante la meiosis, proceso que se explicará a continuación (Stone y Lurquin, 2007:51)

2. Cada gen o unidad de herencia de un par dado, tiene la misma posibilidad de ser transmitida cuando se forman los gametos (óvulos y espermatozoides). A este principio se le ha llamado ley de la transmisión independiente (Boyd y Silk, 2004: 40) .

Por más de 30 años, los resultados de Mendel estuvieron en la oscuridad, hasta que a finales del siglo XIX fueron redescubiertos por los botánicos Hugo de Vries, Carl Correns y Erich Von Tschermak, los dos últimos reconocieron la primicia de la aportación de Mendel, no tanto de Vries (Boyd y Silk, 2004:40).

Ya para 1900, se sabía que los seres vivos estaban constituidos por células, las cuales cuentan con una estructura de suma importancia, los cromosomas, descubiertos desde 1842 por Kart Nägeli, pero el nombre le fue dado en 1888 por W. Waldemeyer y significa “cuerpo coloreado” (Tamarin, 2004:47). Se trata de corpúsculos lineares ubicados en el núcleo de la célula que contienen a los genes y se replican por mitosis y meiosis, según sea el caso. El número de cromosomas depende del organismo del que se este hablando, por tanto, los organismos en los que los cromosomas se agrupan en pares de homólogos (o que los integrantes del par tienen formas de patrón y tinción similares) se les llama diploides, como el caso de los primates. A su vez, los organismos diploides presentan diferente número de pares de cromosomas, el humano cuenta con 23 pares de cromosomas.

Hay dos tipos de división celular, mitosis y meiosis. En la mitosis, las células de organismos eucariontes (o que sus células contienen núcleo, como animales y plantas), durante el crecimiento y desarrollo, se dividen junto con su núcleo, el cual

contiene a los cromosomas para dar lugar a células idénticas. La importancia de este proceso reside, por un lado, en que el grupo original de cromosomas se duplica y por tanto cada nueva célula hija tendrá el número exacto de cromosomas con que contaba la célula madre, o lo que es lo mismo, conforme los organismos crecen y se desarrollan, debido a una serie de divisiones mitóticas, cada célula va a contener los mismos cromosomas que cuando se unieron óvulo y espermatozoide. Por otro lado, aún cuando las células están en “reposo”, lo cual sucede la mayor parte del tiempo, y se encuentran realizando sus funciones correspondientes como células del hígado o del hueso, los cromosomas no están visibles, pero aún así, el material del cual están formados los cromosomas, o genes, siempre está presente en la célula (Figura 3.4a).

En el caso de la meiosis, las cosas son diferentes ya que es este proceso el que lleva a la aparición de los gametos. A diferencia del resultado de la mitosis, ahora cada gameto contendrá sólo una copia de cada cromosoma, a estas células se les llama haploides. En el momento de concebir un ser vivo, un espermatozoide y un óvulo, los dos haploides, se unen para dar lugar a un cigoto diploide, esta célula única por medio del proceso de división mitótica producirá las células que constituirán al nuevo ser (Figura 3.4b).

En 1902, Walter Sutton de la Universidad de California, trató de hacer una conexión entre los postulados de Mendel y los cromosomas, información que fue confirmada por T. H. Morgan 15 años después. En este punto, será de gran ayuda el uso de símbolos

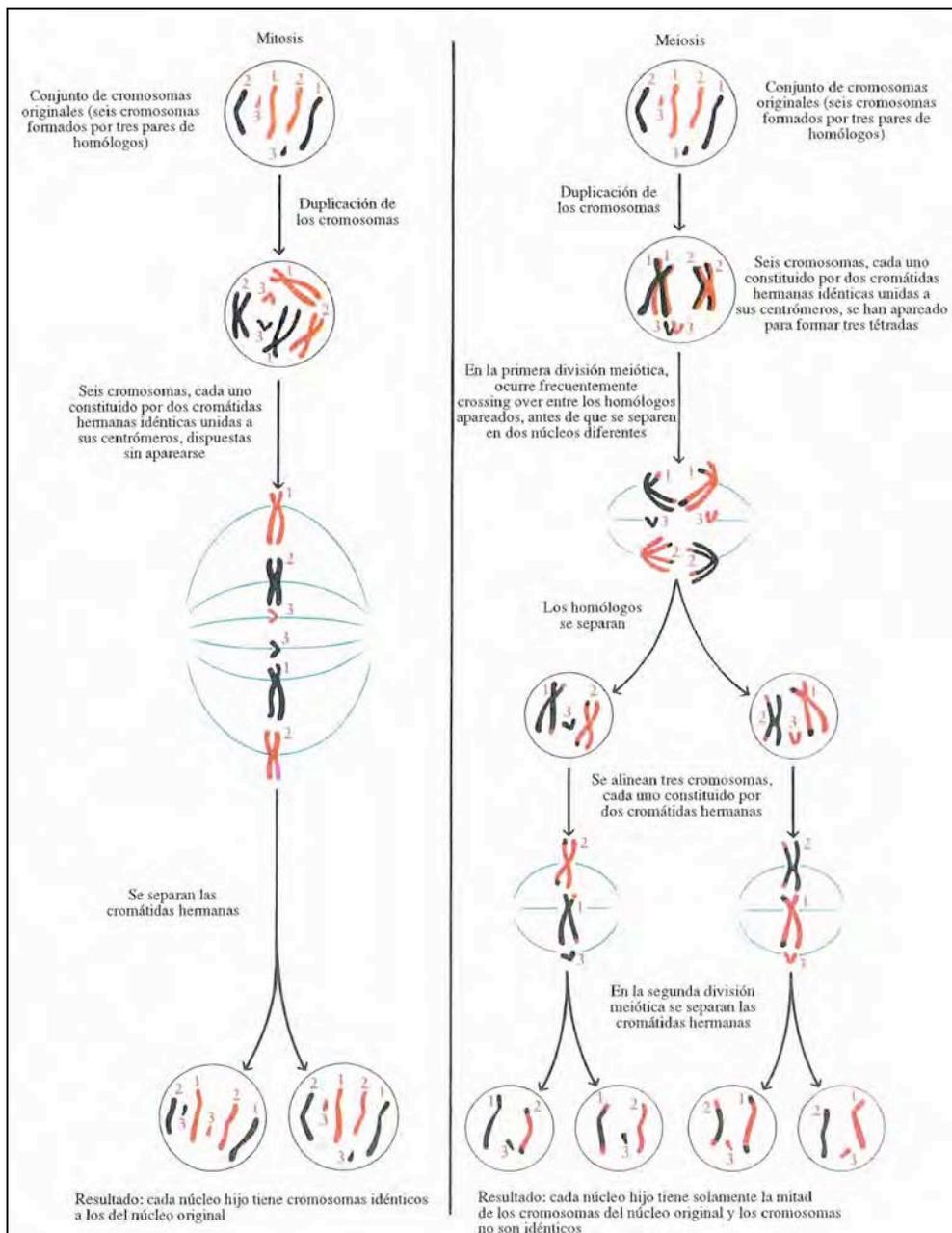


Figura 3.4.- En la Figura 3.4a (izquierda) se representa el mecanismo de mitosis, mientras que en la Figura 3.4b (derecha) aparece el mecanismo de meiosis. Aquí se ejemplifican células que contienen 6 cromosomas ($2n=6$) (Curtis y Barnes, 1993).

genéticos. Un gen es la partícula material incluida en los cromosomas y los alelos son las diferentes variantes de los genes, por tanto, el genotipo se refiere a la combinación de genes o alelos que presenta un organismo. Por ejemplo, si en una población están presentes el alelo A y a, habrá tres tipos de genotipos AA, Aa y aa. Por esto habrá dos clases de genotipo, en la primer clase, si un individuo cuenta con dos copias de un

mismo alelo se dice que es homocigoto para ese alelo, en la segunda los individuos que presentan copias de dos alelos diferentes son heterocigotos para ese alelo (Boyd y Silk, 2004:43). Estos últimos términos fueron acuñados en 1901 por William Bateson. Dicho lo anterior podemos proceder, Sutton propuso que la ley de la transmisión independiente era compatible con la idea de que los genes se encuentran en los cromosomas, ya que cada individuo recibe una copia de un cromosoma del padre y una de la madre. En cuanto a la idea de que los rasgos observables provienen de los genes de los dos padres, se ajusta con los resultados del proceso de mitosis, arriba descrito. Mientras, que la ley de segregación concuerda con el proceso de meiosis, ya que cada gen se hereda de ambos progenitores y a su vez cada uno de estos tiene las mismas posibilidades de ser transmitido a los gametos.

Para explicar lo anterior continuaremos con el ejemplo de los guisantes, si tenemos individuos de generación F_0 de color amarillo homocigotos para ese rasgo (AA) y lo mismo con individuos de color verde (aa), siguiendo el modelo de Mendel, tendremos que en la generación F_1 los gametos amarillos serán homocigotos para A y los mismo sucederá con los guisantes verdes. Ésta es la razón por la que podemos decir que se trata de una generación de tipos puros.

Pero si una generación F_0 está conformada por un individuo amarillo puro homocigoto para el alelo A que se cruzará con otro individuo verde puro homocigoto para el alelo a, cada progenitor producirá gametos A y a, respectivamente, y como resultado la generación F_1 estará conformada de individuos Aa, según los postulados mendelianos (Tabla 3.1). Sin embargo, los experimentos de Mendel arrojaron que la descendencia de este tipo de cruzamiento eran en su totalidad amarillos, por tanto, los heterocigotos deben tener descendencia de color amarillo (Figura 3.6). En términos usados por la Genética, el alelo A es dominante, ya que los individuos que cuentan

con este alelo exhiben un fenotipo igual, en este caso, son de color amarillos. Mientras que el alelo a es recesivo, ya que no tiene ningún efecto sobre el fenotipo. Sin embargo, es importante mencionar que el fenotipo de un organismo no necesariamente nos habla de la composición genotípica del mismo (Boyd y Silk, 2004:43).

Gametos verdes

	a	a
A	AA	Aa
A	Aa	aa

Gametos
amarillos

Tabla 3.1.- En los experimentos de Mendel, del cruzamiento de dos líneas puras, es decir, de guisantes con fenotipos amarillo homocigotos para el alelo AA y de fenotipo verde homocigotos para el alelo aa se obtiene la generación F₁, en la cual cada cigoto contendrá un alelo A y uno a. Lo anterior da lugar a una descendencia heterocigoto Aa, aun así, como el alelo A es dominante todas las semillas serán de color amarillo.

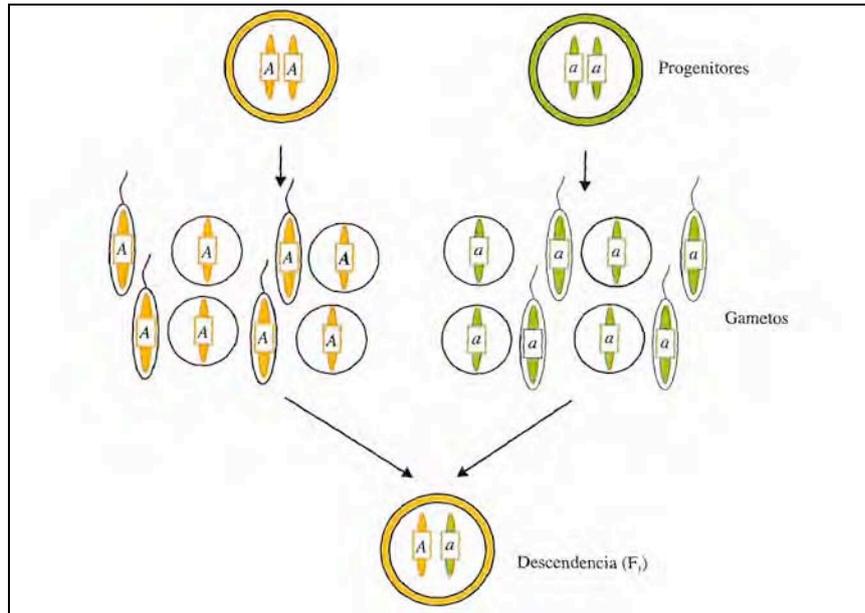


Figura 3.5.- El cruzamiento de dos organismos puros, en este caso AA para guisantes amarillos y aa para guisantes verdes, dará como resultado una semilla que contendrá un alelo A y uno a, sin embargo, la dominancia del alelo A provocará que la semilla sea de color amarillo (Boyd y Silk, 2004).

Ahora, como el resultado de la generación F_1 son heterocigotos (Aa) y si por medio del proceso de meiosis se producen gametos haploides, la mitad de los gametos contendrán cromosomas con el alelo A y la otra mitad con el alelo a. Por tanto, en la generación F_2 el 25% de la población portará un genotipo AA, el 50% Aa y el 25% aa (Figura 3.6). Pero, para el fenotipo, las cosas son diferentes, ya que la proporción de individuos portadores del alelo dominante A es 25% (Aa) + 50% (AA) = 75% de individuos de color amarillo, mientras que sólo el 25% presentan el alelo recesivo (aa). Estas diferentes proporciones entre genotipo y fenotipo, sostienen lo ya dicho antes, en cuanto a que el fenotipo muchas veces no refleja la composición del genotipo (Tabla 3.2).

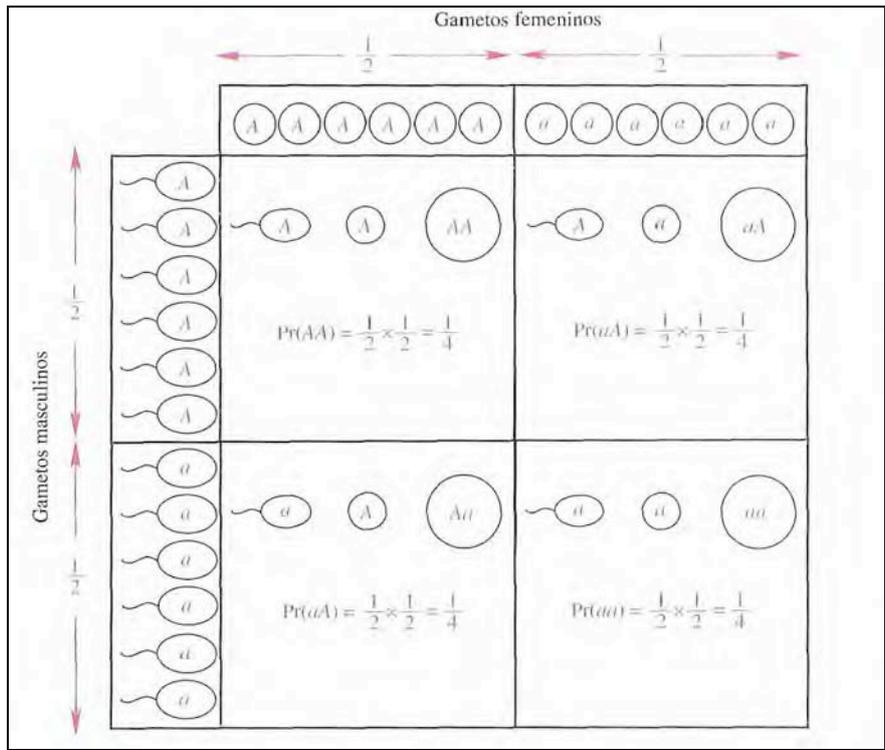


Figura 3.6.- Diagrama de Punnet en el que es posible comprender mejor la proporción de 1:2:1 de la generación F₂. El eje de horizontal está dividido en dos para mostrar la misma proporción de gametos A y a, lo mismo sucede con el eje vertical, pero en este se habla de las proporciones en espermatozoides. Cada uno de los 4 cuadros internos del diagrama muestran la proporción de cigotos que se obtienen de cada una de las cuatro fertilizaciones posibles, a saber, AA= 0,25 (uno de los 4 cuadros), Aa= 0,25 + 0,25= 0,50 (dos de cuatro cuadros) y aa= 0,25 (uno de los 4 cuadros). Esto da como resultado que la proporción de genotipos de los cigotos sea 2:1:2.

Heterocigotos F₁

	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

Heterocigotos F₁

Tabla 3.2.- Generación F₂. Del cruzamiento de los heterocigotos de la generación F₁, Mendel obtuvo una proporción de fenotipos 3:1. Como los progenitores son heterocigotos Aa, la mitad de los gametos producidos por estos lleva el alelo A y la otra mitad el alelo a. Por lo anterior, 1/4 de los cigotos serán AA, 1/2 Aa y el restante 1/4 aa. Sin embargo, como el alelo dominante es A 3/4 de la descendencia serán de color amarillo. Los porcentajes arrojados por el genotipo no concuerdan con los presentados en el fenotipo.

Otro de los experimentos de Mendel, igualmente fue de gran impacto. No conforme con cruzar guisantes que presentaran una variante, decidió ahora, intentarlo con plantas que exhibieran dos caracteres, es decir, conformar la generación F_0 de plantas amarillas con textura lisa y verdes con textura rugosa. Por tanto, como cada rasgo parental se segrega de forma pura, esto ocasiona que cada uno de los progenitores sea homocigoto para un alelo diferente que está encargado de controlar el color (AA para amarillo y aa para verde), y lo mismo sucede con el rasgo textura (BB son semillas lisas y bb son semillas rugosas). Así, el genotipo de esta generación es AABB y aabb, respectivamente. La generación F_2 queda conformada por 16 genotipos y dos genotipos nuevos: 9 lisos-amarillos, 3 lisos-verdes, 3 rugosos-amarillos y 1 rugoso-verde, por lo que proporción genotípica es 9:3:3:1 (Figura 3.7).

La importancia de este experimento reside en dos aspectos que van de la mano. Por un lado, muestra como por medio de la reproducción sexual, los genes se mezclan actuando sobre rasgos distintivos dando lugar a nuevas combinaciones de caracteres, fenómeno conocido como recombinación, en otras palabras, se trata de la creación de nuevos genotipos, como resultado de la segregación aleatoria de los cromosomas y el entrecruzamiento (Boyd y Silk, 2004:46).

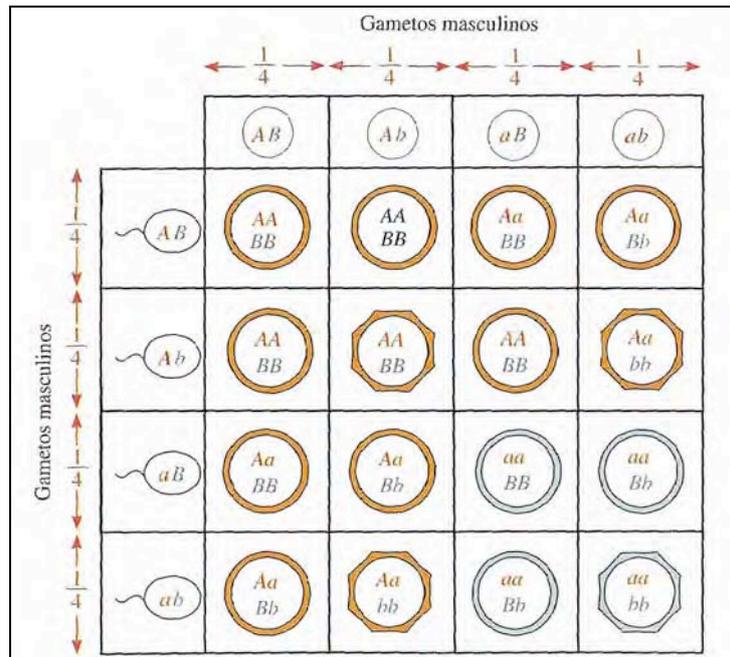


Figura 3.7.- Diagrama de Punnet, en el que se expone el motivo por el que en generación F₂ hay una proporción fenotípica 9:3:3:1, cuando los genes para color y textura de la semilla se encuentran en cromosomas diferentes. Los anillos representan el color (amarillo y verde) y la forma las texturas o lisas y rugosas(Boyd y Silk, 2004).

Otro aspecto importante, reside en la creencia de Mendel acerca de la segregación independiente de los rasgos, lo que nos liga con las líneas siguientes, ya que esto sólo sucede cuando los rasgos observados por el investigador, están controlados por genes ubicados en diferentes cromosomas.

Como hemos venido diciendo los genes están ubicados en los cromosomas, sin embargo, los genes que determinan un cierto rasgo se localizan en un cromosoma concreto y en un lugar fijo llamado locus (loci en plural). Así, un locus puede ser portador de cualquier alelo de un conjunto de posibles, como en los guisantes de Mendel, en los que el gen que se encarga de determinar el color de las semillas siempre se localizará en el mismo sitio del mismo cromosoma, no importando si se trata del color amarillo o verde. Pero como los organismos cuentan con más de un par de cromosomas, el locus que contiene el gen que controla el color puede estar ubicado

en un cromosoma, mientras que el locus para la textura se ubica en otro diferente (Boyd y Silk, 2004: 50). Por tanto, si hay segregación independiente como Mendel postuló, pero sólo si los genes que controlan los rasgos de interés se ubican en cromosomas diferentes. Lo anterior sucede porque los loci que controlan distintos caracteres están en el mismo cromosoma o están ligados, mientras que los loci situados en cromosomas diferentes se les llama no-ligados. Aunque por medio de la meiosis se produce un intercambio de material genético, lo que en el caso de la recombinación de loci ubicados en el mismo cromosoma, se le llama entrecruzamiento, los ligamentos reducen pero no acaban del todo con la recombinación, aun así, la proporción de que por vía recombinación se produzcan nuevas combinaciones de genes en dos loci del mismo cromosoma dependerá de la probabilidad de que suceda entrecruzamiento, esto es, si dos loci están situados muy cerca, los entrecruzamientos serán pocos y las recombinaciones bajas, en el caso contrario, en donde dos loci están separados en el mismo cromosoma, los entrecruzamientos serán más frecuentes y la recombinación será alta (Boyd y Silk, 2004:52).

ADN

Aunque, para la primera mitad del siglo XX, ya se conocían muy bien los mecanismos de replicación y división celular, se sabía que los genes están acomodados de forma lineal en los cromosomas a manera de cuentas de un collar (Tamarin, 2004:8) y que el ácido desoxirribonucleico (ADN) era el portador de la información hereditaria (Dobzhansky, 1993:21). Fue hasta 1953 que Francis Crick y James Watson descubren la estructura y manera en que el ADN contiene y transmite

ésta información, con lo que algunos consideran como el comienzo de la Genética molecular (Boyd y Silk, 2004: 52).

Los resultados de Watson y Crick que les valieron el premio Nobel, fueron que el ADN se organiza como una molécula en forma de doble hélice constituida por un par de cadenas polinucleótidas complementarias, por fuera presenta un esqueleto de fosfato-pentosa (desoxirribosa) y en el interior está formado por bases nitrogenadas. Cada base está unida a un azúcar, dando lugar a cada una de las dos cadenas; hay cuatro bases y son adenina (A), guanina (G), citosina (C) y timina (T), son complementaria una con otra, es decir, una adenina sólo puede ir unida a timina mientras que una guanina va siempre unida a una citosina y, a su vez, las bases que conforman cada cadena se encuentran unidas por un puente de hidrógeno. Estas unidades básicas de información no se les encuentran de manera individual, sino en grupos discretos de tres bases consecutivas llamadas codones (Dobzhansky, 1994:24). Las combinaciones posibles de las bases nitrogenadas y su constante repetición, permiten a la molécula de ADN presentar muchas formas diferentes. Así, la información genética que se halla en las secuencias presentadas por las bases nitrogenadas es transmisora de información. Teniendo lo anterior en mente, podemos pensar que el ADN que contiene un sólo cromosoma, está constituido por millones de bases y la cantidad de mensajes que contenga será infinita.

En el año 2000, se descifró el genoma humano, el cual contiene alrededor de 3.1 billones de pares de bases las cuales representan entre 20,000 a 25,000 genes (Stone and Lurquin, 2007:83).

Ahora, con estos nuevos conocimientos podemos preguntarnos cual es la manera en que el genotipo determina muchas de las propiedades del fenotipo. Linda Stone y Paul F. Lurquin, proponen pensar en el genotipo como las instrucciones de un manual, o el

software del organismo, mientras que el fenotipo sería el hardware o el conjunto de propiedades biológicas y metabólicas que despliega un organismo vivo. Y para entender cómo se transmite la información entre estos dos componentes, se debe pensar en flujo de información, ya que los genes determinan la mayoría de las propiedades del fenotipo por medio de proteínas, muchas de las cuales son enzimas. Así, cuando se habla de que un gen codifica para una proteína, se debe entender que un gen específico determina la producción de una proteína específica. En la figura 3.8 está representado este flujo de información genética.

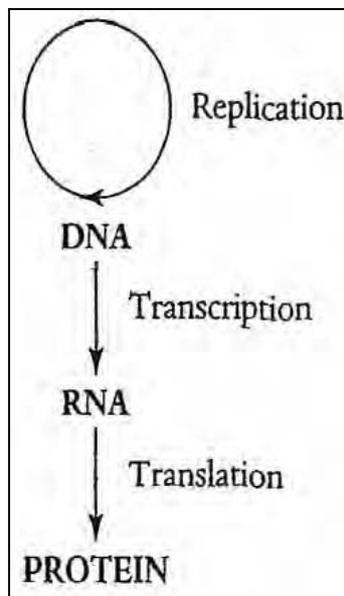


Figura 3.8.- Flujo de información genética entre células y organismos (Stone y Lurquin, 2007).

La replicación del ADN, permite la duplicación celular y la conservación de la información genética por parte de las mismas. La enzima ADN polimerasa crea un segmento de ADN por medio de otro segmento dado, es decir, si aparece en un segmento de ADN una base de adenina, la ADN polimerasa se encarga de insertar una timina, si en el mismo segmento aparece una guanina la ADN polimerasa proporciona

una citosina. Por tanto, el resultado de este proceso da lugar a la formación de dos nuevas cadenas de ADN idénticas entre ellas e idénticas a la molécula original.

Los siguientes dos pasos tienen como cometido mediar la transmisión de información de los genes a las proteínas.

El primer paso en el flujo de información genética es la transcripción y consiste en producir una copia exacta de ADN en la forma de ARN o ácido ribonucleico (se trata de una sola hebra y la diferencia con el ADN reside en que su esqueleto externo está constituido por ribosa y la adenina en lugar de unirse a la timina, se une al uracilo (U)). En este proceso, como en la replicación, las dos hebras separadas que conforman la doble hélice del ADN son copiadas por una enzima llamada ARN polimerasa. Estas nuevas moléculas llevan el nombre de ARN mensajero y como es de esperarse contiene las mismas secuencias de bases que el ADN original.

En el segundo paso, llamado traducción, el mensaje contenido en el ARN mensajero es “leído” y se producen las proteínas correspondientes a este mensaje por una incorporación gradual de aminoácidos a una cadena de proteínas en crecimiento.

MUTACIONES

Dicho lo anterior, ahora es posible entender el impacto de las mutaciones sucedidas en el material genético sobre el fenotipo de los organismos.

Ya desde principios del siglo XX, Hugo de Vries, propone la teoría de las mutaciones, la cual dice que la selección natural elimina a los individuos menos favorecidos de la población, pero, las mutaciones que para de Vries eran un cambio genético de gran envergadura, evolutivamente eran importantes porque promovían la aparición de una subespecie de un solo golpe, lo que le permite proponer una evolución a saltos, a diferencia de Darwin que proponía una evolución gradual (Arsuaga, 2001:44).

Thomas Hunt Morgan, en 1916, por medio del cruzamiento de moscas del vinagre, de las cuales es posible obtener una generación en un lapso de dos o tres semanas, observó la aparición de mutaciones en forma de variaciones discretas que pueden ser seleccionadas para repercutir en el fenotipo de los organismos. Aunque las variaciones aparecidas parezcan mostrar que hay una continuidad en su aparición, ya que registró moscas de todos colores que van desde el amarillo hasta el negro, no siguieron el orden de la serie y su aparición fue independiente. Así, Morgan estaba totalmente convencido de que las mutaciones se transmiten a través de las leyes mendelianas y existe la posibilidad de que pasadas muchas generaciones, la selección natural, operando sobre estas puede dar lugar a una nueva especie, si resulta beneficiosa para la vida y reproducción del organismo. Estas ideas serán base del neodarwinismo o teoría sintética de la evolución (Arsuaga, 2001:45).

En la actualidad, se sabe que las mutaciones actúan sobre el fenotipo, ya que se sustituye o se cambia una base del ADN. Como ya dijimos, el ARN mensajero realiza una copia de ADN que contiene un base cambiada, provocando que el codón que corresponda a ésta base se refiera a otro aminoácido, por ejemplo, si a un codón UAC (tirosina) se le cambia la segunda U ahora se tratará de fenilalanina, por tanto, al realizarse la traducción, la molécula del mensajero que contiene la base “errónea” del ADN mutado leerá la información del codón que fue modificado e insertará el aminoácido erróneo en el lugar correspondiente, lo que ocasionará que cambie su función, la empobrezca o no se exprese. Sin embargo, debido a la redundancia del ADN, un aminoácido que puede estar constituido por diferentes tripletes de bases, como la glicina, posiblemente un cambio en una de sus bases no lo convierta en otro aminoácido, este tipo de mutación es conocida como mutación silenciosa y no tiene efectos en el fenotipo. Y lo mismo sucede si una proteína se transforma en otra, pero

las dos presentan las mismas propiedades, como en el caso de la valina y la leucina (Stone y Lurquin, 2007:69).

Existen otros dos tipos de mutaciones, las que otorgan ventajas a los organismos, como en el caso de la resistencia a ciertos parásitos y las llamadas deletéreas que son capaces de causar defectos importantes o enfermedades, sin embargo la selección natural se encarga de eliminarlas rápidamente a estas últimas, ya que intervienen en la capacidad de los organismos de sobrevivir y reproducirse (Stone y Lurquin, 2007:101).

Es necesario decir que menos del 5% del ADN humano contiene genes que codifican para proteínas, por tanto, como las mutaciones suceden al azar en el ADN humano, muchas de éstas no serán de impacto para el fenotipo (Boyd y Silk, 2004: 64; Stone y Lurquin, 2007:69).

EQUILIBRIO HARDY-WEINBERG

Como ya vimos, la evolución puede alterar alguna característica morfológica de una población, como el tamaño de los picos de los pinzones, pero esto trae consigo un cambio en la distribución de genes que controlan este rasgo. Así la Genética de Poblaciones se encarga de saber que les sucede a los genes de las poblaciones que se encuentran bajo la influencia de la selección natural.

Para esta disciplina, la elección de una población debe tomar en cuenta la magnitud de las muestras que analiza, por lo que se elige una porción muy pequeña de una población, la aleatoriedad de la muestra, el origen geográfico de la población así como las características de la lengua y socioeconómicas predominantes (Stone y Lurquin, 2007: 96).

En los humanos existen diversos ejemplos de rasgos que son controlados por un sólo gen que opera en un determinado locus ubicado en un cromosoma. Entre otros se encuentran enfermedades como la fenilcetonuria (PKU) o la anemia falciforme, las cuales pueden llevar a la muerte a los individuos que las padecen. En este caso tomaremos el caso de la anemia falciforme, para comprender mejor la labor de la Genética de Poblaciones. Se trata de una enfermedad genética recesiva que dificulta la habilidad de la hemoglobina para transportar oxígeno eficientemente a los diferentes tejidos del cuerpo. Lo anterior sucede porque las células de la sangre adquieren forma de hoz (a diferencia de las células sanguíneas normales que son de forma circular) lo que ocasiona que se bloqueen los capilares sanguíneos y esto les confiere una gran fragilidad lo que las lleva a que se rompan fácilmente, dando lugar a la anemia. Esta enfermedad se encuentra distribuida por algunas partes de África, Italia, Grecia, India y Este Medio. La diferencia entre las células en forma de hoz y las circulares reside en la sustitución de un aminoácido que afecta a un par de bases del gen β -hemoglobina, lo que trae consigo que se modifique la carga eléctrica de la hemoglobina. Por tanto, el genotipo AA pertenece a individuos homocigotos para la hemoglobina normal, el SS se refiere individuos homocigotos para la hemoglobina anormal o en forma de hoz y el genotipo AS es heterocigoto para los dos rasgos. Antes de continuar, debemos mencionar que los investigadores dedicados a la Genética de Poblaciones consideran que la finalidad de la teoría evolutiva es determinar como cambian las frecuencias genotípicas a lo largo del tiempo por medio de sucesos que se presentan durante la vida de los organismos encargados de provocar este cambio, estos son llamados mecanismos o fuerzas evolutivas entre las que se encuentran la reproducción sexual, la selección natural, la mutación, la deriva génica y la migración. Como veremos más

adelante las últimas tres fuerzas pueden cambiar las frecuencias génicas de las poblaciones.

Así, para saber como las fuerzas evolutivas controlan la distribución de un alelo en una población dada, en este caso el alelo para la anemia falciforme, primero es necesario conocer la distribución del alelo dañino en la población por medio de la frecuencia génica, que se refiere a la proporción de individuos de una población que poseen cierto genotipo. En Nigeria, los individuos con el genotipo AA representan el 81% de la población, el genotipo AS lo portan el 18% de la población y el SS el 1% de la población (Stone y Lurquin, 2007: 97). Aquí la importancia del cruzamiento al azar es relevante, ya que en la mayoría de loci genéticos el apareamiento es al azar.

Entonces, ya que conocemos las frecuencias génicas de la generación F_0 o generación parental, podemos proceder a buscar las frecuencias genotípicas de la generación F_1 . Para esto es necesario conocer las frecuencias de los dos tipos de alelos que se encuentran en el conjunto de gametos de F_0 . Por tanto, la frecuencia del alelo A se obtiene sumando la frecuencia del homocigoto AA (81%) más la mitad de la frecuencia del heterocigoto AS ($18\% / 2$), ya que la mitad del genotipo es A y la otra es S. Así, la operación es $81\% + (18\% / 2) = 81\% + 9\% = 90\%$ y este resultado corresponde a la frecuencia de la variante A en la población a la que llamaremos p. En el caso de la frecuencia del alelo S, sabemos que la frecuencia de individuos que portan el homocigoto SS es 1%, mientras que para el heterocigoto AS se toma en cuenta sólo la mitad de la frecuencia, como en el caso anterior ($18\% / 2$) y por tanto la frecuencia para la variante S es $1\% + 9\% = 10\%$, a la denominaremos q.

Determinadas las frecuencias de los alelos, ahora podemos proceder a conocer las frecuencias de los genotipos entre los cigotos. Si tomamos en cuenta que cada cigoto surge de la unión al azar de dos gametos, entonces, la probabilidad de que un gameto,

supongamos un óvulo, sea portador de un alelo S es 0.1, ya que la frecuencia del alelo S en la población es 10%. Aun más, si ahora se elige otro gameto al azar, un espermatozoide, una vez más la probabilidad de que contenga un alelo S es del 0.1. Por lo tanto, la probabilidad de que los dos gametos escogidos al azar sean S es $0.1 \times 0.1 = 0.01$. En la Figura 3.9 es posible observar la manera de calcular los otros dos genotipos.

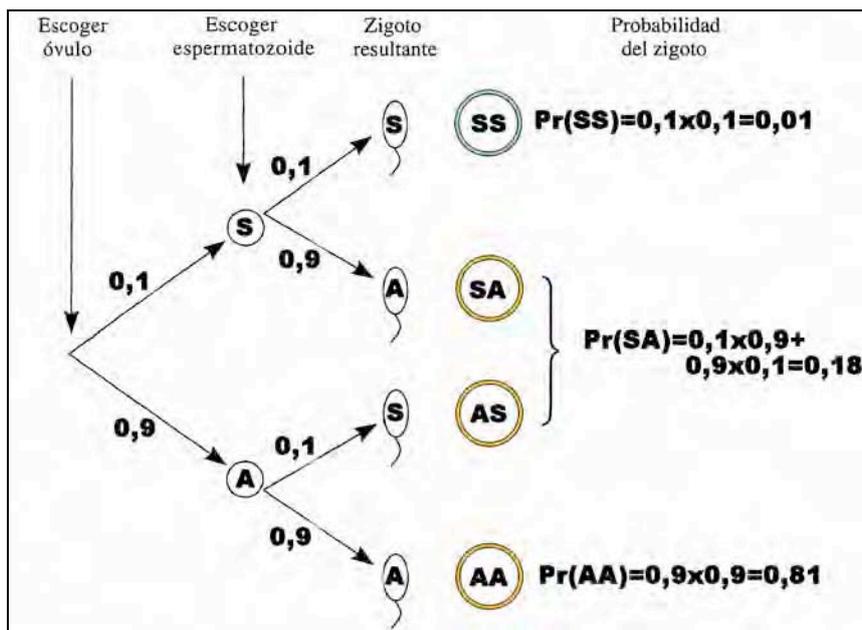


Figura 3.9.- Árbol de sucesos en donde se muestra la forma de calcular la frecuencia de cada genotipo entre zigotos originados a partir de la unión al azar de los gametos. Aquí la frecuencia de S es 0,1 y la de A 0,9. El primer nodo es la selección de un óvulo. Existe un 10% de probabilidad de que se elija un óvulo que contenga un alelo S y 90% que porte un alelo A. En el segundo nodo se elige ahora un espermatozoide y la probabilidad de que contenga un alelo S es 10% y 90% para un alelo A. La probabilidad de cada genotipo se calcula contando las probabilidades de elegir un camino determinado a lo largo del árbol, como sucede con el zigoto SA.

Si se comparan estas frecuencias genotípicas con las de la generación F_0 , se puede observar que han cambiado, ya que sobre la distribución de los alelos en los cigotos han actuado el proceso de segregación independiente de los alelos en los gametos, así como el apareamiento al azar.

Sin embargo, mientras no actúe otra fuerza evolutiva (como la selección natural) y si los individuos de la generación F_1 se reproducen al azar, la distribución de los genotipos en la generación F_2 será la misma que en la generación precedente, en otras palabras, las frecuencias genotípicas permanecen constantes. La fórmula matemática que permite calcular las frecuencias de genes variantes a partir de frecuencias genotípicas fue propuesta de manera independiente por el matemático de origen inglés G. H. Hardy y el físico alemán W. Weinberg en 1908 y se le llamó Equilibrio de Hardy-Weinberg, y dice que las frecuencias génicas de una población, bajo ciertas condiciones, seguirán estables o en equilibrio a través de las generaciones. Las bases de la relación entre las frecuencias genotípicas y de genes variantes es dada por la formula de Equilibrio de Hardy-Weinberg y son:

1. La frecuencia esperada para individuos homocigotos proviene del cuadrado de las variantes correspondientes. En el ejemplo de la anemia falciforme la frecuencia genotípica de AA, es 81% (o 0.81), éste es el cuadrado de 90% (0.90) ya que $0.9 \times 0.9 = 0.81 = p^2$. Lo mismo sucede con la frecuencia genotípica de SS, la cual es 1% (0.1) y esta es el cuadrado de 10% (0.1), ya que $0.1 \times 0.1 = 0.01 = q^2$.
2. La frecuencia esperada para el genotipo heterocigoto AS es dos veces la frecuencia de las dos variantes que conforman al genotipo, $2 \times 0.9 \times 0.1 = 0.18 = 2pq$.

Como prueba de lo anterior la suma de $p^2 + q^2 + 2pq = 1$ ya que todos los individuos cuentan con un genotipo. Por tanto, si las frecuencias genotípicas no son alteradas por algunos otros procesos, el equilibrio HW se alcanzará en una sola generación y a partir de este momento permanecerán estables. Pero, en el caso de que

las frecuencias cambien debido a la influencia del azar, la población volverá a las proporciones HW en una generación.

En resumen, podemos decir que la reproducción sexual y el apareamiento al azar tienen la capacidad de cambiar la distribución de los genotipos, la que llegará al equilibrio después de una generación, lo que significa que el equilibrio HW no tiene contemplada a la evolución, ya que asume que los genes y las frecuencias génicas de poblaciones grandes no se modificarán con el paso del tiempo. Sin embargo, existen fuerzas evolutivas que han provocado el cambio en las frecuencias génicas de las poblaciones a través del tiempo que han hecho posible la evolución, hasta llegar a su estado actual (del que nos habla el equilibrio de HW) y se trata de las mutaciones, selección natural, la deriva génica y la migración.

FUERZAS EVOLUTIVAS QUE PROVOCAN EL CAMBIO EN LAS FRECUENCIAS GÉNICAS

En primer lugar, hablaremos de las mutaciones ya que es sobre éstas que van a actuar las otras tres restantes fuerzas evolutivas.

Como ya dijimos, las mutaciones suceden cuando una base de un codón determinado es mal copiada y la información que se transmitirá ya no será la misma que contenía en un principio, lo que va a ocasionar que se introduzca un alelo nuevo en la población. Estos errores son poco comunes ya que existen mecanismos de reparación celular que protegen al material genético contra estos cambios en las bases nitrogenadas. Sin embargo, aún con su baja tasa de aparición que es de entre 1 en 100,000 y 1 en 10 millones por locus por gameto y generación, son la fuente de la variación genética.

A partir del ejemplo de la anemia falciforme es posible observar cómo la frecuencia de genes variables están presentes en diferentes frecuencias según la población de la

que se hable. Como ya dijimos, en Nigeria la frecuencia de la variable S de la hemoglobina es 10%, mientras que en Sicilia, Italia es del 5% y hay lugares del mundo en los que su frecuencia es cero. Pero porque es unos lugares es más frecuente que en otros, no se debe a las mutaciones del ADN, ya que por su rareza y aleatoriedad no pueden extender su efecto (efectos en el aumento o disminución) sobre la frecuencia de una mutación particular que ya existe en la población. Por tanto, la selección natural, la deriva génica y la migración actuarán sobre las mutaciones que surgen de manera aleatoria a través del tiempo en las poblaciones.

Comencemos con la selección natural, esta en parte se encarga de la producción de variación y diferenciación que observamos entre los organismos vivos. Por medio del siguiente mecanismo automático es capaz de modificar las frecuencias génicas: los genes de los individuos que sobreviven y/o se reproducen con mayor frecuencia que el promedio en una población automáticamente se incrementa su frecuencia en la siguiente generación.

Así, la selección natural es la fuerza evolutiva que produce la vida y la diversidad. Desde que aparecieron los primeros organismos unicelulares en el planeta Tierra, han sucedido muchos cambios en las condiciones ecológicas a los que los diferentes organismos han tenido que adaptarse en tiempo y espacio. Las adaptaciones mostradas fueron posibles gracias a la aparición constante de mutaciones aleatorias, mientras que la selección natural favorecía a los organismos que se encontraban mejor adecuados a sobrevivir y reproducirse bajo ciertas condiciones ecológicas. Además, como ya lo mencionamos, cuando las cualidades que otorgan a los organismos un gran ritmo de sobrevivencia y reproducción son heredadas, hay un cambio genético en la población y ahora los tipos mutantes (o variantes) incrementan su frecuencia mientras las condiciones ecológicas a las que se adaptaron los organismos continúen.

En el caso de los organismos poco adecuados a las nuevas condiciones ambientales estarán condenadas a un descenso en las frecuencias y eventualmente desaparecerán mientras reine este nuevo ambiente. En otras palabras, la selección natural actúa de acuerdo a las diferencias en la eficacia heredada de los organismos. Por tanto, a la capacidad de sobrevivencia y reproducción de los organismos en un ambiente dado se le llama eficacia darwiniana. Cuando ésta es alta, significa que hay un ritmo de sobrevivencia y reproducción altos y lo contrario sucede si es baja.

Sin embargo, como ya dijimos existen diferentes tipos de mutaciones (ventajosas, deletéreas) y la acción de la selección natural sobre éstas también varía.

Como ejemplo de mutación ventajosa en la especie humana tenemos al gen polimórfico Duffy, el cual presenta dos variantes Fyo y Fya. Ésta última variante proporciona susceptibilidad a la malaria ya que codifica para una sustancia que mejora el agarre del agente causante de la enfermedad (*Plasmodium vivax*) por los glóbulos rojos y como es de esperarse la primera variante no favorece a la enfermedad. Por tanto, en lugares como África en el que la malaria es muy común, la frecuencia de la variante Fyo es del 100% en comparación con la frecuencia de la variante Fya que es del 0%.

Un ejemplo más de selección natural en humanos, pero en interacción con las prácticas culturales, es la tolerancia a la lactosa. Se trata de un gen dominante únicamente presente en los humanos y les proporciona la capacidad de digerir el azúcar lactosa contenida en la leche. La mayoría de los humanos en edades tempranas son capaces de digerir la lactosa que contiene la leche, aún así, ésta habilidad disminuye después de la infancia y en muchos adultos se detiene por completo en la etapa adulta. Entre los síntomas más comunes producidos por la intolerancia a la lactosa cuando se consumen productos hechos con leche se encuentra el dolor

abdominal, diarrea, etc. Así, la frecuencia de la tolerancia a la lactosa varía de 0% a 100%, dependiendo de la población que se trate y mientras entre los africanos Bantu la frecuencia de tolerancia es de 0%, entre la población checa es del 100% y entre los daneses del 98%, en la población de Tuareg de África del Norte es del 85%, pero entre las poblaciones asiáticas del Este y Sureste es 3% más baja. El porque de estas frecuencias tan diferentes se encuentra en la adición entre la selección natural y las prácticas culturales que actúan como fuerza selectiva. Por tanto, de acuerdo con la explicación anterior los humanos eran intolerantes a la lactosa como los adultos de la especie y como los demás mamíferos, pero la mutación que va a permitir la tolerancia a la leche aparece en las poblaciones de manera espontánea. Así, al desarrollarse los rebaños de animales que producen leche, la tolerancia a la lactosa se vuelve una ventaja selectiva para los individuos que obtienen nutrientes de la leche y mientras estos individuos estaban mejor adecuados a una cultura productora de leche que los intolerantes a lactosa, los primeros sobreviven más y dejan mayor descendencia que estos últimos. Y mientras en muchos países se ha desarrollado el ganado productor de leche y la tolerancia a la lactosa, en países asiáticos del Este y Sureste, en donde se crían cerdos más que animales que produzcan leche, la tolerancia a la lactosa no será nunca ventajosa.

