

FILOGENIA Y EVOLUCIÓN: MEDIO, CONDUCTA Y ONTOGENIA

Carlos Crespo Pérez

UCM

Resumen: Uno de los más importantes retos que la investigación actual plantea a paleontólogos y paleoantropólogos en particular es la postulación de una teoría que, articulando todos los conocimientos adquiridos en diversas disciplinas, permita entender por qué aparecen y desaparecen las especies y cuales son los vínculos que posibilitan establecer la filogenia de dichas especies y cuan flexibles resultan estas reglas ante la diversidad de variables endógenas y exógenas a los propios seres vivos. En este trabajo voy a presentar un modelo que combina los efectos medioambientales con aquellos derivados de la Biología del comportamiento y la Biología del desarrollo, como variables de entrada y condiciones de contorno del mecanismo evolutivo, entendido éste como un sistema sometido a la acción de procesos estocásticos o estadísticos. El principio que regirá dicha formulación es la existencia entre dichas variables de cierta ergodicidad, o lo que es lo mismo, independencia de sucesos en el instante inicial en el que se arranca una nueva situación o evento y diferente elasticidad ante factores exógenos y elasticidad cruzada entre las mencionadas variables, una vez perdida dicha ergodicidad durante el desarrollo del mismo. La Evolución se entiende así como una sucesión de situaciones que modifican las condiciones de contorno, no sólo del medio, sino de las variables mutuamente dependientes existentes en el evento previo. De esta forma podrá comprobarse como la persistencia de un especie frente a otras no es resultado individual de un mecanismo automático de selección, sino que también las propias especies introducen elementos derivados de sus opciones conductuales, que posibilitados por la Ontogenia conducen al éxito o a la extinción. Igualmente se facilita una explicación a la coexistencia sobre un mismo entorno biótico de especies "arcaicas" con aquellas que denominamos "evolucionadas"; podemos cuestionarnos qué es moderno y qué no lo es (incluso, si tiene sentido esta distinción desde el punto de vista genético) y si lo "moderno" según un patrón hoy entendido es sinónimo de mejores garantías de éxito evolutivo. Por último, este modelo deja patente la no menos relevante necesidad de contemplar el fenómeno aleatorio como motor de evolución en sentido amplio; de esta forma, el azar puede condenar a corto plazo a una especie destinada a perdurar y dar larga vida a otra desahuciada, sin embargo, parece existir un modelo final cuyas características debería poseer, a largo plazo, el esquema triunfador.

Abstract: One of the most important aims which palaeontologist and palaeoanthropologist are engaged with nowadays is yielding a theory which explains why animal species are born or become extinct. It is necessary to arrange the pattern, which combining the current discoveries several sciences involved on have reached, allowing us to prepare a phylogenetic schedule of species taking account internal and external variables and its bonds. In this paper I am going to introduce a model which considers environmental effects, behavioral Biology, development Biology and other variables in order to model evolution mechanism as an expert system ruled by means of stochastic or mathematic stadistic processes. The main principle I follow is the idea of all used variables could be intended as ergodic ones at the origin time (contour conditions) of any change which display an evolution process started. On the other hand, elasticity (high variability) with several conditions and finally long time link between these variables will be taken account too. This was the case of Plio-Pleistocene changes. At this point Evolution could be seen as a sequence consisting of several events which defined as values of stochastic variables, all of it well adjusted and controled by Ontogeny laws. Then, we can understand the reasons which species could go ahead or finished. In the same way we wonder about what "evolved" or "ancient" terms mean when applied to living species. We ought to think about whether "evolved" ones must survive or not necessarily. Last, but not the least, I claim to consider stochastic events as a very important element in evolution processes.

1. LOS ORÍGENES.

El Plioceno fue una era geológica fascinante. Todas lo han sido, a su manera. Sin embargo, durante el Plioceno la tectónica de la Tierra facilitó la existencia de una variedad de biotopos hasta el momento no alcanzada. Tras la aparición del puente mesoamericano los fenómenos orogénicos que venían desarrollándose desde finales

del Oligoceno vieron sumados a sus efectos aquellos derivados del cambio de distribución de las grandes corrientes oceánicas. Una de las zonas más singulares que sufrieron la combinación de dichos efectos fue el Este de África: la formación del Rift y la conformación de las corrientes de Golfo y de Benguela. Con la aparición de los espacios abiertos y el retroceso de las selvas tropicales aparecían nuevas condiciones para los seres vivos; un mundo con cadenas tróficas diferentes y no conocidas por los mamíferos hasta ese momento.