Entonces, con lo anterior, se vuelve más claro que la eficacia de las variables mutacionales, en los humanos pueden ser influidas por factores culturales. En este momento es menester aclarar algunas cosas en relación a la causa y efecto de la selección natural que se malinterpretan con bastante frecuencia. La primera se refiere a que los genes en sí mismos (ADN) están sujetos de manera indirecta a la selección natural, por tanto el fenotipo (el producto del ADN) es el encargado de determinar la eficacia de los organismos en un ambiente dado, no el genotipo de manera aislada.

Así, el fenotipo es el resultado de la articulación entre el genotipo y el ambiente en el que se desarrolla un organismo. En la segunda aclaración, es común pensar que los organismos vivos primero se adaptan a un ambiente determinado y posteriormente actúa la selección natural sobre ellos y lo que realmente sucede es lo contrario, o sea, la selección natural se encarga de exponer preadaptaciones generadas al azar a un ambiente dado y posteriormente va a favorecer la proliferación de los fenotipos más adecuados.

En cuanto a la velocidad con que actúa la selección natural sobre las frecuencias génicas en las poblaciones humanas, dependerá del grado relativo de eficacia que brinde una mutación en particular. Entonces si la eficacia relativa que provee una variante de algún gen es alta, se incrementará con rapidez la variante de este gen, estamos hablando de que en unas doce generaciones la frecuencia de la variante se incrementará unas diez veces. Pero si el grado de eficacia relativa es bajo, le tomará a la proporción del gen variante ventajoso mucho tiempo en incrementarse. En otras palabras, el tiempo necesario para que la frecuencia de una variante de un gen cambie es proporcional a la diferencia en la eficacia de los dos tipos de variantes que compiten en una población. Un ejemplo de lo anterior es lo que sucede con la eficacia de la tolerancia a la lactosa en comparación con la intolerancia a la misma, la cual es 2 a 3 % mayor en los lugares productores de leche. Se necesitaron entre 5,000 y 10,000 años para llegar a la proporción de tolerancia a la lactosa que se observa en la actualidad entre las poblaciones del norte de Europa.

Hasta aquí, nos hemos referido a dos de las fuerzas de la naturaleza que pueden hacer cambiar las frecuencias génicas del equilibrio HW. La primera de éstas, la mutación, se encarga tanto de crear la diversidad genética en las poblaciones, como de generar continuamente nuevas variantes. Mientras que la selección natural se encarga de

determinar si nuevos genotipos, a través de su expresión fenotípica, son adecuados para sobrevivir y proliferarse bajo circunstancias específicas. Ahora hablaremos de las otras dos fuerzas de la naturaleza restantes, deriva y migración.

DERIVA GÉNICA

Muchas de las poblaciones humanas existentes en la actualidad, provienen de pequeños grupos que se separaron de sus grupos de origen. Existen muchos casos que pueden ejemplificar adecuadamente este fenómeno, como los esclavos provenientes de África que fueron llevados a América o los primeros colonizadores provenientes de Francia que poblaron lo que en la actualidad es la provincia de Québec en Canadá. Aunque el tamaño de las poblaciones dependerá de los recursos disponibles para sostenerla, una población pequeña puede dar lugar a millones de individuos que provendrán de ella. En Genética, se le llama cuello de botella a la separación de unos cuantos individuos de su grupo de origen y provoca que el número de genes variantes presentes una población pequeña se restrinja o disminuya. Acto seguido, hay un incremento demográfico que traerá consigo importantes repercusiones en la composición genética de las poblaciones.

Complementando el ejemplo del poblamiento de Québec por franceses, que comenzó al principio del siglo XVII, el primer paso consistió en la migración mayormente de hombres para trabajar como tramperos a lo que se le llamó Nueva Francia. Sin embargo, a la mitad del mismo siglo, el rey Luis XVI, decide enviar a 1,000 mujeres con la finalidad de procrear con los hombres ya presentes en el nuevo mundo, para que éste territorio estuviera poblado de personas francesas. En la actualidad existen cerca de 2 millones en Canadá, los cuales son descendientes de aquellos franco-canadienses del siglo XVII, junto con ellos aún está presente su lenguaje y cocina

distintiva. Así mismo, hay raras enfermedades genéticas que son más comunes en poblaciones que surgieron de un cuello de botella que en la población general, como la que sufren los franco-canadienses llamada enfermedad de Gaucher, la cual se caracteriza por presentar anomalías en el hígado, bazo y coagulación sanguínea.

Estas enfermedades nos permitirán entender cuáles son las consecuencias genéticas de un aumento poblacional después de un cuello de botella. Así, en un caso hipotético, tenemos en una pequeña población una baja presencia de mutaciones deletéreas recesivas (heterocigotos), las cuales son fenotípicamente normales. La rareza de estos heterocigotos va a ocasionar por un lado, que en un principio su proliferación vaya al mismo ritmo que el resto de la población, ya que se producen pocos o ningún homocigoto para esta recesividad, por otro lado, dada la rareza de la mutación, las oportunidades de que dos personas heterocigotas se junten y procreen van a ser bajas. Bajo estas condiciones, por tanto, la variante recesiva será protegida de ser eliminada por la selección natural y sólo tendrá efecto sobre el primer homocigoto recesivo y fenotípicamente afectado que aparezca. Para que lo anterior suceda, la población tiene que crecer lo suficiente para que comiencen los matrimonios entre individuos heterocigotos, posteriormente, la frecuencia de la variante recesiva del gen se incrementará en poblaciones en crecimiento que comenzaron siendo pequeñas. A este efecto se le llama deriva genética (Stone y Lurquin, 2007:109)

Para entender mejor la deriva genética, debemos tener presente en primera instancia los efectos de importancia que causa sobre poblaciones pequeñas la presencia del azar influido por las variaciones de muestreo (Figura 3.10). Este último concepto se refiere a la variación en la composición de muestras pequeñas extraídas de una población grande (Boyd y Silk, 2004:89).

Por tanto, pensemos que tenemos un organismo que cuenta con un par de cromosomas con dos alelos posibles, A y a, en un locus determinado y la selección natural no influye sobre ese rasgo. Posteriormente, un grupo de 5 individuos de ésta especie se separa de la población total. Ahora en esta población que se separó (generación 1), las frecuencias de cada alelo serán $\frac{1}{2}$, lo que significa que cinco cromosomas llevan el alelo A y cinco a. De la generación 2, producida por la cruce al azar de los individuos de la generación anterior, surgen otros cinco descendientes que sobreviven. Antes, con el afán de simplificar las cosas pensemos que el conjunto de gametos es grande y por tanto la variación de muestreo no tendrá efecto. Por lo anterior, la generación 1 produjo la mitad de gametos portadores de A y mitad a, pero sólo 10 gametos serán elegidos al azar, los cuales formarán los cinco individuos de la generación 2. Así, por el efecto de la variación de muestreo, en ésta última generación las frecuencias serán de seis alelos A (0,6) y cuatro a (0,4). Ahora, cuando estos individuos se reproduzcan la frecuencia de A en la población de gametos será de 0,6. Esto significa que la frecuencia del alelo ha cambiado únicamente por azar. En la generación siguiente, las frecuencias volverán a cambiar por la fuerza del azar, pero ahora de manera contraria. Ésta es la deriva genética (Figura 3.10).

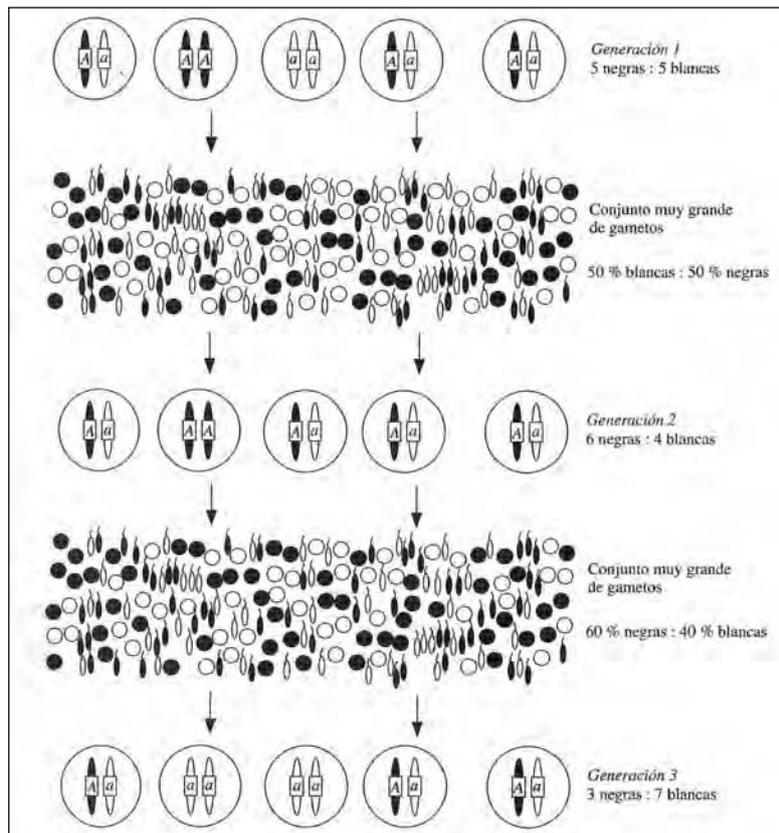


Figura 3.10.- La variación de muestreo lleva a cambios a las frecuencias génicas en poblaciones pequeñas. Pensando que hay una población que produce la mitad de gametos blancos (A) y la mitad negros (a) y la generación siguiente cuenta con sólo cinco individuos. El azar provocará, muy probablemente, que el número de gametos de ésta generación este conformada por seis gametos blancos y cuatro negros. En esta nueva generación se producirán 60% de gametos blancos. Es por esto que la variación de muestreo tiene el poder de cambiar las frecuencias génicas. Y lo mismo vuelve a suceder en la generación 3, pero esta vez en dirección contraria, ya que ahora la frecuencia de A es 30% (Boyd y Silk, 2004).

Así, como la deriva genética produce en poblaciones pequeñas fluctuaciones al azar en las frecuencias génicas, el resultado de la misma provocará que poblaciones que se encuentran aisladas genéticamente terminen siendo diferentes entre ellas a medida que transcurre el tiempo.

Para entender mejor este proceso de diferenciación, tomemos como ejemplo una simulación realizada por computadora para un sólo locus con dos alelos A y a (Figura 3.11). Partamos de la afirmación de que la frecuencia de cada alelo en una población

de gran tamaño será de 0,5. De éste se forman cuatro grupos de 20 individuos, las cuales mantienen un tamaño constante y un aislamiento una de otra durante las generaciones venideras. En la primera generación, para cada población la frecuencia del alelo A en el conjunto de gametos es 0,5, pero por los efectos de la variación de muestreo ésta variación será alterada entre los adultos de cada población. Así, se eligen 40 gametos de la primera generación de cada una de las poblaciones y se observa en la población 1 (círculos negros) un incremento muy importante del alelo A, mientras que en las poblaciones 2 (triángulos blancos) y 3 (triángulos negros) sólo se incrementa un poco, a diferencia de la población 4 (círculos blancos) en la que hay un decremento de la frecuencia. En cada caso, es el azar el que ha modificado las frecuencias.

Para la siguiente generación se lleva a cabo el mismo proceso, pero en esta ocasión los conjuntos gaméticos de cada población son diferentes. Se eligen nuevamente 40 gametos de cada población y ahora las frecuencias del alelo A en las poblaciones 2, 3 y 4 aumento y en la población 1 disminuyó de manera importante. Conforme continúan cambiando las frecuencias de manera azarosa e impredecible, cada una de las cuatro poblaciones será más diferente de las otras. Eventualmente, la población 2 pierde el alelo A y la población 4 pierde el alelo a, por lo que los individuos de cada población en cuestión ahora son homocigotos para el alelo que conservan. Se dice que estas poblaciones han alcanzado la fijación. De forma general, a medida que la población sea de menor tamaño, la fijación sucederá antes. En teoría, si la deriva genética tiene el suficiente tiempo para actuar, todas las poblaciones alcanzarán la fijación en algún momento. Sin embargo, para las poblaciones de gran tamaño el tiempo para que la fijación ocurra puede ser tan largo, que es posible que antes se

extingan. Hasta que la mutación no introduzca un nuevo alelo, la población continuará fijada (Boyd y Silk, 2004: 91-93).

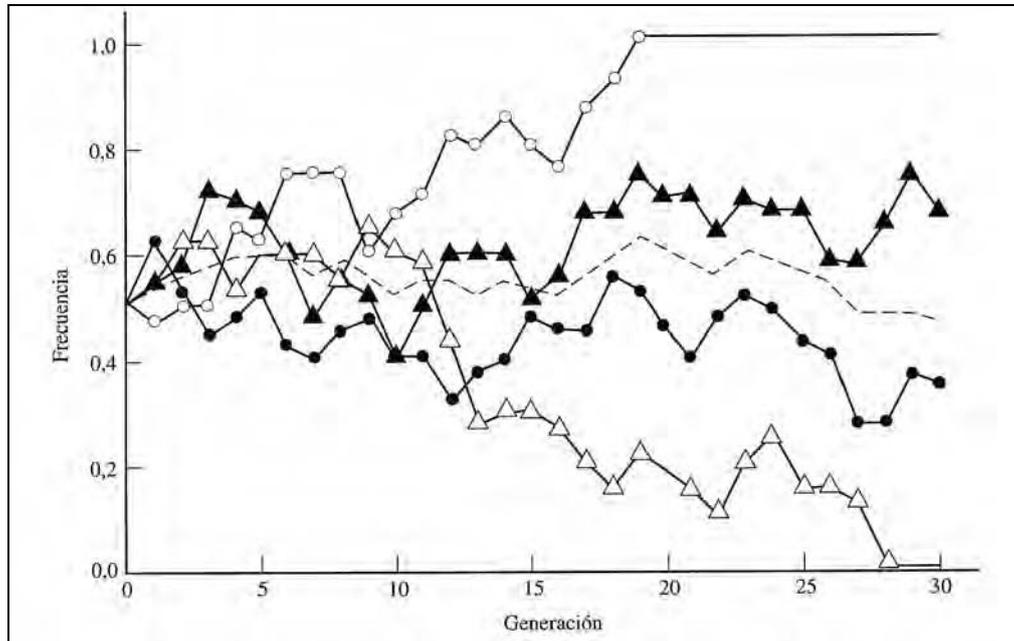


Figura 3.11.- Simulación por computadora que demuestra los efectos de la deriva génica sobre poblaciones aisladas, provocando que se vuelvan genéticamente diferentes unas de otras. De una población grande única se sacaron 20 individuos con los cuales se formaron cuatro poblaciones. En la población de origen se encuentran un gen con dos alelos, cada uno con una frecuencia de 0,5. En la gráfica se expone el seguimiento de uno de los alelos a lo largo del tiempo en cada una de las poblaciones. Debido a la deriva génica la frecuencia del alelo fluctuará al azar. Cabe destacar que dos poblaciones alcanzan al final la fijación de un alelo, lo que significa que el otro alelo se perdió (Boyd y Silk, 2004).

Finalmente, el elemento clave que permite que actúe la deriva genética es la reducción de una población, lo cual es posible por medio de dos procesos, a saber, el efecto cuello de botella y el efecto fundador (Figura 3.12). La tarea principal de estos dos procesos está destinada a la reducción de una población. En el caso del efecto cuello de botella, tomemos el caso hipotético de una población en la que la gran mayoría contiene un tipo de variante y sólo una pequeña minoría otro tipo de variante diferente. Si esta población sufriera una reducción importante, ya sea por episodios de hambruna, epidemias, inundaciones o guerras, con mucha seguridad los

sobrevivientes no representarían las frecuencias génicas originales con que contaba la población total (Stone y Lurquin, 2007:113).

Algo parecido sucede con el efecto fundador (Figura 3.12), ya que es causado por una pequeña porción que se separa de un grupo principal mayor el cual va a migrar a otro lugar. Nuevamente, el grupo que se separó no será una muestra representativa de la población original, y por medio de la expansión, desplegará una composición genética diferente en las generaciones subsecuentes (Stone y Lurquin, 2007:113).

Ahora con toda esta información existe mayores posibilidades de entender la frecuente presencia de algunas enfermedades de la que hablamos más arriba, en algunas poblaciones en particular.

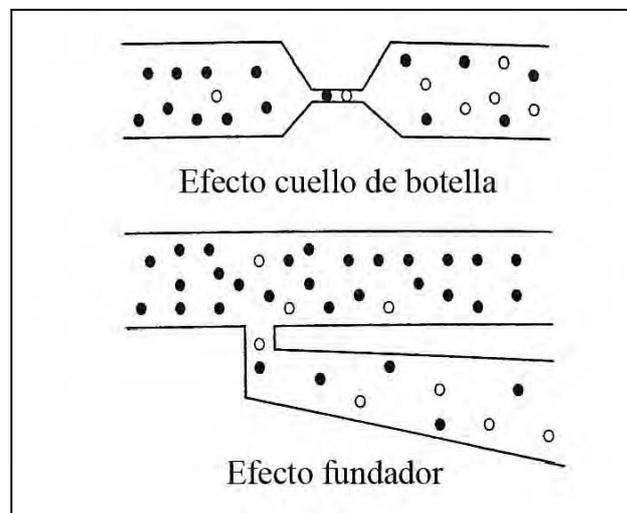


Figura 3.12.- Esquema que representa los efectos cuello de botella y fundador (Stone y Lurquin, 2007).

MIGRACIÓN

El último fenómeno que puede cambiar los ritmos evolutivos es la migración. Ya surgida la especie humana y agrupados los individuos en grupos pequeños, constantemente se transportaban de un lugar a otro a la par de los animales de caza de los que se alimentaban. Pero ya pasado el tiempo, los humanos comienzan a asentarse

en villas, pueblos y ciudades con lo que adquieren un estilo de vida más sedentario. Aún con esto, no se detuvieron del todo las movilizaciones humanas. Uno de los motivos que ocasionan el movimiento de humanos de su lugar de nacimiento a cualquier otro es el matrimonio. Este tipo de desplazamiento recibe el nombre de migración de corto alcance ya que la distancia recorrida involucra sólo unas pocas millas. De este tipo de migración resulta una dispersión de genes alrededor y una reducción de las diferencias genéticas entre las poblaciones vecinas. A este proceso en general se le llama flujo genético o mezcla. Cabe mencionar que la migración de corto alcance reduce la diversidad genética a diferencia de la deriva genética o la selección natural que tienen el efecto contrario.

Sin embargo, cuando arriban inmigrantes a una población dada y se aparean con los nativos de la misma, por medio del flujo genético se producirá un aumento en la diversidad genética del grupo (Figura 3.13). Por ejemplo, tenemos una población 1 en la cual la variante genética A es mayoría y está representada por círculos negros, mientras que la variante a es minoría. También contamos con la población 2 representada por una composición contraria al grupo 1, es decir, la mayoría contiene la variante a y la minoría la A. Así, si una porción de la población 1 migra para unirse con sus vecinos de la población 2 se obtendrá la población 2 “después”. Ésta última, resultado de la mezcla entre la subpoblación 1 y la población original 2, va a contener una proporción más alta de la variante A que la población original 2. Posteriormente la población 2 “después” sufre un incremento en su diversidad genética relativo a las poblaciones 1 y 2; además ocupa un lugar intermedio entre la población 1 y 2 haciéndola menos diferente de ellas que de lo que son 1 de 2. Finalmente, la diversidad genética entre las tres poblaciones disminuyó, pero se incrementó la misma

en la población 2 “después” en relación con las poblaciones 1 y 2 (Stone y Lurquin, 2007: 115).

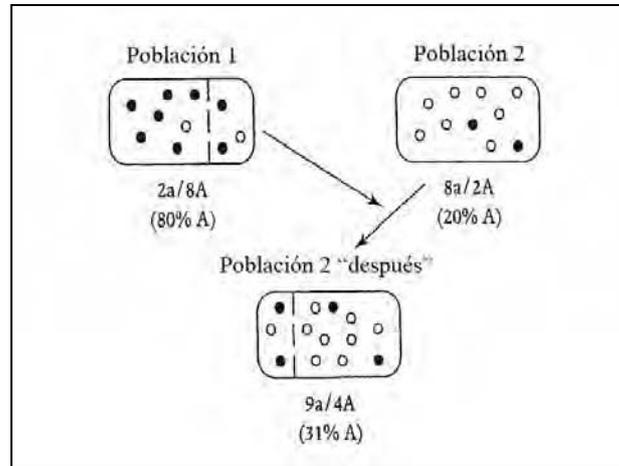


Figura 3.13.- Efecto de la migración, también llamado flujo génico, sobre la frecuencia génica de las poblaciones (Stone y Lurquin, 2007).

Un tipo más de migración es la colonización y sucede cuando un grupo de individuos deja su lugar de residencia para establecer colonias en otro sitio que en la mayoría de los casos son tierras inhabitadas. Si este grupo cuenta solamente con unos cuantos individuos, la colonización puede causar un efecto fundador, ocasionando un incremento en la variación genética entre la población colonizadora y su población de origen. Esto fue lo que sucedió con la colonización de la isla Tristan da Cunha, la cual está ubicada a la mitad de camino entre Sudáfrica y Brasil. Como posesión de Inglaterra, fue colonizada a principios del siglo XIX por una docena de ciudadanos británicos de ambos sexos. Posteriormente se unieron a ellos unos pocos más. En la actualidad, la isla cuenta con unos pocos cientos de individuos. Las marcas de la deriva genética causada por el efecto fundador son fáciles de observar, ya que está presente una alta proporción de homocigotos -lo que nos habla de un nivel bajo de diversidad genética- y rasgos heredados compartidos, como la alta frecuencia de una

deformación congénita del quinto dedo llamada clinodactilia. La presencia de este mal se debe, posiblemente, a la presencia de la misma en uno sólo de los inmigrantes originales. Debido a la rareza de la clinodactilia en el Reino Unido y su alta frecuencia en Tristan da Cunha, es posible ver que la migración fue la encargada de aumentar la divergencia genética entre las dos poblaciones más que de disminuirla (Stone y Lurquin, 2007:115-116).

Finalmente, como acabamos de ver, dos poblaciones que están geográficamente cercanas posiblemente serán genéticamente similares. Sin embargo, las distancias geográficas también pueden producir disimilitudes genéticas entre las poblaciones. Supongamos, nuevamente, que un grupo se separa de su grupo de origen, viaja largas distancias y hasta los individuos se reproducen durante el viaje. Entonces un subgrupo de migrantes decide establecerse en algún lugar del camino, mientras otro subgrupo decide continuar con el viaje. En primera instancia, la probabilidad de que sobre estos subgrupos que se separaron de su grupo de origen actúe la deriva genética y por tanto sufran una diversificación genética del grupo principal es alta. En segundo lugar, si el contacto entre estos subgrupos y la población original se detienen, no podrán operar los efectos disolventes de la migración. De lo anterior se obtiene una diversificación genética. A este efecto se le conoce como aislamiento por distancia. Para entender lo anterior pensemos en los grupos sanguíneos, además del ABO, también existen los grupos M, MN y N. Así, las variantes génicas que determinan cada grupo son M y N, por lo que individuos M son homocigotos para MM, los individuos MN son heterocigotos para MN y los individuos N son homocigotos para NN. Se han observado las frecuencias de estas variantes en algunos grupos de nativos americanos, así como en aborígenes australianos y las dos muestran un equilibrio HW. Aún con esto, las frecuencias varían en las dos muestras, entre los nativos americanos la

frecuencia de la variante M es 17.8% a diferencia de los aborígenes australianos que muestran una frecuencia de la misma variante de 77.6%. En cuanto a la frecuencia de la variante N sucede lo contrario, es decir, entre los nativos americanos la frecuencia de N es de 82.2% y entre los australianos es de 22.4%. Las diferencias observadas pueden ser interpretadas pensando que las dos poblaciones divergieron una de otra hace mucho tiempo, además de no compartir una historia común reciente, por ejemplo matrimonios entre los dos grupos, ya que una gran distancia, hablando geográficamente, separa a ambos.

Finalmente debemos tener en cuenta que las poblaciones humanas se mueven y se han movido constantemente a lo largo del tiempo, sino, pensemos en las poblaciones de latinos que ahora habitan Estados Unidos de Norteamérica, sólo por citar un ejemplo.

ESPECIACIÓN Y FILOGENIA

Hasta aquí nos hemos referido a las fuerzas evolutivas que van a producir cambios en las poblaciones a largo plazo y van a influir sobre la morfología, fisiología y comportamiento de especies concretas en ambientes concretos. Al cambio evolutivo a nivel intraespecie o que afecta a las poblaciones dentro de las especies se le llama microevolución (Boyd y Silk, 2004:100).

Pero también hay otros procesos que van a dar lugar a nuevas especies, géneros, familias y incluso a grupos superiores. Este nivel de cambio evolutivo es llamado macroevolución y es lo que trataremos a continuación.

Debemos comenzar por discutir el concepto de especie. Se le llama especie a las distintas agrupaciones de seres vivos que son semejantes en cuanto a rasgos morfológicos y comportamentales se refiere. Como simple ejemplo tenemos a las

diferentes especies que conforman el género Homo al que pertenece el humano actual, las cuales sólo conocemos por medio del registro fósil.

Algo que no se puede negar es que las especies no son entes abstractos, sino que son entidades biológicas reales, ya que son agrupadas por los biólogos por medio de sus características fenotípicas, de la misma forma que cualquier persona nombra a los animales y plantas que lo rodean.

Aún con esto, entre los biólogos no hay un consenso sobre como definir a las especies, el cual surge del hecho de no ponerse de acuerdo en la manera de cómo surgen las especies. Antes ya mencionamos el concepto de especie que Darwin propuso, pero ahora nos referiremos a dos de las posturas más aceptadas en la actualidad en lo que concierne a la definición de especie: el concepto biológico de especie y el concepto ecológico de especie.

CONCEPTO BIOLÓGICO DE ESPECIE

Bajo este concepto se define a las especies como un grupo de individuos que se entrecruzan entre ellos y además se encuentran aislados, reproductivamente hablando, de otros individuos. El aislamiento reproductivo se refiere a que los integrantes de un grupo determinado no se aparean con éxito con otros individuos fuera de su grupo. Los ejemplos en la naturaleza son infinitos, uno de estos sucede entre los humanos, estos sólo se aparean con otros de humanos, no logrando un éxito reproductivo si se intentaran aparear con otros primates como los chimpancés.

Así, este concepto de especie define a las mismas según su capacidad de cruzarse entre grupos, ya que si es exitoso habrá flujo genético, del cual ya hablamos, y se moverá el material genético, tanto dentro de una parte de la población o otra, como entre poblaciones. El flujo génico, por lo consiguiente se va a encargar de mantener

las semejanzas entre los individuos de la misma especie, es decir, permitirá que se mantenga la homogeneidad dentro de la especie. Para reafirmar el entendimiento de este suceso, tomemos como caso hipotético a los ya nombrados pinzones de las Islas Galápagos que habitan una isla pequeña en donde hay dos hábitats bien definidos, en los que la selección natural va a favorecer distintos tamaños de picos, es decir, en el hábitat seco van a ser favorecidos los picos altos, mientras que en el húmedo los picos favorecidos serán bajos. Pero a causa del tamaño reducido de la isla, las aves van de un lado a otro de la misma isla lo que les permite aparearse al azar, por tanto, entre ambos hábitats el flujo génico es importante. Si la fuerza de la selección es muy fuerte, el flujo génico va a contrarrestar sus efectos dando como resultado pinzones con picos de tamaño intermedio, fenotipo que resulta funcional en los dos hábitats (Figura 3.14a). Así, la acción del flujo génico permite que los miembros de una especie evolucionen como unidad (Boyd y Silk, 2004: 101).

Sin embargo, si tenemos dos islas separadas geográficamente (Figura 3.14b) y una presenta un hábitat húmedo con pinzones de picos bajos, mientras que la otra isla es seca y en ella hay pinzones de picos altos, la separación entre las islas no permitirá que los dos grupos de pinzones se entrecrucen y por tanto no habrá flujo génico. Así, como no hay intercambio genético que impida los efectos de la selección natural, las dos poblaciones de pinzones divergirán, genéticamente hablando, por lo que serán menos similares en lo que concierne al fenotipo y cada población de pinzones desarrollará características según el hábitat que ocupen (Boyd y Silk, 2004: 101).

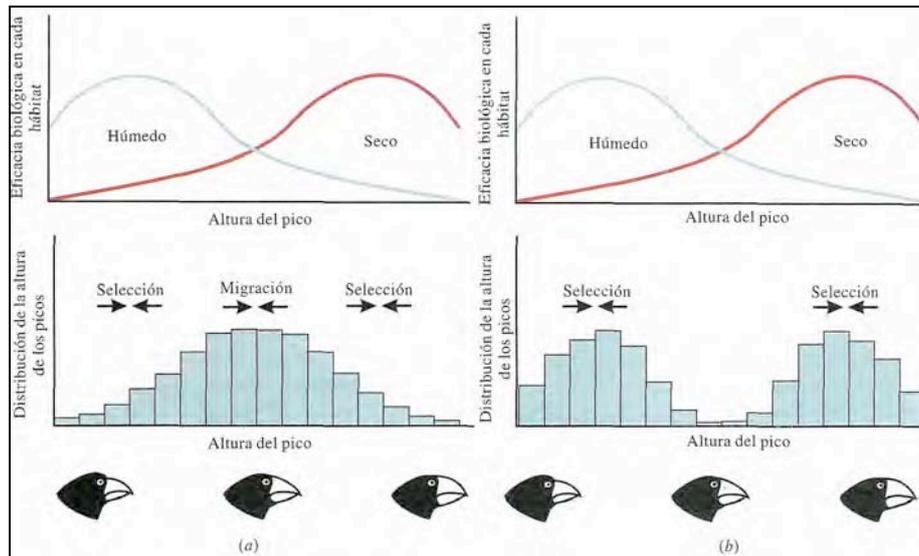


Figura 3.14.- a) Población de pinzones que habitan una isla con clima seco y húmedo a la vez, ya que entre los individuos de estos dos ambientes hay flujo génico, el tamaño de sus picos será intermedio entre los grandes y pequeños. b) dos islas, la primera cuenta con ambiente seco y pinzones de picos grandes y la otra con clima húmedo y picos pequeños, ya que no existe flujo génico entre las dos poblaciones, los picos de cada grupo permanecerán sin presentar cambio alguno (Boyd y Silk, 2004).

Regresando al aislamiento reproductivo, este no permite que dos especies se entremezclen, lo que da lugar a la ausencia de flujo génico. Como la reproducción es un proceso complejo, cualquier mecanismo que lo altere también puede actuar como mecanismo de aislamiento. Hasta diferencias en los patrones de actividad, comportamiento en el cortejo o apariencia pueden ser capaces de impedir el apareamiento entre individuos de diferentes grupos. Aun, si se produce un apareamiento entre individuos de grupos diferentes, es posible que el óvulo no sea fertilizado o el cigoto no llegue a término.

CONCEPTO ECOLÓGICO DE ESPECIE

Los partidarios de este concepto piensan que el flujo génico no es necesario ni suficiente para mantener los límites entre las especies ni su surgimiento y proponen a la selección natural como la actriz principal en ésta labor.

Biólogos como Peter Grand y sus colaboradores (citado por Boyd y Silk, 2004) han observado que en la naturaleza los límites entre las especies son mantenidos aún cuando hay bastante flujo génico entre ellas. Estos investigadores han estimado que alrededor del 10% de las veces, pinzones terrestres medianos y pinzones terrestres mayores se han apareado. Aún, cuando el flujo génico entre estas dos especies es importante, no se ha formado una especie única. Así, concluyen que éstas dos especies de pinzones se han mantenido como especies diferentes debido a que presentan dos de los tres tamaños de picos óptimos de picos de pinzones terrestres, los cuales están basados en la disponibilidad de semillas de diferente tamaño y dureza, así como en la capacidad de recolección de las aves con diferentes tamaños de picos. Estos tres tamaños óptimos de picos de pinzones corresponden a la media del tamaño presentado por las especies *G. fuliginosa* (tamaño pequeño), *G. Fortis* (tamaño medio) y *G. magnirostris* (tamaño grande). En cuanto a los híbridos surgidos de la entremezcla de dos de estas especies, sufren una selección desfavorable ya que sus picos están situados en los “valles” entre estos “picos” selectivos. Este tipo de entrecruzamientos interespecíficos ocurren en un porcentaje bajo entre especies de aves y mamíferos.

La propuesta es que lo anterior se debe a la acción de la selección natural, ya que si tuviéramos una situación en donde la selección favoreciera a pinzones con picos pequeños que ocupan un hábitat determinado y pinzones con picos grandes en otro, pero no se favoreciera a pinzones con picos de tamaño intermedio en ninguno de los hábitats, provocando que constantemente no logaran sobrevivir o reproducirse con éxito, la selección natural sería capaz de mantener las diferencias entre las dos especies de aves, aún si se cruzaran al azar y hubiera flujo génico.

Pero, la respuesta a cómo surgen las especies, independientemente del concepto que se tome en cuenta, es difícil de responder ya existen dos dificultades al estudiarlo empíricamente. Por un lado, la velocidad a la que evolucionan las nuevas especies puede ser tan lenta que es imposible que un solo individuo estudie todo el proceso completo y por otro lado, el proceso de especiación puede ser mucho más veloz de lo que se puede detectar por medio del registro fósil. Aún con esto los biólogos han acumulado evidencias que les permite postular los diferentes procesos por los que aparecen nuevas especies.

ESPECIACIÓN ALOPÁTRICA

Este tipo especiación es respaldada por biólogos partidarios del concepto biológico. Se refiere al surgimiento de una nueva especie cuando dos o más poblaciones de una misma especie se aíslan geográficamente entre ellas, lo que va a ocasionar que diverjan y se formen dos o más nuevas especies, ya que cada población se adaptará a diferentes ambientes.

Pensemos en las Islas Galápagos, como caso hipotético, en donde existen islas montañosas con hábitats secos a bajas altitudes, mientras que en altitudes superiores los hábitats son húmedos. Pensemos en la posibilidad de que una de éstas islas estuviera habitada por una especie de pinzón que muestra un tamaño de pico intermedio, el cual es óptimo para vivir en los dos tipos de hábitats mencionados. Algunos ejemplares de ésta especie corren la suerte de ser llevados por el aire de una tormenta hacia una isla que es en su totalidad seca (como las pequeñas islas llanas del archipiélago de las Galápagos), en este nuevo hábitat van predominar las semillas grandes y duras, por lo que las aves con picos altos van a ser favorecidas por la selección natural. Aun más, como aquí no existen otras aves con las que competir que

se encuentren adaptadas a este hábitat seco ni se entabla un flujo génico con otras poblaciones, los nuevos habitantes de la isla se adaptarán velozmente a las nuevas condiciones y por tanto el tamaño medio del pico va a aumentar. Si por alguna razón los individuos de ésta población, después de un tiempo, regresan a la isla de donde salieron pueden suceder dos cosas, por un lado, si estas aves de pico grande se cruzan con los especímenes de su grupo original (aves con picos medios) el flujo génico presente entre las dos poblaciones eliminará las diferencias entre los dos tamaños de picos, por lo que las nuevas aves con picos grandes desaparecerán. O por otro lado, es posible que no se presente el cruzamiento entre las dos poblaciones por lo que cada una mantendrá sus características propias, ya que como dijimos antes uno de los mecanismos más comunes que impiden el cruzamiento satisfactorio entre grupos es la descendencia híbrida, individuos que son menos viables que el resto de la descendencia (Boyd y Silk, 2004: 105).

En otras palabras, si dos poblaciones de una misma especie son aisladas, entonces sufrirán una divergencia genética provocada por la selección natural y la deriva génica. Y mientras mayor sea el tiempo de aislamiento, más marcada será la diferencia genética entre las dos poblaciones. Y si estas especies se vuelven a encontrar, los híbridos que produzcan serán poco viables ya sea por que son incompatibles genéticamente hablando debido a al aislamiento o por que no son capaces de competir de manera satisfactoria por los alimentos. Por tanto, si estos procesos llevan a los dos grupos a un aislamiento reproductivo total, entonces habrá surgido una nueva especie.

Así, para que suceda la especiación alopátrida, es necesaria una barrera física que en principio aisle a las partes de una población, interrumpa el flujo génico y puedan las subpoblaciones aisladas divergir de la población original por medio de la selección

natural. Las barreras físicas pueden ser el mar, montañas, ríos, lagos o desiertos (Figura 3.15).

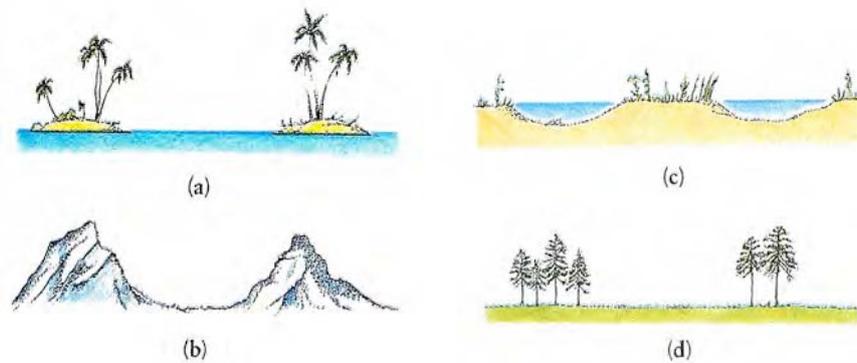


Figura 3.15.- Para diferentes especies, desde la perspectiva de la genética, las barreras pueden ser: a) islas verdaderas, b) cúspide de las montañas, c) estanques, lagos y hasta océanos y d) grupos aislados de vegetación (Curtis y Barnes, 1993).

ESPECIACIÓN PARAPÁTRIDA Y SIMPÁTRIDA

También hay biólogos que piensan que la selección natural es de suma importancia tanto para mantener una especie, como para provocar especiación aun cuando hay entrecruzamiento.

Estos investigadores promulgan dos hipótesis al respecto, la primera que se considera la más débil es la especiación parapátrida (Figura 3.16b), se refiere a que la selección natural por sí sola no es capaz de producir una nueva especie, sin embargo, puede surgir una nueva especie si se apoya en un aislamiento genético parcial. Un buen ejemplo son los mandriles que se pueden encontrar desde Arabia Saudita hasta el Cabo de Buena Esperanza, en toda esta extensión hay mandriles que viven en selvas tropicales húmedas, otros en desiertos áridos y algunos más en prados a gran altitud. En cada uno de estos hábitats, serán favorecidos diferentes rasgos comportamentales y morfológicos lo que ocasiona que los mandriles varíen de región a región. Aún así,

es posible que en los límites de los hábitats, animales que provienen de diferentes ambientes y que por tanto presentan características diferentes, puedan aparearse y crear una zona híbrida, se trata de una región geográfica en la que dos o más poblaciones de la misma especie o de especies diferentes se solapan y entrecruzan. Como ya hemos mencionado los híbridos son menos aptos que el resto de la población, pero si se forma una zona de este tipo, la selección deberá favorecer el comportamiento y morfología que evite el apareamiento entre los miembros de poblaciones de hábitats diferentes y si esto ocurre el flujo génico se verá disminuido y como resultado surgirán dos nuevas especies reproductivamente aisladas.

Por otro lado, la tesis más fuerte al respecto se le conoce como especiación simpátrida (Figura 3.16c), esta se refiere a que la especiación puede ser resultado de presiones selectivas que van a favorecer a diferentes fenotipos al interior de una población, no siendo necesario un aislamiento geográfico, lo que significa que al principio habrá un flujo génico importante entre los miembros de la población (Figura 3.16).

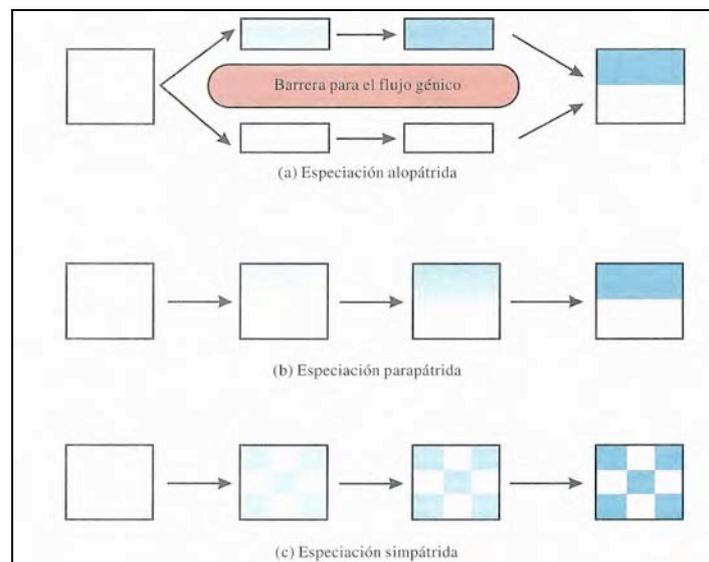


Figura 3.16.- Mecanismos de especiación (Boyd y Silk, 2004).

Un factor importante para el proceso de especiación, es los que los ecólogos llaman nicho, este término se refiere a una manera determinada de “ganarse la vida”, dentro de lo se incluye el tipo de alimento y cómo, cuándo y dónde se consigue. Como consecuencia de los modos de especiación ya mencionados, la tasa de especiación dependerá del número de nichos ecológicos disponibles. Esto fue lo que le sucedió a los dinosaurios que dominaron la tierra durante el Cretácico, al final de este periodo desaparecieron de manera repentina hace 65 millones de años, cuando esto sucedió los mamíferos que coexistieron con estas criaturas que eran en su mayoría pequeños, nocturnos e insectívoros se diversificaron para llenar una gran variedad de nichos ecológicos, evolucionando para dar lugar a especies como elefantes, ballenas, orcas, gorilas y humanos entre otros tipos de mamíferos. Al proceso por el que un único tipo de organismos (sea animal o planta) se diversifica para ocupar diversos nichos disponibles se le conoce como radiación adaptativa.

En resumen, las mutaciones y las recombinaciones producen las variaciones genéticas, mientras que la selección natural, el flujo y la deriva genética, son las encargadas de preservar y cambiar las proporciones de las variaciones. Y los mecanismos por los que surgen nuevas especies son los mismos que generan variabilidad y la fijan dentro de las poblaciones.

CONSIDERACIONES FINALES

Después de haber descrito los elementos y procesos implicados en la evolución de los seres vivos hasta ahora conocidos, es momento de llevarlos a un marco teórico que nos permita entender cual es el papel del ambiente en todo este proceso. Lo que se expondrá a continuación se basa en la propuesta de Roger Lewontin sobre la que

giran todas sus investigaciones y que van a ser uno de los hombros de los gigantes que guiarán ésta investigación.

En primer lugar debemos tener claro que la biología evolutiva a diferencia de la biología del desarrollo, trata de explicar las variaciones entre los organismos, con lo que estamos de acuerdo con Darwin, ya que son la materia prima que permite que exista una gran diversidad de organismos. Sin embargo, la biología del desarrollo va a proponer que estas variaciones están predeterminadas por un programa genético, planteamiento que parte de la idea que las mutaciones genéticas producen enfermedades como las descritas arriba, pero esto también se ha extrapolado a variaciones comportamentales como las preferencias sexuales o variaciones en el rendimiento escolar hasta en la composición social.

Así, no existe discusión que entre organismos de especies diferentes el programa genético nos permitirá observar sus diferencias, pero para observar diferencias entre organismos de una misma especie no resulta muy útil este enfoque. Por tanto, la formación de un organismo es consecuencia de la interacción única entre los genes de los que es portador cada organismo, la influencia de los ambientes externos con los que éste entra en contacto a lo largo de su vida y las interacciones moleculares casuales de las células individuales.

Lo anterior se sustenta en dos principios. El primero se basa en el hecho de que es una característica del desarrollo que se encuentren prefijados los diferentes estadios sucesivos en un nivel interno, aun así, ésta característica no es universal, como lo demuestra el desarrollo del ala de la mariposa nocturna, el cual sucede sobre un grumo de tejido llamado disco imaginal del ala durante el desarrollo del organismo adulto dentro de la crisálida. Por lo general, los discos imaginales que dan lugar a las alas son considerados como independientes de los discos que se desarrollan en la

cabeza, las patas, abdomen o los órganos genitales. Pero si un disco del ala sufre algún daño, el desarrollo de las demás partes de la mariposa se detiene hasta que la lesión del ala está sana, y entonces el desarrollo de todo el organismo continúa (Lewontin: 24, 2000).