Un poco más tarde otro proceso de gran trascendencia volvería a marcar significativamente la faz del planeta: las glaciaciones. Amplias extensiones de taiga subártica tapizarían el hemisferio norte del planeta mientras en latitudes más meridionales se acrecentaba la aridez provocada por el fenómeno de formación de islandis.

¿Qué tenían ambos medios en común. Sólo un aspecto: el endurecimiento de las condiciones de vida para los seres vivos. El primer efecto es siempre el de readaptación biológica según la fórmula "cuanto más especializado se encuentre un organismo, más difícil resultará su readaptación a las nuevas circunstancias", o lo que es lo mismo, "la función de readaptación es inversamente proporcional a aquella de especialización", por lo cual una especie muy adaptada a un nicho específico sobrevivirá mejor que una generalista en condiciones ambientales estables y ante amenazas de carácter menor o incluso críticas (refugiándose en su nicho ecológico); sin embargo, estará condenada a desaparecer ante un Evento Ligado a la Extinción (en adelante E.L.E.): Modificaciones catastróficas del medio como destrucciones locales por acciones geológicas (ver Eoceno de Messel, Alemania), o destrucciones a nivel planetario (ver límites PT ó KT), por fenómenos astronómicos o vulcanismo intenso. Este simple principio es el que justifica la desaparición de los numerosos géneros de primates que poblaron el este de África y el sur de Europa y Asia durante todo el Mioceno. La mayor parte de ellos se encontraba tan especializada en los recursos ofrecidos por los correspondientes niveles tróficos de la selva tropical que habitaban como lo están las actuales familias sudamericanas de Cébidos y Callithricidos, los Cercopithecidos africanos o todo el suborden Prosimio, procedentes del "arca de Noe" malgache (motivo por el cual están tan amenazados de extinción por la destrucción alarmantemente veloz de su medio ambiente).

Pero la vida se abre camino. Aquellos géneros y especies cuyas características permiten la adaptación comienzan el complejo proceso de readaptación. De este mecanismo complejo pueden surgir elementos tan inesperados como es el propio Homo sapiens. Y así fue. Surge así el segundo efecto: "Las dificultades y la dureza de los nuevos medios son los motores de la Evolución"; es decir, la Evolución es un proceso continuo donde la mayor parte de los cambios son inapreciables y se

sucedan durante un largo periodo de tiempo en términos biológicos; no obstante lo anterior, en ocasiones los procesos de cambio se aceleran o resultan del todo aleatorios o inesperados, como los ya mencionados E.L.E.s. Entonces, frente a lo que podría pensarse, la Evolución compensa las nuevas condiciones con una radiación de nuevas formas; la "Naturaleza" comienza con los "nuevos experimentos". (S. Jay Gould, N. Eldredge 1972). El ejemplo más notorio por estudiado son los ocho millones de años que constituyen el Paleoceno tras el límite KT: Más de doce nuevos géneros de mamíferos cuando lo normal en los mismos ecosistemas no hubiera arrojado más de dos en condiciones continuistas de evolución. El humilde mamífero, aparentemente no destinado a reinar mas que en las sombras, fue propulsado a la primera escena de la vida. El límite PT, mucho más drástico también supone una "revolución" de géneros al finalizar el Triásico inferior.

Ya en periodo histórico constatamos una adaptación de este principio: "Los mayores desarrollos de las primeras civilizaciones humanas, en términos de comunidades productoras, tuvieron lugar en zonas no especialmente benignas para el hombre: los pantanos mesopotámicos, los desiertos o zonas cercanas a los mismos o las zonas de selva de pobres suelos".

Las condiciones duras imponen la ocupación de nichos vacíos o la exploración por necesidad de espacios no explotados. Esta dinámica abre todo un horizonte para nuevas formas y hace bueno el dicho de que "el hambre agudiza el ingenio". Algo de esto vamos a rastrear cuando estudiamos el origen de la especie humana. A partir de este momento, con objeto de concretar la exposición del modelo, me centraré en nuestra especie, sin perjuicio de que dicho razonamiento pueda emplearse igualmente para otras especies.