El segundo hecho comprobable nos habla de que los organismos no están específicamente determinados por sus genes, sino que son producto único de un proceso ontogenético relacionado con la secuencia de ambientes en los que sucede dicho proceso. En un experimento realizado con moscas de fruta (*Drosophila melanogaster*), se reprodujeron diferentes grupos de moscas, los cuales eran idénticos en una parte amplia de su genoma. Acto seguido, éstas muestras genéticas diferentes fueron aisladas de la población natural y sometidas a ambientes diferentes. La finalidad de este experimento radica en observar el porcentaje de sobrevivencia – desde el huevo hasta el organismo adulto – de varios genotipos extraídos de una población de *Drosophila* cuando los estadios inmaduros se desarrollan a temperaturas diferentes. Los resultados obtenidos nos hablan de que algunos organismos exhiben una disminución constante del porcentaje de supervivencia a medida que aumenta la temperatura, mientras que otros alcanzan el máximo y otras el mínimo a una temperatura intermedia. No hay ningún genotipo que determine la supervivencia máxima y, por otra parte, el orden de supervivencia entre genotipos no presenta ninguna regularidad particular a las diferentes temperaturas, sin embargo, en general es posible observar una disminución de la supervivencia conforme aumenta la temperatura. Por lo tanto, sin especificar las diferentes temperaturas que la especie pueda encontrar en el curso de su evolución, sería imposible prever qué genotipo podría resultar favorecido por la selección natural a causa de sus elevadas probabilidades de sobrevivencia (Lewontin, 2000: 30).

Estos resultados pueden ser mejor apreciados en la Figura 3.17. A las curvas que nos hablan de relación entre el ambiente con el fenotipo de organismos que portan un genotipo en particular se les conoce como normas de reacción. Así, un modelo de reacción es la definición del ambiente en fenotipos característica de una conformación genética particular (Lewontin, 2000: 30). Por consiguiente, un genotipo no presenta un único tipo de desarrollo, sino a una norma de reacción, o en otras palabras, a un esquema de diferentes tipos de desarrollo en ambientes diferentes.

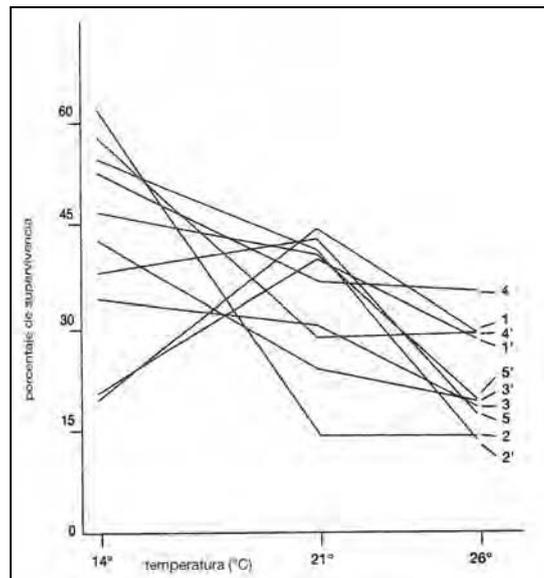


Figura 3.17.- Porcentaje de supervivencia de diez generaciones diferentes de *Drosophila* sometidas a distintas temperaturas, relación que se representa por normas de reacción (Lewontin, 2000).

Otro elemento que nos permitirá entender de manera más completa la ontogenia de los diferentes organismos son las perturbaciones en el proceso del desarrollo, las cuales son consecuencia de hechos causales sucedidos en el interior de la célula y en el nivel de interacciones moleculares.

Lo anterior se explica porque en las células se ubican una baja cantidad de las moléculas que intervienen en el metabolismo celular. Así, las moléculas presentan

una concentración diferenciada en las distintas partes de una célula y el mecanismo celular va a depender de los movimientos realizados por las moléculas para encontrarse e interactuar. Procesos como la transcripción, antes discutidos, y otros semejantes que suceden dentro de la célula, para llevarse a cabo necesitan tiempo y la ocupación espacio, pero y sus elementos son sumamente diferentes en su forma natural, que cuando se mezclan en condiciones experimentales. Por tanto, la consecuencia de la producción de un número muy reducido de unidades químicas por parte de elementos intracelulares con limitación espacial será el registro de variaciones considerables entre una célula y otra en lo referente al porcentaje y número de moléculas sintetizadas. Lo anterior se pone de manifiesto en las diferencias de velocidad de división celular a lo largo del desarrollo, ya que ésta varía entre célula y célula (Lewontin, 2000:42).

Así, es posible que éste tipo de procesos fortuitos sea uno de los actores principales en la variación existente entre los diferentes organismos, inclusive en lo referente al sistema nervioso central, ya que según Gerald M. Edelman en su obra “The remembered present” (1989), en donde aparece la teoría de la selección de grupos neuronales (TSGN) referente al desarrollo del cerebro, las neuronas van a formar conexiones causales al crecer casualmente durante el desarrollo. Las conexiones que son reforzadas por la acción de inputs externos durante el desarrollo neuronal van a ser más estables, mientras que las que no son reforzadas tienden a debilitarse y terminan desapareciendo. Sin embargo, una regla importante es que éstas conexiones deben haberse formado de manera casual antes de ser estabilizadas por la experiencia. Las diferencias a las que daría lugar este proceso de desarrollo neuronal se hacen manifiestas en funciones cognitivas, biológicas y anatómicas de carácter innato, pero que no son ni ambientales ni genéticas (Lewontin, 2000:44).

Así que para entender el desarrollo de los organismos es necesario tomar en cuenta la inclusión de perturbaciones, lo cual junto con las normas de reacción nos habla de que los organismos no están determinados ni por sus propios genes ni por el ambiente y tampoco por la interacción de los dos, sino que lleva la señal de procesos fortuitos (Figura 3.18).

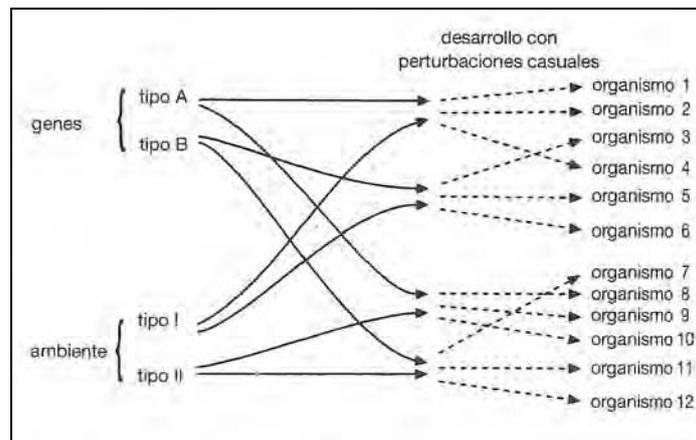


Figura 3.18.- En este esquema se representa el desarrollo de los organismos debido a la interacción entre los genes y el ambiente, pero tomando en consideración la influencia de perturbaciones casuales del desarrollo (Lewontin, 2000).

ADAPTACION Y AMBIENTE

Como ya hemos dicho, la aportación de Charles Darwin a la comprensión de la evolución de las especies, rompió con paradigmas como el que habla de la creación de los seres vivos por un ser supremo.

En el tiempo y espacio en que Darwin vivió, se pensaba que la adaptación que los seres vivos exhibían frente a sus condiciones de vida eran una muestra de la grandeza de este ser supremo. Para sortear este problema, Darwin propuso que el proceso que permitía a los organismos adaptarse era el mismo que promovía la diversificación. Así, los individuos con una anatomía, fisiología y conducta que se adapten mejor a las

condiciones ambientales, van sobrevivir y reproducirse. Si estas características se heredan, en las generaciones posteriores habrá más individuos con rasgos adecuados y en un futuro la especie estará conformada sólo por los individuos más aptos. Tomando en cuenta lo anterior, por tanto, grupos de organismos separados por tiempo y espacio van a evolucionar de tal manera que se adaptarán a las diversas condiciones ambientales en que se encuentren. Esto nos dice que la diversidad orgánica se debe a la existencia de diferentes ambientes a los que las distintas especies se han adaptado por selección natural.

La importancia de este proceso que como ya sabemos Darwin llamó adaptación, reside en la distinción que hizo entre el interior del organismo y lo que se encuentra en el exterior de éste. En su teoría, la variación que presentan los organismos es causa de un proceso interno, que en la actualidad se sabe que se debe a la mutación y recombinación génica, proceso que es independiente del ambiente. Éstas mismas variantes, posteriormente, van a ser puestas a prueba en un ambiente que va a ser independiente de esas variaciones. Por tanto, el proceso de variación va a ser causalmente independiente de las condiciones de selección (Lewontin, 2000: 51). En cuanto al ambiente, éste tiene su propia historia, la cual es una historia de cambios geológicos, inundaciones, glaciaciones, entre muchos más. Y lo mismo sucede con otros organismos que forman parte del ambiente de una especie, sus historias son independientes. Siguiendo este planteamiento la conexión entre el organismo y ambiente es la selección natural.

Como ya dijimos debemos al gran Darwin ésta diferenciación entre interno y externo, aportación que se traduce en un paso adelante en el conocimiento del mundo natural. Y con lo intención de dar un paso adelante más, nos enfocaremos en replantear la relación entre organismo y ambiente.

Con respecto a la propuesta de que las formas de variación heredables no dependen de manera causal de la naturaleza del mundo en que los organismos viven no se pone a discusión, ya que como sabemos por medio de la selección natural, características adquiridas podrán ser heredadas y también sabemos que las mutaciones génicas no producen el número suficiente de variantes y mucho menos aparecen en el momento exacto en que son requeridas por las especies para sobrevivir en un ambiente cambiante. En cambio, la tesis de que el ambiente de un organismo es independiente de éste último, así como los cambios que suceden en el ambiente son independientes de los cambios que presentan los organismos es incorrecta.

Esto da un vuelco total a la propuesta de adaptación que en el pasado fue fundamental para plantear la teoría de la evolución, ya que no permite entender el fenómeno del desarrollo en toda su extensión, por lo que Lewontin propone que el proceso de evolución es mejor descrito por el concepto de “construcción”. Para entender la propuesta anterior, en primera instancia, es necesario pensar que un organismo no puede existir sin ambiente y mucho menos un ambiente sin organismo. Se podrá argumentar en su contra que la aparición periódica de glaciaciones, erupciones volcánicas y la evaporación de los océanos, producto de la precesión de los equinoccios es independiente de la presencia de los seres vivos. Sin embargo, los pozos de agua, los torrentes de los glaciares y los depósitos de cenizas no son ambientes, son condiciones físicas que pueden formar parte del ambiente. Por tanto, un ambiente es algo que circunda, que rodea o que cerca, pero por obviedad, para que se de un cercamiento debe haber algo que cercar. Entonces, el ambiente de un organismo se define como el conjunto de condiciones exteriores que tienen para éste alguna relevancia, ya que un organismo va a interactuar con esos aspectos del mundo exterior. En este punto es donde entra en acción el concepto de “nicho ecológico”

utilizado en ecología (al que nos referimos anteriormente) el cual se refiere al complejo de relaciones que hay entre una especie particular y el mundo exterior, pero entre líneas podemos percatarnos de que se refiere a que en el espacio ecológico hay boquetes que son llenados por los organismos que presentan propiedades que les dan la forma exacta que les permiten llenar esos boquetes. Pero para que éste concepto resulte funcional para el estudio de la naturaleza, es necesario especificar qué yuxtaposiciones de fenómenos físicos formarán un nicho ecológico y cuales no (Lewontin, 2000: 59).

Así, si un nicho ecológico no puede existir sin un organismo y se constituye según la naturaleza de los organismos, entonces para conocerlo es necesario conocer la naturaleza del organismo en cuestión.

Aun así, para llegar a una noción de ambiente que sea correcta y resulte útil para poder comprender la evolución del pasado y que permita prever las condiciones de vida futuras en nuestro planeta y porque no, que guíe la realización de investigaciones eficaces respecto a formas de vida extraterrestre, en otras palabras, que nos ayuden a demostrar que los organismo construyen su ambiente, es necesario aclarar algunos aspectos de la relación existente entre organismo y ambiente.

- 1) Los organismos determinan qué elementos del exterior constituirán su ambiente y qué relaciones entre estos serán relevantes para ellos mismos (Lewontin, 2000: 60).- los elementos que constituyen el ambiente de cada organismo van a estar determinados por las actividades vitales de cada especie. Como dice Lewontin, si se le pregunta a un ornitólogo que describa el ambiente de un ave responderá: “ El pájaro se alimenta de insectos en verano, cuando estos son abundantes, pero en el otoño pasa a nutrirse con semillas. Se construye un nido de hierbas y ramitas unidas

con barro, más o menos a tres metros de altura del terreno, y entre las ramas de un árbol pequeño. En primavera y en verano es posible encontrarlo hasta en una altitud de 55°, pero en invierno se traslada más al Sur y está ausente en latitudes de más de 40°. En primavera, los machos son los que llegan primero para elegir los territorios que después serán ocupados por las hembras a los fines de la reproducción, etcétera” (Lewontin, 2000: 61). Así cada uno de los elementos de la descripción ambiental anterior se encuentra en estrecha relación con las actividades del ave. Como resultado de las propiedades de los órganos sensoriales, del sistema nervioso, de la forma y metabolismo del animal, se construye una yuxtaposición espacial y temporal de elementos de fragmentos del mundo y como resultado se tiene un ambiente relevante para el organismo. Para entender cómo se distribuyen los seres vivos geográfica y temporalmente hablando, es necesario concebir al ambiente como un espacio que será definido por las actividades de los mismos organismos. Lo anterior se puede traducir como que el comportamiento de los organismos, en este caso los animales, le permite buscar condiciones físicas en algún lugar especial, o para usar un término más técnico “microhábitat”. Sin embargo, se trata de lugares que no son típicos de una región en un sentido amplio. Como ejemplo tenemos el experimento de inserción de *Drosophila pseudoobscura* provenientes una región árida a un ambiente seco y se esperaba que se trasladaran a la parte más árida de este, pero no fue así, eligieron el lugar más húmedo. Éste resultado se interpretó como que la humedad en la que viven estas moscas en la naturaleza es determinado por el microhábitat que ellas

mismas han elegido (Lewontin, 2000: 63). Por último para cerrar el círculo, si deseamos conocer cuál es el ambiente de un organismo es necesario preguntárselo a él mismo.

- 2) Los organismos, además de determinar qué aspectos del mundo exterior le son relevantes de acuerdo a las características de su forma y metabolismo, construyen de manera activa el mundo que los circunda, esto en un sentido literal (Lewontin, 2000: 63).- todos los organismos habitantes de nuestro planeta cuentan con una especie de caparazón que es creado por ellos mismos. Instrumentos con la cámara de Schlieren que permiten definir las diferencias de densidad óptica del aire, nos muestran que en los seres humanos hay un estrato de aire más denso alrededor del cuerpo que se va diluyendo a medida que se acerca más a la cabeza. Se trata de un estrato que está conformado por aire caliente y húmedo producido por el calor metabólico del cuerpo, por lo que cualquier organismo que viva inmerso en el aire y tenga metabolismo lo presentará. Esto a su vez nos permite proponer que los organismos no viven en la atmósfera tal como la pensamos, en realidad lo hacen en una atmósfera que ellos mismos producen y los aísla del exterior. Por ésta razón cuando sopla aire sentimos frío, ya que este caparazón es arrastrado y la superficie corporal queda expuesta a la temperatura efectiva que lo rodea. Bajo circunstancias normales éste caparazón tibio, húmedo y autoproducido va a ser el espacio inmediato dentro del que se mueve un organismo y que siempre llevamos con nosotros.
- 3) Los organismo también alteran continuamente su ambiente (Lewontin, 2000: 64).- todos los organismos, no sólo los humanos, destruyen su

ambiente porque utilizan recursos que además de escasear, son transformados y por tanto ya no serán útiles a las generaciones posteriores y lo mismo sucede con cada una de las células que intervienen en el metabolismo ya que transforman el alimento en desechos venenosos. Pero no todo está perdido, ya que cualquier consumo trae consigo una producción. Así, los sistemas de seres vivos van a transformar los materiales de donde obtienen materia y energía en una forma, para luego restituir a los materiales de una forma diferente que luego estará disponible para que otra especie la consuma. O en otras palabras, los desechos producidos por el consumo de alimento de una especie van a ser el alimento de otra. Por lo tanto, lo anterior valida la propuesta de que todos los organismos alteran no sólo su propio ambiente, sino que también alteran los ambientes de otras especies de tal manera que les permiten sobrevivir a éstas últimas. Sin embargo, el término alteración no describe correctamente el cómo los organismos modelan sus condiciones locales (intensidad de la luz, temperatura, humedad y velocidad del viento), por lo que remodelación es un modo más aproximado de llamar a este proceso. La razón de esto reside en que las condiciones no son las mismas en una ciudad, que en la selva o en un campo de cultivo, por ejemplo, ya que varían en función de la altitud en que se encuentre cada terreno. A su vez, un microclima creado en la superficie, no será el mismo que aquel presente entre dos hojas en la parte inferior de una planta, o sea, las zonas climáticas variarán según la altura del espécimen. Así, las variaciones microclimáticas van a ser un factor de suma importancia en el crecimiento y la producción de los

organismos, como sucede con las plantas de maíz, la intensidad de radiaciones y la concentración de CO_2 en la superficie de las hojas, son elementos que determinarán la tasa de fotosíntesis y como consecuencia la tasa de crecimiento y productividad del espécimen. Por esta razón la tasa de crecimiento va a determinar el microambiente de un organismo que a su vez determinará la tasa su crecimiento. La variable anterior, en conjunto con la morfología de las hojas, en este caso, las distancia que las separa y su posición en el tallo, su ángulo de crecimiento respecto al tallo, la pelusa de las hojas que determina la cantidad de luz, humedad y CO_2 que contendrán las hojas y la velocidad en que será consumido el O_2 producido por la fotosíntesis, son factores que van a influir de una manera particular en el esquema de desarrollo de la planta. Una consecuencia más de la remodelación del ambiente por parte de los organismos es la lucha entre generaciones. Como ejemplo, tenemos a las plantas latifoliadas, son plantas que los ecólogos consideran como dañinas y que crecen en condiciones perturbadas, es decir, a la orilla de los caminos, en jardines, zonas deforestadas y quemadas; ya que han crecido van a modificar las condiciones de una zona hasta el punto que impiden el nacimiento de una segunda generación de los especímenes que existieron antes que ellas. El fenómeno que exhiben éstas plantas dañinas es un principio general del desarrollo histórico de los sistemas de seres vivos, no importando de cual se trate, y nos habla de que las condiciones que posibilitan el advenimiento de un estado del sistema son anuladas por el mismo estado que las posibilitó.

4) La variación de las propiedades estadísticas de las condiciones exteriores a medida que comienzan a formar parte del ambiente del organismo (Lewontin, 2000: 69).- ya que las condiciones tanto espaciales como temporales son variantes, los organismos tienen la necesidad de poder distribuir a lo largo de su vida los efectos de estas variaciones. Dentro de las variaciones temporales se pueden enumerar miles de ejemplos, como el de la producción nula de alimentos para animales herbívoros durante la mitad del año en regiones templadas. Los organismos por su parte deben poder distribuir estas fluctuaciones periódicas almacenando materiales o energía durante los periodos productivos para consumirlos posteriormente cuando no es posible encontrarlos. En otras palabras, la manifestación de los aspectos relevantes del ambiente deben ser relativamente constante para la fisiología del organismo, aun con la presencia de las fluctuaciones de los procesos autónomos que producen los materiales que los que está formado el ambiente del organismo. Como sucede con los animales que cuentan con tejidos especiales en donde acumulan las grasas durante los periodos de nutrición de calidad, los cuales van a ser metabolizados en las épocas de escasez de alimentos. Como recurso, una especie puede tomar para sus propios fines la acumulación de energía de la temporada perteneciente a otra especie. Entre integrantes de la especie Homo, hay mecanismos especiales que permiten llevar a cabo esta apropiación de energía, como la ceremonia llevada a cabo por los habitantes de las islas del Océano Pacífico llamada potlatch, por medio de la cual se hacen obsequios entre los diferentes grupos habitantes de la zona. Ésta ceremonia se realiza

durante los periodos en que la presencia de recursos es suficientemente abundante para asegurarse contra los tiempos de baja producción. No sólo la energía está en estrecha relación con el tiempo, sino también las señales del mundo físico. Un ejemplo es el momento cuando las jornadas nubladas o frías se hacen presentes y ocasionan que las aves comiencen a migrar hacia el Sur y en muchos casos más, se puede observar una transformación de las señales exteriores en informaciones químicas almacenadas y el resultado es el disparo de cambios fisiológicos o conductuales cuando se llega a un umbral crítico. Los organismos cuentan con la capacidad de distinguir entre espacio y tiempo, con la finalidad de determinar la tasa de cambio de las condiciones exteriores lo que lleva a los individuos a reaccionar. En algunos organismos, hablando de procesos vitales, es la tasa de cambio en primer lugar, antes que el nivel absoluto del factor físico, lo que forma parte de su ambiente así como lo que la naturaleza del organismo ha incorporado en el ambiente. Entre los invertebrados el cambio de forma de reproducción de sexuado a asexuado se presenta en alta frecuencia. Entre los *Cladocera*, artrópodos de tamaño pequeño que viven en agua dulce, la reproducción de manera asexuada continuará mientras permanezcan constantes la temperatura, el oxígeno disuelto en el agua, la disponibilidad de alimento y el grado de agolpamiento de los individuos. Sin embargo, si se evidencia un cambio repentino en alguna o en la totalidad de las condiciones anteriores, éstos artrópodos pasarán a una reproducción sexuada. Por esto podemos decir que no es el nivel de los

factores lo que vale, sino que un cambio de nivel, no importando cual, hace que se dispare el resorte sexuado.

Después de conjuntar los preceptos anteriores podemos decir que los organismos son los que determinan biológicamente la naturaleza física efectiva de las señales que provienen del exterior. Los organismos tienen el poder de transformar una señal física en una diferente por completo y a su vez ésta nueva señal es lo que las funciones del organismo perciben como una variable ambiental. En el caso de los mamíferos cuando la temperatura del aire aumenta, la agitación térmica de las moléculas exteriores también aumentará y a su vez cambiará la temperatura inicial interna del organismo y por mínimo que sea este cambio, se va a convertir en una señal endocrina lanzada por el hipotálamo que produce cambios internos en la concentración hormonal, en el nivel de azúcar en la sangre, en el ritmo respiratorio, en la actividad química de las glándulas sudoríparas, etc. Así, la transformación de un tipo de señal en otra diferente va a ser determinada por la biología interna de cada especie. Este ejemplo y los que se le parezcan nos ayudan a plantear un concepto general: “lo que determina el ambiente efectivo de los organismos es su biología y sus genes, pues la biología de cada especie decide el modo como se incorporan en sus reacciones las señales físicas internas” (Lewontin, 2000: 74). O lo que es lo mismo, los fenómenos externos comunes y corrientes del mundo físico y biótico son transformados por un filtro creado por la biología específica de cada especie, por tanto, el producto de esta transformación es lo que llega a los organismos y se convierte en algo relevante para ellos.

Un punto de gran importancia en este discurso surge en la forma cómo segmentar o separar el mundo de los objetos y de los procesos con la finalidad de comprender la historia y el funcionamiento de los fenómenos naturales.

Uno de los problemas de ciencia moderna es éste, la manera de segmentar de manera correcta el mundo, la cual ha sido fuertemente influida por la tradición científica del siglo XVII. René Descartes propuso que los animales eran semejantes a una máquina, ya que están formados de partes distinguibles, a su vez, cada una de éstas mantiene una relación causal con el funcionamiento de las otras. El modelo cartesiano no sólo trata de explicar el funcionamiento del mundo, sino que también se aplica a los fenómenos naturales (Lewontin, 2000: 83).

La utilización de éste modelo implica aceptar la idea de que es posible dividir a los animales en partes y por su misma condición (de partes) la identidad de cada una de ellas no es tomada en cuenta o no es importante; también implica aceptar que las partes se relacionan entre sí por una indiscutible cadena de relaciones causales y como resultado tendremos las propiedades del todo. De ésta manera es como se explica el funcionamiento de un reloj, en donde cada una de sus partes están relacionadas de manera causal una con otra para que funcione el aparato (el todo) óptimamente.

Sin embargo, los organismos no son como las maquinas, ya que cuentan con dimensiones intermedias, además de presentar una heterogeneidad interna la cual va a estar vinculada con sus funciones, lo que va a permitir a los organismos establecer complejas relaciones causales con otros sistemas heterogéneos.

Cuando hablamos de las dimensiones intermedias de los organismos nos referimos por ejemplo, a la diferencia que existe entre los movimientos elípticos de los planetas los cuales van a estar determinados en su totalidad por su masa, velocidad y distancia que existe entre ellos y para con el Sol, entre los organismos vivos no existen

equivalentes de masa, velocidad y distancia en la manera en que acabamos de referirlas. Isaac Newton se refirió a estos de la siguiente manera:

“Estos se mueven en un medio viscoso, están sujetos a fricciones, son demasiado pequeños o distan demasiado unos de otros para interactuar en un nivel gravitacional, sus colisiones no son elásticas; su forma, su masa y su centro de gravedad cambian, si viven en agua flotan. Sus recorridos sufren constantemente la influencia de fuerzas exteriores e interiores. La característica de un objeto vivo es que éste reacciona a los estímulos exteriores, antes que estar pasivamente condicionado. La vida de un organismo está constituida por continuas correcciones de ruta realizadas a mitad de camino” (Libro dos de los Principia de Isaac Newton, citado por Lewontin, 2000: 107).

En cuanto a la segunda característica o la heterogeneidad interna de los organismos, tenemos que sus estados y movimientos van ser la resultante de múltiples conexiones causales que se entretajan, por lo que una variación normal producida en alguna de éstas conexiones tendrá un efecto poco significativo en el resultado final. La importancia de ésta característica reside en la relación que varía de organismo en organismo con su ambiente, lo que ocasiona la diversidad de organismos y ambientes.

Aunque éstas características no permiten aplicar el modelo de la máquina cuando se habla de seres vivos, ésta misma limitante nos permite pensar que los procesos orgánicos cuentan con una contingencia histórica la cual no permite la universalidad de estos procesos, a diferencia del primer modelo dentro del cual todos los fenómenos funcionan de la misma manera (Lewontin, 2000: 89).

La utilización del modelo de la máquina para explicar la vida en biología, no permite tomar en cuenta uno de los elementos más importantes y comunes de muchos de los sistemas físicos, a decir, la dependencia de las condiciones iniciales. Las máquinas no son dependientes de las condiciones iniciales, ya que funcionan en la gran mayoría de los casos sin depender de su desarrollo inicial ni de la historia propia de su invención. Si pensamos en la labor de un mecánico, podremos percatarnos de que la reparación de un automóvil no dependerá de si aquel conoce el

funcionamiento de una línea de montaje y mucho menos si tiene conocimiento de la historia o desarrollo del motor de combustión interna (Lewontin, 2000: 101). Pero la labor de un mecánico no es la misma que la de un biólogo, y para que éste comprenda la situación de los organismos vivos es necesario que conozca la historia del mismo. No hay especie existente que no sea producto de un proceso histórico único que dio comienzo cuando se originó la vida, el mismo proceso que pudo haberse desarrollado por muchos caminos diferentes de aquel que en efecto siguió. Esto de nueva cuenta nos permite considerar a la evolución como un proceso no lineal, de trayectoria móvil, históricamente contingente, que se desarrolla a través del espacio de las probabilidades (Lewontin, 2000: 102). La Real Academia de la Lengua Española define contingencia como la posibilidad de que algo suceda o no suceda o una cosa que puede o no suceder. Una parte de la contingencia histórica es causada por el hecho de que aún las condiciones físicas en que la vida se desarrolló cuentan con una historia contingente, sin embargo, muchas de las vicisitudes relativas a la evolución se deben a la posibilidad de la existencia de variadas trayectorias aun en el caso de que las condiciones exteriores sean fijas.

Así, es muy posible que las diferencias entre las especies no se deban a la acción de las fuerzas selectivas que han actuado sobre ellas, lo que implica explicar los caracteres de los organismos sólo desde la óptica de la adaptación, lo cual no es correcto, ya que poblaciones que son sometidas a las mismas condiciones selectivas pueden llegar a puntos finales diferentes de la evolución. Existen vastos ejemplos en la naturaleza de grupos de especies relacionadas que exhiben una enorme variedad de formas del mismo carácter fundamental, sin embargo, parece imposible encontrar historias selectivas que hayan producido cada forma en particular.

Un ejemplo claro de esto es un estudio realizado con langosta australiana (*Moraba scurra*). Se tomó en cuenta un polimorfismo genético de dos diferentes variantes cromosómicas, la *bl*, *BL* localizada en el cromosoma CD y la variante *td*, *TD* ubicada en el cromosoma EF. Se midió la idoneidad de cada variante, o lo que es lo mismo, se miden las probabilidades de supervivencia y reproducción de cada genotipo. En la Figura 3.19 se observa cómo las diferencias de idoneidad de una de las variantes genotípicas tomadas en cuenta esta condicionada de manera importante por el otro genotipo.

Crom. soma EF	Cromosoma CD		
	<i>bl/bl</i>	<i>bl/BL</i>	<i>BL/BL</i>
<i>td/td</i>	0,791	1,000	0,834
<i>td/TD</i>	0,670	1,006	0,901
<i>TD/TD</i>	0,657	0,657	1,067

Figura 3.19.- Valores de idoneidad de nueve genotipos de las variaciones cromosómicas *bl* y *BL* y *td* y *TD* ubicadas en los cromosomas CD y EF, respectivamente de langosta australiana *Moraba scurra* (Lewontin, 2000).

Así, cuando el genotipo más idóneo es el *td/td* del cromosoma EF en el otro cromosoma será *bl/bl*, y lo mismo sucede con la variante *TD/TD* que será más idónea cuando también lo sea *BL/BL*. Por tanto, para conocer lo que ocurrirá en una población en evolución debemos calcular la idoneidad de la población en virtud de cualquier combinación de frecuencias de los dos distintos sistemas cromosómicos y así poder representar ésta idoneidad media como la elevación por encima de un plano en el cual sus dimensiones serán las frecuencias de los tipos cromosómicos *BL* y *TD* (Lewontin, 2000: 98). En la Figura 3.20, aparecen las frecuencias de las variantes *BL* y *TD* en dos ejes, mientras que la idoneidad media de cada composición de la población aparece como la elevación sobre el plano de la página,

la cual fue obtenida uniendo todos los puntos de igual altura, como cuando se traza un mapa topográfico de una cadena de montañas. También se observan dos “picos” de idoneidad (P), primero se encuentra en el ángulo inferior derecho, punto en el que TD y BL alcanzaron el 100% en la población; el segundo se ubica en el borde superior, lugar que no registra cromosomas TD y los cromosomas BL se encuentran aproximadamente en el 55%. En cuanto a los “valles” de idoneidad (V) se localizan en ángulos opuestos. Entonces, la regla dinámica implica que la población se modifica de manera tal que llegue a un “pico”. Pero como hay dos picos no se sabe cual se alcanzará, por lo que el resultado final del proceso evolutivo que se verifique estará en función de la composición genética inicial de la población. Las flechas que se observan en la Figura 3.20 muestran este fenómeno, es decir, el de la evolución prevista a partir de condiciones iniciales diferentes, las cuales en este caso son mininas. Esto es más claro si observamos las trayectorias 2 y 4 ubicadas en la esquina superior derecha, que nos muestran las enormes diferencias en el resultado final. Mientras que la trayectoria 3 exhibe cómo se fue escalando la cadena montañosa de la adaptación hasta alcanzar una meseta o sillada (S) que se encuentra entre dos picos y permanecer totalmente bloqueada en ese punto porque la topografía es llana, ya no hay pico que escalar (Lewontin, 2000: 100). Este ejemplo ilustra de manera adecuada la forma como se alcanzan resultados alternativos de un mismo proceso selectivo que comienza de condiciones genéticas iniciales ligeramente diferentes.

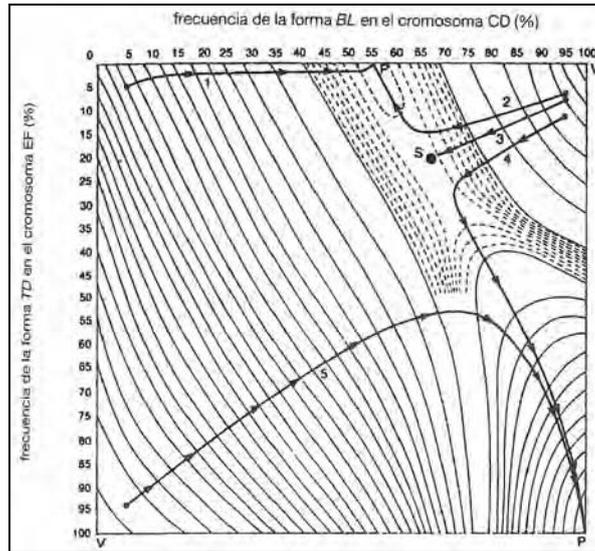


Figura 3.20.- Topografía de idoneidad de los sistemas cromosómicos de la langosta *Moraba scurra*. En eje horizontal se representa la frecuencia de la forma BL del cromosoma CD y en el eje vertical se observa la frecuencia de TD del cromosoma EF. Las líneas topográficas unen las composiciones genéticas de pares de idoneidad media. Las líneas con flechas muestran los trayectos de evolución genética previstos partiendo de puntos diferentes. (P) picos de idoneidad; (V) valles; (S) sillada o meseta (Lewontin, 2000).

Finalmente, todo lo anterior nos permite proponer que las relaciones entabladas entre genes, organismo y ambiente son de tipo recíproco en la que los tres elementos constituyen tanto causas como efectos. Los genes y el ambiente son causas de los organismos que a la vez son causas del ambiente y de esta manera los genes van a ser también causas del ambiente mediato de los organismos. Richard Lewontin explica lo anterior en términos matemáticos de la siguiente manera:

Es posible representar el cuadro clásico de la evolución con las siguientes ecuaciones diferenciales en el tiempo:

$$(1) \frac{dA}{dt} = f(A) \quad \text{y} \quad (2) \frac{dO}{dt} = g(O, A)$$

en donde la ecuación (1) nos dice que las modificaciones en el ambiente con el transcurso del tiempo son función de las variables ambientales, mientras que la

ecuación (2) manifiesta que las modificaciones del organismo son funciones, tanto del ambiente como del estado del organismo en un momento dado.

Sin embargo, como la ecuación (1) es función solamente del ambiente, su resolución aportará una historia completa del ambiente en el tiempo. Por tanto, si hacemos uso de éste resultado en la ecuación (2) obtendremos la historia completa de la evolución del organismo totalmente condicionada por los procesos ambientales autónomos.

Así, la evolución se define por dos ecuaciones diferenciales acopladas,

$$(1) \frac{dA}{dt} = f(O, A)$$

$$(2) \frac{dO}{dt} = g(O, A)$$

El resultado obtenido es que la historia del ambiente y la historia del organismo son función tanto de los ambientes como de los organismos. Lewontin propone que las dos ecuaciones se deben resolver juntas, ya que constituyen una pareja indisoluble que permite describir la coevolución de organismos y ambiente, en la que ambos son causa y efecto.

CAPITULO III

MEMORIA DE PROCEDIMIENTO

ANTECEDENTES

En el capítulo I (el lugar del hombre en la naturaleza) vimos como la vida en grupo (ontogenia social) moldea a los sujetos para dar lugar a individuos productivos que más tarde serán el sostén de su grupo social. Y a su vez, los diferentes tipos de grupos sociales son el resultado de la historia de vida de cada especie. Sin embargo, los resultados no son los mismos en todas las especies, lo cual como ya vimos depende de la conformación del grupo social en que se desarrollen los individuos. En el caso del humano, la historia de vida de la especie y los grupos sociales en los que se desarrolla, permiten que los individuos lleven a cabo a lo largo de toda su ontogenia y en la misma vida cotidiana, diferentes actividades dentro de diferentes grupos y por tanto diversos comportamientos. Pero, ¿cuales son los estratos cerebrales que permiten a los seres humanos tener esta capacidad?. Esta es la pregunta que dirigirá el capítulo presente y específicamente nos enfocaremos en la memoria de habilidades o de procedimiento.

La información vertida en este capítulo proviene de tres obras, principalmente, “Principles of Neurosciences” editado por Eric R. Kandel, James H. Schwartz y Thomas M. Jessell; “Memoria y Aprendizaje. Del cerebro al comportamiento” escrito por Mark A. Gluck, Eduardo Mercado y Catherine E. Myers; “Neuroanatomía. Texto y atlas en color” escrito por A. R. Crossmasn y D. Neary.

El comportamiento de los seres vivos es fuertemente influenciado por el ambiente en que cada uno se desarrolla. En el caso de los humanos, los mecanismos de mayor importancia por medio de los cuales el ambiente influye en el comportamiento son el aprendizaje y la memoria. El primero es el proceso mediante el cual se adquiere

conocimiento acerca del mundo por medio de la interacción con el mismo, mientras que la memoria es el proceso por el que el conocimiento adquirido por medio del aprendizaje es codificado, almacenado y posteriormente recuperado.

Aunque las primeras evidencias sólidas que aportaron un conocimiento acerca de las áreas del cerebro implicadas en los procesos de memoria, datan de los años 40's del siglo pasado con los trabajos de neurocirujano Wilder Penfield, quien intentó mostrar la implicación de los lóbulos temporales en la memoria por medio de la exploración de su usando electrodos sobre cerebros de más de mil pacientes, no fue hasta 1966 cuando Brenda Milner mostró al mundo los resultados obtenidos de un paciente al que se llamó H.M. (para proteger su identidad). Este individuo a la edad de 9 años fue arrollado por una persona en bicicleta lo que le provocó convulsiones intratables bilaterales del lóbulo temporal. Cuando llegó a la edad de 27 años, para solucionar su padecimiento, fue sometido a cirugía para extirparle bilateralmente el lóbulo temporal medial que incluye al hipocampo, la amígdala y otras áreas corticales cercanas como la corteza entorrinal, corteza perirrinal y la corteza parahipocampal (Figura 4.1).

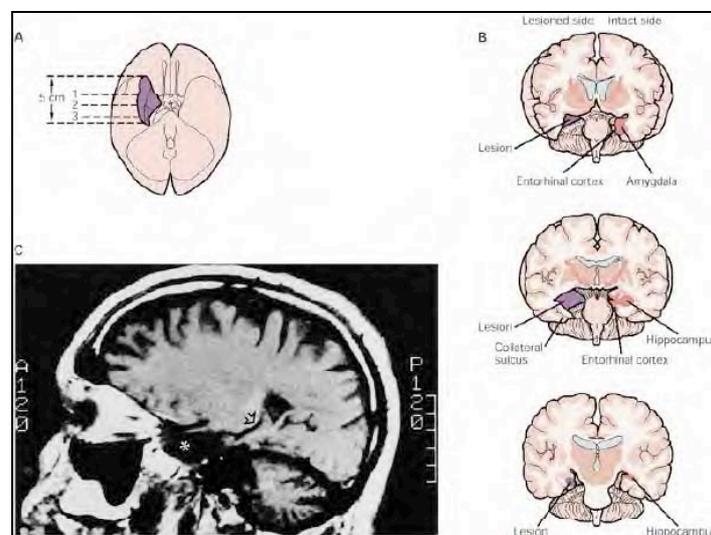


Figura 4.1.-Tanto en las figuras A y B (Milner, 1966 citado por Kandel, 2000) como en la imagen del MRI es posible observar las áreas corticales que fueron removidas del cerebro de H.M. (Corkin et al. 1997 citado por Kandel, 2000).

Aunque la cirugía resultó ser todo un éxito, ya que los ataques que H.M. sufría cesaron, tuvo un precio muy alto ya que desarrolló amnesia anterógrada, la cual no le permitía retener información de personas, lugares u objetos por más de un minuto. Como ejemplo, H.M. era incapaz de reconocer personas que conoció después de la cirugía, aun cuando él se encontrara con ellos una y otra vez.

Sin embargo, aunque Milner pensó que la afectación de los lóbulos temporales producía déficit en todos los tipos de memoria por igual, cuando se le realizaron pruebas de habilidades motoras a H.M. ésta hipótesis cambio. Se le sometió a una prueba que consistía en aprender a dibujar los contornos de una estrella mientras miraba su mano en un espejo, la cual desempeño como cualquier sujeto normal. Al principio, inició cometiendo muchos errores, pero después de varios días de entrenamiento estos cesaron y su actuación fue muy similar a la de individuos normales (Figura 4.2).

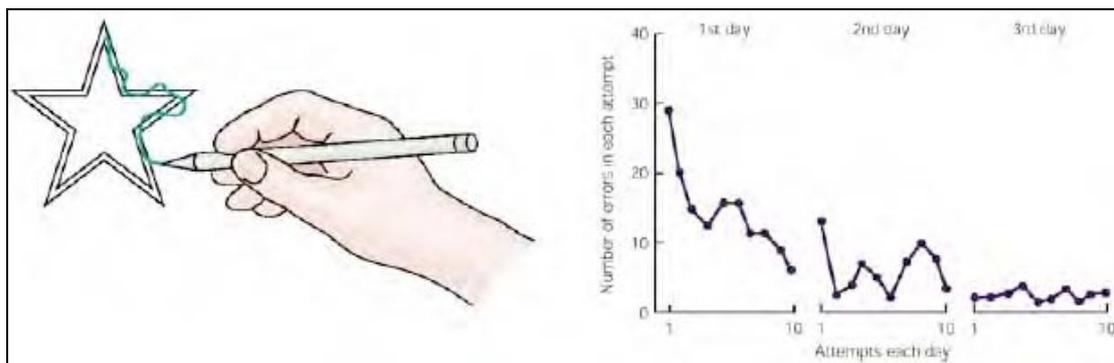


Figura 4.2.- Prueba de aprender a trazar una línea sobre los bordes de una estrella mientras ve su mano por medio de un espejo. Aunque mejoraba cada vez que se le sometía a la prueba, no podía recordar que ya la había realizado con anterioridad. En la gráfica es posible observar como los errores fueron disminuyendo según pasaban los días (Blakemore, 1977 citado por Kandel, 2000).

Las observaciones sobre los individuos que tienen lesionados los lóbulos temporales, mostraron por un lado, que hay diferentes tipos de memorias y por otro que estas

memorias se ubican en diferentes componentes cerebrales, lo que concuerda con la propuesta realizada por la psicología cognitiva en relación a que es posible distinguir entre dos tipos de memoria (Figura 4.3).

Por un lado se encuentra la memoria explícita o declarativa, la cual se refiere al conocimiento de hechos de personas, lugares y cosas, y lo que esos hechos significan. Esta memoria tiene la cualidad de ser recordada deliberadamente, es decir, a voluntad, además es altamente flexible ya que se puede expresar de diferentes maneras y en la mayoría de los casos es fácil de verbalizar o declarar el conocimiento adquirido. También implica la asociación de múltiples pedazos y piezas de información. A su vez bajo este tipo de memoria se agrupan la memoria episódica y semántica.

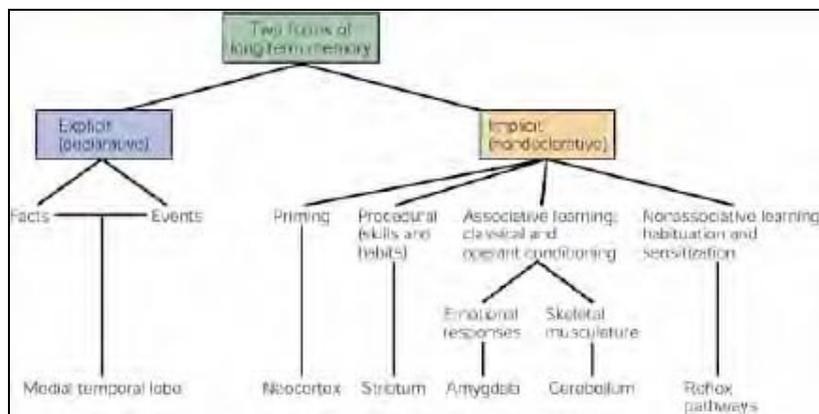


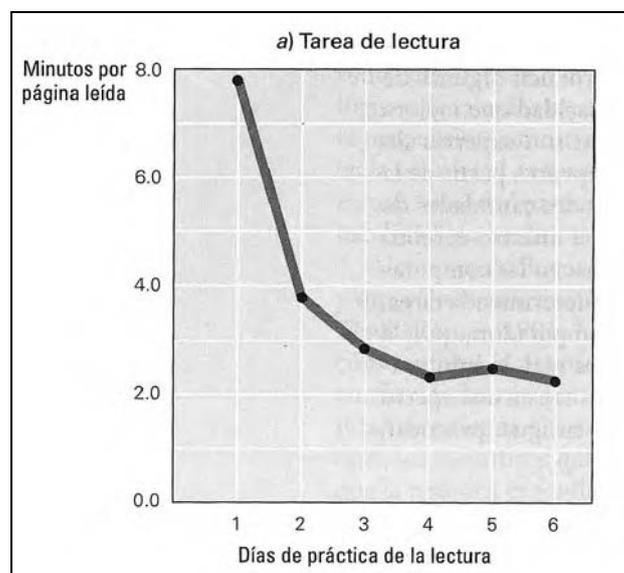
Figura 4.3.- En este diagrama se observan los diferentes tipos de memoria a los que es posible agrupar bajo explícita (declarativa) o implícita (no declarativa) (Kandel, 2000).

A la segunda se le ha llamado memoria implícita o no declarativa y resguarda la información acerca de cómo se lleva a cabo algo. Además, el nombre de este tipo de memoria resalta sus características particulares como que no siempre se tiene acceso consciente a ella y la dificultad para verbalizarla, es decir, es más rígida que la anterior y esta fuertemente relacionada con las condiciones del estímulo original bajo el que ocurrió el aprendizaje. Bajo ésta memoria se encuentran agrupados el

entrenamiento reflexivo motor y las habilidades perceptuales. Bajo la memoria no declarativa se encuentra la memoria de procedimiento o de habilidades, en la que nos enfocaremos, ya que es por medio de ésta que los humanos son capaces de realizar diferentes actividades a lo largo de su ontogenia. Sin embargo, es necesario mencionar que todos los tipos de memoria funcionan en conjunto y no se encuentran aisladas unas de otras.

MEMORIA DE HABILIDADES

Así, una habilidad es una destreza que se puede mejorar a lo largo del tiempo por medio de la práctica, pero como lo demostró A. Newell y P. S. Rosenbaum en 1981 (Gluck et al., 2009), una práctica prolongada reduce la cantidad de tiempo necesario para realizar una habilidad a una tasa decreciente. En la gráfica 4.1 se observa como los participantes en una prueba de práctica de lectura, disminuyeron la cantidad de tiempo que tardaban en leer cada página.



Gráfica 4.1.- En esta gráfica se observa que a medida que avanzaba el entrenamiento en una tarea de la lectura, las mejoras de tiempo obtenidas eran cada vez más pequeñas (adaptado de Singley y Anderson, 1989 por Gluck et al., 2009).

En un principio, el tiempo requerido para leer una página decreció considerablemente, sin embargo, después de ésta mejora inicial, los decrementos en el tiempo de lectura eran gradualmente más reducidos. Este fenómeno se le llamó “ley de potencia del aprendizaje”.

Mucho tiempo atrás en 1927, Edward Thorndike demostró que hay un elemento más que trabaja junto con el aprendizaje, se trata de la retroalimentación. Lo anterior fue descubierto pidiendo en varias ocasiones a individuos con los ojos vendados que dibujaran una línea de tres pulgadas exactas (7.62 cm), a la mitad de los participantes se les informaba cuando su línea estaba en un octavo de pulgada (2.54 cm) que se estaban acercando a la longitud requerida y en cuanto a la mitad restante de los participantes no recibían ningún tipo de retroalimentación. Así, a lo largo del experimento los participantes dibujaron el mismo número de líneas y sólo los individuos que recibieron retroalimentación mejoraron su precisión según se avanzaba la investigación (Gluck et al., 2009).

Las memorias de habilidades se han dividido en dos tipos: habilidades perceptuales-motoras y habilidades cognitivas (Gabrieli, 1998). Y hablaremos de cada una de ellas a continuación.

HABILIDADES PERCEPTUAL-MOTORAS

Las habilidades perceptual-motoras están compuestas de patrones aprendidos de movimientos que son guiados por las entradas sensoriales. La vida cotidiana esta llena de comportamientos que sirven de ejemplo: abrir y cerrar puertas, conducir automóvil, beber agua de un vaso, bailar, etc., y también hay otras que no forman parte de las actividades comunes, pero que son buen ejemplo como los atletas en el momento de competir.

La psicología ha clasificado a las habilidades perceptual-motoras en:

- Habilidades cerradas.- son aquellas habilidades en las que los movimientos que se ejecutan ya se encuentran predefinidos, como en el caso de los bailarines de ballet o clavadistas.
- Habilidades abiertas.- son aquellas en las que es necesario que los participantes respondan basándose en sus propias predicciones a las demandas cambiantes del ambiente. Como ejemplo, los individuos que participan en deportes de conjunto como futbol soccer o baseball.

Sin embargo, es necesario tener en cuenta que la mayoría de las habilidades motoras se conforman de aspectos tanto de habilidades abiertas como cerradas, por lo que es de más utilidad pensar que cualquier habilidad se encuentra en un continuo que va de lo abierto a lo cerrado (Magill, 1993 citado por Gluck et al., 2009).

HABILIDADES COGNITIVAS

En esta clase de habilidades, al igual que en las perceptual-motoras, es posible observar un mejoramiento en su realización con la práctica, pero la diferencia entre las dos reside en que en éstas se requiere hacer uso del cerebro para resolver problemas o aplicar estrategias, mientras que la primera se limita a mover el cuerpo según sea lo que se percibe. Uno de los experimentos que permite entender de manera más clara la finalidad de las habilidades cognitivas es el acertijo de la Torre de Hanoi (Figura 4.4).

El objetivo es mover discos de diferente tamaño de una estaca a otra, uno por uno, pero hay una regla, no se permite poner un disco más grande sobre un más pequeño. Con la práctica los individuos mejoran en la solución del acertijo, pero mejoran no por lograr pasar los círculos de estaca en estaca (habilidad perceptual- motora), sino

por aprender nuevas estrategias que les permitan mover los discos de la forma permitida y que terminen en la posición deseada (Anderson, 1982). Es gracias a estas habilidades cognitivas que las personas pueden jugar cartas, administrar su dinero y su tiempo, etc.

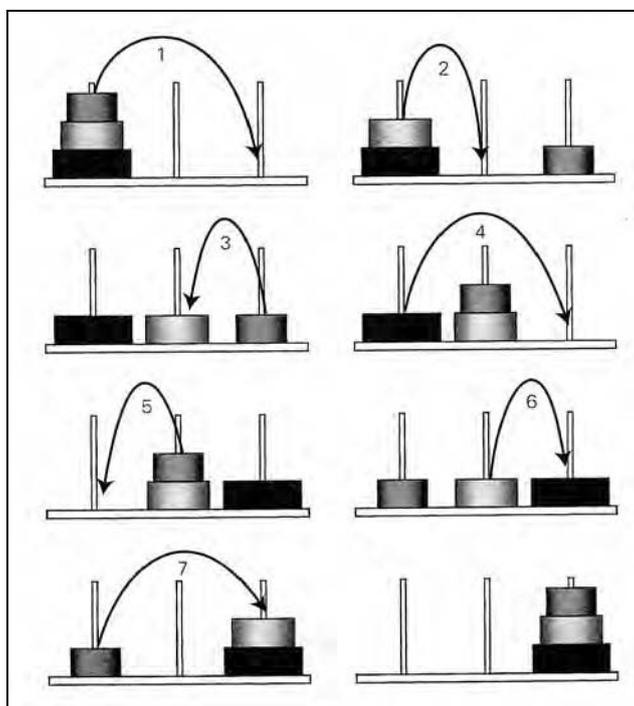


Figura 4.- Torre de Hanoi. El acertijo se resuelve pasando los discos de la primera estaca a la última, la única regla es que nunca puede estar un disco grande sobre uno más pequeño, aquí se observa la solución (Gluck et al., 2009).

El objetivo es mover discos de diferente tamaño de una estaca a otra, uno por uno, pero hay una regla, no se permite poner un disco más grande sobre un más pequeño. Con la práctica los individuos mejoran en la solución del acertijo, pero mejoran no por lograr pasar los círculos de estaca en estaca (habilidad perceptual- motora), sino por aprender nuevas estrategias que les permitan mover los discos de la forma permitida y que terminen en la posición deseada (Anderson, 1982 citado Gluck et al.,

200). Es gracias a estas habilidades cognitivas que las personas pueden jugar cartas, administrar su dinero y su tiempo, etc.

En la actualidad se sabe que estas habilidades no están limitadas sólo al humano, ya que como vimos en el capítulo I, existen muchos ejemplos de primates que hacen uso de herramientas para romper nueces, como los chimpancés de bosque Tai. En este comportamiento están implicadas las habilidades motoras y cognitivas, ya que la práctica permite mejorar los patrones de movimiento necesarios para usar la herramienta y el reconocimiento de que una herramienta (o estrategia) en particular es posible usarla para resolver diversos problemas (Gluck et al. 2009).

MODELO DE FITTS

Cuando una habilidad es muy practicada, es con la finalidad de que su desempeño se vuelva más controlado y natural. Así, a las secuencias de movimientos que se realizan de manera automática (con un mínimo de atención), debido al mejoramiento de la misma dado por la práctica, se le conoce como programa motor y estos son producto del aprendizaje. Sin embargo, las habilidades cognitivas también se convierten en programas motores, por ejemplo, en la prueba de la Torre de Hanoi cuando una persona ha resuelto en muchas ocasiones el acertijo, aprende las secuencias particulares de movimientos que llevan a su solución. Con el tiempo, la práctica les brinda a los individuos la capacidad de llevar a cabo con rapidez esas secuencias motoras sin pensar donde va cada disco. Así, la habilidad cognitiva se ha transformado en un programa motor.

En 1964, P. Fitts, propuso un modelo para explicar cómo se adquieren las habilidades. En la primer etapa o etapa cognitiva, los individuos deben codificar la habilidad, adquiriendo información por medio del aprendizaje observación, instrucción, ensayo

o error o la combinación de alguno de estos métodos. En cualquier situación de la vida cotidiana se aprecia esta etapa, ya que cuando se realiza una habilidad por primera vez, existe una serie de pasos o reglas a seguir que rigen a la misma (cuando se conduce por primera vez, los pilotos principiantes deben codificar las reglas que permitan que el carro avance) y las primeras veces que se lleva a cabo es necesario el recuerdo activo de las mismas para que suceda. Probablemente en esta etapa se haga uso de la memoria de hechos o reglas que puedan expresarse en palabras.

En la segunda etapa o etapa asociativa, los individuos comienzan a hacer uso de acciones estereotipadas cuando llevan a cabo la habilidad y dependen menos del recuerdo activo de las memorias de reglas. En el ejemplo del conductor aprendiz, después de unas cuantas sesiones ya conducirá un automóvil sin pensar en las reglas que aprendió en la fase anterior. En esta etapa el cerebro codificó las reglas y las recuerda como dirigidas. Lo que comenzó como un proceso de entender y seguir reglas que pueden expresarse en palabras se convirtió en un proceso de recordar acciones previamente realizadas.

En la etapa final o autónoma, para dominar la realización de una habilidad y alcanzar altos niveles de desempeño, los patrones de movimiento deben volverse rápidos y fluidos. En esta etapa una habilidad o sus componentes se han convertido en programas motores.

SUSTRATOS CEREBRALES IMPLICADOS EN LA MEMORIA DE HABILIDADES

Aunque para el aprendizaje y desempeño de habilidades son necesarios procedimientos sensoriales y control motor, por medio de la intervención de la médula espinal, hay tres regiones cerebrales implicadas en la memoria de habilidades:

la corteza cerebral, tálamo, estriado y la sustancia negra, los cuales describiremos a continuación.

Antes de pasar a las regiones del cerebro involucradas en la memoria de habilidades, es necesario dar un bosquejo general de la organización cerebral.

El cerebro es una parte de suma importancia del sistema nervioso, está constituido por tejidos especializados en distribuir y procesar información. A su vez, incluye células conocidas como neuronas encargadas de recoger la información entrante de los sistemas sensoriales (vista, tacto, olfato, gusto y oído) y del resto del cuerpo (información de condiciones como hambre y somnolencia), procesar la información obtenida y emitir una respuesta por medio de la coordinación de las respuestas del cuerpo (movimiento muscular y la actividad de los órganos internos). Se estima que el sistema nervioso cuenta con alrededor de cien mil millones de ellas (Gluck et al., 2009). Las neuronas son células independientes cubiertas por una membrana celular (Figura 4.5). La información entre neuronas se transmite a través de regiones especializadas o sinapsis, las que se encuentran en íntima relación con las membranas de las neuronas adyacentes. Aunque existen diferentes tipos de neuronas, todas se componen de un cuerpo celular del que surgen diferente número de prolongaciones que se ramifica. La función de algunas de estas prolongaciones es receptora y se llaman dendritas. Cuentan con especializaciones sinápticas por las que recibe información de otras neuronas con las que hace contacto. A la prolongación que nace del mismo cuerpo celular, pero a diferencia de las anteriores abandona su cuerpo, se le conoce como axón o fibra nerviosa y se encarga de transportar información fuera del cuerpo celular. Su longitud es muy variable y se dividen en muchos ramos o colaterales y gracias a ellos la información es transmitida a varios destinos simultáneamente. Es en los extremos de los axones en donde se encuentran los

llamados botones terminales encargados de transferir la información a las dendritas de otras neuronas (Crossman y Neary, 2007).

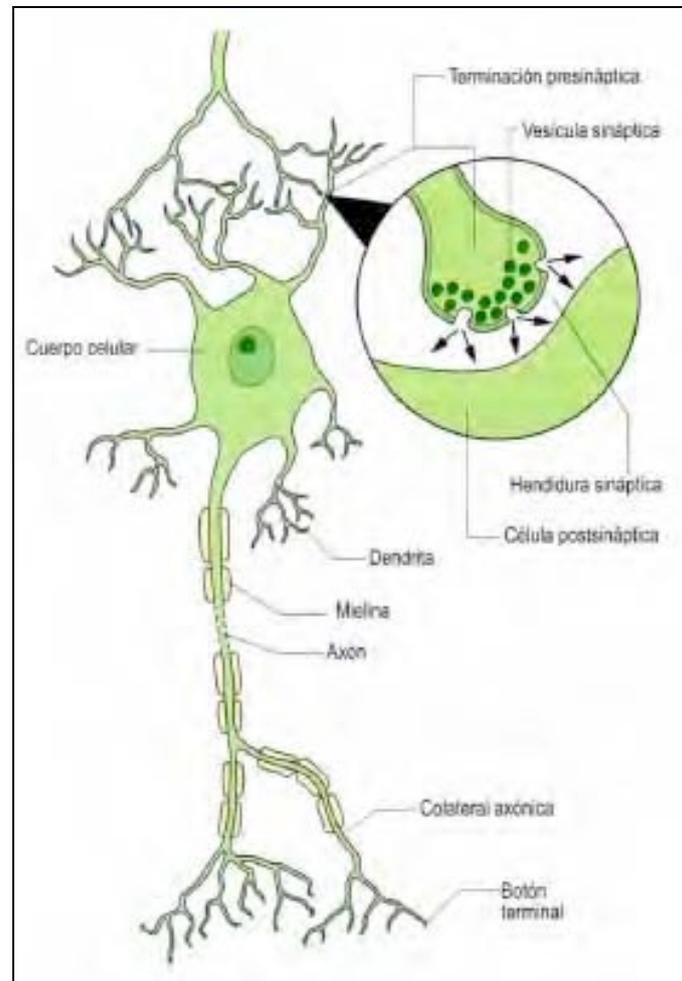


Figura 4.5.- Componentes anatómicos de las neuronas (Crossman y Neary, 2007).

El sistema nervioso en los vertebrados se puede dividir en:

- Sistema nervioso central (SNC).- se compone del cerebro y la médula espinal, es en este sistema donde mayormente se llevan a cabo las acciones de aprendizaje y memoria.
- Sistema nervioso periférico.- esta conformado por fibras nerviosas que se encargan de llevar información de los receptores sensoriales (por ejemplo los

receptores visuales en los ojos) al SNC para después llevar las instrucciones del SNC de regreso a los músculos y órganos.

La gran mayoría de las conexiones del SNP al SNC pasan por la médula, pero solo algunas — como las de las fibras de los ojos y las fibras musculares que controlan el movimiento ocular — van directamente al cerebro sin pasar en ningún momento por la médula espinal (Gluck et al. 2009).

VÍAS MOTORAS PRINCIPALES

Los músculos esqueléticos está inervados directamente por cuerpos celulares ubicados en la sustancia gris de la médula espinal y el tronco del encéfalo, se conocen como neuronas motoras inferiores y son la vía común final por la que el sistema nervioso controla el movimiento. En contraposición, están las neuronas que constituyen los tractos descendentes y se encargan de controlar la actividad de las neuronas motoras inferiores y son llamadas neuronas motoras superiores. Entre los tractos descendentes más importantes se encuentran el tracto corticoespinal y el tracto corticobulbar (Figura 4.6). Las fibras que conforman estos tractos surgen parcialmente de las neuronas que se ubican en el área motora de la corteza cerebral (Figura 4.6), región donde el cuerpo está representado somatotópicamente. Los axones pasan por la cápsula interna y el interior del tronco del encéfalo y es en éste lugar donde se decusan hacia el lado contrario, es decir, los movimientos de un lado del cuerpo están controlados por la corteza cerebral opuesta (Figura 4.6).

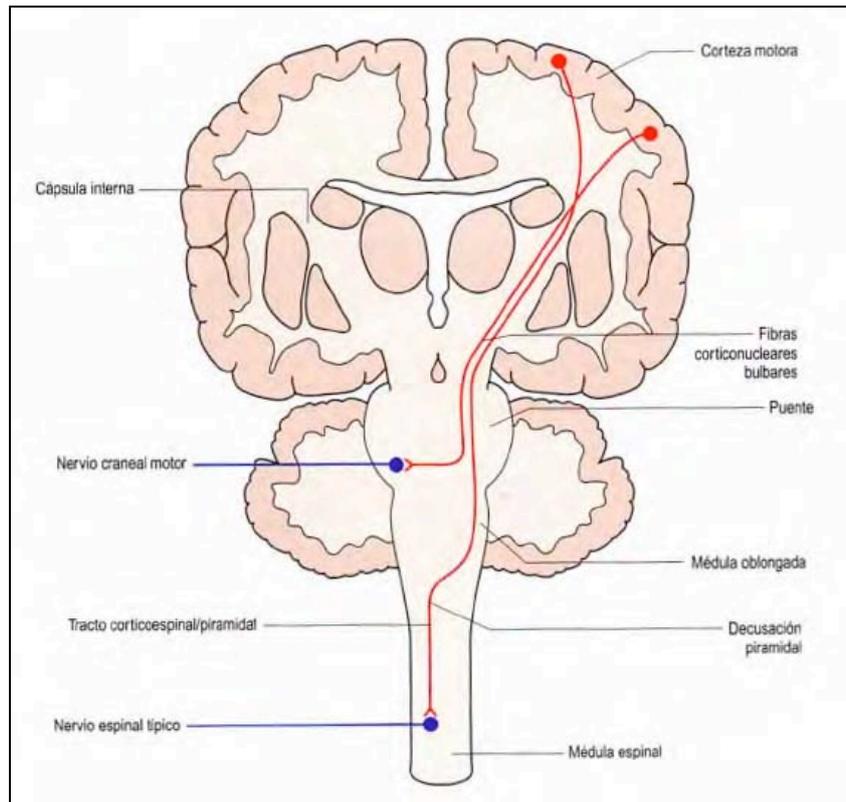


Figura 4.6.- Vías motoras principales (Crossman y Neary, 2007).

Así, las fibras corticonucleares bulbares controlan la actividad de las neuronas motoras que se encuentran en los núcleos de los nervios craneales e inervan los músculos esqueléticos de la cabeza y cuello por medio de los nervios craneales. Mientras que las fibras corticoespinales se encargan de controlar la actividad de las neuronas motoras localizadas en la médula espinal y que inerva los músculos del tronco y los miembros. Las fibras corticoespinales se decusan en la cara ventral de la médula oblonga y se conoce como decusación piramidal y es por esto que el tracto corticoespinal es también llamado tracto piramidal (Figura 4.6).

La labor de estos dos tractos es controlar los movimientos voluntarios especializados y es por esto que gran parte de la corteza y sus vías descendentes están dedicadas a las partes del cuerpo capaces de movimientos precisos y delicados, como ejemplo están los músculos del habla y la expresión facial (Figura 4.11).

Junto con los tractos corticonuclear y corticoespinal, también están implicados en el control del movimiento, la postura y tono muscular otras estructuras encefálicas conocidas como vías extrapiramidales. Entre los núcleos que la conforman se encuentran los núcleos vestibulares y reticulares (formación reticular) ubicados en el tronco del encéfalo y los núcleos basales. La formación reticular actúa sobre las neuronas motoras espinales a través de conexiones descendentes que están en los tractos vestíbuloespinales y reticuloespinales y su acción principal es sobre el control de la postura corporal y el tono muscular. En cuanto a los núcleos basales, estos influyen sobre las neuronas motoras inferiores del tronco del encéfalo y la médula espinal contralateralmente por medio de vías indirectas (Figura 4.7), como proyecciones vía tálamo a las áreas motoras de la corteza cerebral y las proyecciones hacia la formación reticular.

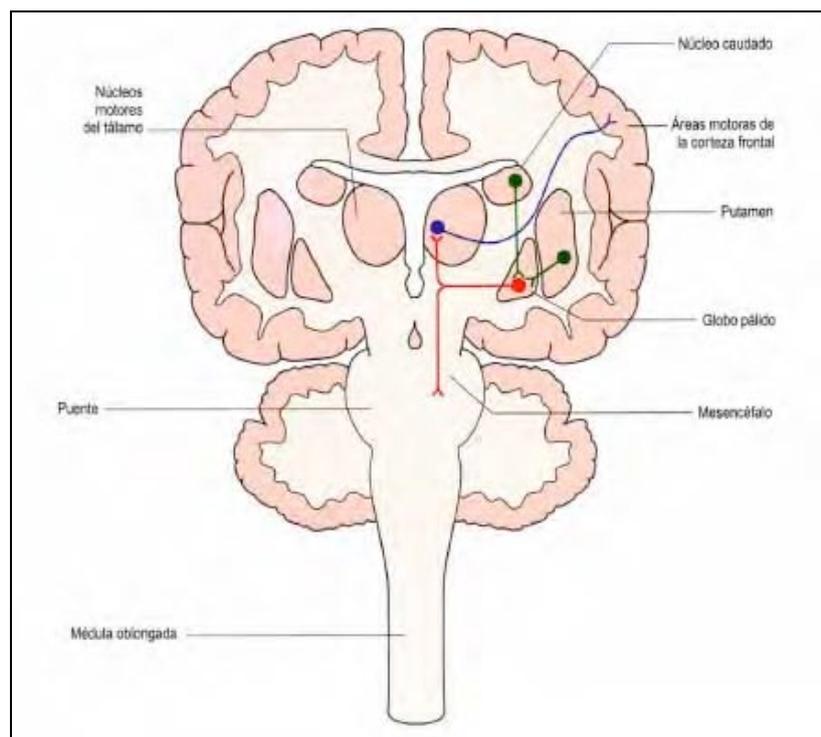


Figura 4.7.- En esta figura se esquematiza las conexiones de los núcleos basales (Crossman y Neary, 2007).

La importancia de los núcleos basales reside en la facilitación de un comportamiento motor apropiado y la inhibición de movimientos no deseados.

Ahora, es posible comenzar a describir las regiones del cerebro implicadas en la memoria de habilidades más detalladamente.

CORTEZA CEREBRAL

Con seguridad, la parte más grande del cerebro humano es la corteza cerebral. Es una capa de sustancia gris, la cual es rica en cuerpos neuronales, y se encuentra cubriendo a otras regiones cerebrales conocidas como estructuras subcorticales. La corteza está muy replegada lo que da lugar a un complejo patrón de relieves, también conocidos como giros o circunvoluciones y depresiones o surcos (Figura 4.9).

La mayor porción de la corteza cerebral, histológicamente hablando, se compone de 6 capas (Figura 4.8):

- Capa I.- es la capa más superficial y contiene algunos cuerpos neuronales y muchas prolongaciones dendríticas y axonales, ambas se encuentran en interacción sináptica.
- Capa II.- se compone de neuronas pequeñas encargadas de establecer conexiones intracorticales.
- Capa III.- contiene neuronas de tamaño medio y son el origen de fibras de asociación y comisurales.
- Capa IV.- en esta capa se encuentran fibras aferentes procedentes de núcleos talámicos específicos.
- Capa V.- de aquí surgen fibras de proyección dirigidas a dianas extracorticales como núcleos basales, tálamo, tronco del encéfalo y médula espinal. En especial, en la capa que corresponde a la corteza motora primaria del lóbulo

frontal se encuentran células gigantes de Betz, que proyectan fibras hacia el tracto piramidal.

- Capa VI.- esta compuesta también de neuronas de asociación y proyección.

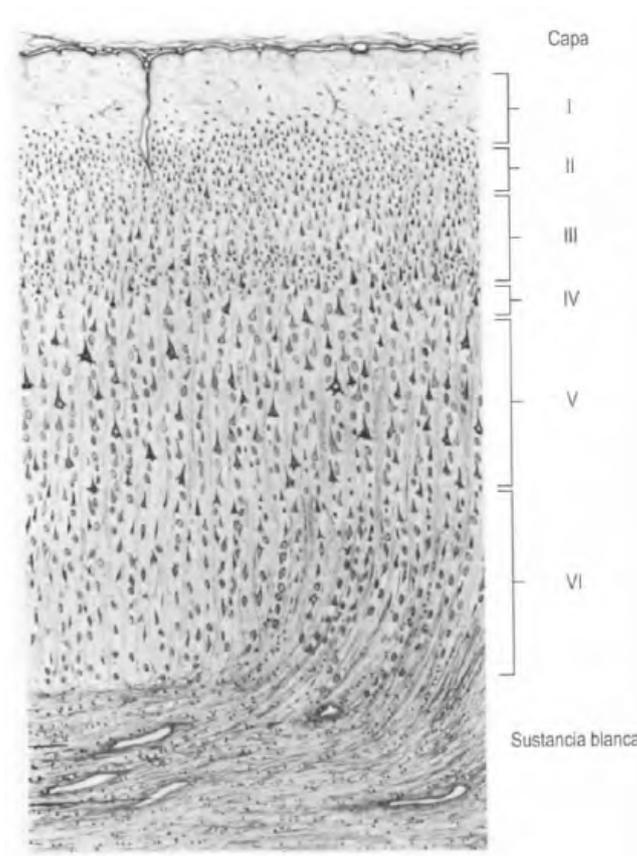


Figura 4.8.- Estructura histológica de la corteza cerebral (Crossman y Neary, 2007).

El cerebro de todos los vertebrados, incluyendo a *Homo sapiens*, presenta dos hemisferios, uno a cada lado. A su vez, en cada hemisferio la corteza se divide en:

- Lóbulo frontal.- ubicado al frente de la cabeza
- Lóbulo parietal, ubicado en la parte superior de la cabeza
- Lóbulo temporal, se encuentra a un costado y
- Lóbulo occipital, en la parte posterior de la misma cabeza

La corteza cerebral está encargada de llevar a cabo una amplia variedad de procesos perceptuales y cognitivos (Figura 4.10).

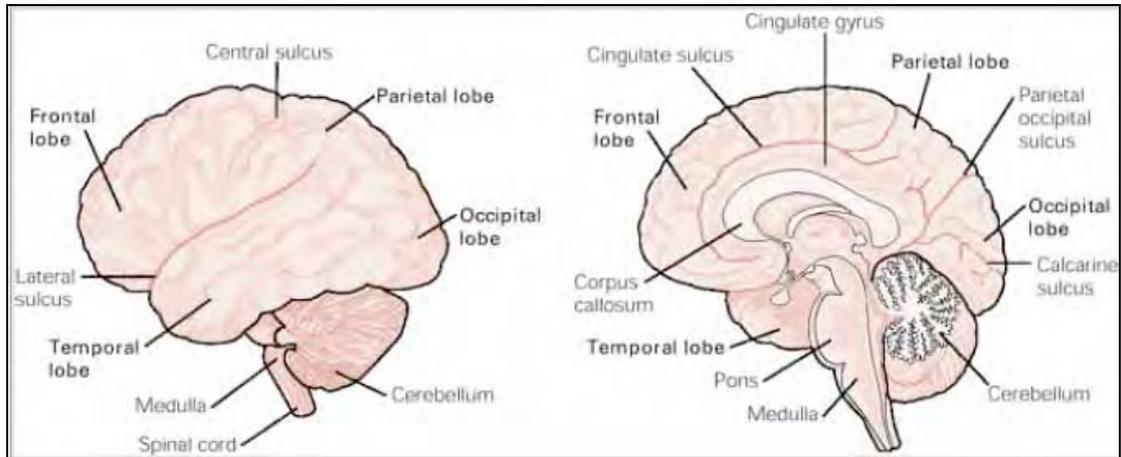


Figura 4.9.- En esta ilustración se observan giros, surcos y la posición de los lóbulos en los que se divide la corteza cerebral (Kandel, 2000).

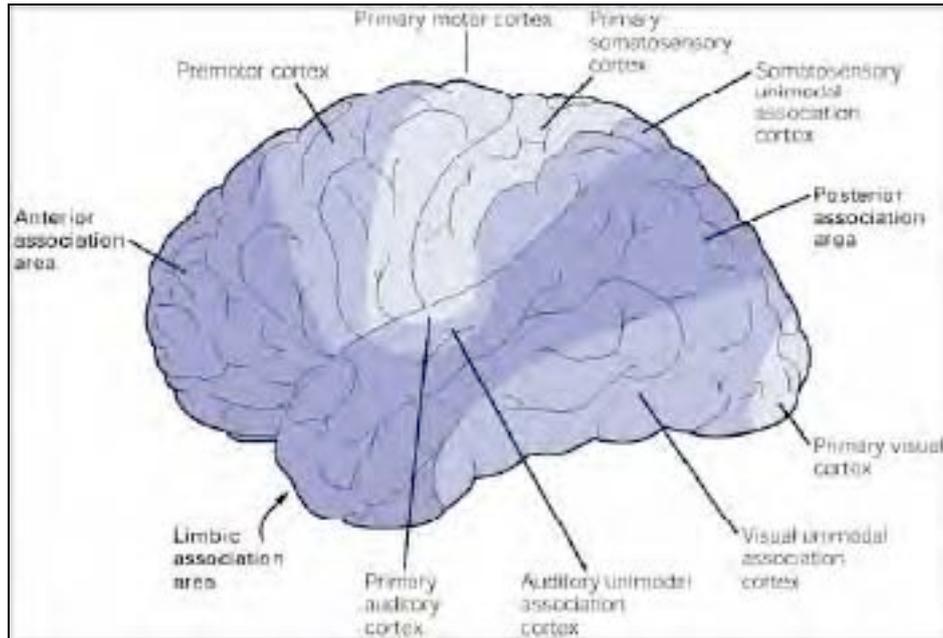


Figura 4.10.- Regiones que conforman la corteza sensorial primaria y las áreas de asociación (Kandel, 2000).

En la memoria de habilidades, se encuentra implicado el lóbulo frontal, el cual se ubica anterior al surco central (Figura 4.9) y contiene a las siguientes áreas:

- Área motora primaria.- corriendo paralelo al surco central se encuentra la corteza motora primaria (Figura 4.10). En su interior se encuentra representada la mitad contralateral del cuerpo de manera somatotópicamente precisa, y se le conoce como homúnculo motor. Como se observa en la figura 4.11, el área de la corteza motora que se encuentra destinada a una determinada parte del cuerpo es proporcional, no a su tamaño, sino al grado de precisión con que puede ejecutar los movimientos.

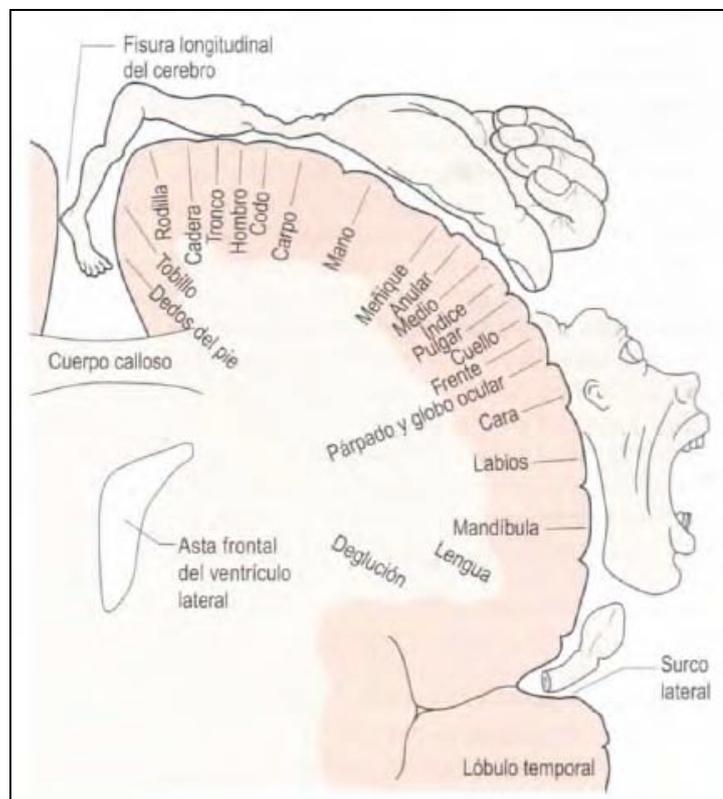


Figura 4.11.- Homúnculo motor en el que se observa la organización somatotópica de la corteza motora primaria (Crossman y Neary, 2007).

Cuando es estimulada se producen contracciones de grupos aislados en el lado opuesto del cuerpo. La función de la corteza motora primaria es el control de

movimientos voluntarios y especializados, también llamados movimientos fraccionados. El 30% de las fibras corticoespinales (tracto piramidal) y corticonucleares bulbares provienen de neuronas ubicadas en la corteza motora primaria. Las principales fibras aferentes que tienen como destino a la corteza motora primaria, provienen del núcleo ventral del tálamo y a su vez, este recibe información proveniente del núcleo dentado del cerebelo y del globo pálido de los núcleos basales.

- Corteza premotora.- se ubica anterior a la corteza motora primaria motora (Figura 4.10) e incluye la cara lateral del hemisferio y las porciones posteriores de las circonvoluciones frontales superior, media e inferior. Su estimulación produce movimientos menos focalizados que los de la corteza motora primaria. Su actuación es a través de la corteza motora primaria a la que se conecta por medio de fibras de asociación cortas y en parte, por fibras corticoespinales y corticonucleares bulbares. Se piensa que participa en la programación y preparación del movimiento y en el control de la postura. Se estima que alrededor del 30% de estas últimas tienen su origen en la corteza premotora. La información subcortical que llega a esta área proviene del núcleo ventral anterior del tálamo, mientras que éste recibe fibras desde el globo pálido y la sustancia negra.
- Corteza motora suplementaria.- ubicada en la cara medial del hemisferio, se encuentra la corteza motora suplementaria y forma parte de la corteza premotora (Figura 4.12). Participa en movimientos posturales que implican la musculatura axial y proximal de los miembros. Al igual que la corteza premotora, la información subcortical procede del núcleo ventral anterior del tálamo, el cual recibe fibras del globo pálido y la sustancia negra.

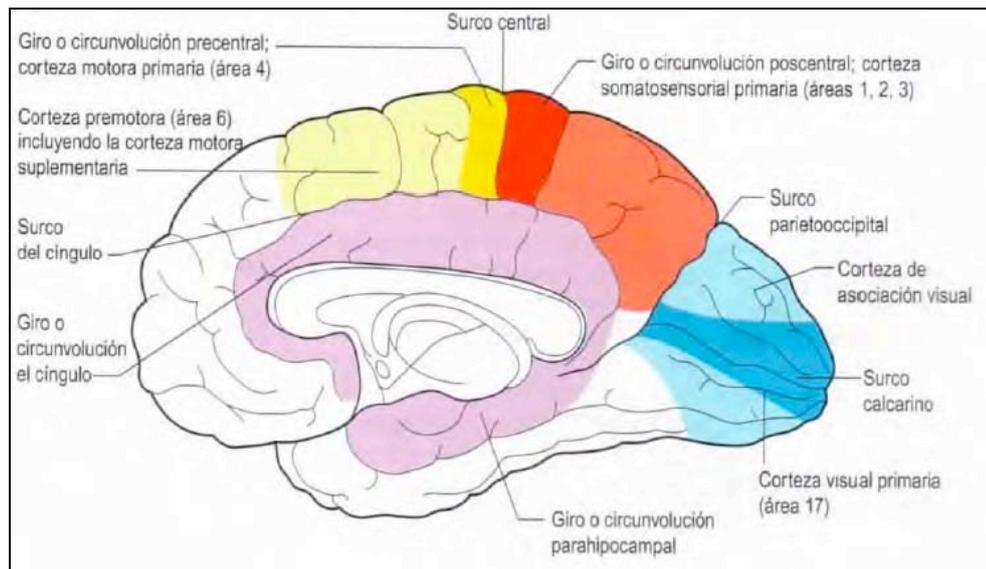


Figura 4.12.- Corteza suplementaria, región incluida en la corteza premotora (Crossman y Neary, 2007).

Por detrás y debajo de la corteza cerebral se encuentra el cerebelo (Figura 4.9) y es de suma importancia en la realización de movimiento coordinado y por esto su importante papel en el aprendizaje que implica actividad física.

Como se mencionó, la corteza cerebral envuelve otras estructuras cerebrales llamadas subcorticales, pero las más importantes para el aprendizaje y la memoria son el tálamo parte componente del diencefalo, ubicado cerca del centro del cerebro, el cual envía entradas sensoriales a las áreas de la corteza motora primaria ubicadas en la corteza cerebral (Kandel, 2000), provenientes del SNP y la retransmite al cerebro nuevamente. Muy cerca de éste se encuentran los ganglios basales, que se encargan de planear y producir movimientos hábiles. El hipocampo ubicado dentro de los lóbulos temporales es necesario para el funcionamiento de la memoria explícita. La amígdala que está en la punta del hipocampo tiene el papel de añadir contenido emocional a los recuerdos (Gluck et al., 2009). Por ser las estructuras de mayor importancia en la memoria de habilidades, sólo hablaremos del tálamo y el estriado.

TÁLAMO

El tálamo se encuentra en el diencéfalo y este está compuesto de dorsal a ventral: epitálamo, tálamo, subtálamo y hipotálamo. El tálamo a su vez se compone de varios núcleos, unos se encargan de transmitir información sensitiva hacia las cortezas cerebrales sensitivas; otros mantienen conexiones con las áreas de asociación y límbicas de la corteza cerebral; los que son de interés para esta exposición son los núcleos que reciben información desde el cerebelo y los núcleos basales y se conectan con las regiones motoras del lóbulo frontal.

En el interior del tálamo es posible observar la lámina medular medial, se trata de una capa delgada de fibras nerviosas que están formadas por algunas fibras aferentes y eferentes de los núcleos del tálamo (Figura 4.13A).

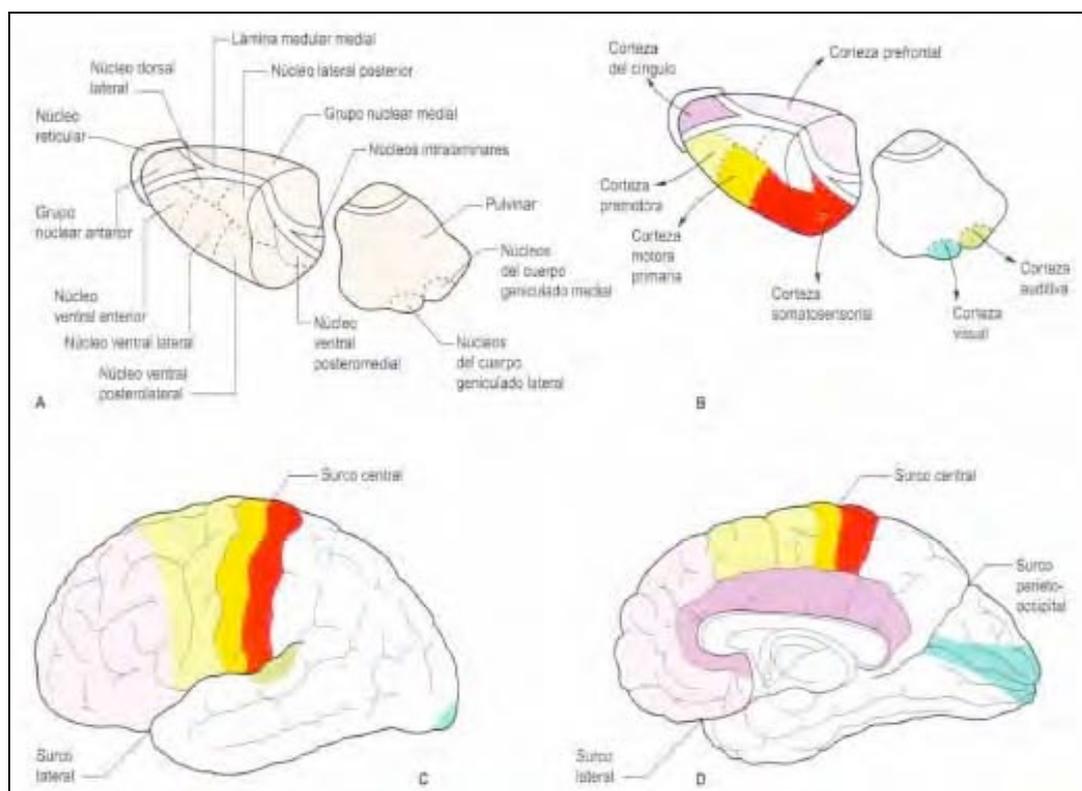


Figura 4.13.- (A) principales núcleos del tálamo; (B) conexiones eferentes del tálamo. Los colores representan las interrelaciones entre los núcleos del tálamo y las regiones cerebrales en las caras (C) lateral y (D) medial del hemisferio cerebral (Crossman y Neary, 2007).

Esta lámina vista desde arriba, tiene forma de Y, permite dividir la parte principal del tálamo en tres núcleos: anterior, medial y lateral. Cada uno de estos núcleos celulares se subdivide en otros núcleos con denominación específica. Al interior de la lámina medular medial se encuentran varios grupos celulares llamados en su conjunto núcleos intralaminares (Figura 4.13A). Comprenden los núcleos centromediano y parafascicular. Reciben fibras aferentes ascendentes que provienen de la formación reticular del tronco del encéfalo, del tracto espinotalámico y del lemnisco trigeminal. A su vez, se proyectan hacia grandes regiones de la corteza cerebral y hacia el núcleo caudado y putamen de los núcleos basales (estriado).

Todos los núcleos del tálamo (excepto el núcleo reticular), se proyectan hacia la corteza cerebral homolateral y por tanto, la corteza recibe información desde el tálamo. Muchas de las proyecciones entre los núcleos talámicos individuales y zonas corticales con funciones sensoriales o motoras bien definidas son sumamente precisas. A estos núcleos talámicos se les conoce como núcleos específicos y se encuentran dentro de la parte ventral (fila) del grupo nuclear lateral. Los núcleos relacionados con las acciones motoras son el núcleo ventral anterior (VA) y el núcleo ventral lateral (VL).

El VA se encuentra en la parte rostral de la masa nuclear lateral y se divide en la porción principal (VApc) y la porción magnocelular (VAmc), la cual es más pequeña que la primera. Las principales fibras aferentes que llegan a esta región se originan y traen información del globo pálido medial y de la porción reticular de la sustancia negra. Las fibras del globo pálido terminan en el VApc y las de la sustancia negra en el VAmc. El VA mantiene conexiones recíprocas con las cortezas premotora y motora suplementaria. Esta es una parte importante del mecanismo por el que los núcleos basales influyen sobre el movimiento normal (Figura 4.13).

El VL está inmediatamente caudal al VA en la fila ventral del complejo nuclear lateral. Se compone de tres partes: porción oral (VLo), porción medial (VLM) y porción caudal (VLC). Las fibras aferentes subcorticales para el VL, nacen principalmente, del globo pálido y la sustancia negra homolaterales, así como del núcleo dentado contralateral del cerebelo. Las fibras aferentes del globo pálido y de la sustancia negra terminan en el VLo y el VLM, respectivamente, mientras que las provenientes del cerebelo en el VLC. El VL, tiene conexiones recíprocas con la corteza primaria (Figura 4.13).

GANGLIOS BASALES

ESTRIADO

Bajo la corteza cerebral se localizan los ganglios basales, los cuales están compuestos del núcleo caudado, el putamen y el globo pálido. Sin embargo, a los dos primeros se les suele considerar una sola unidad a la que se le ha llamado estriado (Figura 4.14 y 4.15).

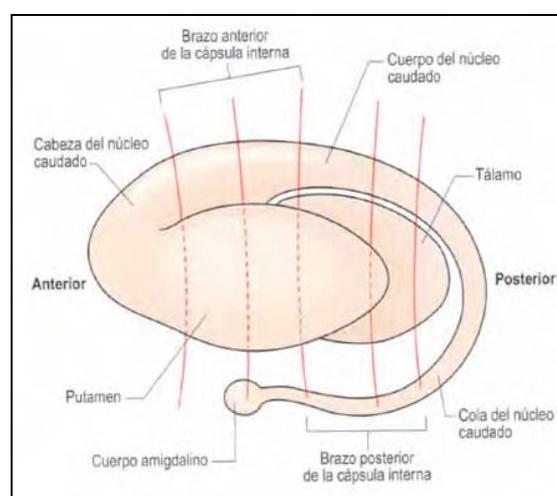


Figura 4.14.- Vista lateral del núcleo caudado, putamen, amígdala y tálamo (Crossman y Neary, 2007).