2. EL AMANECER DEL HOMBRE.

Vistos los presupuestos iniciales básicos voy a exponer aquellos que fundamentan el modelo evolutivo planteado. Consideraré:

El medio

Basándome en el segundo efecto abordamos los dos entornos medioambientales en los que han tenido lugar grandes diversificaciones constatadas en la línea de evolución humana:

- 1.1. El entorno transicional compuesto de sabana arbustiva – sabana herbácea – sabana mosaico (durante el Plioceno)
- 1.2. La taiga subártica (durante el Pleistoceno)

Todos ellos caracterizados por:

Dispersión de recursos

A.1. Animales: con dinámicas de accesibilidad variables y parcialmente predecibles

A.2. Vegetales: Localmente abundantes y accesibles

B. Altas dinámicas tróficas de predación: Los homínidos no son el vértice de la pirámide trófica.

Se trata por tanto de medios agresivos, difíciles o, en cualquier caso, que empeoran las condiciones previas de las especies que habitaban el biotopo antes de que se produjeran los cambios.

3. LA ESTRATEGIA DE SUPERVIVENCIA O ALIMENTICIA.

Esta variable constituye uno de los aspectos de mayor elasticidad del modelo. En un principio los cambios de dieta pueden venir motivados por el entorno, no obstante, la mayor parte de las especies de mamíferos vivas o son de dieta principalmente herbívora o fitófaga (frugívora, folívoras, granívora, xilófaga) o carnívora activa, parasitaria o carroñera (carnívora vera, piscívora, malacófaga, mirmeecófaga, insectívora, hematófaga). Sólo una pequeña parte resultan omnívoras, la mayoría alternando el tipo de alimentación según la estación y sólo una ínfima parte (familia *Mustelidae* y suborden *Miomorpha*) independientemente de ciclos naturales o biológicos, de forma puramente oportunista (supervivientes natos). Salvo para el segmento omnívoro, la adaptación de una dieta carnívora a una herbívora o viceversa es un proceso evolutivo encuadrado dentro de aquellos que requieren largos periodos de tiempo, aún en casos de adaptaciones acaecidas tras E.L.E.s. Lo usual es un paso previo o definitivo hacia el omnivorismo en el caso de que dicha adaptación se produzca (ver géneros fósiles *Andrewsarchus sp.*, *Entelodon sp.*) (B. Meléndez 1990); en el mayor porcentaje de casos no se produce la adaptación sino la extinción de la especie o de todo un género.

Suponiendo a un porcentaje importante los primeros homínidos las capacidades semejantes a *Pan troglodytes* (Chimpancé), podríamos aceptar su omnivorismo y su predisposición a adoptar unas tendencias más carnívoras o herbívoras en función de diversas circunstancias no derivadas exclusivamente de la situación medioambiental, sino de una opción más o menos voluntaria (J. Goodall 1971,

1984, 1987). Esto no impide la existencia de otro importante porcentaje de homínidos encuadrados en una dieta únicamente herbívora, tal y como hoy presentan *Pongo pygmaeus* (Orangután) (Biruté M. F. Galdikas 1996), *Gorilla gorilla* (Gorila), *Pan paniscus* (Bonobo) e *Hylobates sp.* (Gibón).

Tampoco limitaré la posibilidad de que la carencia de acceso al medio vegetal, su escaso aporte energético y, combinadamente, la mayor apetencia, derivaran hacia una dieta exclusivamente carnívora.

De esta forma distinguiré:

- 1.3. Especialización principalmente o exclusivamente carnívora.
- 1.4. Especialización principalmente o exclusivamente fitófaga.

La estrategia social definida según el modelo de Biología conductual

Me basaré en la sistemática etológica desarrollada por M. Domínguez-Rodrigo. Aplicada a los homínidos plio-pleistocénicos contemplaremos dos rangos de posibilidades para una estrategia social de supervivencia efectiva en los medios expuestos anteriormente:

- 1.5. Estrategias 9yC / 9yD : Sociedades cooperativas y solidarias con estrategia sexual poligámica temporal (C) o extensa (D).
- 1.6. Estrategias 4yC / 5yC / 6yC / 6yD : Sociedades coordinadas y semicooperativas jerárquicas, dominancias u oligarquías, (4, 5) y no jerárquicas (6), con estrategia sexual poligámica temporal (C) o extensa (D).