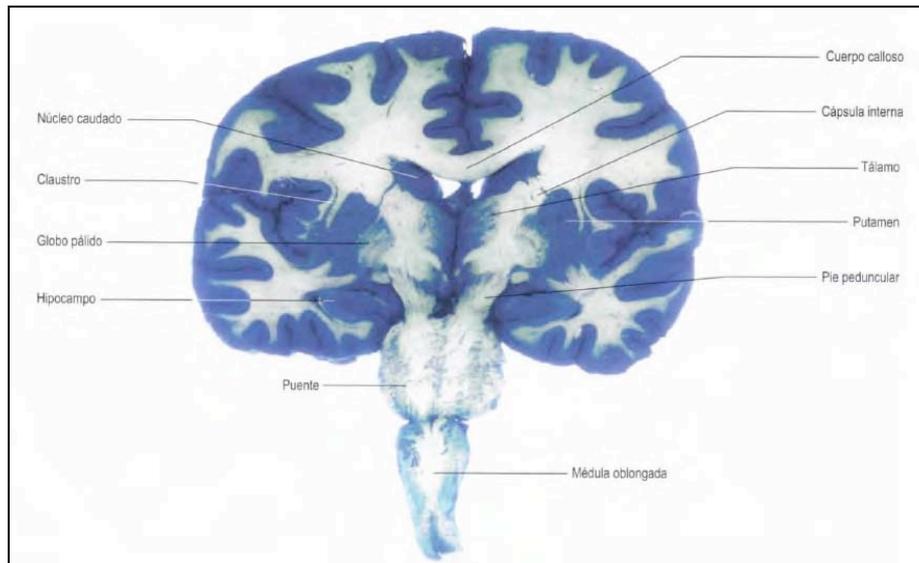


Figura 4.15.- Corte coronal de cerebro humano que exhibe las relaciones entre los componentes del estriado (Crossman y Neary, 2007).

El putamen se encuentra lateral a la capsula interna y al globo pálido. Está separado de éste último por una lámina delgada de fibras nerviosas, llamada lámina medular lateral. En el interior de la sustancia blanca lateral al putamen está intercalado el claustro, una lámina delgada de sustancia gris. El claustro separa la sustancia blanca o la cápsula interna y la cápsula extrema.

En cuanto al núcleo caudado se compone de una cabeza grande y una cola delgada y curva. La cabeza está casi completamente separada del putamen por la capsula interna. Pero su extremo dorsal se continúa con el putamen a través y por debajo del brazo anterior de la cápsula interna. Es a este nivel, en la porción más ventral del estriado que se encuentra el núcleo acucumbens, región que tiene conexiones con el sistema límbico.

CONEXIONES DEL ESTRIADO

Las fibras aferentes para el estriado provienen de tres regiones principalmente: la corteza cerebral, el tálamo y la sustancia negra.

Las fibras corticoestriadas se originan, en su mayoría, pero no exclusivamente, en extensas regiones de la corteza homolateral. Estas fibras proceden principalmente de los lóbulos frontales y el parietal. Las regiones motoras del lóbulo frontal se proyectan, principalmente, al putamen. Mientras que las regiones más anteriores del lóbulo frontal se proyectan principalmente al núcleo caudado. Es por esta razón, que se considera al putamen la parte motora del estriado, a diferencia del núcleo caudado que tiene funciones asociativas. Las fibras corticoestriadas son excitadoras para las neuronas del estriado y hacen uso del ácido glutámico como neurotransmisor.

Las proyección tálamoestriada se origina en los núcleos intralaminares (núcleos centromedial y parafascicular) del tálamo homolateral.

La proyección nigroestriada viene de la porción compacta de la sustancia negra homolateral del tegmento mesencefálico. Por esta vía se hace uso del neurotransmisor monoamina, dopamina, que tiene efectos excitadores e inhibidores sobre las neuronas del estriado (Figura 4.15).

EFERENCIAS DEL ESTRIADO

Estas proyecciones se dirigen principalmente a las regiones medial y lateral del globo pálido y a la sustancia negra (fibras estriadopalidales y estriadonígricas, respectivamente). Las células que constituyen la mayoría de las células nerviosas del estriado se llaman neuronas espinosas medianas y son las células de origen de las fibras antes mencionadas. Su función sobre las neuronas del globo pálido y la sustancia negra es inhibidora y la realizan por medio del neurotransmisor GABA (Figura 4.16). Además, en estas neuronas eferentes se encuentran otros neuropéptidos. Las células que proyectan al globo pálido medial y a la sustancia negra contienen

sustancia P y dinorfina, mientras que las que proyectan al globo pálido lateral contienen metencefalina.

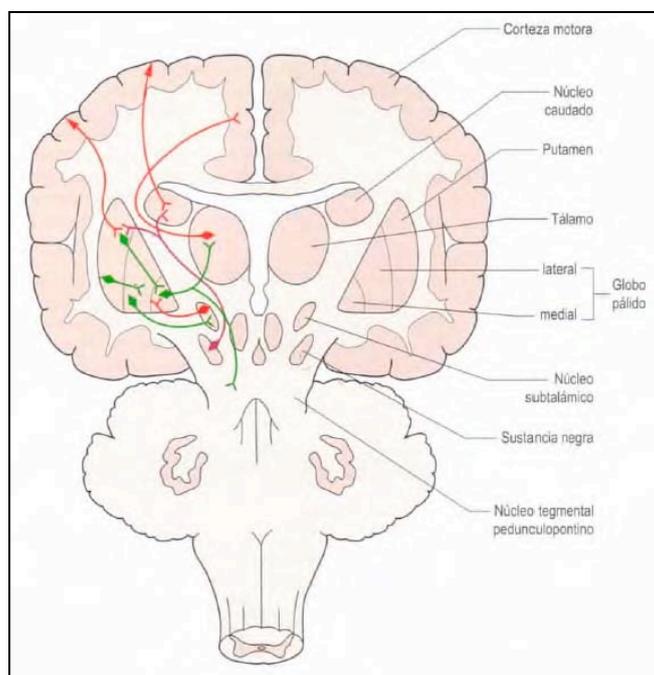


Figura 4.16.- En esta ilustración se observan las eferencias desde el sistema de los núcleos basales que se originan en el globo pálido medial, al igual que las eferencias que se originan en el estriado (rojo, vías glutamatérgicas; verde, vías GABAérgicas; magenta, vía dopaminérgica) (Crossman y Neary, 2007).

GLOBO PÁLIDO

Se sitúa medial al putamen y se encuentran separados por la lámina medular lateral.

El globo pálido consta de dos regiones llamadas globo pálido lateral y medial (o interno y externo, respectivamente) y se encuentran separadas una de otra solamente por la lámina medular medial (Figura 4.17).

Estas dos porciones del globo pálido tienen conexiones aferentes muy parecidas, pero las proyecciones eferentes son completamente diferentes. El globo pálido medial, es muy similar en estructura y función a la porción reticular de la sustancia negra, están separadas por la cápsula interna. Así, estas dos estructuras se consideran como la porción de salida de información de los núcleos basales, por la razón que en ellas se

originan la mayor parte de las fibras eferentes de los núcleos basales que se proyectan hacia niveles del neuroeje.

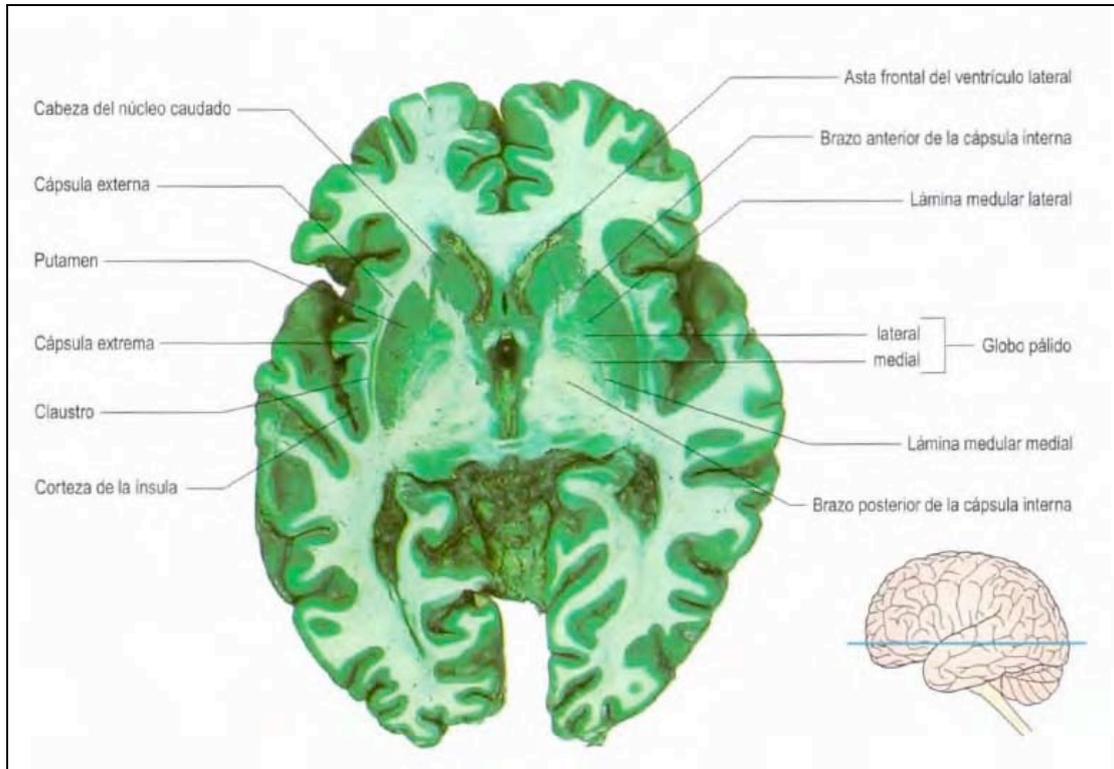


Figura 4.17.- Corte horizontal del encéfalo que muestra las relaciones del cuerpo estriado. Se utilizó la tinción de Mulligan con la finalidad de aumentar el contraste entre las áreas ricas en células teñidas y la sustancia blanca (Crossman y Neary, 2007).

AFERENCIAS HACIA EL GLOBO PÁLIDO

Las fibras aferentes para el globo pálido nacen principalmente del estriado y del núcleo subtalámico. Las fibras estriadopalidales son de dos tipos, como se mencionó en el apartado anterior y se originan en diferentes poblaciones de neuronas del estriado. Los dos utilizan GABA como transmisor principal y cada uno contiene péptidos característicos co-transmisores; las fibras que proyectan al globo pálido lateral contienen encefalina y las que proyectan al globo pálido medial contienen sustancia P y dinorfina.

EFERENCIAS DEL GLOBO PÁLIDO

Cada una de las divisiones del globo pálido tienen proyecciones eferentes diferentes. Por un lado, el globo pálido lateral se proyecta primordialmente al núcleo subtalámico. Las fibras palidosubtalámicas pasan medialmente por la cápsula interna en el fascículo subtalámico. Es una proyección inhibitoria y se realiza por medio del neurotransmisor GABA.

Mientras que el globo pálido medial, junto con la sustancia negra de la porción reticular, se proyectan mayormente hacia el tálamo (núcleos ventral lateral, ventral anterior y ventral centromediano) y una proyección más pequeña se dirige hacia el tegmento del tronco del encéfalo. Se trata de neuronas de salida inhibitorias que usan GABA como neurotransmisor. Las fibras palidotálamicas pueden tomar una de las dos siguientes rutas para llegar a su objetivo (Figura 4.18).

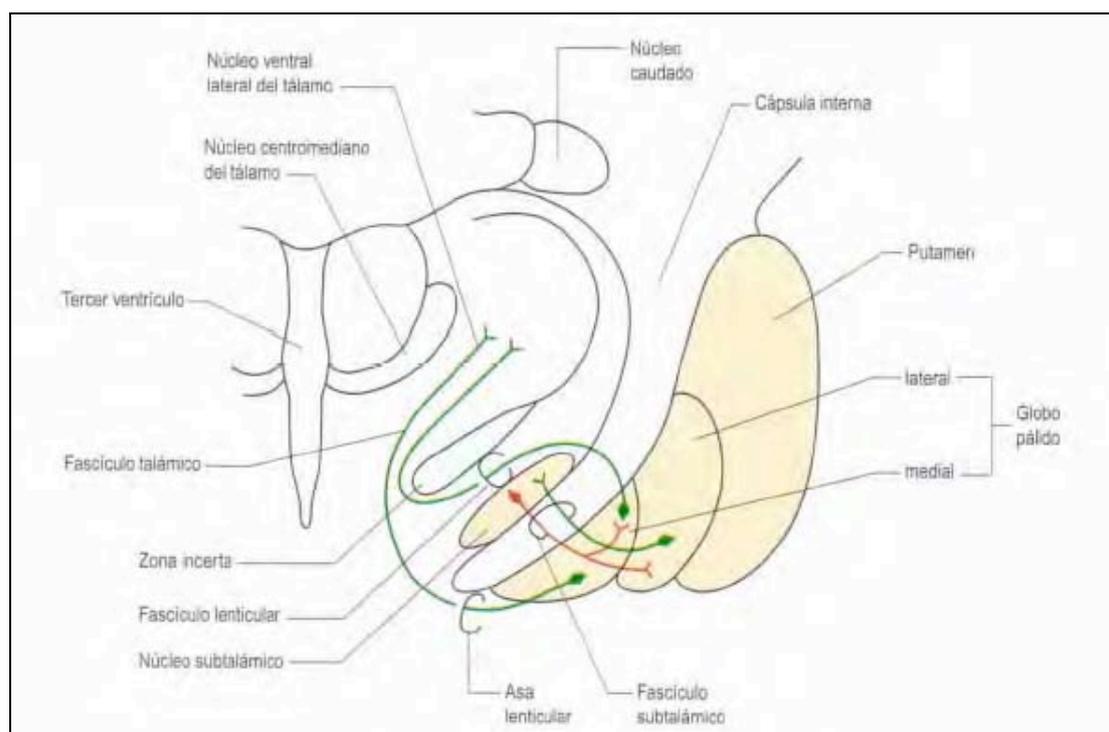


Figura 4.18.- Esquema de un corte coronal a través del cuerpo estriado y diencefalo en el que se pueden apreciar las proyecciones eferentes del globo pálido (Crossman y Neary, 2007).

Unas fibras pasan alrededor del borde anterior de la cápsula interna como asa reticular y otras lo hacen a través de la cápsula reticular interna como fascículo lenticular. Las fibras continúan su camino medialmente y luego giran dorsal y lateralmente como fascículo talámico para ingresar al tálamo por su cara ventral (Figura 4.18).

Las fibras palidotálamicas permiten el flujo de salida principal de los núcleos basales. Sus núcleos diana talámicos (VA y VL), a su vez, proyectan fibras excitadoras hacia las cortezas primaria motora y motora suplementaria.

La porción reticular de la sustancia negra es considerada como homóloga del globo pálido medial y también se incluyen sus propiedades como origen de salida de información de los núcleos basales. Como el globo pálido medial, la porción reticular recibe fibras del estriado y del núcleo subtalamámico. La proyección del estriado está organizada somatotópicamente, en ambas estructuras, en el globo pálido y en la sustancia negra, porque las neuronas palidales se encuentran asociadas primordialmente con los movimientos de los miembros y las neuronas nigricas se encargan de controlar la musculatura axial, incluyendo los músculos extrínsecos del ojo. Anteriormente se dijo que las fibras eferentes desde el globo pálido medial proyectan hacia los núcleos talámicos ventral anterior, lateral y centromedial y hacia el núcleo tegmental pedunculopontino. Pues las fibras eferentes de la sustancia negra también se pasan por una subregión del núcleo ventral lateral del tálamo, hacia el colículo superior y hacia la formación reticular del tronco del encéfalo (incluyendo el núcleo tegmental pedunculopontino).

SUSTANCIA NEGRA

El tronco del encéfalo esta conformado por la médula oblonga, el puente y el mesencéfalo (Figura 4.19). En la porción más ventral del mesencéfalo se encuentra la sustancia negra.

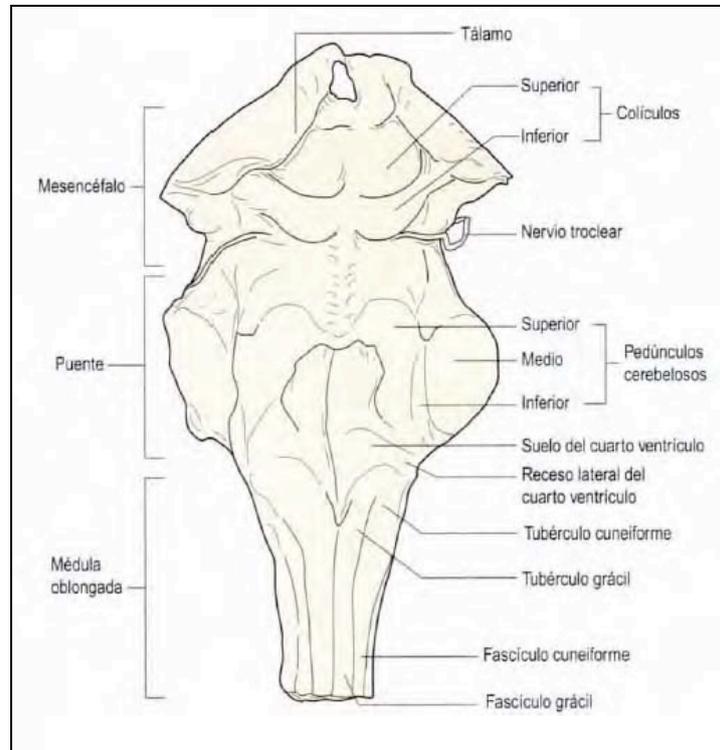


Figura 4.19.- Tronco del encéfalo, en la parte superior se encuentra el mesencéfalo (Crossman y Neary, 2007).

Éste núcleo consta de dos partes la porción compacta y la porción reticular (Figura 4.20).

La porción compacta está compuesta de neuronas que contienen neuromielina y se produce como derivado de la síntesis de dopamina, proyecta hacia el núcleo caudado y el putamen.

La porción reticular, no está pigmentada y como ya dijimos se considera homóloga al globo pálido.

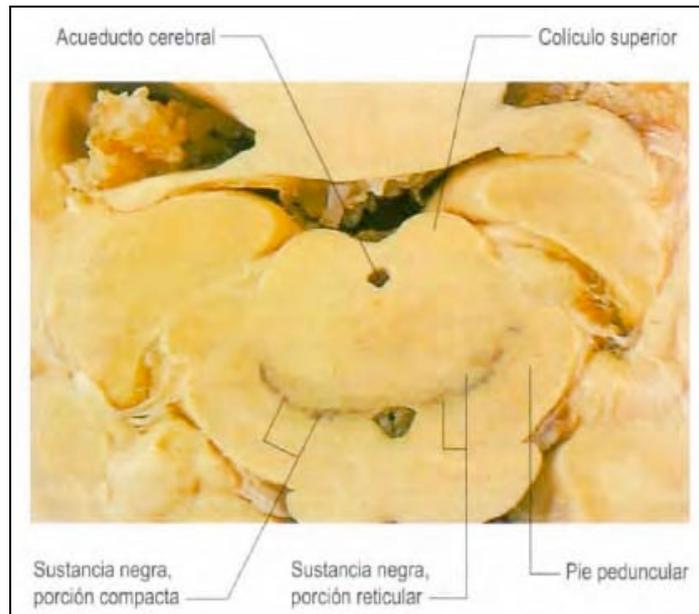


Figura 4.20.- Sustancia negra compuesta de la porción compacta y la porción reticular (Crossman y Neary, 2007).

¿CÓMO SE COMUNICAN TODAS ESTAS REGIONES PARA DAR LUGAR A LAS DIFERENTES HABILIDADES?

Así, el sistema que permite llevar a cabo programas motores como manejar, bañarse, viajar en transporte colectivo o en otras palabras las múltiples actividades que cada humano realiza a lo largo de su ontogenia comienza con señales enviadas desde la corteza motora suplementaria y secundaria al estriado y al subtalámico, por tratarse de proyecciones glutamatérgicas estas regiones son excitadas.

Entonces, el putamen recibe información proveniente de la corteza cerebral, el núcleo caudado y la sustancia negra. A su vez, el putamen proyecta al globo pálido medial o interno de manera directa y tiene sobre él acción inhibitoria ya que cuenta con proyecciones gabaérgicas. Una segunda vía indirecta que va del putamen al globo pálido lateral o externo al interno (indirectamente) produce su activación, ya que se libera de la inhibición de la región medial.

Acto seguido, el globo pálido interno proyecta al núcleo ventral lateral del tálamo y proyecta a la corteza motora suplementaria, para llevar a cabo los programas motores.

CAPITULO IV

EL LARGO CAMINO HACIA LA DIVERSIFICACIÓN DE ACTIVIDADES

INTRODUCCIÓN

En este último capítulo, hablaremos de la historia del linaje humano y especularemos acerca del comportamiento de las diferentes especies que dan forma a esta historia.

En ésta disertación se tomarán en cuenta evidencias directas provenientes del registro fósil y se pondrá atención especial a los endocráneos que son la materia prima de la Paleoneurología. También se tomaran en cuenta datos acerca de los cambios climáticos sucedidos a lo largo de la historia humana, de las actividades que realizaban, en este punto son de gran importancia los datos sobre las herramientas que se sabe fueron manufacturadas por especies antecesoras al humano actual, así como investigaciones que nos hablan de la historia de vida de los homínidos anteriores al ser humano y su medio social. Estos elementos nos permitirán vislumbrar como fue el camino que tuvo como resultado azaroso la aparición del humano anatómicamente moderno, basados en las investigaciones del paleoneurólogo Ralph Holloway.

Antes de comenzar trazaremos una línea del tiempo geológico, por medio de la que es posible ubicar los eventos climáticos y de especiación que subyacen a la historia del linaje humano. Debemos aclarar que existe un problema con los límites de las eras geológicas y reside en que regularmente se refieren a eventos climáticos o faunísticos que no suceden al mismo en todo el planeta y pueden llevar a desacuerdos cuando se aplican a estudios locales en lugares particulares del globo. Sin embargo, con fines ilustrativos, haremos uso de las fechas partiendo del Plioceno hasta la aparición del anatómicamente humano moderno, ya que es dentro de éste rango que suceden dos eventos de suma importancia para la evolución humana. El primero es la separación de los chimpancés y los primeros integrantes del linaje humano y en el segundo, se

observan los primeros cambios reorganizacionales del cerebro propuestos por Ralph Holloway en los integrantes del linaje humano, como veremos posteriormente.

Las etapas geológicas a contemplar son (Cela y Ayala, 2008: 85):

- Plioceno.- ya desde el final del siglo XIX, sir Archibald Geikie propuso que se trataba de la época de transición entre el Mioceno de clima cálido y el Pleistoceno de clima frío. Comienza aproximadamente hace 5 millones de años y culmina en 1,62 m.a.
- Aproximadamente hace 1,62 m.a. se produce la transición entre el Plioceno y el Pleistoceno. Este último se divide en inferior o temprano, medio y superior o tardío.
- El Pleistoceno inferior abarca de hace 1,62 m.a. a 730,000 años.
- El Pleistoceno medio sucedió entre 730,000 y 130,000 años (Stringer y Gamble, 1993 citado por Cela y Ayala, 2008).
- El Pleistoceno superior comienza en 130,000 años y culmina hace 10,000 años.

ÁFRICA, LUGAR DONDE COMIENZA LA HISTORIA DEL LINAJE HUMANO

La historia del linaje humano, comienza entre el final del Mioceno y el inicio del Plioceno (entre 5 y 6 m.a.) y los fósiles que respaldan esta afirmación se ha localizado en su totalidad en el continente africano (Cela Conde y Ayala, 2008:162; Christian, 2007:195). Lo que indica que es en este continente en donde surge y se desarrolla el linaje humano. Los hallazgos de fósiles indican que fue en el Valle del Rift donde aparece la familia Hominidae, en la parte que se ubica en África del Este. Esta porción de territorio se extiende desde el Sur de Turquía hasta África del Este y Mozambique, se trata de una larga y estrecha depresión de fractura que se encuentra

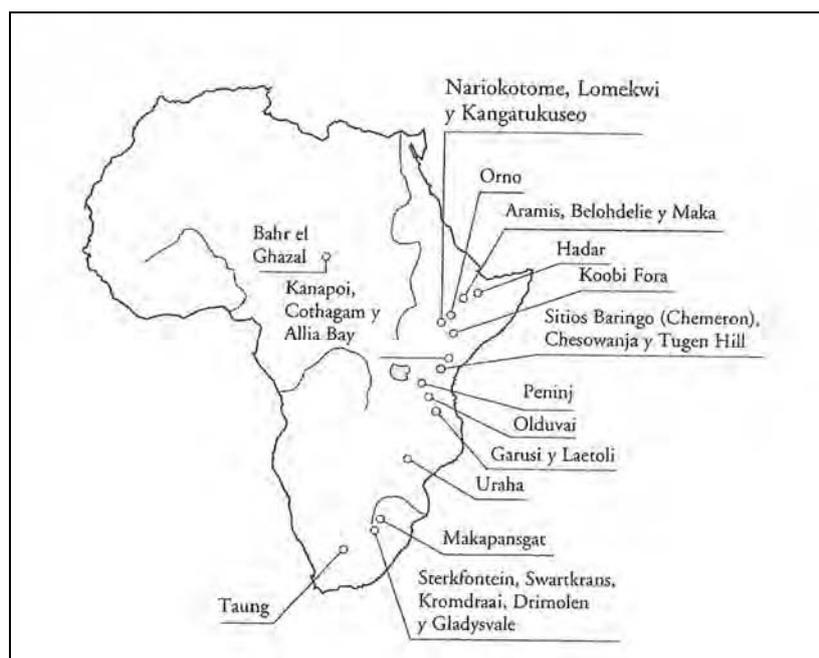
rodeada de fallas, además de haber una gran presencia de volcanes, lo cuales durante el Plioceno tuvieron una gran actividad y esto permitió la acumulación de muchas cenizas y tobas que ha permitido realizar una datación absoluta de los fósiles localizados en este lugar (Cela Conde y Ayala, 2008:162).

La formación del Rift se debe a los movimientos de las placas tectónicas africana y arábiga (Mapa 5.1). La porción del valle que se ubica en África del Este está conformado por una sucesión de valles que abarcan una longitud de 3,000 km y van desde la



Mapa 5.1.- El movimiento de las placas africana y arábiga dieron lugar la Valle del Rift (<http://elkilimanjaro.com/geologia-y-formacion/>).

región del Hagar (Etiopía) al Norte, hasta Malawi en el Sur. Por tanto, es en Etiopía, Kenia y Tanzania donde se localizan los yacimientos que contienen los fósiles de los primeros homínidos, por lo que es correcto pensar que es en esta área en donde comienza la historia humana (Mapa 5.2). Los yacimientos de los que hablamos son: Olduvai, Omo, Afar, Awash, Hadar, Laetoli, Koobi Fora, East y West Turkana, entre otros (Cela Conde y Ayala, 2008:162).



Mapa 5.2.- Principales yacimientos fosilíferos africanos (Tobias, 1997 citado por Cela y Ayala, 2008).

La otra región de África que no contiene restos fósiles tan antiguos, pero que son de gran importancia en la historia humana es Sudáfrica (Mapa 5.2). Su importancia reside en que permitieron realizar las primeras disertaciones acerca de la evolución humana, ya que fueron excavados con anterioridad a los del Este del Rift. Los yacimientos pertenecientes a esta área son: Taung, Sterkfontein, Swartkrans, Kromdraai y Makapansgat (Cela Conde y Ayala, 2008:162).

LA SÍNTESIS DE HOLLOWAY

Como se recordará, antes ya habíamos dicho que Ralph Holloway propone que la evolución del cerebro en la historia de la humanidad juega un papel primario sobre otras características como la bipedia o la construcción de herramientas, por la razón de que es necesario para que estas conductas se lleven cabo una base neural que las soporte y dirija. Así mismo, piensa que la “patada inicial” en la evolución humana pudo haber sido causa de un incremento en la cooperación y la disminución de la agresividad dentro de los mismos grupos sociales, producidos por la evolución de genes reguladores que controlaron la interacción endócrina-tejido blanco. (Holloway, 1981, 2004).

La vasta información que Holloway ha recopilado a lo largo de su carrera como paleoneurólogo, le ha permitido construir una síntesis de la evolución del cerebro sucedida en el linaje humano. Antes de entrar de lleno en esta propuesta debemos decir que el registro fósil, aunque en la actualidad es más extenso de lo que alguna vez se pudo imaginar, de él sólo se puede obtener información confiable sobre tamaño y reorganización cerebral de no más de 160 endocráneos. Lo que nos dice que se tiene un endocráneo por cada 235,000 años de tiempo evolutivo (Holloway, et al. 2009; la relación de los fósiles que han arrojado datos se encuentra en Holloway, 2004).

La síntesis de la evolución del cerebro humano incluye al menos dos eventos reorganizacionales de gran importancia ocurridos bastante temprano en la evolución de los homínidos. En el primero hay una reducción en el volumen relativo del área visual primaria (PCV o área 17 de Brodmann) que se produjo al principio del surgimiento de los taxones australopitecinos, alrededor de 3.5 m.a. Mientras que en el segundo evento reorganizacional, el área de Broca se configura y se acerca a patrón más humano que al simiesco y ocurre alrededor de 1.8 m.a. Aproximadamente por

este tiempo, es clara la presencia de asimetrías cerebrales en los primeros representantes de la taxa *Homo*, comenzando con KNM-ER 1470, *Homo rudolfensis* (Holloway et al. 2009).

Se trató de un proceso en mosaico, ya que los episodios de reorganización de la corteza se intercalaron con aumento del tamaño del cerebro, sea o no alométrico (Holloway, et al. 2004).

Así, estos dos eventos dan la pauta temporal dentro de las que relacionaremos a continuación los fósiles de homínidos que corresponden a cada una, inferencias acerca de los rasgos de la historia de vida, actividades que llevaban a cabo, manufactura de herramientas (si es que están presentes en el registro arqueológico) y el clima subyacente a cada etapa.

PRIMER CAMBIO REORGANIZACIONAL (3.5 A 2.0 M.A.)

Se conocen algunos restos fósiles de homínidos de entre 4 y 3 m.a. o de mayor antigüedad, como *Sahelanthropus tchadensis*, *Kenyanthropus platyops*, *Ardipithecus ramidus*, *Australopithecus anamesis* u *Orrorin tugenensis*, de los cuales se asume contaban con una capacidad craneal de entre 300 y 400 ml, mientras que probablemente no presentaban una expansión cerebral lateral o una ampliación de los lóbulos frontales y mucho menos algún rasgo de asimetría en el occipital o la región frontal. Y como propuso Dean Falk en 1983, este grupo ancestral presentaba un ampliación de la PVC, con el surco lunar en una posición más anterior, al estilo del *Proconsul africano* (Figura 5.1). Aunque se debe recalcar que el registro fósil es escaso, por lo que ésta propuesta es sólo especulativa.

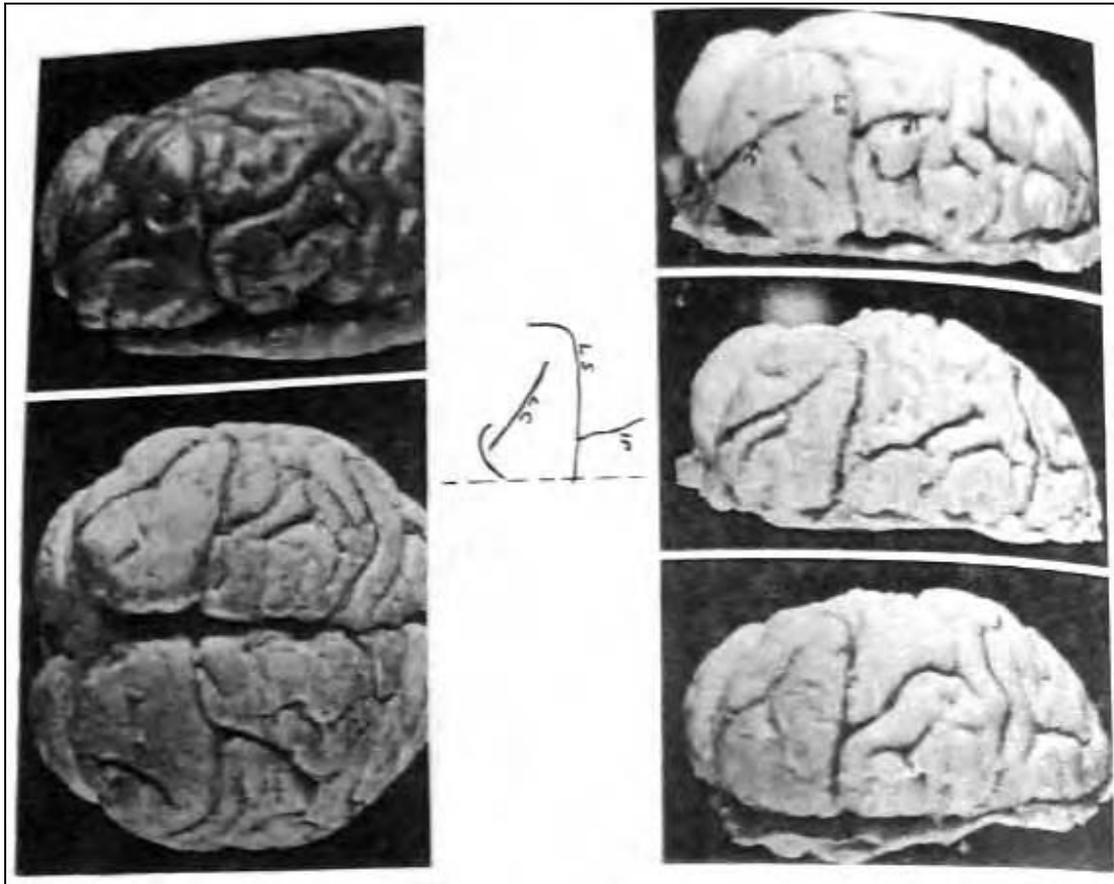


Figura 5.1.- Cinco cerebros chimpancés (*Pan troglodytes*). Se resalta la posición del surco intraparietal (IP), surco lunar (LS) y el surco lateral calcarino (LC), así como un esquema en la parte central que presenta la posición de cada una de ellos. El surco lunar actúa como límite anterior de la PVC o área 17 de Brodmann. En los póngidos, la parte posterior del IP siempre termina en el LS (Holloway, 1995).

Así, teniendo en cuenta lo anterior, sucede el primer evento reorganizacional que se caracteriza por la reducción del volumen relativo de la corteza visual primaria (PVC o área 17 de Brodmann), lo ocurre aproximadamente hace 3.5 m.a. La reducción relativa del PVC indica que también hubo un relativo crecimiento muy probablemente en el lóbulo parietal inferior y en el lóbulo temporal posterior (Holloway et al. 2009).

La taxa en la que se presenta por primera vez ésta reorganización cerebral es *Australopithecus afarensis* que vivieron entre 3.5 y 3.0 m.a. en África del Este. Se piensa tenían un cerebro grande, entre 385 ml y no más de 550 ml. Además, exhibe un alto grado de dimorfismo sexual, tanto en la talla corporal, como en el tamaño del

cerebro. Aunque, no se tienen fósiles suficientes en lo que se puedan hacer observaciones del lóbulo frontal completo, es poco probable que el área de Broca se haya desarrollado más que los primeros simios. Las pruebas que avalan esta afirmación provienen del análisis realizado a los fósiles localizados en Hadar, el niño AL 333-105 (Figura 5.2) y AL 444-2 (Figura 5.3) de 3.18 y 3.0 m.a., respectivamente. Los dos pertenecen a la taxa antes mencionada, y la disposición de ésta región no es la que se observa en los *Homo* (Holloway et al, 2004).



Figura 5.2.- *Australopithecus afarensis* (AL 333-105) data de hace de 3.18 m.a. tiene un volumen craneal de 400 cm^3 . Fue encontrado en Hadar, Etiopía. Fotografía de David Brill (<http://www.modernhumanorigins.net/al333-105.html>).



Figura 5.3.- Fósil localizado en el yacimiento de Hadar (África del Este). AL 444-2 fue catalogado como *Australopithecus afarensis* y data de hace 3 m.a. Muestra un volumen craneal de 550 cm³. Fotografía de Donald Johanson (<http://www.modernhumanorigins.net/al444-2.html>).

Tampoco es posible afirmar que estos homínidos hayan mostrado algún grado de asimetría cerebral, que les confiriera lateralización manual y menos aún una especialización hemisférica subyacente a procesos cognitivos de mayor complejidad (Holloway et al, 2004).

Sin embargo, el fósil AL 162-28 (Figura 5.4 y 5.5), permite asegurar que el surco lunar se encuentra en una posición más posterior, lo que significa una reducción de la PVC. Por medio del análisis de más de 70 cerebros de chimpancés de peso similar al asignado a AL 162-28 (385-400 ml), se observó que la distancia entre el polo occipital (OP) y el surco lunar (LS), es menor en el *Australopithecus afarensis* (15.5 mm) que en los cerebros de chimpancés (20-22 mm) (Holloway, et al. 2003). Con la reducción de ésta área de la corteza cerebral es muy probable que hubiera un incremento relativo de la corteza de asociación posterior, por tanto, puede ser tomado

como evidencia importante de la reorganización de la corteza cerebral hacia un patrón más parecido al humano (Holloway et al, 2004).



Figura 5.4.- Fósil AL 162-28. Pertenece a la taxa *Australopithecus afarensis* y fue localizado en Hadar, Etiopía. Tiene una antigüedad de 3.18 m.a. (http://middlewash.berkeley.edu/HERC_specimen_db/specimen_detail.php?primy_key=61583&details=Details)

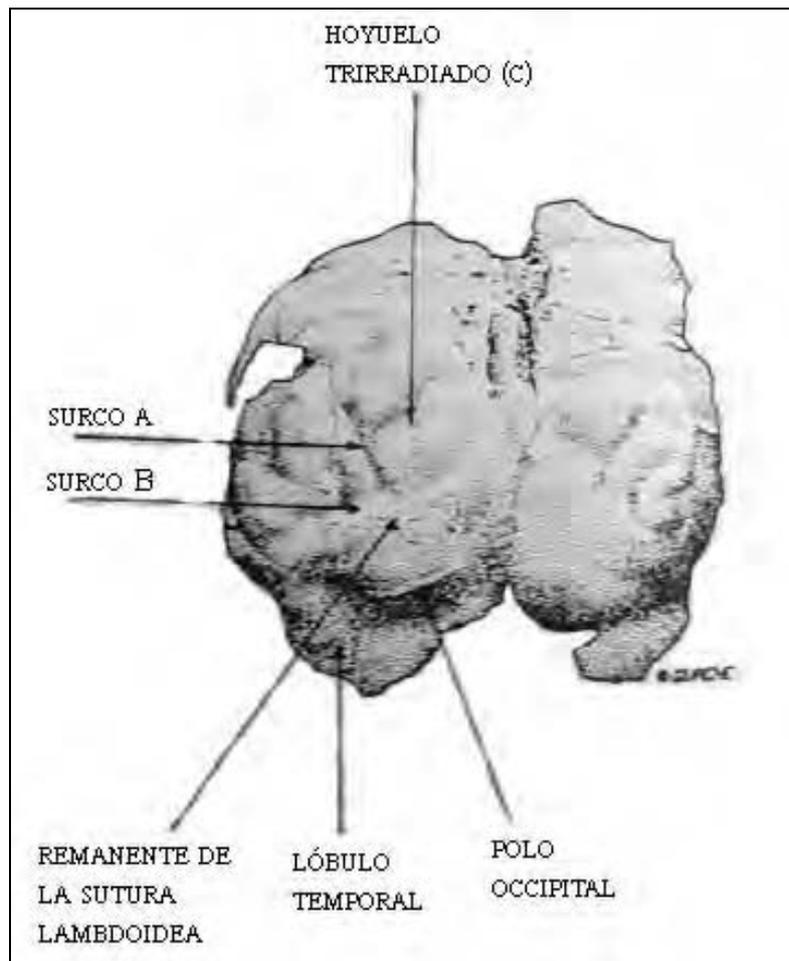


Figura 5.5.-Dibujo del endocráneo AL 162-28. El surco A corresponde al surco intraparietal y el surco B puede ser el surco lunar o una acanaladura causada por el borde del hueso parietal. La distancia entre la parte posterior del IP al polo occipital (OP) que se observa en AL-162-28, es casi la mitad de que presentan los chimpancés para los mismos puntos. Así del desplazamiento posterior de IP no es una característica de los póngidos, se acerca más al patrón *Homo* (Holloway, 1995).

Sumado a lo anterior, fósiles como Lucy (AL 288-1) localizado igual que los anteriores en Hadar, Etiopía (<http://humanorigins.si.edu/>) es uno en los que el esqueleto postcraneal se encuentra mejor conservado (Figura 5.6) y junto con las huellas de Laetoli (Figura 1.9), es posible afirmar que estos individuos ya contaban con una posición vertical y al caminar daban grandes zancadas, lo que sugiere que habitaban de un nicho ecológico de alimentación mixta y junto con esto mostraban otros comportamientos muy diferentes a los monos que habitan los bosques (Holloway et al. 2004).



Figura 5.6.-Fósil AL 288-1, mejor conocido como Lucy. Tiene una antigüedad de 3.2 m.a. Fue descubierto por Donald Johanson y Maurice Taieb, en 1974 (<http://humanorigins.si.edu/>).

La reducción de la PVC también se observó en los homínidos de Sudáfrica. Entre 3.0 y 2.0 m.a. en la parte Sur del continente habitó otra especie de australopitecino, *Australopithecus africanus*. Ya en la introducción hablamos del “Niño de Taung” el primer fósil de australopitecino descubierto, de 2.8 m.a. aproximadamente, en cuyo endocráneo se observa un posición del surco lunar más al estilo del patrón humano y una capacidad craneal de 340 ml, aunque baja, hay que recordar que se trata de un infante con una edad aproximada a la muerte de 3 años (Figura 1.4).

El endocráneo Stw 505, al igual que el anterior pertenece a la especie *Australopithecus africanus* y es una de las evidencias más claras de que en los australopitecinos hubo un evento reorganizacional de la corteza cerebral anterior a la gran expansión cerebral ocurrida en los primeros Homo. Tiene un volumen craneal mayor que el los australopitecinos a los que nos hemos referido (560 ml) y el surco lunar está muy bien definido ubicándose en una posición más posterior en comparación con los chimpancés, o sea, muestra un patrón más cercano al humano (Figura 5.7 y 5.8) (Holloway et al. 2004).



Figura 5.7.- Cráneo Stw 505, *Australopithecus africanus*. Se encontró en Sterkfontein, Sudáfrica. Se le asignó una edad de 2.8 a 2.6 m.a aproximadamente (<http://www.albany.edu/braindance/gallery.htm>).

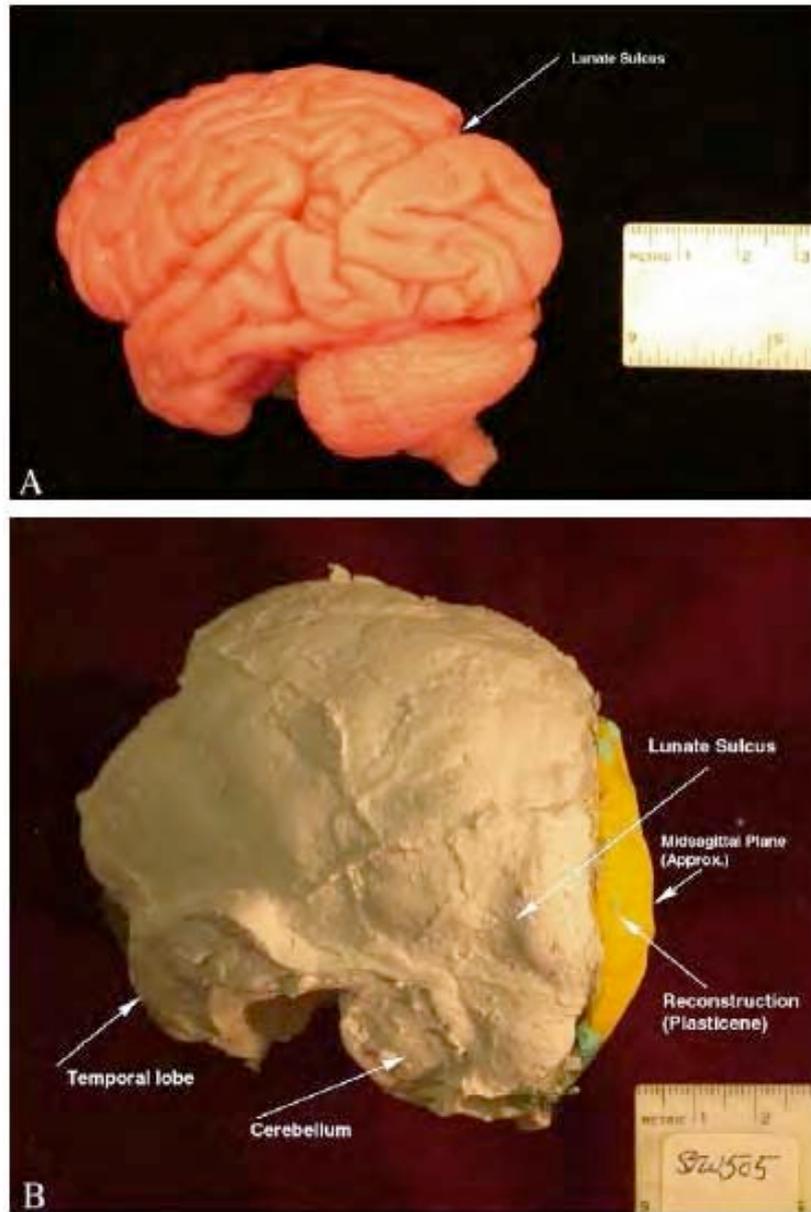


Figura 5.8.- (A) vista oblicua de cerebro de chimpancé en donde se señala el surco lunar (LS). (B) vista oblicua de molde endocraneal de Stw 505 parcialmente reconstruido, se aprecia una posición más posterior del surco lunar en comparación con el cerebro de chimpancé (Holloway et al. 2004a).