La Biología del Desarrollo

Tomaré en consideración la importancia de las heterocronías como variable para comprender las relaciones filogenéticas entre las especies. Las heterocronías son los cambios morfológicos que los organismos experimentan durante el proceso de desarrollo embrionario (Ontogénesis); los dos parámetros fundamentales para comprender las heterocronías son:

- 1.7. Tasa: Definida como el número de células creadas por unidad de tiempo. Se relaciona con la Forma de los seres vivos.
- 1.8. Tiempo: Definido como el periodo de desarrollo embrionario de un determinado carácter. Se relaciona con el Tamaño de los seres vivos.

En los sucesivos, representaremos los binomios (Tasa, Tiempo) junto a (Forma, Tamaño) como una 4-tupla: (Ts, Tp, F, T), pudiendo ser:

- Ts, Tp, T: igual al ancestro (=); menor que el ancestro (-); mayor que el ancestro (+).
- F: igual al ancestro (=); más joven que el ancestro (+j); más adulto que el ancestro (+a).

La heterocronías modifican el tamaño y la forma de los organismos dando lugar a nuevos fenotipos funcionales que son sometidos a los criterios de la Selección Natural. Por tanto, puede establecerse correlaciones morfológicas entre las especies vivas y entre éstas y sus ancestros para extrapolar principios de relación filogenética. Como técnica es complementaria así del estudio del suero para establecer taxonomías, tanto desde el punto de vista monofilético clásico como cladístico.

Según el criterio expuesto, las heterocronías pueden dividirse en:

- A.1. Heterocronías pedomórficas o Pedomorfismos: La forma del descendiente se asemeja a la del ancestro en fase subadulta. Distinguiremos entre las más significativas:
- A.1.1. Progenesis (=, -, =, -)
 - A.1.2. Neotenia A (-, =, +j, =)
 - A.1.3. Neotenia B (-, +, +j, +)
 - A.1.4. Postdesplazamiento (-, -, +j, -) Afecta a elementos discretos de la anatomía.
- A.2. Heterocronías peramórficas o Peramorfismos: La forma del descendiente es de una apariencia más adulta que la del ancestro en fase adulta.
- A.2.1. Hiper morfosis tasa (+, =, +a, =)
 - A.2.2. Hiper morfosis tiempo (+, +, +a, +)
 - A.2.3. Aceleración (=, +, =, +)
 - A.2.4. Predesplazamiento (=, +, =, +) Afecta a elementos discretos de la anatomía.

La Biología del metabolismo basal

Considerada ya por sir Arthur Keith en 1891 parte de la base de que la tasa metabólica basal, TMB, de un individuo (consumo energético mínimo, medido por unidad de tiempo, necesario para mantener sus funciones vitales en estado de reposo) es aproximadamente una constante en cada especie. Por lo tanto, el

incremento de la tasa metabólica individual, TMI, de un órgano, por desarrollo o hipertrofia, debe llevar aparejada una disminución en la misma cuantía de aquella correspondiente a otro órgano o sistema con similar valor metabólico, por disminución o atrofia. Nos encontramos con una particularización del Principio de Indeterminación de Heisemberg o Principio de Incertidumbre que puede enunciarse sucintamente como: "En todo sistema cerrado, consideradas dos variables interdependientes, A y B, se ha de cumplir que: $A \times B = K$, donde K es una constante". (Werner Karl Heisemberg 1927). No será la primera vez que un principio cuántico se aplique con coherencia a la Biología.

En términos metabólicos y en relación con su peso los órganos y sistemas más costosos son:

Corazón, riñones, encéfalo (16% de TMB) y sistema aparato digestivo - hígado (15% de TMB).

Se establece de esta forma que un incremento del volumen encefálico y, por tanto de su TMI, debería llevar aparejada la disminución del aparato digestivo en cuantía paralela respecto a su TMI. Obviamente la reducción no podría llevarse a cabo sobre el corazón, los riñones o el hígado sin poner en peligro la viabilidad del individuo. Sólo el aparato digestivo podría asumir dicha reducción sin peligro, si no fuera necesario un gran recorrido intestinal para absorber la mayor parte de los nutrientes, es decir, si la calidad del alimento fuera superior y su naturaleza requiriera menos transformación para ser asimilada por el organismo. Sir Arthur Keith comprobó que este principio se cumplía en los primates, incluido el Homo sapiens.

El proceso de encefalización

Lleva aparejado el desarrollo de nuevas capacidades cognitivas asociadas a las actividades desempeñadas por los individuos. Estas capacidades pueden ser puramente primarias o más complejas, habilitantes de otras facultades cuyo ejercicio puede ser desequilibrante cuando las especies se sometan a un entorno fuertemente competencial, en el ámbito de la Selección Natural.