Finamente, tenemos el endocráneo SK 1585, del que también ya hablamos en la introducción. Fue encontrado en Sterkfontein, Sudáfrica y tiene una antigüedad de 2.0 m.a aproximadamente. Al igual que los anteriores australopitecinos también exhibe una reorganización en cuanto a la posición más posterior del surco lunar y una

capacidad craneal de 530 ml. Así mismo, es posible observar una clara asimetría en el hemisferio izquierdo, lo que es imposible percibir en los especímenes antes mencionados. Este espécimen fue catalogado como *Australopithecus robustus* (Figura 1.6).

En cuanto al tamaño cerebral, de manera general, se observa un pequeño incremento de *Australopithecus afarensis* a *Australopithecus africanus* de 400 ml a 450 ml y hasta 500 ml. o más.

CLIMA

Una de las técnicas que ha permitido saber más acerca de los diversos cambios climáticos acontecidos a lo largo del tiempo es la de las curvas marinas de paleotemperatura, su obtención se logra mediante la investigación de depósitos sedimentarios que se acumulan en el fondo de los océanos y son un indicador confiable de cambios globales de temperatura sucedidos en el planeta (Arsuaga y Martínez, 2004:60).

Así, en los caparazones fosilizados de unos microorganismos llamados foraminíferos se acumula oxígeno. Estos protozoos habitan el fondo de los mares y conforme van muriendo sus caparazones se acumulan en el fondo de estos. En la naturaleza, el oxígeno se encuentra en forma de dos isótopos diferentes, el oxígeno-16 ligero y muy abundante, y el oxígeno-18 pesado y más escaso. Entonces, como la proporción de isótopos de oxígeno en el agua de mar y en el CO₂ disuelto en ella depende de la temperatura, mientras vivan los foraminíferos el oxígeno pasa a formar parte de sus

caparazones y por tanto la temperatura queda registrada en su cuerpo, cuando mueren ésta información se deposita en el fondo del mar (Arsuaga y Martínez, 2004: 61).

Así, cuando el clima se enfría la proporción de la cantidad de isótopos O¹⁸ aumenta y la O¹⁶ disminuye, por tanto, lo que puede ser indicio de que sucedió una glaciación (Cela Conde y Ayala, 2008:178).

Basados en la técnica anterior, M. L. Prentice y G. H. Denton, en 1988, proponen que a finales del Mioceno y principios del Plioceno (entre 6 y 4.3 m.a.) se mantuvo un volumen medio de los hielos en el planeta, pero entre 4.3 y 2.8 m.a. la masa helada alcanza su nivel mínimo respecto al volumen medio de la etapa anterior. Es este periodo de tiempo el que corresponde a la existencia de los homínidos que acabamos de mencionar (así como las huellas de Laetoli) y así el clima fue más cálido que el de antes y después de este momento (Cela Conde y Ayala, 2008:179).

<i>Data</i>	<i>Clima</i>
0,7 m. a. en adelante	Época de las «glaciaciones»
0,9 - 0,7 m. a.	Gran glaciación. Nuevo máximo en el nivel de los hielos
2,1 - 0,9 m. a.	Altibajos regulares cada 40.000 años
2,4 - 2,1 m. a.	Descenso paulatino de los hielos hasta alcanzar un nivel intermedio
2,5 - 2,4 m. a.	Gran glaciación. Máximo en el nivel de los hielos
4,3 - 2,8 m. a.	Fluctuaciones con un nivel de los hielos bajo
6 - 4,3 m. a.	Fluctuaciones con un nivel de los hielos medio
14 m. a.	Enfriamiento brusco

Tabla 5.1.- Alternativas climáticas desde el Mioceno medio (Prentice y Denton, 1988 citado por Cela y Ayala, 2008).

Tomando en consideración los cambios sucedidos en el clima y la relación que puede existir con el área del valle del Rift, en donde su larga estructura funge a manera de

frontera climática que ocasiona que los climas en las partes Oeste y Este sean diferentes (Cela Conde y Ayala, 2008:178), y si a esto le sumamos el sometimiento actualmente observado de las precipitaciones en el África subtropical a las estaciones y a los ciclos anuales del monzón africano, esto es, durante el verano las tierras interiores se calientan y provocan la entrada de aire húmedo proveniente del Atlántico ecuatorial, lo que da lugar a lluvias muy abundantes en estas regiones, la consecuencia de esta combinación es que en el África del Este, las precipitaciones sean mucho más menores en comparación con la parte Oeste, ya que la distancia que recorren las nubes es muy grande y además a su paso está la cordillera Rowenzori, también llamadas “montañas de la luna”, cuyo pico más alto está a 5,100 metros y se encuentran en la República Democrática del Congo (Ehrlich, 2005: 168). En Invierno, las cosas no son tan diferentes para la región Este, ya que la circulación atmosférica se invierte y los vientos fríos y secos provenientes del Noreste soplan en toda esta zona causando grandes afectaciones, y en lo respecta a la región Oeste sigue recibiendo algunas corrientes procedentes del Atlántico (Arsuaga y Martínez, 2004:66).

Lo anterior pudo dar como resultado que entre 10 y 5 millones de años (final del Mioceno), el clima de África se hiciera más seco y se sustituyeran los bosques por las sabanas (o bosques abiertos). Posiblemente, la división entre los climas del Este y Oeste en el Oriente africano haya producido la separación evolutiva de los linajes que condujeron a los chimpancés y a los seres humanos. Tal vez, mientras los chimpancés permanecieron en la parte Oeste de los valles escindidos adaptándose a la vida en los bosques más espesos, los homínidos posiblemente se quedaron en el Este seco y se adaptaron a las sabanas y bosques abiertos (Coopens, 1994).

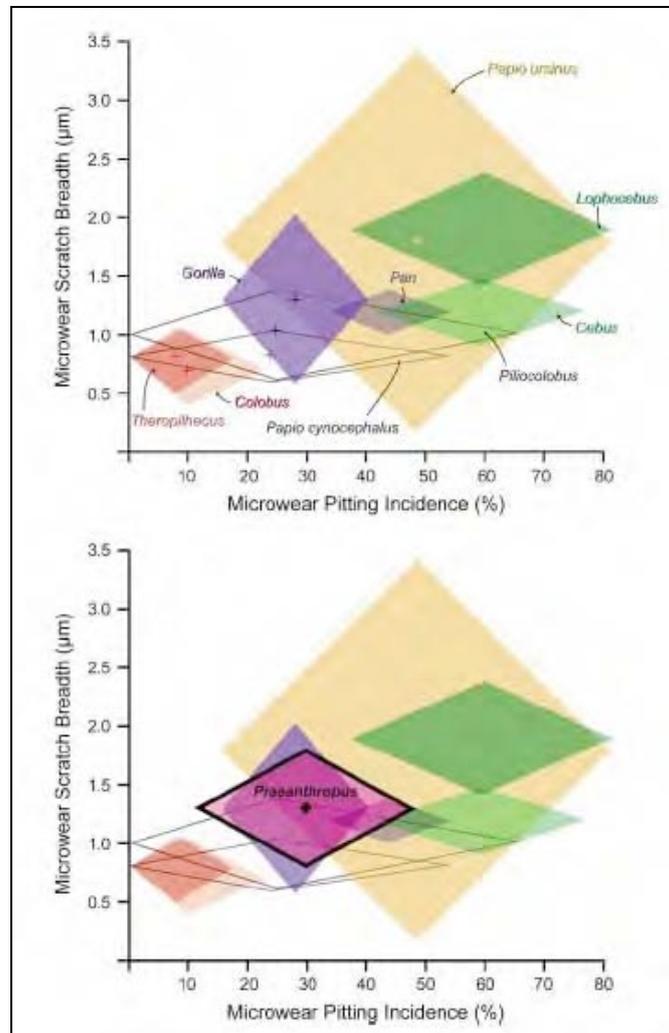
Es en esta parte Oriental donde habitan los *Australopithecus afarensis*. Gracias a los registros geológicos de Hadar, se piensa que su hábitat estaba compuesto de bosques secos, con un paisaje de sabana fresca con bosques-galería a lo largo de los cursos fluviales. En otras palabras, vivían en un hábitat intermedio, entre la selva húmeda y la estepa árida (Arsuaga y Martínez, 2004: 79).

En 2006 Grine y colaboradores realizaron un estudio de microdesgaste en molares de la misma especie, con la finalidad de determinar si la dieta variaba en relación al tiempo o las diferentes condiciones ecológicas que experimentaron. Para este fin se analizaron 19 molares provenientes de 8 diferentes horizontes estratigráficos ubicados en Hadar y Laetoli, los cuales abarcan casi 500,000 años (3.65-3.18 m.a.). Y aunque para estos horizontes se reconstruyeron 6 categorías paleoecológicas (pastizales secos, pastizales húmedos, boscosas matorrales, bosques y pantános), no se encontró asociación significativa entre el microdesgaste de los molares y el paleoclima ni con el rango temporal (Tabla 5.2).

	Spearman's rho	p	Kendall's tau	p
Temporal rank (eight ranks)				
Pit breadth	-0.16667	0.693	-0.07143	0.805
Striation breadth	-0.07143	0.867	0.99999	0.999
Striation vector	0.35714	0.385	0.28571	0.322
Pitting incidence	0.52381	0.183	0.28571	0.322
Paleoecological rank (eight temporal ranks)				
Pit breadth	-0.02440	0.954	0.03780	0.896
Striation breadth	-0.29277	0.482	-0.26458	0.359
Striation vector	-0.24398	0.560	-0.18898	0.513
Pitting incidence	-0.19518	0.643	-0.18898	0.513
Paleoecological rank (six temporal ranks)				
Pit breadth	0.02857	0.957	-0.06667	0.851
Striation breadth	-0.42857	0.397	-0.33333	0.348
Striation vector	-0.25714	0.623	-0.20000	0.573
Pitting incidence	-0.20000	0.704	-0.20000	0.573

Tabla 5.2.- Pruebas de correlación de las variables de microdesgaste con rangos temporales y paleoclimáticos (Grine et al., 2006).

Sin embargo, cuando se comparó el microdesgaste de los molares de australopitecinos con otras especies de primates, se observó que es muy parecido al que presentan la especie *Gorilla gorilla beringei* (Gráfica 5.1).



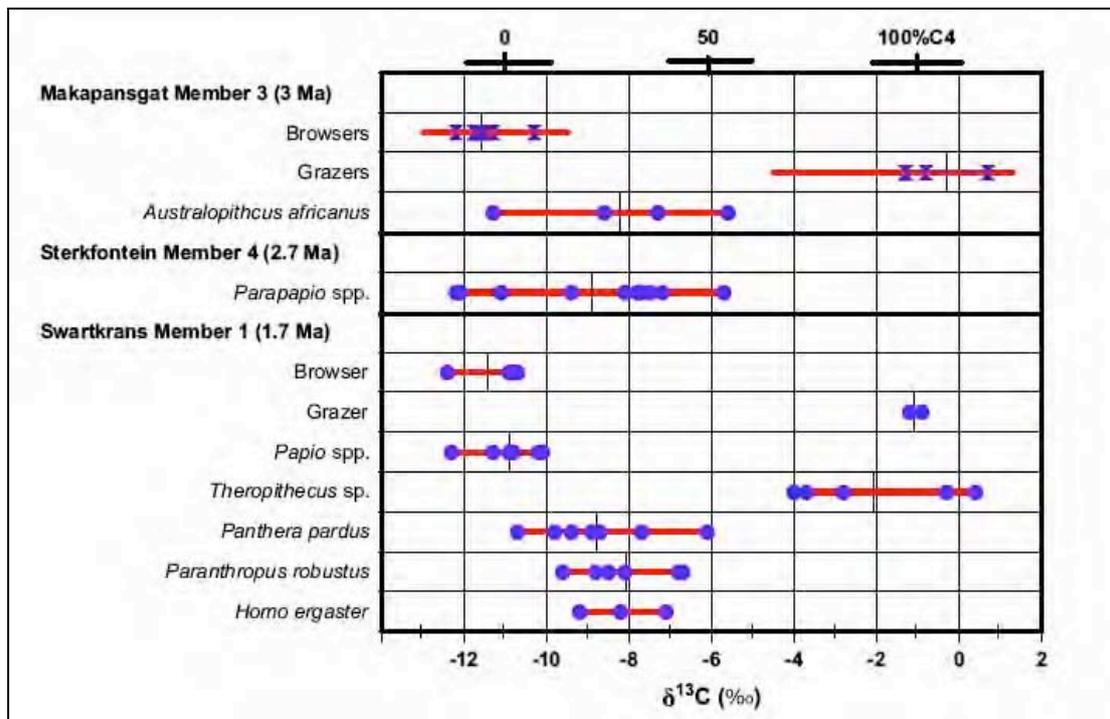
Gráfica 5.1.- Medias de la incidencia de microdesgastes rayaduras y picaduras para primates actuales (arriba), las medias se indican con las cruces y los diamantes representan ± 2 d.s de las medias de esa variable. En la gráfica de abajo las medias para *Australopithecus afarensis* y *Gorilla gorilla beringei* se traslapan completamente sus valores (Grine et al., 2006).

Pero los autores, proponen que dadas la diferencias morfológicas que existen entre los gorilas y los australopitecinos, posiblemente estos últimos no comían habitualmente

alimentos duros, pero si se incluía en su consumo una alta cantidad de hojas y tallos, consumo que pudo haber sido estacional (Grine et al., 2006).

En cuanto a los australopitecinos de Sudáfrica, en 2005, C. R. Peters y J. C. Vogel arrojaron datos sobre la alimentación de estas especies por medio del estudio de isotopos de carbono. La técnica utilizada se basa en el hecho de que el tejido de las plantas que hacen uso de carbono cuatro (plantas C₄) para llevar a cabo la fotosíntesis contienen una cantidad relativamente alta de un raro isótopo estable, carbono trece (¹³C), mientras que las plantas que llevan a cabo la fotosíntesis por medio de carbono más común, el carbono tres (C₃) no contiene ¹³C. Esta señal isotópica es transmitida a los animales que consumen el tipo de plantas que lo contienen. En el contexto africano, es posible emplear el sistema fotosintético, porque aún cuando las plantas leñosas son C₃, la gran mayoría (> 95%) de especies de gramíneas en las sabanas y montes de las regiones de lluvia de verano de Sudáfrica son plantas C₄.

Se analizó esmalte de molares de australopitecinos provenientes del miembro 3 Makapansgat (3 m.a.), que se piensa ocupaban un hábitat compuesto por bosque de ribera, con los lados del valle arbolado, principalmente matorrales y interfluvios. Además, de pocos humedales en la forma de pastizales edáficos. Del miembro 1 de Swartkrans (1.7 m.a.) por reconstrucción paleoambiental se habla de la presencia de un río con parches de pastizales edáficos y algunos carrizales, además de un bosque de ribera, con la vegetación del paisaje circundante desde los pastizales hasta la sabana arbolada abierta. También se midió la presencia del isótopo en otros fósiles de animales localizados en los miembros antes mencionados y además de *Parapio ssp.* proveniente del miembro 4 de Sterkfontein (2.7 m.a.), que se piensa estaba constituido por bosque abierto con áreas de matorrales y maleza (Gráfica 5.2).



Gráfica 5.2.- Se observa el valor relativo de ^{13}C presente en el esmalte dental de especies de animales localizadas en los sitios de donde provienen los homínidos de Sudáfrica. La cantidad del isótopo está expresada como la desviación en partes por millón (‰) de la referencia estándar del PDB. Las barras horizontales indican el rango para cada grupo y las líneas verticales cortas dan el promedio por grupo. La contribución aproximada de C_4 a la dieta se indica en la parte de arriba del diagrama. Así, en el miembro 1 de Makapansgat los ungulados denominados browsers en promedio fueron identificados como comedores de plantas C_3 , mientras que los denominados grazers o herbívoros fueron clasificados como consumidores de plantas C_4 (Lee-Thorp et al., 1994 y 2000; Sponheimer and Lee-Thorp, 1999; Luyt, 2001; citado por Peters y Vogel, 2005).

Así mismo, se realizó un análisis del tipo de plantas salvajes C_4 comestibles que es posible encontrar en África (hojas de algunas hierbas, rizomas y tallo/base de las hojas de algunos juncos, semillas y algunas gramíneas), son relativamente abundantes en paisajes de amplio mosaico de humedales de agua dulce poco profundas estacional y perenne. Pero, este paisaje dista mucho de la reconstrucción de paisajes antes mencionada, por lo que el porcentaje de ^{13}C obtenido del esmalte de los australopitecinos (25% para los 4 especímenes de *Australopithecus africanus* del miembro 3 de Makapansgat, valor similar observado en las 9 muestras de

Paranthropus robustus provenientes de la cueva Swartkrans (1.1-1.8 m.a.) y en otros tres dientes de *Homo ergaster* que fueron encontrados en el miembro 1 del mismo yacimiento (1.7-1.8 m.a.) (Lee-Thorpe y van der Merwe, 1993; Lee-Thorpe et al., 1994, 2000 citado por Peters y Vogel, 2005)), no pudo haberse obtenido por el consumo de plantas C₄. Cabe mencionar que en las regiones Sureste, Central Sur y Este de África cuenta con humedales de agua dulce en los que si pueden se pueden desarrollar las plantas tipo C₄.

Entonces, los autores proponen que las hipótesis para explicar estos resultados deben formularse de una manera que se permita a una gama de porcentajes en torno a un valor medio de 25% reconocer la posibilidad de diferencias individuales significativas. La formulación propone la posibilidad de que la contribución de C₄ a la dieta de un individuo subadulto sea del 30% obteniendo las cantidades del isotopo de:

- ✓ 5 % de entrada de C₄ de tallo de junco y rizomas, semillas de pasto verde y hojas de hierba
- ✓ 5 % de entrada de C₄ de invertebrados
- ✓ 5 % de entrada de C₄ de huevos de aves y polluelos
- ✓ 5 % de entrada de C₄ de reptiles y micromamíferos
- ✓ 5 % de entrada de C₄ de pequeños ungulados
- ✓ 5 % de entrada de C₄ de ungulados medianos y grandes

Las evidencias paleoclimáticas, confirman las observaciones de Ralph Holloway:

“Exactly what selective forces led to this shift can only be guessed, but following the archaeological record of stone tool development at roughly 2.6 MYA, these changes are perhaps best explained as a response to an expanding ecological niche, where scavenging, some small game hunting and vegetarian food base necessitated a more complex appreciation of environmental resources, as well as social behavioral stimuli within foraging hominid groups” (Holloway et al. 2009).

Como se puede observar los australopitecinos en los que se observa este primer cambio reorganizacional del cerebro junto con un pequeño aumento en la talla del mismo, para sobrevivir, son obligados por el medio en que habitan y con ayuda de sus recientes atributos neuronales a obtener alimentos de diferentes fuentes, lo que se traduce en la realización de nuevas conductas. Se puede argumentar que esto también lo hacen otros primates como los chimpancés, sin embargo, las dos especies habitan sitios con diferentes paisajes, ya que mientras una vive en los bosques, la otra ya ocupó la sabana.

SEGUNDO GRAN CAMBIO REORGANIZACIONAL DEL CEREBRO

En este segundo evento reorganizacional, está implicada el área de Broca, hay una asimetría cerebral del tipo que presentan los humanos modernos y quizá la ampliación del lóbulo prefrontal (Holloway et al. 2009).

El estudio de isótopos de oxígeno antes mencionado, pone de relieve que entre 2.5 y 2.4 m.a. atrás, es el momento del avance de la gran glaciación que provocó un enfriamiento generalizado en el planeta (Tabla 5.1). Esto ocasionó que la temperatura global descendiera en promedio 10 grados o más y que el continente se hiciera más árido, dando lugar a un reemplazamiento de bosque por sabana. Elizabeth Vrba, notó la presencia de un patrón de cambio climático que se ha repetido a lo largo de la historia de los homínidos, ya que hace 5 m.a. los antílopes comenzaron a proliferarse en África, lo que coincide con un evento de cambio climático dramático de frío y sequía, lo que provocó la contracción del bosque y el avance de las sabanas a nivel mundial. Por tanto, ésta investigadora piensa en los cambios climáticos periódicos son como “pulsos” de especiación y extinción, que influyen en todos los organismos (Tattersall, 2008: 186).

Elizabeth Vrba, que ha dedicado su investigación a la evolución de antílopes, específicamente, que han habitado África durante los últimos millones de años, se percató de hace 2.5 m.a hubo un cambio en la fauna africana: se volvió rara la presencia de antílopes de bosque, los cuales fueron reemplazados por animales que pastan en seco, en sabanas abiertas. Concluye que esto pudo haber sido ocasionado por un cambio climático, como el anteriormente descrito, que provocó el paso de bosque a sabana, al menos en África (Tattersall, 2008:186).

Entre 2.5 y 1.8 m.a. se observa que en las taxas de *Australopithecus africanus* a *Homo habilis* hay un gran incremento en el volumen cerebral, veloz de aproximadamente 300 ml (Holloway et al. 2009), no se puede saber si este crecimiento fue alométrico o no, ya que el registro fósil es aún muy incompleto.

También hay una coincidencia con el tiempo en que aparecen en el registro fósil las primeras herramientas piedra (Figura 5.9). Se trata de lascas de piedras. El principio de producción es el siguiente: romper rocas para producir bordes afilados sosteniendo un “martillo” en una mano y golpeando un “núcleo” que se sostiene con la otra mano, a este gesto se le llama tallado (Cooldrige y Wynn, 2009:91).

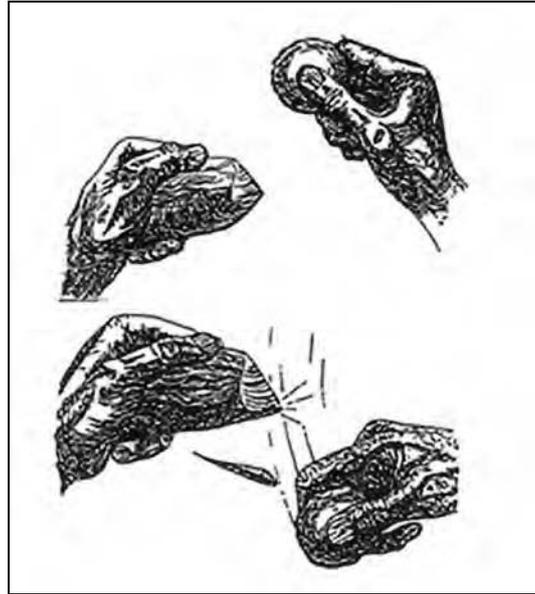


Figura 5.9.- La acción básica o gesto del tallado de piedra (Coolidge y Wynn, 2009).

S. Semaw en el 2000, da a conocer los descubrimientos que realizó en Gona, Etiopia, se trata de artefactos en su mayoría núcleos y lascas, al parecer los núcleos fueron transportados al sitio de su descubrimiento con la finalidad de producir las lascas ahí mismo o con la finalidad de realizar pruebas a la materia prima y evaluar su pertinencia, se les ha asignado una antigüedad de 2.6 m.a. (Coolidge y Wynn, 2009: 97).

En 2005, Anne Delagnes y Helene Roche localizan un par de sitios datados en 2.3 m.a. en Lokalalei al Norte de Kenia. Se encuentran en llanuras de inundación y había un río local en la temporalidad en se encuentran los artefactos. Se localizan algunos huesos de animales y dientes, pero, se descubrieron también lascas y los núcleos originales de donde provenían, lo que permitió reconstruir el proceso de elaboración, que involucra la secuencia exacta en que las lascas fueron talladas, así como los tiempos en los que el tallador orientaba el núcleo. Esta secuencia fue llamada "chaîne opératoires" por André Leroi-Gourhan e implica la existencia de algún tipo de

intencionalidad lo que se traduce en un nivel mental más o menos complejo (Cela y Ayala, 2008: 377). Esta reconstrucción permitió proponer que talladores responsables usaban



Figura 5.10.- Herramienta de piedra localizada en Gona, Etiopia con una antigüedad de 2.6 m.a. Fotografía de Sileshi Semaw (<http://www.science.psu.edu/news-and-events/2010-news/Shipman7-2010>).

un gesto estándar de tallado y eran capaces de asestar golpes precisos con errores mínimos. Además, al igual que los talladores de Gona, realizaban tallas preliminares con la finalidad de evaluar la utilidad del material (Coolidge y Wynn, 2009: 97).

Sin embargo, aunque en el sitio de Lokalalei se han encontrado cerca de 12 especies diferentes de animales, entre ellos tortugas y cocodrilos, no hay evidencia sólida que permita asociar los instrumentos con los restos de animales y aunque los huesos muestran evidencias de matanza, sólo en un hueso de Lokalalei y en un de Gona es posible asegurar que se utilizaron las herramientas de piedra para matar a los animales, o al menos se usaron por algún tiempo (Coolidge y Wynn, 2009:101).

Hace aproximadamente 2 m.a., propone Holloway y colaboradores (2004), que debió haber habido un nuevo evento de cambio climático importantes que causó, en parte, la ramificación evolutiva de unos homínidos más avanzados en cuanto al tamaño craneal y al esqueleto postcraneal. Estos homínidos fueron encontrados en la Garganta de Olduvai, Tanzania y fueron llamados por la familia Leakey *Homo habilis*. Los individuos pertenecientes a esta taxa muestran una capacidad craneal de aproximadamente 590 ml, como se puede apreciar en el fósil OH 24 (Figura 5.11) a 700 ml que exhibe el fósil OH 7, del que se cuenta con un endocráneo parcial de la superficie dorsal, basado solamente en porciones de huesos del parietal (Holloway et al. 2004).



Figura 5.11.- Fósil OH 24, también conocido como Twiggy, fue encontrado en 1968 en la Garganta de Olduvai, Tanzania en África del Este, por Peter Nzube. Fue catalogado como *Homo habilis* y tiene un antigüedad de 1.8 m.a. Su capacidad craneal es de 600 ml. Muestra el prognatismo característico de otros individuos de su especie, pero Se piensa que ya era adulto al momento de la muerte, ya que el tercer molar había brotado (<http://humanorigins.si.edu/evidence/human-fossils/fossils/oh-24-0>).



Figura 5.12.- cráneo encontrado en el año de 1963 en la Garganta de Olduvai, Tanzania por la Louis S. B. Leake. Fue catalogado como OH 16 y agrupado en la especie *Homo habilis*. Tiene una antigüedad de 1.7 m.a. aproximadamente (<http://humanorigins.si.edu/evidence/human-fossils/fossils/oh-24-0>) y una capacidad craneal de 638 ml (Holloway et al. 2004).

Desafortunadamente, los fósiles localizados en la Garganta de Olduvai, están en mal estado, distorsionados e incompletos. Sólo OH 24 y OH 16 (Figura 5.12) tienen lóbulo frontal, pero no hay suficiente información disponible que permita valorar la asimetría cerebral, reducción del PVC o la región del área de Broca.

En cuanto a la talla corporal, sucede algo similar, los elementos poscraneales son pocos y se encuentran sumamente fragmentados. Los fósiles OH 8 (Figura 5.13) y OH 62 (Figura 5.14), permiten especular acerca del tamaño corporal y decir que tenían cuerpos sólo un poco más grandes que los observados en homínidos anteriores. Esto permite proponer que el crecimiento cerebral se llevó a cabo por medio de un proceso no alométrico, lo que nos puede estar hablando de verdaderas presiones de selección

hacia una adaptación comportamental más avanzada basada en el crecimiento cerebral (Holloway et al. 2004).



Figura 5.13.- Pie incompleto localizado en 1960 en la Garganta de Olduvai, por el equipo de Louis S. B. Leakey. Fue clasificado como OH 8. Tiene una antigüedad de 1.8 m.a. y pertenece a la especie *Homo habilis*. Se puede apreciar un arco más cercano al patrón humano (<http://humanorigins.si.edu/evidence/human-fossils/fossils/oh-8>).



Figura 5.14.- Se trata de 302 fragmentos óseos de cráneo y esqueleto poscraneal. Fueron encontrados por Donald Johanson en Olduvai y tiene una edad un poco menor de 2.0 m.a. Fue catalogado como OH 62 (<https://www.msu.edu/~heslipst/contents/ANP440/habilis.htm>).

Aunque no se trata de las herramientas líticas más antiguas, la Garganta de Olduvai dio su nombre a la industria lítica más antigua que se conoce hasta ahora: la cultura olduvaiense (Cela y Ayala, 2008:372). Las herramientas olduvaienses son un conjunto de piedras trabajadas por homínidos para obtener de ellas filos cortantes, núcleos, lascas, lascas retocadas así como fragmentos de lascas. Son obtenidas cuando se golpea un canto de distintos materiales duros como sílex, pedernal, cuarzo, granito o basalto, todos de formas redondeadas. El tamaño de los núcleos puede variar, pero el más común es el que cabe en la mano, o sea, un canto rodado de las dimensiones de una pelota de tenis. Una característica clave de la industria olduvaiense es que se

obtienen por medio de unos cuantos golpes, en ocasiones, con un solo golpe. Las herramientas olduvaienses se han clasificado por sus formas (Figura 5.15) y pensando que la diferencia de forma implica diferencia en la función en (Cela y Ayala, 2008:372):

- 1) Cantos rodados sin filo cortante, con señales de haber sido usados para golpear otras piedras, por lo que se les asigna el nombre de martillos.
- 2) Cantos con un borde cortante obtenido por percusión, usado para romper superficies duras como huesos grandes (para obtener la médula). Se les conocen como proto-bifaces o utensilios-guija (choppers).
- 3) Lascas o esquirlas (flakes), se obtienen dando un solo golpe a un núcleo. Tiene un filo muy agudo, al estilo de una herramienta metálica y se le ha asignado la función de cortar piel, carne y tendones de animales que se quiere despiezar. Pueden estar retocados o no.
- 4) Readeras (flake scrappers), son lascas retocadas con un filo que se asemejan a los modernos cuchillos dentados, posiblemente fueron usados para raspar pieles con la finalidad de curtirlas.

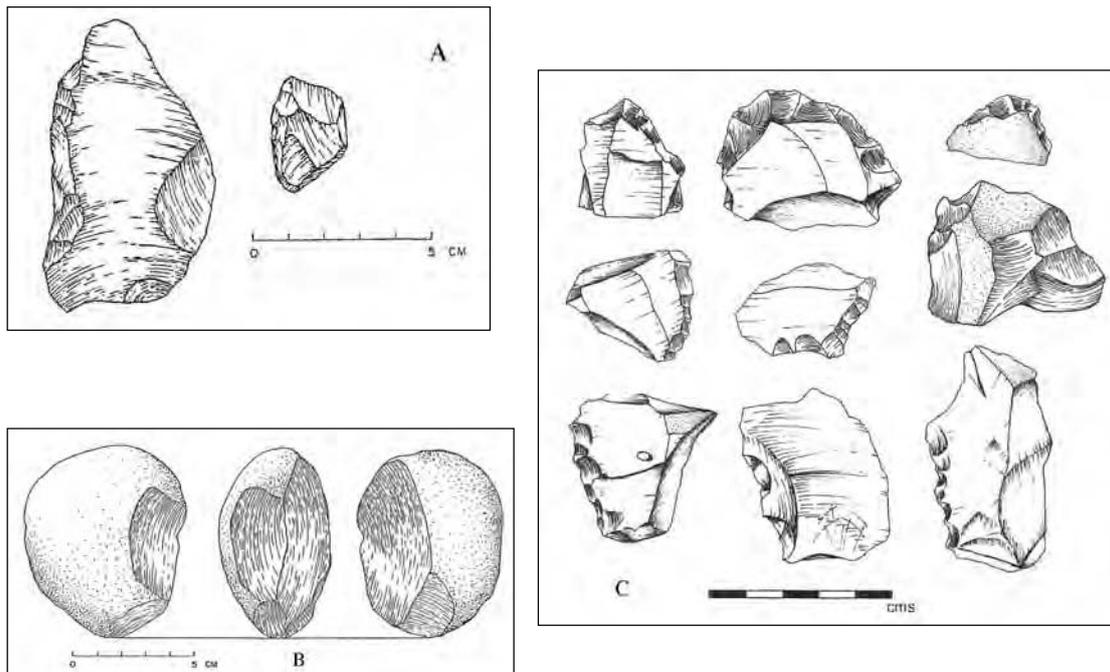


Figura 5.15.- A) Lascas o esquirlas; B) cantos rodados con borde cortante (choppers); C) Raederas. Son ejemplos de la tradición olduvaiense (Coolidge y Wynn, 2009).

Fue al fósil A. L. 666-1, el cual fue clasificado como *Homo habilis*, que se encontraron asociadas por primera vez herramientas perteneciente a ésta cultura (Cela y Ayala, 2008: 379). Fueron W. H. Kimbel y colaboradores los que en 1994, localizaron este espécimen en la parte superior del miembro Kada Hadar, el maxilar estaba fragmentado en dos partes a lo largo de la sutura intermaxilar y aunque no tiene algunos dientes, se conserva la porción subnasal. En este mismo horizonte también aparecieron choppers y lascas olduvaienses. Se le asignó al maxilar y a las herramientas una edad de 2.33 ± 0.07 m.a. (Cela y Ayala, 2008: 267).

Sin embargo, el sitio FLK de la Garganta de Olduvai es en donde se han localizado miles de herramientas de piedras y fragmentos de huesos de animales, poseen características muy similares a las de los sitios de Gona y Lokalalei, ya que se encuentra situado muy cerca de un lago que incluye árboles y muchas especies de

mamíferos de bosques. Pero la gran diferencia es que el sitio de Olduvai es más grande y se encuentra mejor preservado. En 1971, Mary Leakey da a conocer los descubrimientos realizados en este sitio, que tenía una extensión de 315 m². Los restos de animales ahí representados incluían una amplia variedad de mamíferos pequeños y de tamaño medio (como los antílopes), sin embargo no todas las partes del cuerpo estaban presentes. Pero una observación importante es que hay pocos huesos pertenecientes al esqueleto axial (vertebras, omóplatos y huesos de la pelvis) y en su mayoría se trata de huesos de piernas. Esto lleva a pensar por un lado que los animales allí presentes no fueron matados en el sitio de su descubrimiento, y por otro lado se puede decir que los huesos de la piernas o las piernas completas fueron transportados a FLK desde otro lugar. Muchos de los huesos presentes exhiben marcas de corte (Figura 5.16) incluyendo las marcas de corte hechas para remover la carne de los huesos (Coolidge y Wynn, 2009: 101).



Figura 5.16.- Fragmento de hueso de pierna de antílope proveniente de la Garganta de Olduvai, muestra huellas de haber sido descarnada con herramientas de piedra. Tiene una antigüedad de 1.75 m.a. (Coolidge y Wynn, 2008).

Además, muchos otros huesos fueron aplastados y astillados, se piensa que con la finalidad de extraer la médula o tuétano de su interior. También hay huesos que muestran marcas de haber sido roídos por algún carnívoro, pero en unos cuantos casos se observa que las marcas de corte se hicieron primero que las muestras de haber

sido roídos y en otros casos se observa lo contrario. Todas estas evidencias apuntan hacia la propuesta de que las herramientas no fueron usadas para matar y además la presencia de marcas producidas por otros carnívoros pone de manifiesto que los homínidos no era los únicos interesados en hacer uso de los cuerpos de animales muertos. Pero lo que es mucho más probable, es que estos homínidos hayan sido carroñeros, tomando partes de animales que fueron ultimados por otros carnívoros y entonces llevaban esas partes a lugares relativamente seguros como lugares cerca del agua para después remover los restos de carne y romper los huesos para extraer la médula (Coolidge y Wynn, 2009:102). Lo anterior debe pensarse no como un cambio en la dieta de los homínidos, sino como un agregado de proteína animal a una dieta herbívora.

En 1972, se encuentra en el miembro Burgi en Koobi Fora, Kenya, un cráneo fragmentado, reconstruido por Alan Walker (Tattersal, 2009:126), al que se catalogó como KNM-ER 1470, y otro más, el KNM-ER 1590, los dos de aproximadamente 1.88 m.a., estos dos especímenes forman parte de una nueva especie o taxa, *Homo rudolfensis*. Estos homínidos tienen un cerebro y un cuerpo más grande que los encontrados en la Garganta de Olduvai. Pero es el KMN-ER 1470 (Figura 5.17) que es posible observar claramente un patrón de asimetría occipital-izquierdo frontal derecho, además de un área de Broca bien definida más parecida a *Homo* que a *Pan* o a *Australopithecus africanus* (Holloway et al. 2004).



Figura 5.17.- Cráneo descubierto en 1972 por Bernard Ngeneo en Koobi Fora. Fue catalogado como KNM-ER 1470. Tiene aproximadamente 1.9 m.a. y pertenece a la especie *Homo rudolfensis*. Después de la reconstrucción realizada por Bernard Wood, se pudo apreciar un cráneo grande con cara larga, ancha y plana. Las raíces dentales ponen de manifiesto que este homínido tenía dientes grandes y además ya no se observan las inserciones musculares en el cráneo como las que presentaban los australopitecinos robustos. Esta especie coexistió en la cuenca del Turkana, en la parte Norte de Kenia, con otras tres especies entre 2.0 y 1.5 m.a.: *Homo habilis*, *Homo erectus* y *Paranthropus boisei*. (<http://humanorigins.si.edu/evidence/human-fossils/fossils/knm-er-1470>).

En la misma área del Koobi Fora se descubrieron otros homínidos que dieron lugar a dos taxas más. Por un lado, están los fósiles KNM-ER 3733 y KNM-ER 3883 que forman parte de la taxa *Homo ergaster*.

El fósil KNM-ER 3733 (Figura 5.18) se halló in situ en el miembro superior de Koobi Fora, se trata de una calota completa con gran parte de la región facial (incluyendo huesos nasales y cigomáticos), además conservaba los alveolos de los dientes anteriores y algunos premolares y molares. Richard Leakey y Alan Walker en 1976, además de los anterior observaron el gran parecido con los fósiles de *Homo erectus* localizados en Pekin (Cela y Ayala, 2008: 312).



Figura 5.18.- Fue descubierto por Bernard Ngeneo en 1975 en Koobi Fora, Kenia. fue catalogado como KNM-ER 3733 y clasificado como *Homo ergaster*. Se trata de un individuo femenino adulto. El sexo se conoce por la comparación con características anatómicas de los fósiles KNM-ER 3883 y KNM-WT 15000, este último masculino. La edad se determinó por medio de la valoración de las suturas craneales, las cuales se encuentran totalmente cerradas, desgaste dental y la erupción del tercer molar(<http://humanorigins.si.edu/evidence/3d-collection/f-knm-er-3733>). Tiene una capacidad craneal de 848 ml y una antigüedad de 1.78 m.a. (Holloway, 2004).

Por otro lado, está el fósil KNM-WT 15000 que es considerado *Homo erectus* (Figura 5.19). Se descubrió en el lado oeste del lago Turkana (en la orilla contraria en donde se habían encontrado los fósiles antes mencionados). F. H. Brown y colaboradores en la temporada de campo de 1984, en la superficie del yacimiento Nariokotome III de la orilla oeste del lago Turkana, encontraron un fragmento pequeño de frontal de homínido, excavaciones posteriores sacaron a la luz muchos fragmentos de la cara, el cráneo, mandíbula y muchos huesos postcraneales que antes de la fosilización fueron dispersados por la acción del agua y además fueron pisados por grandes mamíferos. El brote dental permite plantear que tenía aproximadamente 12 años cuando murió.

Sin embargo, aún con ésta edad la estatura que presentaba era similar a la de un adulto de etnia blanca, lo que nos dice que concluido el desarrollo de KW 15000 hubiera alcanzado una estatura mayor que la promedio para los humanos actuales (Cela y Ayala, 2008:313).



Figura 5.19.- KNM-WT 15000 o “Niño de Turkana” fue encontrado en 1984 en Nariokotome, Turkana del Oeste, Kenia. Fue descubierto por Kamoya Kimeu y fue clasificado como *Homo erectus*. La forma de la pelvis indica que era masculino. Su estatura al morir era de 160 cm y pesaba 48 kg, posiblemente en la adultez hubiera alcanzado los 185 cm. Al morir tenía una capacidad craneal de 880 ml, pero se calcula que hubiera alcanzado los 909 ml de haber llegado a la adultez. (<http://humanorigins.si.edu/evidence/human-fossils/fossils/knm-wt-15000>).

A KNM-WT 15000 se le ha asignado una antigüedad de 1.5 m.a. (Holloway et al. 2004).

Así, en cuanto al volumen craneal, hubo un pequeño crecimiento alométrico de *Homo habilis* a *Homo erectus*, entre 1.8 y 500,000 años de 752 ml observados en KNM-ER

1470 hubo un aumento hasta casi 900 ml presentes en KNM-WT 15000 (Holloway et al. 2004).

La información obtenida de endocráneos de *Homo erectus* aún es muy reducida. En el endocráneo OH 12 (Figura 5.20) clasificado como *Homo erectus* se observa con claridad la orientación posterior del surco lunar (Holloway et al. 2004).

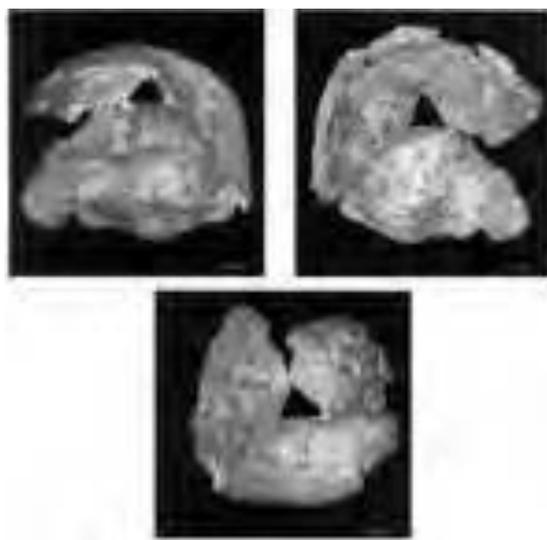


Figura 5.20.- OH 15 o también llamado “pinhead”, fue encontrado en la Garganta de Olduvai, Tanzania en 1962 por Margaret Cropper (<http://www.talkorigins.org/faqs/homs/specimen.html>). Fue asignado a la taxa *Homo erectus*, se calculó una capacidad craneal de 727 ml y tiene una antigüedad aproximada de 0.6 años (Holloway et al. 2004).

En cuanto a la relación alométrica entre el cerebro y el cuerpo, Holloway y sus colaboradores (2004), proponen que aún no teniendo datos sobre el tamaño corporal de KNM-ER 1470, resulta poco probable que el aumento en el volumen del cerebro de 750 a 800 ml se haya tratado de un incremento puramente alométrico basado en el incremento de la talla corporal solamente. Sin embargo, están completamente de acuerdo en que *Homo erectus* (incluyendo a *Homo ergaster*) ya tenían un cuerpo de

proporciones muy similares y casi indistinguibles a las que presentan los *Homo sapiens* modernos (Holloway et al. 2004).

Homo erectus incluyendo a *Homo ergaster*, habitaron África, el Sur de Europa, el Sur de Asia (Dmanisi y República de Georgia), Este de Asia (China e Indonesia) y el Sureste asiático. Es notorio que *Homo erectus* debió desarrollar un estilo de vida tal, que les permitió adaptarse a hábitats muy diferentes que iban de la árida sabana africana a los bosques tropicales del Sureste asiático. En la Isla de Java, Indonesia, se han encontrado fósiles con una antigüedad de 1.8 m.a., más antiguos que los de Nariokotome, África. Después de haberse expandido por este extenso territorio, *Homo erectus*, pasa por un periodo de estasis de casi un millón de años, en el que los cambios anatómicos son pequeños y su volumen craneal, apenas se incremento (Coolidge y Wynn, 2009:110).

En el yacimiento de Olduvai, Mary Leakey observó una transición de las herramientas olduvaienses a unas de talla mucho más elaborada. Estos nuevos instrumentos recibieron el nombre de “cultura achelense”, ya que mostraban un gran parecido con los instrumentos de piedra encontrados con anterioridad en el yacimiento St. Acheul en Francia (Cela y Ayala, 2008: 379).

Aún, teniendo presente el cambio de tradición y aunque en muchos yacimientos africanos, además de Olduvai, en el lago Natron, Tanzania no fue posible observar nítidamente esta transición. Si sucedió en el yacimiento Konso-Gardula (Etiopia), que se encuentra al Sur del río Awash y al Este del Omo. En este sitio Berhane Asfaw y su equipo, en 1991, encontraron una gran cantidad de útiles como bifaces groseramente trabajados, buriles en forma de triedro, núcleos y lascas. Además, se encontraron asociados un molar y un fragmento mandibular izquierdo datados entre 1.38 y 1.34

m.a. Asfaw, relacionó éstos fragmentos óseos con los ejemplares de *Homo ergaster* descubiertos en Koobi Fora, lo que permite relacionar a *Homo erectus* con la cultura achelense (Cela y Ayala, 2008: 381).

Lo que se puede considerar el sello de la industria achelense fueron las bifaces (Figura 5.21). Son herramientas relativamente largas (10 cm o más) que se producen recortando un núcleo o largas lascas bifacialmente, es decir, por medio de la talla de pequeñas lascas de los bordes en ambas caras del artefacto. El producto final es un borde largo, de corte sinuoso que la mayoría de las veces abarca toda la orilla de la herramienta. Muchas de las veces, el recorte en los bifaces le brinda una forma simétrica total (Coolidge y Wynn, 2009: 110).