4. EL "QUANTUM BIOLÓGICO" MODELO DE TIPOS EVOLUTIVOS DE PLANCK.

Al igual que ocurre en la Biología del desarrollo, donde no todas las mutaciones son posibles, ya que se arriesgaría la propia viabilidad del individuo, no todas las formas de patrones adaptativos son posibles cuando de supervivencia a largo plazo se trata, según las dinámicas de Selección Natural. Considerando las variables expuestas en el apartado B y, procurando sistematizar el modelo definiré la

posibilidad de existencia de cuatro patrones. Describiré sus características y los someteré a las interacciones que pudieron darse entre los representantes de los mismo durante el Plioceno y el Pleistoceno.

En todos los casos consideraremos el **entorno medioambiental de tipo agresivo** descrito en el apartado B.1

Si se adoptara una **estrategia alimenticia principalmente o exclusivamente carnívora** podremos establecer que:

- Existe la posibilidad de un acortamiento del aparato digestivo al obtener una dieta de mayor calidad y de más fácil procesamiento para la obtención de sus nutrientes por parte del organismo.
- Lo anterior facilitaría la modificación de la caja torácica a una morfología de tipo Tonel, lo cual facilitaría la diferenciación morfológica de machos y hembras (no necesariamente dimórficos). Posibilita mayor espectro de movimiento a las extremidades superiores a costa de reducir la superficie ósea de inserción de la musculación actuadora de las mismas, reduciendo así la potencia efectiva.
- El acortamiento del aparato digestivo facilitaría, por principio de conservación de la TMB, el crecimiento del encéfalo.
- El crecimiento del encéfalo habilitaría el desarrollo de nuevas aptitudes de conciencia, ligadas a alguna zona encefálica concreta o a las posibilidades mismas de un incremento de volumen propiamente:
 - Capacidad cognitiva del habla (lenguaje).
 - Creatividad.
 - Pensamiento simbólico.
 - Reforzamiento de la inteligencia social (lo que yo denomino conciencia empática del otro).
 - Conciencia del ser y de su propia individualidad; conciencia de la trascendencia del ser: Manifestaciones funerarias, manifestaciones culturales
- Existe una prolongación de la fase de desarrollo postnatal. El volumen encefálico adulto mayor obliga a un desarrollo de dicho volumen encefálico en fase prenatal inferior (en torno al 33%) a su correspondiente holotipo (en torno al 50%). La forma infantil es más indefensa.

Para este perfil se desarrollan dos tipos:

TIPO PROGRESIVO

Adopta una estrategia social 9yC / 9yD de la que se deriva:

- Las formas infantiles serán más fácilmente atendidas por las formas adultas y/o subadultas y, como consecuencia, mayor número de ellas sobrevivirán.
- Las hembras tendrán mayor disponibilidad para engendrar y recibirán mayor nivel de colaboración. A su vez, ellas también se podrán involucrar más en las labores de supervivencia del grupo (búsqueda de recursos, refugio, etc). De esta forma podrán asumir el engendramiento de un número mayor de descendientes.
- Todo lo anterior se traduce en una mayor fertilidad efectiva de la especie, entendida esta como el número de individuos nacidos que alcanza la edad reproductiva.
- Por su parte, estar mejor atendidos facilita a los ejemplares infantiles y subadultos completar el aprendizaje postnatal fundamental para el desarrollo. Existe por este mecanismo biológico un porcentaje inferior de conocimientos heredados en fase prenatal que de conocimientos adquiridos en fase postnatal. Predomina el conocimiento aprendido. Se retrasa el paso a la fase de madurez sexual.
- Todo esto facilita:
 - Mayor diversidad de soluciones y mayor creatividad e inventiva para adaptarse a la resolución eficiente de nuevas problemáticas, lo cual realimenta la posibilidad de desarrollo de nuevas aptitudes de conciencia y su herencia por Selección Natural positiva.
 - Mayor fertilidad efectiva como especie implica mayor supervivencia ante crisis de subsistencia o E.L.E.s.
- El grado de especialización adaptativa es bajo.
- La Biología del desarrollo presenta especies con pedomorfismos neoténicos.