Desde la Arqueología se piensa que las bifaces son las primeras herramientas que existen en la mente de los fabricantes como herramienta en si. Ya que en el caso de las herramientas de la cultura olduvaiense tenían como objetivo completar una tarea (desmembrar animales muertos) y por tanto, las herramientas eran parte del mismo proceso, no existen como cosas fuera del contexto de uso. En cambio, las bifaces son fabricada por los homínidos, que llevan con ellos y que usan una y otra vez como herramientas y como fuentes de lascas. Ahora las herramientas, en lugar de ser elementos de producción, son propias y adquieren el estado de objetos permanentes en la vida cotidiana de los homínidos, aún cuando no estén en uso (Coolidge y Wynn, 2009: 112). Las bifaces eran unas herramientas adaptables y los homínidos cargaban con ella anticipando su potencial uso futuro (Coolidge y Wynn, 2009:113).

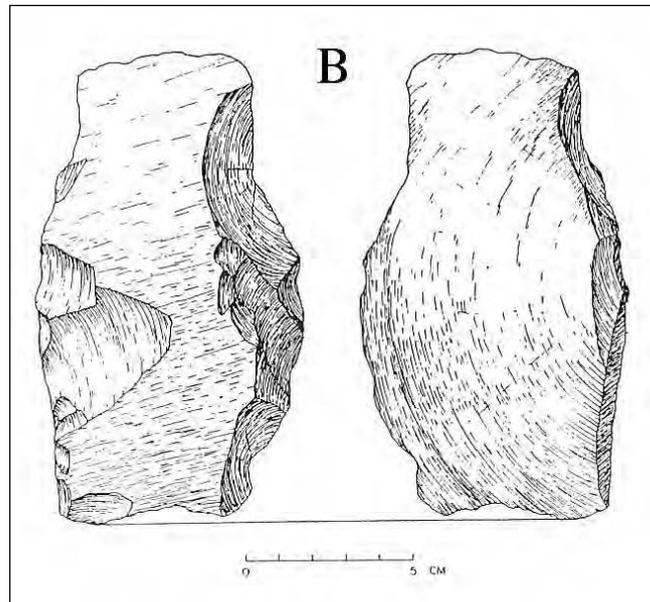
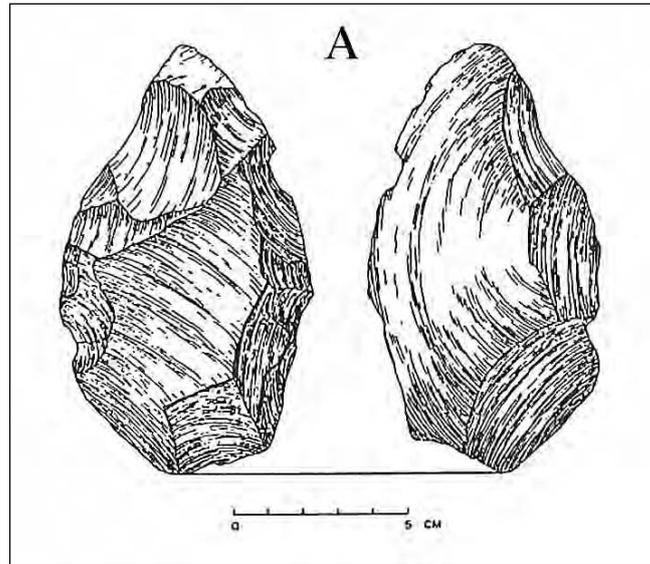


Figura 5.21.- A) Bifaz de 1.4 m.a. proveniente del lago Natron; B) herramienta de piedra de similar edad que la anterior, fue encontrada en la Garganta de Olduvai. Ambas fueron obtenidas del recorte de la orilla de lascas más largas (Coolidge y Wynn, 2009).

Entre 500,000 y 100,000 años hubo una ampliación gradual y modesta del volumen cerebral no relacionada alométricamente con el incremento en el tamaño corporal en

Homo erectus al *Homo* arcaico (*Homo heidelbergensis*) como los que se han descubierto en Steinheim, Swanscombe, Atapuerca, Ceprano, Petralona, Reilingen,



Figura 5.22.- Clasificado como *Homo heidelbergensis*, el hombre de Petralona 1, fue encontrado en la localidad griega del mismo nombre. Tiene un volumen craneal de 1230 ml y antigüedad 210,000 años aproximadamente. Presenta unos arco superciliares masivos y severo desgaste dental. Los integrantes de esta especie habitaron Europa y su origen es posiblemente fue en África. Se trata de las primeras especies que habitaron las frías latitudes europeas, cazaban grandes mamíferos y construían refugios con ramas y piedras (<http://humanorigins.si.edu/evidence/human-fossils/fossils/petralona-1-0>).

y es hasta los Neandertales (Figura 5.23) donde se pudo apreciar nítidamente un incremento en la robustez esquelética junto con un aumento alométrico del tamaño del cerebro. Por tanto, es desde *Homo erectus* y en las especies posteriores en las que se observa claramente la asimetría cerebral, así como un área de Broca a manera de la que exhiben los humanos modernos (Holloway et al. 2004, 2009).

La aparición de *Homo heidelbergensis* (Figura 5.22), coincide con el tiempo en que se presenta el interglaciar Mindel-Riss, evento climático que va de 400.000 a 200.000

años (Cela y Ayala, 2008:391). En estos periodos se goza de un clima como el que se observa en la actualidad.

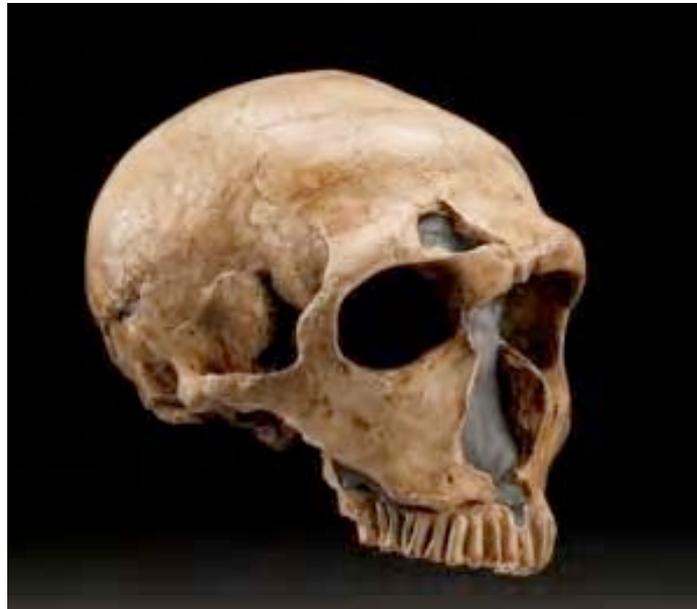


Figura 5.23.- Hombre de la Ferrassie, se encontró en 1909 en la cueva que lleva el mismo nombre ubicada en Francia. Fue clasificado como *Homo neanderthalensis* y tiene una antigüedad de entre 70,000 y 50,000 años. Se trata de uno de los cráneos mejor preservados con una frente baja e inclinada y la apertura nasal grande, típico de los neandertales. Conserva todas la piezas dentales del maxilar, las cuales están muy desgastadas. Los huesos de las piernas y los pies muestran sin caber duda alguna que estos individuos caminaban erguidos igual que los humanos modernos (<http://humanorigins.si.edu/evidence/human-fossils/fossils/la-ferrassie>).

Las herramientas pertenecientes a la cultura achelense, de las que hablamos anteriormente, sufren una especie de estasis que va desde 1.4 a 300,000 años, es decir, no sufren grandes modificaciones, al igual que sucede con los individuos que las fabricaron los *Homo erectus* (Coolidge y Wynn, 2009: 155).

Sin embargo, si se observan cambios en la manera de producción y los talladores fueron mejorando cada vez mas. Hace 400,000 años los talladores ya pudieron haber

tenido la capacidad de producir bifaces delgadas con simetría en tres dimensiones (Figura 5.24).

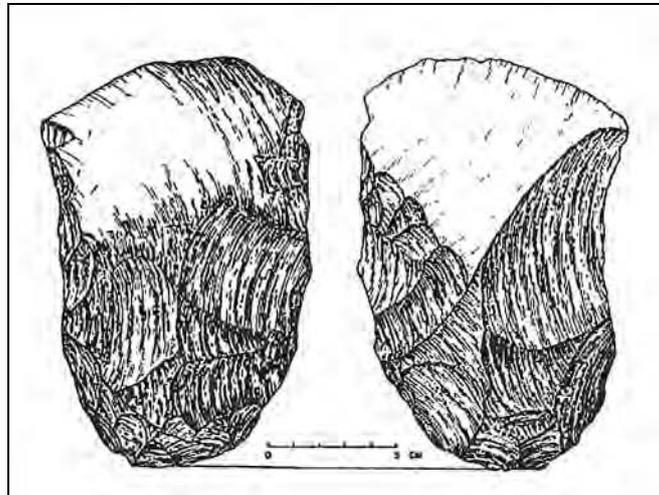


Figura 5.24.- Herramientas producidas por muy probablemente por *Homo heidelbergensis*. Fueron localizadas en Isimila, Tanzania. Tienen una antigüedad de 300,000 años (Coolidge y Wynn, 2009).

Las investigaciones de J. Hallos, relacionadas con las bifaces producidas por *los Homo heidelbergensis*, expuestas en 2005, muestran como en un sitio de Inglaterra llamado Boxgrove, hubo un patrón de reducción secuencial, lo que se refiere a que el tallador llevaba consigo un hacha de mano parcialmente formada a un sitio, para reducirlo un poco más, para llevarlo de nuevo con él (Coolidge y Wynn, 2009: 158).

Se piensa que en el sitio de Boxgrove, hace 400,000 años, un *Homo heidelbergensis*, sentado sobre las dunas de arena cerca de la costa de hoy es el Canal Ingles, estaba tallando una hacha de mano y durante el proceso, el o ella, produjo alrededor de 1,750 lascas de más de 5 cm como dimensión máxima y miles de pequeños fragmentos y virutas (Figura 5.25). En el sitio no se encontraron lascas

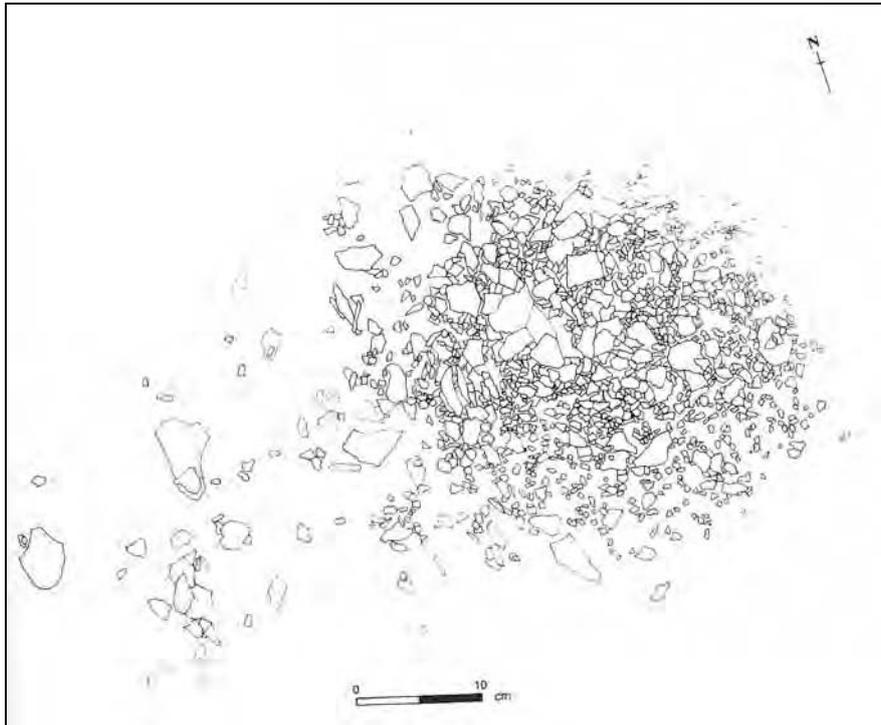


Figura 5.25.- Pila de tallado de Boxgrove, Inglaterra de 400,000 años; el tallador en un solo lapso de tiempo finalizó la talla de una hacha de mano, pero al mismo tiempo supervisó el procedimiento y así obtener lascas grandes y útiles (Coolidge y Wynn, 2009).

corticales (de la superficie de un núcleo de sílex), lo que hace pensar que los talladores se las llevaron como desbaste, probablemente para realizar pruebas de calidad o reducir el peso. El tallador, reducía el desbaste y el producto final era la hacha de mano, pero durante el proceso iba eligiendo las lascas más bonitas, grandes y delgadas, las cuales iba apartando del resto. Así, el tallador de Boxgrove, mientras producía un producto final, también producía muchas lascas útiles (Coolidge y Wynn, 2009:160). A esta nueva tradición lítica se le dio el nombre de musteriense.

También se han descubierto otro tipo de herramientas, pero hechas con materiales como madera. H. Thieme, en 2005, descubrió en la localidad de Schöningen, Alemania varias lanzas de madera que dos metros de largo, tallada en pino, con ambos extremos afilados (Figura 5.26). Los talladores seleccionaron la parte más dura

del pino, que encuentra en el corazón cerca de la base y fue afeitado, tallado y se le dio forma con herramientas de piedra. Fue encontrado entre los restos de carcasas de caballos (Coolridge y Wynn, 2009, 162).

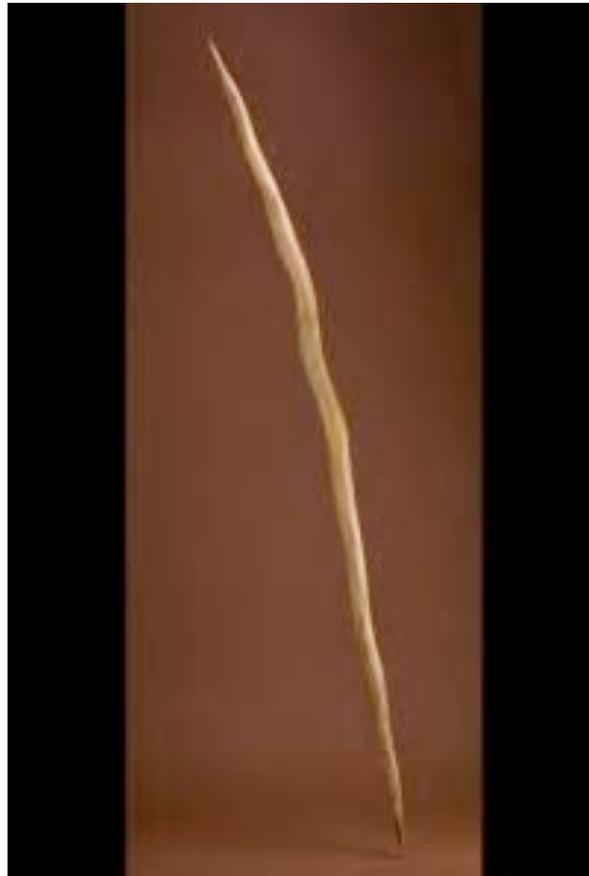


Figura 5.26.- Lanza de pino descubierta en Schöningen, Alemania. Tiene una antigüedad de 350,000 aproximadamente (<http://humanorigins.si.edu/evidence/behavior/oldest-wooden-spear>).

Lo anterior, permite asegurar que los *Homo heidelbergensis*, cazaban mamíferos grandes, un comportamiento adicional muy útil para la sobrevivencia en altitudes altas durante el Pleistoceno (Coolridge y Wynn, 2009: 162).

Se observa un nuevo comportamiento en *Homo heidelbergensis*, al menos en lo que respecta a Europa, controlan el fuego y construyen refugios. Henry de Lumley, en el sitio francés Terra Amata, al sur de ciudad de Niza, observó unas formas a manera de fogones que se puede tomar como evidencia de la domesticación del fuego (Figura 5.27). Este sitio, parece haber sido usado como un campamento estacional de caza, en donde se construían refugios con árboles jóvenes colocados en el suelo en óvalos y reunidos en la parte superior. Con 350,000 años de antigüedad, se trata de las primeras evidencias de ésta práctica (Tattersall, 2009, 168).

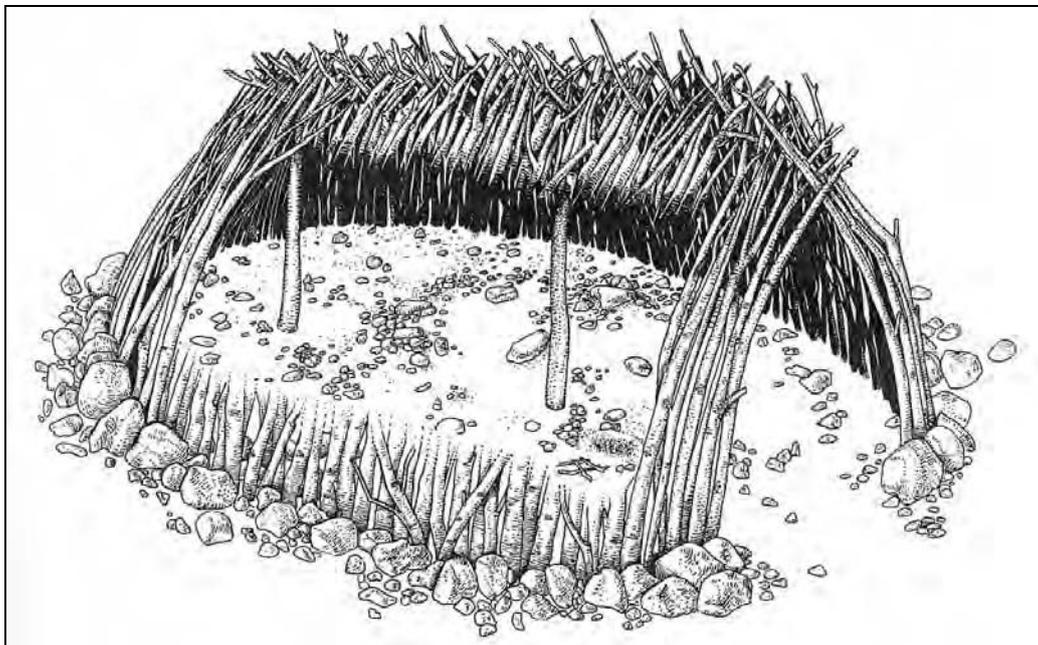


Figura 5.27.- Reconstrucción artística de una estructura habitacional localizada en Terra Amata, Francia (Tattersal, 2009).

Esto hace posible pensar que la tecnología de estos individuos se extendió más allá de las herramientas de piedra hasta materiales y conocimientos que les permitieron hacer frente al frío presentes en las altas latitudes (Coolridge y Wynn, 2009:162).

Los *Homo heidelbergensis*, son considerados los antepasados de los Neandertales. Aunque la tecnología lítica de estos sigue la tendencia marcada por los *Homo heidelbergensis*, destacan en las producciones de los neandertales la presencia de una gran variedad de diferentes tipos de bordes en las lascas, entre muchos se tienen “raspadores” de filo empinado, lascas con dentado grueso, punzones y muchas otras más (Figura 5.28) (Coolidge y Wynn, 2009: 185). A esta tecnología se le llama musterense (Cela y Alaya, 2008:453).

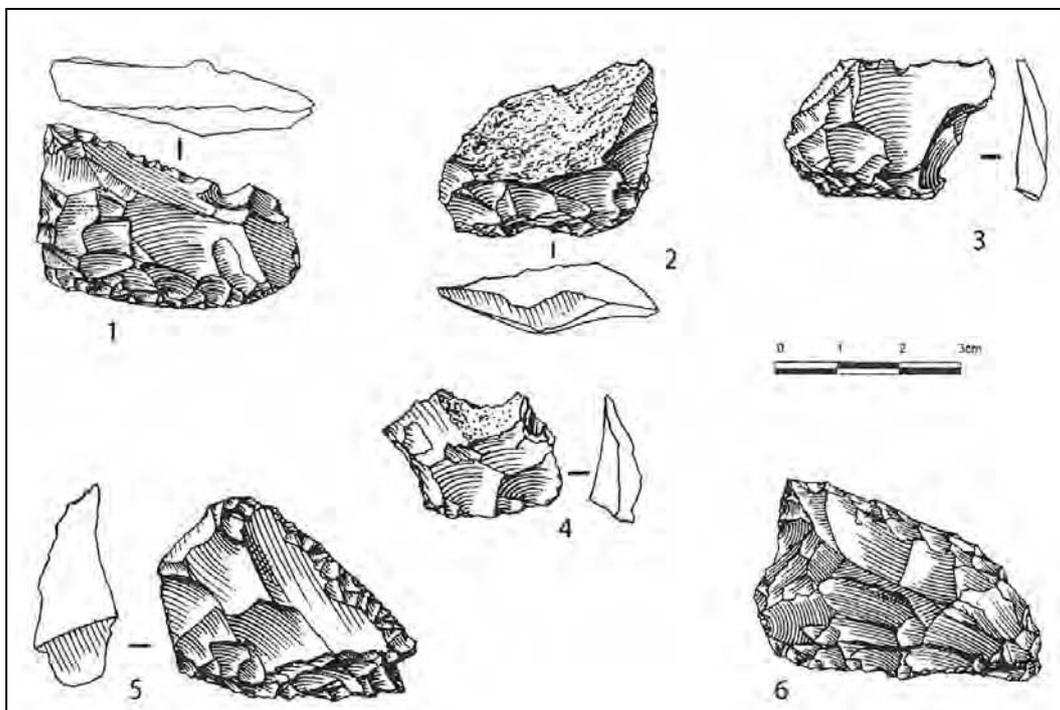


Figura 5.28.- Lascas neandertales encontradas en un campamento de caza de reno (Coolidge y Wynn, 2009).

En muchos casos, los punzones eran “hojas” recortadas bifacialmente (como las descubiertas en Blattspitzen, Alemania), pero igualmente a menudo usaban lascas en

forma de triángulo que fueron producidas mediante una técnica especial de preparación de núcleo. Entre los Neandertales, las hachas de mano se siguieron haciendo, pero cada vez fueron menos comunes. Se piensa que las variedades de bordes en las herramientas se debe a que los neandertales los realizaban con la finalidad de hacer uso de ellas en tareas específicas. Aún así, en el registro arqueológico no hay evidencia de haber producido herramientas con otros materiales como hueso, cuerno o madera. A las herramientas producidas por los neandertales y que son el sello de su tecnología se les llamo Levalloisense. (Coolridge y Wynn, 2009:186).

La propuesta de que los Neandertales eran hábiles cazadores, es apoyada por diferentes sitios arqueológicos como Mauran cerca de los Pirineos franceses, el que en varias ocasiones fue usada una estrecha barra de tierra ubicada entre los escarpes del río para canalizar y concentrar ahí las manadas de bisontes a lo que posteriormente se mataba y descuartizaba. En La Borde, más al Norte, muchas veces se usó una caverna derrumbada de piedra caliza como una trampa para el ganado. También en la Cotte de St. Brelade en la Isla de Jersey, (en la costa Noroeste de Francia) es a donde se dirigía a mamuts y rinocerontes hacia un precipicio. Bisontes, uros y mamuts eran presas excelentes y más si la caza se hacía en grupo, sin embargo, los neandertales visitaban en repetidas ocasiones estos lugares, tal vez porque conocían muy bien las características del paisaje y esto les brindaba una ventaja importante (Coolridge y Wynn, 2009:184). Estudios realizados en los que se mide la relación entre ^{15}N y ^{14}N (la relación entre los isótopos será más alta si se ha comido más carne) en huesos y dientes de Neandertales, se observó una alta relación entre los isótopos, lo que apunta a un mayor consumo de carne por parte de estos individuos (Hervé Bocherens, 1991 citado por Tattersall, 2009).

Por otro lado, se piensa que *Homo neanderthalensis*, llevaba a cabo el enterramiento intencional de sus muertos, algo que no se había visto en ningún otro homínido anteriormente. Se puede argumentar, en su contra, que se llevaban a cabo como modo de demostrar respeto y aprecio, siempre que se quisiera evitar que animales carroñeros hurtaran los cuerpos. Pero no se puede negar que estos individuos tuvieran interrogantes acerca de la muerte, el más allá y el sentido de la existencia cuando los entierros se encontraron asociados a cualquier tipo de ritual (Cela y Ayala, 2008: 455).

Las evidencias de posibles entierros neandertales se han encontrado en los yacimientos de La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie y Le Moustier en Francia, Teshik-Tash en Uzbekistán y otros más dudosos se encuentran en Atapuerca, España. En África, en sitios como Border Cave, Sudáfrica que se dataron en el Paleolítico Medio, también se han encontrado algunos supuestos entierros asociados a posibles objetos ornamentales (Beaumont, 1973 citado por Cela y Ayala, 2009).

Y unos de los entierros deliberados más confiables es el encontrado en La-Chapelle-aux-Saints por A. Bouyssonie y colaboradores en 1908 (Figura 5.29). Se trata de un adulto avanzado que apareció en un agujero practicado en el suelo de una caverna que no puede ser atribuido a ningún proceso natural. Cabe mencionar que gracias al tratamiento dado a los muertos, se han recuperado esqueletos completos y en buen estado de conservación (Cela y Ayala, 2008:455).



Figura 5.29.- Se le llamó “El viejo de La Chapelle” y fue descubierto en 1908 por Amadee y Jean Bouyssonie y L. Bardon. Se le asignó antigüedad de 60,000 años aproximadamente y fue clasificado como *Homo neanderthalensis*. Fue el primer esqueleto completo de neandertal descubierto. Se propuso que se trataba de un adulto avanzado ya que presenta reabsorción alveolar antemortem (<http://humanorigins.si.edu/evidence/human-fossils/fossils/la-chapelle-aux-saints>).

Finalmente, es el cráneo de Herto (Figura 5.30) con una antigüedad de entre 160,000 y 154,000 años, que eventualmente se considera presenta las mismas características endocraneales que se observan en *Homo sapiens* moderno, es decir, tamaño, asimetrías, patrones lobulares y vasos meníngeos) (Holloway, 2004). Fue localizado en Herto, Middle Awash, Etiopia. Es el fósil más completo que se recobró del Miembro superior Herto de la formación Bouri y se trata de un cráneo de adulto de la localidad Bouri Vertebrate Paleontology 16 o BOU-VO-16/1 (White et al. 2003).



Figura 5.30.- Cráneo de Herto BOU-VP-16/1 se trata de un adulto. Vistas lateral, frontal, tres cuartos, posterior, superior e inferior. Escala 1cm (White et al. 2003).

Sin embargo, los restos más antiguos considerados como los primeros *Homo sapiens* fueron dados a conocer en 2007, por J. Shea y colaboradores, datan de hace 190,000 años y fueron descubiertos en Omo Kibish, Etiopia. Es un parietal parcial que permite observar la máxima amplitud del cráneo al que perteneció (Coolridge y Wynn, 2009: 209).

Pero, aunque es África donde se encuentra por primera vez el hombre anatómicamente moderno, el lugar de donde provienen sus restos arqueológicos representativos es Europa.

Así, mientras en los estratos que corresponden al Paleolítico Medio se ha encontrado un diverso conjunto de herramientas de piedra hechas de lascas y entre ellas no hay herramientas de hueso o cuerno, ni cuentas o pendientes o figurines que se hayan asociado a restos de Neandertales, en la etapa siguiente las cosas cambian (Coolridge y Wynn, 2009:211).

En la etapa más reciente, el Paleolítico Superior, desde el siglo XIX los arqueólogos europeos, excavando en las bocas de las cuevas descubrieron un gran conjunto de herramientas (Figura 5.31) que incluyen lascas delgadas (llamadas espadas), lanzas y cabezas de arpones talladas en hueso y asta, cuentas y pendientes hechas de concha y marfil, figurillas de humanos y animales talladas, hasta figurillas de híbridos humano-animal, también llamados therianthropos (Coolridge y Wynn, 2009:211).

Los productores de estas herramientas y objetos son humanos modernos que llevaban consigo su tecnología e invadieron el oeste de Europa y rápidamente reemplazaron a los Neandertales, fueron llamados Cro-magnones y reciben este nombre ya que es en la cueva del mismo nombre ubicada al sur de Francia en donde se descubrieron los artefactos antes mencionados (Coolridge y Wynn, 2009: 213).

Estas herramientas no son sólo más sofisticadas y precisas que las musterienses, sino que además se realizan representaciones de objetos existentes en el medio ambiente en forma de grabados, pinturas y esculturas (Cela y Ayala, 2009: 469). Y es esto lo que hace la mayor diferencia entre el Paleolítico medio y superior (Coolridge y Wynn, 2009: 213).

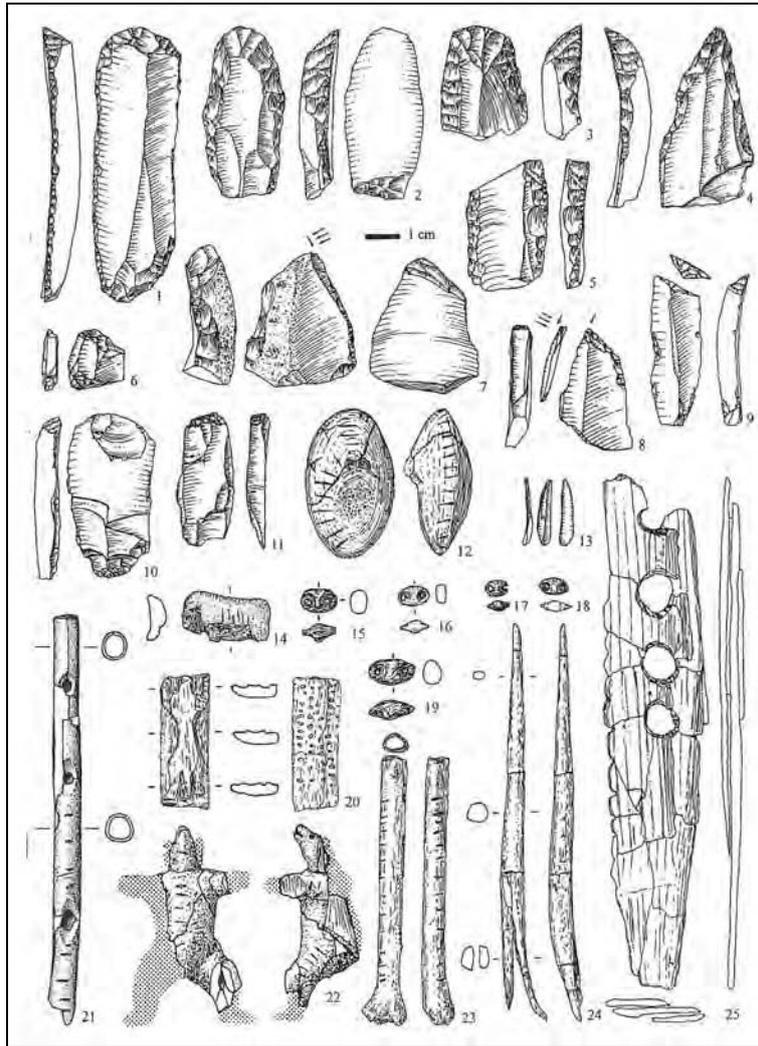


Figura 5.31.- Artefactos del Paleolítico temprano provenientes de Geibenklösterle, Alemania. Además de herramientas de piedra hay punzones de hueso (24), figurilla de marfil (22), cuentas de marfil (16), huesos con muescas (23) y hasta una flauta (21) (Coolidge y Wynn, 2009).

En el yacimiento de Vogelherd (Alemania), asociados a presencia de humanos de aspecto moderno, se encontraron muestras de arte auriñaniense con una antigüedad de 32,000 años. La figurilla más representativa es el caballo de Vogelherd (Marshack, 1990 citado por Cela y Ayala, 2008). Esta pieza mide 5 cm en su mayor dimensión y muestra una fidelidad absoluta que no es necesario adivinar lo que representa y fue tallada en colmillo de mamut. Se observa una pulimentación atribuida, probablemente, a su uso como colgante (Figura 5.32) (Cela y Ayala, 2009:470).



(A)



(B)

Figura 5.32.- Figurillas encontradas en la cueva de Vogelherd, hechas hace 32,000 años aproximadamente, por Cro-manones. Fueron encontradas en la cueva de Vogelherd, Alemania (<http://humanorigins.si.edu/evidence/behavior/ivory-horse-sculpture>).

Junto con la producción de figurillas, también surge otra nueva manifestación humana. Las paredes y techos de las cuevas se comienzan a decorar con escenas de animales en color, las más representativas son la cueva de Lascaux, Niaux y Chauvet (Francia) y Altamira (España). Lo que parece importante resaltar es en palabras de Cela y Ayala:

“los objetos de uso cotidiano se encuentran también profusamente decorados con motivos geométricos y con representaciones figurativas cuyo nivel de interpretación naturalista del mundo exterior alcanza unas cotas similares a las que pueden expresar hoy los mejores dotados de nuestros artesanos” (Cela y Ayala, 2009:471).

En resumen, los cambios sucedidos al cerebro en la segunda reorganización, sugieren que la selección natural actuó sobre un repertorio comportamental social más cohesivo y cooperativo, con la posibilidad de mostrar un lenguaje primitivo (Holloway et al. 2009). Para el momento en que existieron los *Homo erectus* (entre 1.6 y 1.7 m.a. aproximadamente), la conformación corporal ya es en esencia como la

que se observa en los *Homo sapiens* modernos, tal vez un poco más delgado y musculoso, pero la estatura y el peso se encuentran dentro de los rangos del humano moderno. Lo anterior, pone de manifiesto, que el tamaño relativo del cerebro aún no alcanzaba las proporciones de los humanos modernos y, por tanto, no todo en la evolución del cerebro homínido se ha tratado de un ejercicio alométrico, o sea, se observa nuevamente la naturaleza del mosaico de la evolución del cerebro humano (Holloway et al. 2009). Posteriormente, hace al menos 200,000 años vivieron en Europa los Neandertales, estos tenían un cerebro que excedía en promedio al del humano moderno. Pero la diferencia mayor entre los humanos modernos y los Neandertales a nivel de endocraneal es que estos últimos son más grandes y aplanados. Y aún más importante, los lóbulos frontales de los neandertales ya no son más primitivos (Holloway et al. 2009).

HISTORIA DE VIDA DE LAS DIFERENTES ESPECIES DE HOMÍNIDOS

Como vimos anteriormente, la historia de vida de los diferentes organismos se refiere a los acontecimientos importantes que ocurren durante su ciclo de vida, que configuran específicamente el esfuerzo reproductivo. Con seguridad se encuentra bajo el control, de manera directa o indirecta, del genotipo. Se relaciona de manera causal o de otra manera con la ontogenia de los animales, el fenotipo adulto y el comportamiento, en especial si este último se relaciona con la reproducción (Skinner y Wood, 2006).

Para conocer la historia de vida, en este caso de homínidos extintos, se deben evaluar las listas de “variables de la historia de vida” que potencialmente son una fusión de tres categorías de información que a continuación se describirán (Skinner y Wood, 2006):

- A. Bajo la primer categoría se agrupan variables como tiempo de duración de la gestación, edad de destete y longevidad que nos habla directamente del tiempo en suceden los eventos relacionados con la historia de vida. Son llamadas “variables de la historia de vida” (LHVs por sus siglas en inglés). En un taxón extinto, no es posible evaluar de manera directa estas variables, posiblemente, por la incompletud del registro fósil.
- B. La segunda categoría agrupa información cualitativa y cuantitativa que es posible obtener del registro fósil en relación con la ontogenia.
- C. La tercer categoría incluye información proveniente del registro fósil acerca de variables (como masa corporal o tamaño del cerebro) que como se ha demostrado empíricamente dentro de los primates, influyen en la historia de vida o que se correlacionan con las LHVs.

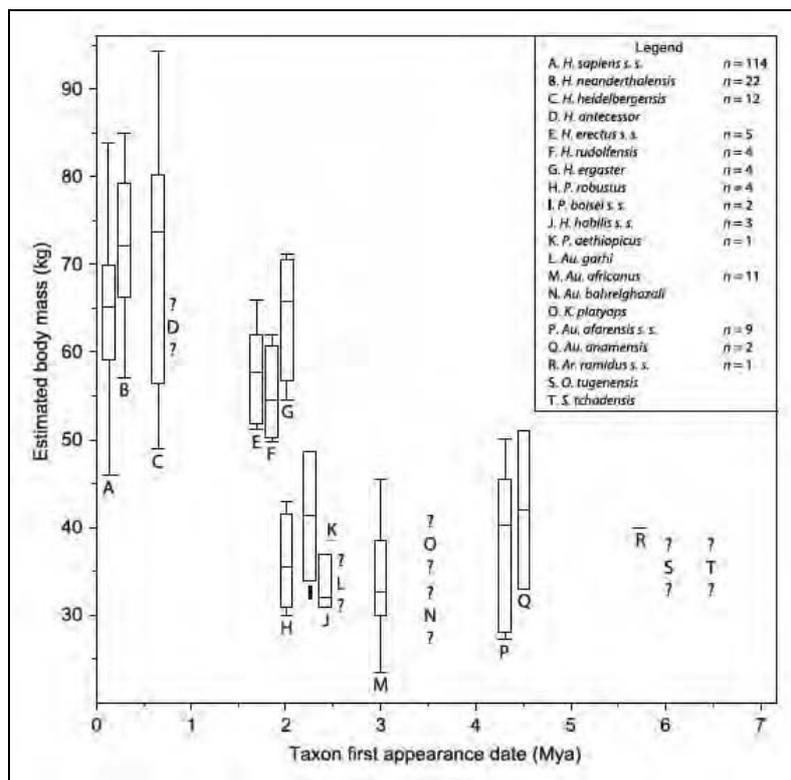
A estas dos últimas categorías se le ha llamado “variables relacionadas de historia de vida” (Skinner y Wood, 2006).

Estas últimas, no son variables de la historia de vida como tal, sin embargo, están ligadas o permiten realizar inferencias sobre las variables de la historia de vida (Robson y Wood, 2008).

Ahora se describirán las categorías que son sensibles de arrojar información por medio del registro fósil. Específicamente, P. H. Harvey y T. H. Clutton-Brock en 1985, proponen que existencia de una fuerte correlación en subfamilias de primates entre talla corporal y LHVs (longitud de gestación, edad de destete, edad de la primera reproducción, intervalo entre nacimientos y máxima esperanza de vida (Skinner y Wood, 2006; Robson y Wood; 2008).

MASA CORPORAL

Así, hubo un aparente incremento substancial en la media de la talla corporal en algunos taxos de homínidos en la edad de la primera aparición hace aproximadamente 2 m.a. (Gráfica 5.2). Pero atrás de 2 m.a. la masa corporal no parece diferir del promedio de la masa corporal mostrada por primates vivos (35-40 kg aproximadamente).



Gráfica 5.2.- Se estima la masa corporal contra la primera fecha de aparición de las taxos de homínidos fósiles. Las gráficas cajas y los bigotes representan los cuartiles alto, mediano y bajo (cajas) y los valores máximos y mínimos (bigotes). Taxa representada con una sola línea horizontal tiene una sola estimación para la variable en cuestión. La taxa sin datos aparecen entre signos de interrogación (Robson y Wood, 2008).

En cuanto al dimorfismo sexual, que se ha calculado como la relación de hombre a mujer estimada en la talla corporal. En la tabla 5.3 se puede apreciar que en los taxones homínidos el dimorfismo sexual de talla corporal es igual o mayor que el presentado por los chimpancés, hasta la aparición de los primeros *Homo* (Robson y Wood, 2000).

	Species adult average		Male mean (kg)	Female mean (kg)	Sexual dimorphism [†]	Method(s)
	Mean (kg)	95% CI				
A) Extant apes						
Orangutans (<i>Pongo</i> sp.)	64		80	38	2.12	A
Gorillas (<i>Gorilla</i> sp.)	128		160	95	1.66	A
Bonobos (<i>P. paniscus</i>)	39		45	33	1.35	A
Chimpanzees (<i>P. troglodytes</i>)	41		46	35	1.31	A
Modern humans (world-wide)	49		53	46	1.16	A
(B) Splitting taxonomy						
<i>S. tchadensis</i>	?	?	?	?		
<i>O. tugenensis</i>	?	?	?	?		
<i>Ar. ramidus</i> s. s.†	40	?	?	?		E
<i>Au. anamensis</i>	42	-72-156	51	33	1.54	B
<i>Au. afarensis</i> s. s.	38	31-45	45	29	1.55	B
<i>X. platyops</i>	?	?	?	?		
<i>Au. ba/hrelghazali</i>	?	?	?	?		
<i>Au. africanus</i>	34	30-38	41	30	1.36	B
<i>Au. garhi</i>	?	?	?	?		
<i>P. aethiopicus</i>	38	?	38	?		C
<i>P. boisei</i> s. s.	41	-52-134	49	34	1.44	B
<i>P. robustus</i>	36	27-45	40	32	1.25	B
<i>H. habilis</i> s. s.	39	25-41	37	32	1.16	B
<i>H. rudolfensis</i>	55	46-64	60	51	1.18	B
<i>H. ergaster</i>	64	53-76	68	54	1.26	F
<i>H. erectus</i> s. s.	58	50-65	59	57	1.04	D,C,F
<i>H. antecessor</i>	?	?	?	?		
<i>H. heidelbergensis</i>	71	62-80	84	78	1.08	F
<i>H. neanderthalensis</i>	72	69-76	76	65	1.17	F
<i>H. sapiens</i> s. s.	64	63-66	68	57	1.19	F

*See Appendix I for the fossil specimens used to estimate body mass for each taxon.

†The 95% confidence intervals are calculated using a quantile from Student's t distribution, instead of a quantile of 1.96 from the normal distribution. This gives a more realistic estimate of the confidence interval for a mean derived from a small sample size (e.g. *P. boisei* s. s.).

‡Body mass sexual dimorphism calculated as the ratio of the estimated male mean and the estimated female mean body mass.

§Method key: A = sex-specific body mass reported for wild (Plavcan & van Schaik, 1997) or ethnographic (Jenkins, 2001) populations; B = based on a modern human regression of hindlimb joint size; C = based on a hominoid-derived regression of orbital area; D = based on a hominoid-derived regression of orbital height; E = a comparative estimate of upper limb joint size of *Ar. ramidus* and AL 288-1 (*Au. afarensis*); F = based on regressions of femoral head diameter and/or stature and bi-iliac breadth (see Ruff et al. 1997), and G = body mass estimates for the more inclusive taxa, calculated as the mean value of all specimens from appropriate individual taxa listed in the splitting hominin taxonomy.

Tabla 5.3.- Estimación de masa corporal para las especies de grandes simios existentes, humanos modernos y las diferentes taxas de homínidos (Robson y Wood, 2008).

MASA CEREBRAL/VOLUMEN ENDOCRANEAL

Como hemos visto, aunque no es posible realizar mediciones directas del tamaño cerebral en restos fosilizados, si es posible obtener datos de la cavidad craneal, también llamado volumen endocraneal (Tabla 5.4).

	Mean cranial capacity (cm ³)	95% CI†	Sample size
(A) Splitting			
<i>S. tchadensis</i>	365	?	1
<i>O. tugenensis</i>	?	?	
<i>Ar. ramidus s. s.†</i>	?	?	
<i>Au. anamensis</i>	?	?	
<i>Au. afarensis s. s.</i>	458	335–580	4
<i>K. platyops</i>	?	?	
<i>Au. bahrelghazali</i>	?	?	
<i>Au. africanus</i>	464	426–502	8
<i>Au. garhi</i>	450	?	1
<i>P. aethiopicus</i>	410	?	1
<i>P. boisei s. s.</i>	481	454–507	10
<i>P. robustus</i>	563	–542–1668	2
<i>H. habilis s. s.</i>	609	544–674	6
<i>H. rudolfensis</i>	726	501–950	3
<i>H. ergaster</i>	764	640–888	6
<i>H. erectus s. s.</i>	1003	956–1051	36
<i>H. antecessor</i>	1000	?	1
<i>H. heidelbergensis</i>	1204	1130–1278	17
<i>H. neanderthalensis</i>	1426	1351–1501	23
<i>H. sapiens s. s.</i>	1478	1444–1512	66
(B) Lumping‡			
<i>Ar. ramidus s. l.</i>	365	?	1
<i>Au. afarensis s. l.</i>	458	335–580	6
<i>Au. africanus</i>	464	426–502	8
<i>P. boisei s. l.</i>	472	447–498	12
<i>P. robustus</i>	563	–542–1668	2
<i>H. habilis s. l.</i>	648	579–716	9
<i>H. erectus s. l.</i>	969	919–1019	42
<i>H. sapiens s. l.</i>	1418	1384–1452	108

†The 95% confidence intervals are calculated using a quantile from Student's t distribution, instead of a quantile of 1.96 from the normal distribution. This gives a more realistic estimate of the confidence interval for a mean derived from very small sample sizes (for example, *P. robustus*).

‡Cranial capacity estimates for these more inclusive taxa are calculated as the mean value of all specimens from appropriate individual taxa listed in the splitting hominin taxonomy above.

Tabla 5.4.- Estimación de la capacidad craneal en las diferentes taxas de homínidos (Robson y Wood, 2008).

Entonces, tenemos que los tamaños cerebrales de los primeros homínidos no difieren significativamente de los mostrados por *P. troglodytes* (~400 cm³). Los tamaños cerebrales de *Homo habilis*, *Homo rudolfensis* y *Homo erectus* son intermedios entre los valores para *Pan troglodytes* y *Homo sapiens*. Sin embargo, el valor para *Homo erectus* es el único más cercano a *Homo sapiens* que a *Pan troglodytes*. Así mismo, sólo *Homo heidelbergensis* y *Homo neanderthalensis* muestran tamaños cerebrales que son indistinguibles de los de *Homo sapiens*. Así, parece que hay una cierta discontinuidad entre las variables masa corporal y tamaño cerebral, que se manifiesta en el momento de la aparición de expresión humana moderna para esas variables (Robson y Wood, 2008). Lo que concuerda con la ausencia de crecimiento alométrico en las etapas de evolución del cerebro antes presentadas.

LHRV'S DENTALES

Los dientes forman la mayor parte del registro fósil y su evaluación ha sido una herramienta útil para reconstruir la historia de vida de homínidos ya desaparecidos, ya que depende fuertemente de los datos ontogenéticos que puedan ser obtenidos de los dientes (Hawkes, 2006).

TIEMPOS DE FORMACIÓN DE LA CORONA Y LA RAÍZ

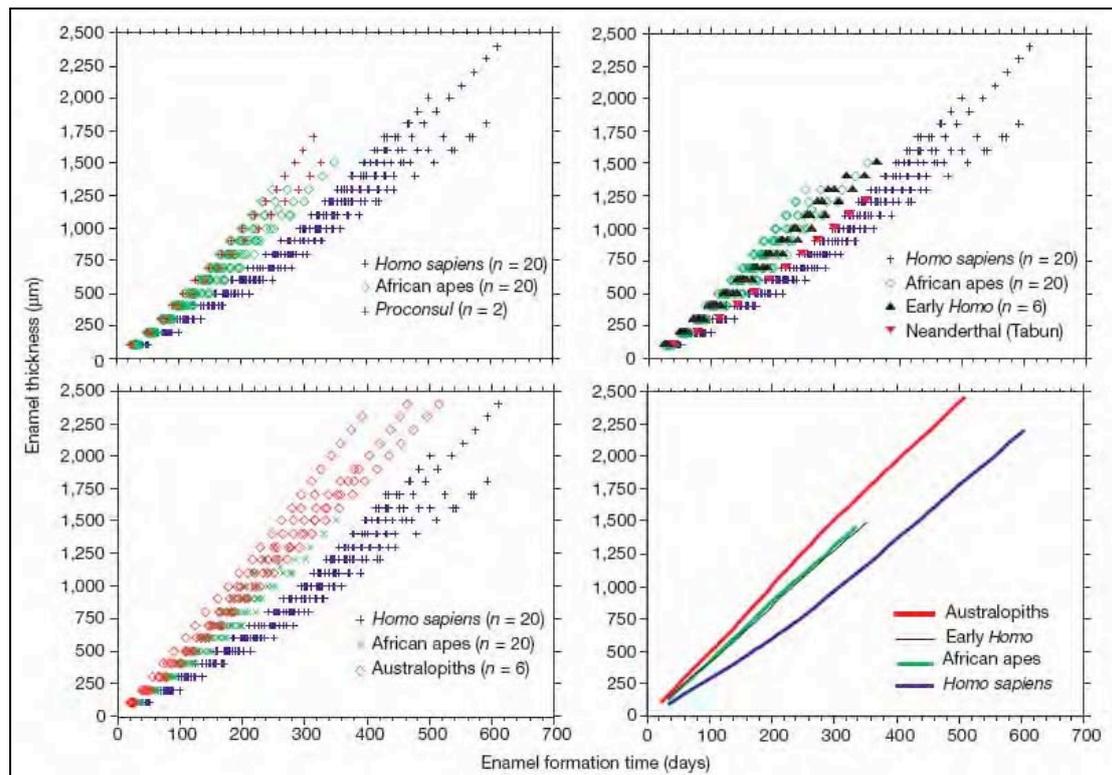
Debido a que el ritmo de incremento del crecimiento del tejido duro de los dientes es constantes, los ciclos de actividad celular son usados a manera de reloj para determinar el tiempo de inicio, duración y finalización de la actividad celular responsable de la deposición dental de tejido duro en los fósiles (Dean, 1987 citado

por Skinner y Wood, 2006). Específicamente, la matriz cristalina secretada por las células encargadas de formar el esmalte (amenoblastos) y las células que forman la dentina (odontoblastos) exhiben dos conjuntos de periodicidad discreta: un periodo corto de aproximadamente 24 horas (estriación cruzada), y un periodo largo que dura aproximadamente 9 días (estriado café de Retzius). En cuanto a la dentina el periodo corto es llamado “von Ebner” y el más largo “líneas de Andresen” (Dean, 2005 citado por Skinner y Wood, 2006).

En el caso de los dientes fósiles que no están fracturados naturalmente, la determinación del tiempo de formación de la corona se obtiene sumando la duración estimada del crecimiento aposicional del esmalte (o sea, el esmalte que cubre la cúspide de un diente y cuyas líneas de periodo largo no alcanzan la superficie de la corona) y la duración del crecimiento imbrincacional del esmalte (que es el producto del número de perikymata y se refiere a la manifestación en la superficie del estriado de Retzius que alcanza la superficie del esmalte (9 días). Este permite registrar como crece el esmalte lateral de los dientes en altura después de haberse completado el esmalte oclusal. Entonces la suma de los tiempos de formación del esmalte oclusal y lateral da como resultado el tiempo de formación de la corona (Dean et al. 2001)

M. C. Dean y colaboradores, en 2001, llevaron a cabo un análisis de tiempo de formación de esmalte en dientes incisivos y caninos de los primeros homínidos. Realizaron un conteo de la estriación-cruzada del periodo largo y luego echaron mano de periodicidad empírica de los tiempos formación de esmalte de nueve días y se contrasto contra el espesor del esmalte. En 13 dientes o fragmentos de ellos se identificaron regiones bien conservadas de esmalte de estriación cruzada, pertenecían a los primeros *Homo*, cuatro especies de australopitecinos y un neandertal. Los

resultados mostraron que los primeros homínidos necesitaron, en promedio, cien días menos que los humanos modernos para que el esmalte dental un espesor de 1,000 mm. Por lo que concluyen que las trayectorias del crecimiento de esmalte de simios, australopitecinos o los fósiles clasificados como *Homo habilis*, *Homo rudolfensis* u *Homo erectus*, no caen dentro de la trayectoria mostrada por humanos.



Gráficas 5.3.- Gráficas de dispersión con regresión en donde se observa las tasas de formación de esmalte en para muestras de homínidos. La trayectoria de formación para los dientes de los humanos modernos es diferente de la que se observa para primates africanos y las muestras fósiles. Sólo la muestra de neandertal cae dentro de la muestra de humanos modernos. Mientras que las muestras de australopitecinos y los primeros *Homo* se empalman con las de simios africanos, sin embargo, en los primeros se puede apreciar un ligero aumento en el promedio de la tasa de velocidad de crecimiento del esmalte. En todos los casos el coeficiente de determinación R^2 fue mayor para los polinomios de segundo orden más que para la regresión lineal cuadrada (Dean et al. 2001).

En cuanto a los neandertales los datos obtenidos son confusos, investigaciones como la realizada por M. C. Dean en 2001, realizada por medio de patrones de perikymata, o el que llevaron a cabo R. Macchiaelli y colaboradores asociando la velocidad de formación del esmalte y la erupción dental concluyen que los neandertales muestran que los tiempos de formación del esmalte dental son muy similares a las observadas en humanos modernos (Robson y Wood, 2008).

Pero también hay investigaciones que muestran lo contrario, o sea, que los tiempos de formación del esmalte dental son mucho menores que los de los humanos como las de F. V. Ramirez-Rozzi y J. M. Bermúdez de Castro (2004) o la de T. M. Smith (2007) (Robson y Wood, 2008). Por tanto, se deben hacer más investigaciones para llegar aun consenso mayor.

TIEMPOS DE FORMACIÓN Y ERUPCIÓN DE LOS DIENTES

Una de las muchas diferencias que distinguen al humano moderno de otros grandes simios es la diferencia relativa en el tiempo de formación de los dientes dentro de la arcada dental y el momento de su brote. En primates no humanos, la secuencia de brote dental es la siguiente: el primer diente permanente en brotar es el primer molar, lo siguen incisivos y premolares, después el segundo molar y al último el canino. En los humanos modernos la secuencia es: el primer molar y el incisivo central brotan juntos, los sigue el incisivo lateral, con el canino, premolares y segundo molar subsecuentemente brotan juntos (Skinner y Wood. 2006).

En la figura 5.31 se puede apreciar la complejidad de las interacciones entre diferentes aspectos del desarrollo de incisivos y molares inferiores en humanos

modernos, chimpancés vivos y la taxa *Paranthropus*. Aún, con las similitudes entre la ontogenia entre *Pan* y *Paranthropus* (el primer molar brota a los ~3 años de edad), las coronas de los incisivos se forman en momentos diferentes en estas especies, lo que da como resultado diferentes secuencias de erupción. Pero, aún cuando en los humanos modernos y en *Paranthropus* las secuencias de brote son similares, las diferencias son notables en las tasas de formación de la corona y la raíz (Skinner y Wood, 2006; Robson y Wood, 2008).

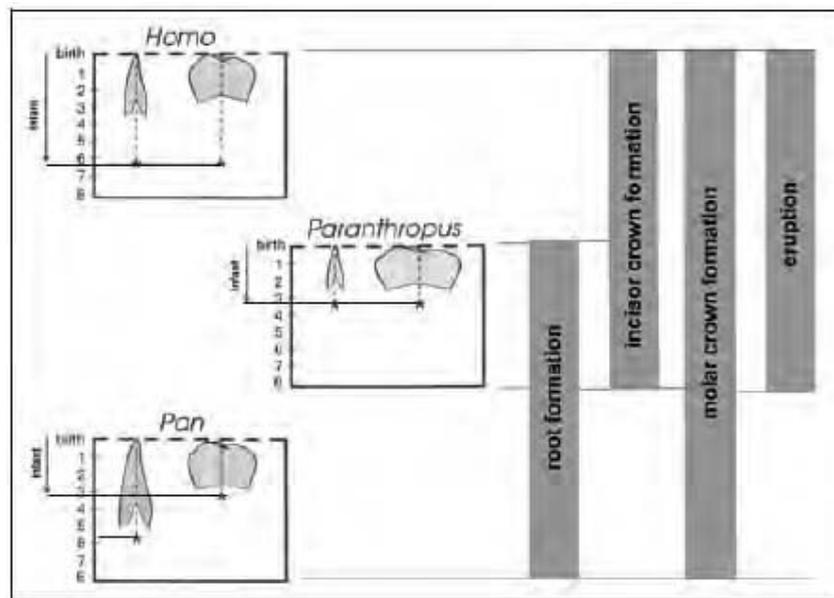


Figura 5.32.- Relación entre la formación de la corona y la secuencia de erupción en humanos modernos, *Pan* y *Paranthropus boisei*. Los guiones verticales representan el tiempo de inicio de la formación de la corona a su erupción. La altura de la corona indica el tiempo que toma aproximadamente la formación de la corona; el resto del periodo de erupción representa el tiempo de formación de la raíz. La infancia es tomada al momento de la erupción de M1(*). Las barras verticales de color gris indican las tasas y patrones en común entre taxas. En los tres géneros los tiempos formación de las coronas son similares, pero *Pan* difiere de los otros en cuanto a los tiempos de erupción y con *Homo* en los tiempos de formación de la raíz (Macho y Wood, 1995 citado por Robson y Wood, 2008).

En otro estudio realizado en 2003 por J. M. Bermúdez de Castro, se comparó el tiempo relativo de formación de los dientes, en una amplia variedad de fósiles de homínidos con una muestra de dientes de humanos modernos y primates no humanos. Se observaron similitudes entre primates no humanos y los primeros homínidos, por una lado. Por otro, hay similitudes en el tiempo de formación de los dientes entre los humanos modernos y *Homo antecessor*, *Homo erectus* y *Homo heidelbergensis* (Tabla 5.5)(Bermúdez de Castro, 2003).

	I2	C	M1	M2
<i>H. sapiens</i>	1.05	0.98	1.01	0.93
<i>H. sapiens</i>	0.97	0.87	0.97	1.15
Gibraltar 2	0.94	0.96	0.85	1.21
Teshik Tash		0.98		1.06
Ehringsdorf		0.97		1.09
SH-H18	1.01	0.89	1.05	1.05
Zhou B-I	1.17	0.85	1.15	0.89
TD6 H1 mx		0.78		1.09
TD6 H1 md	1.12	0.80	1.03	1.07
TD6 H3		1.00		0.97
KNM-WT 15000	0.84	0.87	1.06	1.13
KNM-ER 820	0.98	0.82	1.18	0.98
KNM-ER 1507		0.68		1.08
KNM-ER 1590		0.60		0.96
Stw 151	1.02	0.66	1.28	1.12
Taung	0.83	0.69	1.35	1.12
Sts 24	0.77		1.57	
LH 3	0.88		1.37	
LH 6	0.98		1.18	
<i>Pan troglodytes</i>	1.00	0.46	1.21	1.42
<i>P. troglodytes</i>	0.79	0.51	1.21	1.32
<i>Gorilla gorilla</i>	0.88	0.47	1.23	1.21
<i>G. gorilla</i>	0.78	0.46	1.45	1.27

Tabla 5.5.- Valores obtenidos después de dividir los puntuación de edad de I2, C y M2 para cada espécimen entre la media de la edad de los especímenes (Bermúdez de Castro et al. 2003).

Por medio de las LHRVs dentales como el tiempo de formación de la corona y la raíz, así como el tiempo relativo de formación y erupción de los dientes, se puede decir que *H. Neanderthalensis* y los *Homo sapiens* del Paleolítico Superior presentan un patrón más hacia el humano moderno. En el caso de los homínidos más antiguos y los considerados como homínidos de transición, la evidencia pone de relieve un patrón más parecido a los chimpancés. En cuanto al desarrollo dental, en los representantes posteriores de *H. Erectus*, *H. antecessor* y *H. heidelbergensis*, es más derivado en la dirección de los humanos modernos que en la de los homínidos arcaicos y de transición, pero el patrón no es aún como el de los humanos anatómicamente modernos. Por lo anterior, se puede pensar que las tasas de pre-humanos modernos tenían una historia de vida diferente a los homínidos arcaicos y humanos modernos (Robson y Wood, 2008).

DIFERENCIAS EN EL ESTRIADO

Las evidencias antes expuestas nos permiten relacionar las diferentes fases de reorganización que sufrió el cerebro y los comportamientos cada vez más variados, es decir, conforme el cerebro aumentaba de tamaño y diferentes componentes de la corteza se reorganizaban hacia un patrón más humano, las actividades realizadas por los homínidos que corresponden a cada una de las fases fueron cambiando y aumentando en número, hasta llegar a la producción simbólica que será la encargada de moldear el mundo humano.

Sin embargo, los datos obtenidos de los endocráneos no nos permiten indagar en asuntos como la relación entre las estructuras que participan en la memoria de procedimiento. Aún así, por medio de comparaciones entre cerebros de humanos y

chimpancés, que como ya hemos visto, es el pariente más cercano del humano, es posible observar algunos de los sustratos neurales que están ligados a especializaciones cognitivas propias del humano y que se desarrollaron desde hace 6-8 millones, tiempo en existió el último ancestro común (Holloway, 2009).

Como mencionamos antes, se relaciona al estriado la memoria de procedimiento, que a su vez está involucrada en la realización de las diferentes actividades que se llevan a cabo en la vida cotidiana.

Como ha sucedido en otras ocasiones en la historia del estudio del cerebro, son las investigaciones médicas las que permiten acercarse a su funcionamiento y la presente investigación no es la excepción.

En un estudio, llevado a cabo en la Universidad de California, por Dali Yin y colaboradores (2009), en el que se buscaba llevar a cabo una terapia génica que permitiera curar la enfermedad de Parkinson, se realizaron mediciones del estriado por medio de imagen por resonancia magnética (MRI) en humanos sanos y diagnosticados con la enfermedad, así como en monos Rhesus a los que se les lesionó químicamente y sin lesión, y en monos *Cynomolgus*.

Pero para los fines prácticos de ésta investigación sólo se tomarán en cuenta las mediciones realizadas en individuos sanos.

Los resultados imágenes MR muestran que de los 13 individuos humanos (5 hombres y 8 mujeres de entre 63 y 88 años, con una media de 72.6 años), el volumen del putamen derecho iba de 2.70 cm³ a 4.89 cm³ con una media de 3.60 ± 0.18 cm³ y en cuanto al lado izquierdo, los volúmenes oscilaron entre 2.38 cm³ y 4.54 cm³ con una media de 3.55 ± 0.17 cm³. No se observaron diferencias significantes entre los

volúmenes de los ambos lados ($p = 0.84$). La media para los volúmenes del putamen de ambos hemisferios es $3.57 \pm 0.12 \text{ cm}^3$ (Yin et al. 2009).

En cuanto, a las mediciones del putamen realizadas en 7 monos Rhesus (5 machos y 2 hembras), de entre 5 y 7 años de edad con una media de 5.4 años y un peso de 6.9 a 16 kg) y 22 monos Cynomolgus (media de 6.9 ± 0.2 años), los resultados son los siguientes: en los monos Rhesus, el volumen del lado derecho fue de 0.73 cm^3 a 0.89 cm^3 con una media de $0.81 \pm 0.02 \text{ cm}^3$; mientras en lo que se refiere al volumen del putamen izquierdo fue de 0.72 a 0.90 cm^3 con una media de $0.81 \pm 0.02 \text{ cm}^3$. No hubo diferencias significativas entre los volúmenes del putamen del lado derecho e izquierdo ($p = 0.97$).

En el caso de los monos Cynomolgus, el volumen para el putamen derecho fue de 0.44 cm^3 a 0.65 cm^3 con una media de $0.55 \pm 0.01 \text{ cm}^3$; el volumen del putamen izquierdo iba de 0.45 cm^3 a 0.65 cm^3 con una media de $0.54 \pm 0.01 \text{ cm}^3$. No se observaron diferencias significativas el putamen derecho e izquierdo ($p = 1.0$).

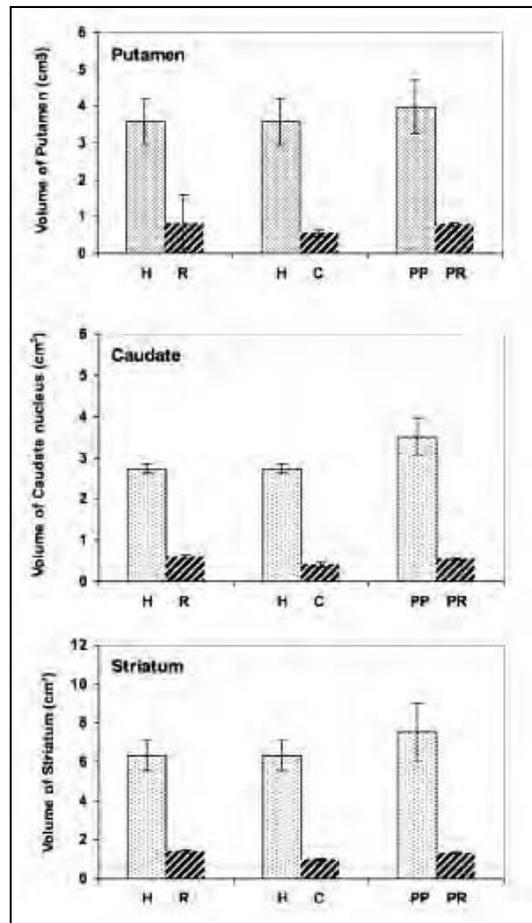
En cuanto al núcleo caudado, el volumen observado en humanos fue de entre $2.73 \pm 0.06 \text{ cm}^3$, en monos Rhesus osciló entre $0.59 \pm 0.02 \text{ cm}^3$, mientras que para los monos Cynomolgus fue de $0.41 \text{ cm}^3 \pm 0.02 \text{ cm}^3$ (Yin et al. 2009).

Para el estriado, en humanos el volumen fue de $6.33 \pm 0.44 \text{ cm}^3$, en monos Rhesus de $1.40 \pm 0.04 \text{ cm}^3$ y para los monos Cynomolgus el volumen observado fue de $0.97 \pm 0.04 \text{ cm}^3$.

Finalmente, las diferencias entre el volumen del putamen, núcleo caudado y estriado entre humanos y monos son significativas. Como se observa en la gráfica 5.4, la proporción del putamen, núcleo caudado y estriado para humanos vs. monos Rhesus

es 4.43:1 ($p < 0.0001$), 4.62 ($p < 0.0001$) y 4.53:1 ($p < 0.0001$), respectivamente. Y la proporción de las mismas estructuras entre humanos vs. monos *Cynomolgus* fue de 6.55:1 ($p < 0.0001$), 6.62:1 ($p < 0.0001$) y 6.52:1 ($p < 0.0001$).

Estos resultados, permiten pensar en la posibilidad de que los primeros homínidos llevaran a cabo un número limitado de comportamientos en los que interviene la memoria de procedimiento, a diferencia de los llevados a cabo por cualquier humano moderno y el superior tamaño de esta estructura.



Gráfica 5.4.- En estas gráficas de barras se puede observa los volúmenes del putamen, núcleo caudado y estriado en humanos vs. monos Rhesus , así como en humanos vs. monos *Cynomolgus* (H, humanos; R, Rhesus; C, *Cynomolgus*) (Yin et al. 2009).

CONCLUSIONES

A lo largo de la historia del linaje humano, hubo según el registro arqueológico, muchas especies diferentes anteriores al humano actual, las cuales mostraban a lo largo de su existencia una cantidad limitada de comportamientos, hasta llegar al humano anatómicamente moderno en el que esta capacidad es prácticamente ilimitada.

Pero es dentro de cada grupo, en donde se pudo haber generado el aprendizaje de cada una de las actividades cotidianas propias de cada especie de homínidos antiguos, por medio de la interacción con los demás integrantes del grupo. A su vez, la historia de vida particular de cada especie debió determinar la estructura de edades de cada grupo, comunidad y población. Sin embargo, no debemos olvidar el papel que juega el medio que habitó cada especie, ya que es éste el que impone las actividades a realizar por los individuos que lo habitan y a su vez es moldeado por las mismas actividades.

Hasta este momento, los endocráneos que arrojan más información pertenecen a la especie *Australopithecus afarensis*, es decir, para los homínidos anteriores no hay información fósil que permita hablar manera confiable de cómo fue la relación entre el peso, organización cerebral y tamaño corporal de estos homínidos, aunque se especula que estas características en los homínidos más antiguos eran más cercanas a los chimpancés actuales.

Así, entonces los primeros homínidos (que vivieron entre 3.5 y 2.0 m.a. aproximadamente) que vivieron en el Este de África y Sudáfrica, posiblemente mostraron una historia de vida mucho más cercana a los chimpancés modernos, como lo muestran las LHRVs dentales, lo que significa que en comparación con los humanos modernos tenían una duración de vida menor (53.4 años vs 85.0 años), una

edad para el primer nacimiento más temprana (13.3 años vs. 19.5 años), el peso de las hembras adultas es menor (35.0 kg vs 47.0 kg) y una duración de la gestación más temprana (225 días vs 270 días). Además, como se observa en los endocráneos de este rango de tiempo, la capacidad craneal es en promedio la misma para los chimpancés que para los australopitecinos (400 ml) y también muestran una organización cerebral más hacia el patrón de los chimpancés. Aunado a esto, está el tamaño del estriado que se ha relacionado con la memoria de procedimiento, entre los humanos y los chimpancés se encuentra en una proporción 5:1, lo que significa que es mayor 5 veces al tamaño de el de un chimpancé. Por tanto, puede ser el tamaño necesario para llevar a cabo las tareas diarias que su hábitat exige y que a su vez ellos mismo van generando, entre las que se encuentran una alimentación omnívora que se basa en frutos maduros e insectos extraídos por medio de la modificación de objetos naturales para usarlos como herramientas rutinariamente para cazar termitas y hormigas. Posiblemente formaron grandes comunidades compuestas por múltiples hembras y machos, sin embargo, al igual que los miembros que conforman las comunidades de chimpancés, en muy pocas ocasiones se encuentran juntos como un grupo único, en su lugar todos los días se forman grupos que varían en tamaño y composición. Así, es posible que el modo de vida de los australopitecinos fuera más al estilo de los chimpancés, pero ahora llevada a cabo en un medio de sabanas abiertas y pocos árboles. La alimentación y su obtención también pudo ser similar a las estos primates modernos.

Pero, es entre 2.5 y 1.8 m.a. que los primeros integrantes del género Homo hacen su aparición en la historia, como respuesta a un evento climático de gran envergadura como una glaciación. Se comienzan a presentar patrones más parecidos a los humanos moderno que a los chimpancés, como lo ponen de manifiesto los LHRVs, pero aún no

son como exactamente iguales. No se sabe cuales eran los rasgos de la historia de vida de estos homínidos, pero si lo anterior es verdad pueden haber comenzado a aumentar la esperanza de vida, los tiempos de gestación y la edad del primer nacimiento.

Además, las evidencias endocraneales muestran un crecimiento cerebral de caso 300 ml en relación al presentado por los australopitecinos. Una reorganización cerebral hacia un patrón más humano no se puede valorar, por el mal estado en que se encuentran los fósiles, sin embargo, se ha observado una posición del PVC más posterior, la estilo humano.

Se trata de *Homo habilis* y se le adjudica la fabricación de las primeras herramientas llamadas olduvaienses que son burdamente construidas y su objetivo primordial pudo haber sido solamente completar una tarea (desmembrar animales muertos) y por tanto, las herramientas eran parte del mismo proceso, no existen como cosas fuera del contexto de uso. Ahora, estos homínidos no sólo se alimentan de proteínas vegetales, sino que comienzan a ingerir proteína animal. Las actividades cotidianas han cambiado, se siguen utilizando herramientas, pero ahora son de piedra y construidas por ellos mismos. Además, las fuentes de alimentos y su obtención se han modificado y hasta aumentado, ya que el consumo de carne, el cual pudo haber sido ocasional debido a que provenía de restos de animales muertos, implicó probablemente en algunos casos disputar las carcasas con otros depredadores y si ésta era obtenida separar la carne de los huesos y partir los huesos para obtener el tuétano que se encuentra en su interior los para después consumirla, con ayuda de las herramientas de piedra.

Hace 1.8 m.a. aparece en el registro fósil un nuevo homínido, *Homo erectus*, igualmente en la parte Este de África (Kenia). Estos individuos eran más grandes en talla corporal y tamaño cerebral en relación a *Homo habilis*. Por medio de los

endocráneos se sabe que ya contaban con un patrón de asimetría occipital-izquierdo frontal derecho y un área de Broca bien definida más parecida a *Homo* que a *Pan* o a *Australopithecus africanus*. Además, de *Homo habilis* a *Homo erectus* hay un incremento cerebral de 752 ml aproximadamente a casi 900 ml. Aunque, los endocráneos pertenecientes a *Homo erectus*, están en mal estado de conservación se sabe que el surco lunar está en una posición posterior al estilo de los humanos modernos.

A *Homo erectus* se le adjudica la construcción de herramientas de piedra realizadas con una talla más elaborada que las olduvaienses, llamadas achelenses, las cuales en los yacimientos arqueológicos exhiben una continuidad. Su utilidad ahora es otra, en lugar de ser elementos de producción, son propias y adquieren el estado de objetos permanentes en la vida cotidiana de los homínidos, aún cuando no estén en uso. Se podía encontrar representantes de esta especie en África, el Sur de Europa, el Sur de Asia (Dmanisi y República de Georgia), Este de Asia (China e Indonesia) y el Sureste asiático. Lo que nos puede estar hablando de que pudieron haber sido seleccionadas diferentes estructuras cerebrales, en este caso las relacionadas con la memoria de procedimiento, que permitieron a los individuos desarrollar una gran cantidad de comportamientos, ya que fácilmente se adaptaron a distintos ambientes, lo cual queda respaldado por un millón de años que se mantuvieron presentes, sin cambios aparentes. Sin embargo, es a partir de él que una hay conformación corporal ya muy al estilo de *Homo sapiens*.

Ya entre 500,000 y 100,000 se observa un incremento modesto en el volumen craneal que no se relaciona alométricamente con el crecimiento corporal de *Homo erectus* a *Homo* arcaico (*Homo heidelbergensis*), y es hasta los neandertales que hay un aumento en la robustez corporal junto con un aumento en el volumen cerebral. Ya

desde *Homo erectus* está presente una asimetría cerebral y un área de Broca como al estilo de los humanos modernos.

Estos homínidos tenían una capacidad craneal de 1230 ml, en promedio. Aunque se han encontrado en Europa se piensa que su origen se encuentra en África y cazaban grandes mamíferos, además de construir refugios temporales con ramas y piedras. La tecnología lítica que producían era producto de la estasis sufrida por la tecnología achelense, pero si se observa que la talla fue mejorando cada vez más. Los constructores llevaba consigo un hacha de mano parcialmente formada a un sitio, para reducirlo un poco más y obtener más lascas útiles y finalmente llevarla de nuevo con ellos. Además hay evidencia de fabricación de lanzas de madera nunca antes vistas en el registro fósil. Sumado a lo anterior, esta el control del fuego, es decir, son capaces de producirlo.

Los *Homo heidelbergensis*, son considerados como los antepasados de los *Homo neanderthalensis*, que sólo se han localizado en Europa y Medio Oriente.

En cuanto a su historia de vida, sólo se sabe por medio de los LHRVs, que ya es muy parecida a la que muestran los humanos actuales. Su habilidad como cazadores es superior a la de los homínidos anteriores ya que su gran aliado era el paisaje que habitaban, las manadas de animales eran guiadas hasta acantilados o cuevas para facilitar la matanza. Su tecnología lítica, aunque sigue las tendencias de las producidas por *Homo heidelbergensis*, eran de una amplia variedad lo que hace pensar que eran hechas para tareas específicas y fue llamada musteriense. Se piensa que también enterraban a sus muertos de manera deliberada, esto puede significar que ya se hacían preguntas acerca el más allá y del sentido de la existencia.

Finalmente, es nuevamente en el Este de África donde aparece por primera vez el *Homo sapiens* moderno (190,000 años) lo que trae consigo una historia de vida

característica, la capacidad neuronal que le permite hacer uso del lenguaje, de símbolos y llevar a cabo una cantidad infinita de comportamiento.

Pero las evidencias materiales más representativas se han encontrado en Europa y se trata de lascas delgadas también llamadas espadas, puntas de lanza y cabezas de arpones talladas en hueso o asta, cuentas y pendientes de concha y marfil, figurillas de humanos y animales talladas, hasta figurillas de híbridos humano-animal. Y no podemos olvidar las pinturas producidas por ellos mismos en las paredes y techos de las cavernas.

Es probable que el surgimiento de las diferentes especies de homínidos ya extintas se deba a un aislamiento geográfico que no permitió el flujo génico entre ellos, es decir, sufrieron especiación de tipo alopátrido. Sin embargo, es difícil saber a ciencia cierta como sucedió, debido a limitantes como la velocidad a la que evolucionan las nuevas especies que puede ser tan lenta que es imposible que un solo individuo estudie todo el proceso completo y además el proceso de especiación puede ser mucho más veloz de lo que se puede detectar por medio del registro fósil.

En cuanto al estriado, que como ya mencionamos se piensa que es la estructura cerebral relacionada con la memoria de procedimiento, no es posible conocer su tamaño ni conexiones por medio de la Paleoneurología, y los estudios referentes a esta estructura en específico son escasos y más aún si se trata de estudios comparativos. Aún así, podemos pensar que si las actividades cotidianas de cada especie de homínidos ya extinta, han ido cambiando y aumentando a lo largo de la historia, es debido en parte a que el estriado ha sido blanco de la selección natural por las presiones ambientales que llevan a los individuos a sobrevivir y reproducirse y adoptar cada vez más nuevas estrategias que le permitan llevarlo a cabo.

Así, retomando la hipótesis que dirigió esta investigación:

“El humano actual exhibe una diversificación de actividades que han sido consecuencia del efecto de la selección natural sobre estructuras específicas de su cerebro a lo largo de su historia evolutiva”

Con los datos previamente mostrados y teniendo en cuenta la incompletud del registro fósil, podemos decir que la hipótesis resulta verdadera.

Está claro que en evolución nada está dicho de manera definitiva ya que está sujeto a los descubrimientos fósiles y además a los avances de la ciencia que probablemente un futuro no muy lejano nos mostrarán como eran los cerebros de los homínidos ya extintos.

Finalmente, es necesario realizar más investigaciones relacionadas paleoclimáticas que permitan reconstruir el ambiente en que vivieron los primeros homínidos, ya que son escasas. Igualmente, es importante realizar más investigaciones en las que se hagan comparaciones entre las diferentes estructuras cerebrales entre humanos y chimpancés.

DISCUSIÓN

Como hemos visto Ralph Holloway, propone que en la evolución humana, el cerebro se modifica antes de que aparezca la posición bípeda, a diferencia de la propuesta clásica que nos dice que la postura erecta es la que surgió anteriormente a los cambios en el cerebro. Sin embargo, la primera propuesta, es más adecuada y coherente por la razón de que es necesario una base neuronal que de soporte y organización a los elementos corporales y capacidades, en este caso de los homínidos ya desaparecidos.

En la postura de Holloway, la evolución del cerebro es sólo un importante componente integral de la evolución humana, ya que es un cambio al que van seguir

otros de índole morfológica como la locomoción bípeda, refinamiento en la precisión de agarre de las manos, transportación de objetos o el lenguaje.

Un punto a destacar de la propuesta de Holloway reside en la capacidad simbólica que es una característica que hace diferente al humano moderno de otras especies de homínidos ya extintas y de las especies de primates aún vivos. Esta capacidad, fue producto, como propone Lewontin, de un proceso histórico único que dio comienzo cuando se originó la vida, el cual pudo haber seguido caminos diferentes al que en efecto siguió. Lo anterior permite pensar a la evolución como un proceso no lineal, históricamente contingente. Así, posiblemente las diferencias entre las especies no se deban tanto a las fuerzas selectivas que actúan sobre ellas, ya que especies que son sometidas a las mismas fuerzas evolutivas llegan a puntos finales diferentes de la evolución, como se puede observar en el registro fósil que representa a los homínidos ya extintos.

Por otro lado, Owen Lovejoy, aunque no utiliza el término historia de vida, si toma variables usadas por esta y las considera como generadoras de un estilo de reproducción específico que fue el responsable del proceso de hominización. Sin embargo, como vimos es posible que sea dentro de los mismos grupos con una particular historia de vida donde se generen muchos más cambios que el propuesto por Lovejoy.

BIBLIOGRAFÍA

Arsuaga, Juan Luis.

2001 “El enigma de la esfinge”

Plaza & Janés Editores, S.A. España

Arsuaga, Juan Luis y Ignacio Martínez.

2004 “La especie elegida”

Ediciones Temas de Hoy. España.

Bermúdez de Castro, J. M.; F. Ramírez Rozzi; M. Martínón-Torres; S. Sarmiento; A. Rosas.

2003 “Patterns of dental development in Lower and Middle Pleistocene hominids from Atapuerca (Spain)”

En: Patterns of growth and development in the genus Homo. Editado por: Jennifer L. Thompson, Gail E. Krovitz y Andrew J. Nelson. Cambridge University Press.

Bogin, Barry.

-1999 “Evolutionary perspective on human growth”

Annual Review of Anthropology. 28: 109-153.

-2006 “Modern human life history: the evolution of human childhood and fertility”

The evolution of human life history. Editores: Kristen Hawkes y Richard R. Paine. School of American Research Advances Seminar Series. Santa Fe, New Mexico.

Boyd, Robert y J. B Silk.

2004 “Cómo evolucionaron los humanos”

Editorial Ariel, S.A. Barcelona.

Call Josep; Malinda Carpenter.

2002 “Three sources of information in social learning”

Imitation in animals and artifacts. Editores: Kerstin Dautenhanhn y Chrystopher L. Nehaniv. A Bradford Book. The MIT Press Cambridge, Massachusetts. London, England.

Cassirer, Ernst.

1968 “Antropología filosófica. Introducción a la filosofía cultural”

Fondo de cultura económica. México.

Cela Conde, Camilo José; Francisco J. Ayala.

2008 “Senderos de la evolución humana”

Alianza editorial. España.

Christian, David.

2007 “Mapas del tiempo. Introducción a la «Gran Historia»”

Editorial Crítica. España.

Coolidge, L. Frederick; Thomas Wynn.

2009 “The rise of Homo sapiens. The evolution of modern thinking”

Wiley-Blackwell. Singapore.

- Coppens, Yves.
1994 "East Side History. The origin of mankind"
Scientific American. 270: 62-69.
- Crossman, A. R.; D. Neary.
2007 "Neuroanatomía. Texto y atlas en color".
Elsevier Masson. Tercera edición.
- Curtis, Helena y N. Sue Barnes.
1994 "Biología"
Editorial Panamericana. 5ta. Edición.
- Dart A. Raymond.
1925 "Australopithecus africanus: The man-ape of South Africa"
Nature No.2884. Vol. 115
- Darwin, Charles.
-[1859]1989 "El origen de las especies"
Editorial Porrúa, S.A. Colección "Sepan cuantos" No. 385. México
-[1871]1999 "El origen del hombre"
Distribuciones Fontamara, S. A. 2da. Edición. México
- Dean, Christopher; Meave G. Leakey; Donald Reid; Friedemann Schrenk; Gary T. Schwartz; Christopher Stringer; Alan Walker.
2001 "Growth processes in teeth distinguish modern humans from Homo erectus and earlier hominins"
Nature Vol. 141. 6 December. Pp: 628-631.
- De Certeau, Michel.
2006 "La escritura de la historia"
Universidad Iberoamericana. México.
- Delval, Juan.
2008 "El desarrollo humano"
Siglo XXI editores. México D.F.
- Deputte, L. Bertrand; Jacques Vauclair.
2004 "El largo aprendizaje de la vida social. Ontogenia comportamental y social y el hombre y los monos"
Los orígenes de la humanidad. Tomo 2. Lo propio del hombre. Editores: Yves Coppens y Pascal Picq. Editorial Espasa Calpe S.A. España.
- Deputte, L. Bertrand; René Quris.
1996 "Socialization processes in primates: use of multivariate analyses. I: Application to social development of captive mangabeys".
Behavioral Processes. 36: 135-149.

Dobzhansky, Theodosius; Ayala J. Francisco; Stebbins Ledyard, G.; Valentine W., James.

1994 “Evolución”

Ediciones Omega. Cuarta reimpresión. España.

Dunbar, Robin.

2007 “La odisea de la humanidad. Una nueva visión de la evolución del hombre”

Editorial Crítica. España.

Ehrlich, P. R.

2005 “Naturalezas humanas. Genes, culturas y la perspectiva humana”

Fondo de Cultura Económica. México.

“Enciclopedia of Paleontology”

1999 Ronald Singer, editor. Fitzroy Dearborn Publishers. Chicago, USA.

Gibson, R. Kathleen.

1991 “Myelination and behavioral development: a comparative perspective on questions of neoteny, altriciality and intelligence” Brain maturation and cognitive development. Comparative and cross-cultural perspectives. Editores: Kathleen R. Gibson y Anne C. Petersen. Social Science Research Council (U.S.)

Gluck, A. Mark; Eduardo Mercado; Catherine E. Myers.

2009 “Aprendizaje y memoria. Del cerebro al comportamiento”

McGraw Hill. México.

Grine, E. Frederick; Peter S. Ungar; Mark F. Teaford; Sireen El-Zaatari.

2006 “Molar microwear in *Preanthropus afarensis*: evidence for dietary stasis through time and under diverse paleoecological conditions”

Journal of Human Evolution (51) 297-319.

Harlow, F. Harry

1958 “The nature of love”

American Psychologist, 13, 673-685

Hawkes, Kristen.

2006 “Life history theory and human evolution: a chronicle of ideas and findings”

The evolution of human life history. Editores: Kristen Hawkes y Richard R. Paine. School of American Research Advances Seminar Series. Santa Fe, New Mexico.

Holloway, R. L.

-1970 “Australopithecine endocast (Taung specimen, 1924): a new volume determination”

Science 168, 996-998.

-1972 “New australopithecine endocast, SK 1585, from Swartkrans, South Africa”

American journal of physical anthropology. 37: 173-186.

-1973 “Endocranial volumes of early african hominids, and the role of the brain in human mosaic evolution”

Journal of human evolution. 2, 449-459.

- 1981 "Culture, symbols, and human brain evolution: a synthesis"
Dialectical Anthropology. 5: 287-303.
- 1995 "Toward a synthetic theory of human brain evolution"
En: Origins of the human brain. Editores: Jean-Pierre Changeux y Jean Chavaillon. A Fyssen Foundation Symposium. Oxford.
- Holloway, R. L.; Douglas C. Broadfield; M. S. Yuan.
2003 "Morphology and histology of chimpanzee primary visual striate cortex indicate that brain reorganization predated brain expansion in early hominid evolution"
The anatomical record part A 273A: 594-602 (2003)
- Holloway, R. L.; Ronald J. Clarke; Phillip V. Tobias.
2004a "Posterior lunate sulcus in *Australopithecus africanus*: was Dart right?"
Comptes Rendus PALEVOL 3.4 (287-93).
- Holloway, R. L.; M. S. Yuan; D. C. Broadfield.
2004 "The human fossil record: brain endocast: the paleoneurological evidence"
New York. John Wiley & Sons Publishers.
- Holloway, R. L.; Chet C. Sherwood; Patrick R. Hof.; James K. Rilling.
2009 "Evolution of the brain: in humans- Paleoneurology"
En: The new encyclopedia of neuroscience. Springer.
- Kandel R. Eric; Irving Kupfermann; Susan Iversen.
2000 "Learning and memory"
Principles of Neural Science 4th edition. Editores: Eric R. Kandel, James H. Schwartz y Thomas M. Jessell. McGraw Hill.USA.
- Leigh, S. R.
2004 "Brain growth, life history, and cognition in primate and human evolution"
American Journal of Primatology. 62: 139-164.
- Levinson C., Stephen.
2006 "The evolution of culture in a microcosm"
En: Evolution and culture: a Fyssen Foundation symposium. Editores por Stephen C. Levinson y Pierre Jaisson. MIT.
- Lovejoy, C. O.
1981 "The origin of man"
Science. 23 de enero de 1981. Vol. 211. No. 4480. Pp: 341-350
- Peters, R. Charles; John C. Vogel.
2005 "Africa's wild C₄ plant foods and possible early hominid diets"
Journal of Human Evolution 48:219-236.
- Robson, L. Shannen; Bernard Wood.
2008 "Hominin life history: reconstruction and evolution"
Journal of anatomy 212, pp: 394-425.

Sarukhán, José.

1998 “Las musas de Darwin”

Colección Ciencia para todos. No. 70. Fondo de Cultura Económica. México.

Seyfarth, M. Robert; Dorothy L. Cheney; Peter Marler.

1980 “Monkey responses to three different alarm calls: Evidence of predator classification and semantic communication”

Science. New series, Vol. 210, No. 4471:801-803.

Skinner, M. Matthew; Bernard Wood.

2006 “The evolution of modern human life history: a paleontological perspective”

En: The evolution of human life. Editado por Krysten Hawkes y Richard R. Paine.

School of American Research Press. Santa Fe.

Stone, Linda; Lurquin F., Paul y Cavalli-Sforza, Luca Luigi.

2007 “Genes, culture and human evolution. A synthesis”

Blackwell Publishing Ltd. U.K.

Tamarin, H. Robert.

2004 “Principios de Genética”

Editorial Reverté, S.A. 2da reimpresión. España.

Tattersall, Ian.

2009 “The fossil trail. How we know what we think we know about human evolution”

Oxford University Press. Second edition. United States Of America.

Tennie, Claudio; Josep Call & Michael Tomasello

2006 “Push or pull: Imitation vs. Emulation in great apes and human children”

Ethology 112: 1159- 1169

Van der Horst, Frank C. P.; René Van der Veer.

2008 “Loneliness in infancy: Harry Harlow, John Bowlby and issues of separation”

Integrative Psychological and Behavioral Science 42: 325-335

Van Hooff, Jan A.R.A.M.

2004 “Vivir en grupo. Presiones sociales, sexuales y ecológicas”

Los orígenes de la humanidad. Tomo 2. Lo propio del hombre. Editores: Yves Coppens y Pascal Picq. Editorial Espasa Calpe S.A. España.

Van Schaik, P. Carel; Nancy Barrickman; Meredith L. Bastian; Elissa B. Krakauer; Maria A. Van Noordwijk.

2006 “Primate life histories and the role of brains”

The evolution of human life history. Editores: Kristen Hawkes y Richard R. Paine.

School of American Research Advances Seminar Series. Santa Fe, New Mexico.

Washburn, S. L.; Ruth Moore.

1986 “Del mono al hombre”

Editorial Alianza, Madrid.

Yin, Dali; Francisco E. Valles; Massimo S. Fiandaca; John Forsayeth; Paul Larson, Phillip Starr; Krystof S. Bankiewicz.
2009 “Striatal volumen differences between non-human and human primates”
Journal of neuroscience methods January 30; 176 (2): 200 – 205.

Páginas web consultadas

<http://humanorigins.si.edu/index.htm>

<http://www.columbia.edu/~rlh2/>