TIPO EN ESTRATEGIA K

Adopta una estrategia social 4yC / 5yC / 6yC / 6yD de la que se deriva:

- Las formas infantiles serán más difícilmente atendidas por las formas adultas y/o subadultas y, como consecuencia, menor número de ellas sobrevivirán. Sólo las madres dedican la mayor parte de su tiempo a la supervivencia de su progenie. Esta máxima se agudiza en 4yC.
- Las hembras tendrán menor disponibilidad para engendrar y recibirán menor nivel de colaboración. A su vez, ellas tampoco se podrán involucrar

plenamente en las labores de supervivencia del grupo (búsqueda de recursos, refugio, etc). Deberán repartir su tiempo entre ambas funciones dando preferencia al cuidado de la progenie. De esta forma sólo podrán asumir el engendramiento de un número reducido de descendientes que absorberán gran cantidad de recursos. Se acelera el acceso a la madurez sexual por parte de la forma subadulta.

- Todo lo anterior se traduce en una menor fertilidad efectiva de la especie.
- Por su parte, estar peor atendidos, en el sentido de no poder contar en su formación con todo el colectivo que constituye el grupo, no facilita a los ejemplares infantiles y subadultos completar el aprendizaje postnatal fundamental para el desarrollo. Por ello, existe por este mecanismo biológico un porcentaje superior de conocimientos heredados en fase prenatal que de conocimientos adquiridos en fase postnatal. Predomina el conocimiento innato o heredado.
- Todo esto se traduce en:
 - Menor diversidad de soluciones y menor creatividad e inventiva para adaptarse a la resolución eficiente de nuevas problemáticas, lo cual no intensifica la posibilidad de desarrollo de nuevas aptitudes de conciencia y su herencia por Selección Natural positiva. Existe menos elasticidad cultural.
 - Menor fertilidad efectiva como especie implica menor supervivencia ante crisis de subsistencia o E.L.E.s. Tendencia a la extinción genética (inviabilidad genética por reducción de población suficiente).
- El grado de especialización adaptativa es medio/alto.
- La Biología del desarrollo presenta especies con peramorfismos hipermórficos. Predesplazamientos derivados de adaptaciones especializadas.

Si se adoptara una **estrategia alimenticia principalmente o exclusivamente fitófaga** podremos establecer que:

- Existe la posibilidad de un aparato digestivo altamente desarrollado y largo que permita obtener la mayor cantidad de nutrientes de una dieta de baja o regular calidad y de más difícil procesamiento por parte del organismo.
- Lo anterior facilitaría la conservación de una caja torácica con una morfología de tipo Embudo, capaz de resguardar y proteger el amplio paquete intestinal, lo cual no facilitaría la diferenciación morfológica de machos y hembras siendo posible, no obstante el dimorfismo sexual basado en tamaño e hipertrofia de caracteres aislados. Esta morfología también restringiría el espectro de movimientos posibles ejecutados por la cintura

escapular y, por lo tanto, por las extremidades superiores. A cambio, posibilitan mayor potencia muscular a las mismas para aquellos movimientos factibles.

- Un aparato digestivo largo y metabólicamente costoso dificulta, por principio de conservación de la TMB, el crecimiento del encéfalo. Existe una ralentización del desarrollo encefálico que implica un crecimiento restringido o muy lento del mismo.
- La limitación anterior reduce el desarrollo de nuevas aptitudes de conciencia, especialmente las adquiridas. Es muy difícil o no factible el desarrollo de funciones elevadas como la conciencia del ser.
- La fase de desarrollo postnatal y prenatal es paralela a la del holotipo de la especie para su peso y volumen. El desarrollo de dicho volumen encefálico en fase prenatal es la correspondiente al mencionado holotipo (en torno al 50%). La forma infantil se encuentra ampliamente formada desde el nacimiento. El conocimiento necesario para su supervivencia es genéticamente heredado casi en su totalidad; existe un aprendizaje postnatal ínfimo y la forma infantil accede al estado subadulto y a la madurez sexual con cierta rapidez.
- En general, existe una limitada diversidad de soluciones y de creatividad e inventiva, lo cual retroalimenta negativamente el desarrollo de nuevas aptitudes de conciencia y su posible selección natural positiva.

Para este perfil se desarrollan otros dos tipos:

TIPO EN ESTRATEGIA R

Adopta una estrategia social 9yC / 9yD de la que se deriva:

- Las formas infantiles serán más fácilmente atendidas por las formas adultas y/o subadultas y, como consecuencia, mayor número de ellas sobrevivirán.
- La hembras tendrán mayor disponibilidad para engendrar y recibirán mayor nivel de colaboración. A su vez, ellas también se podrán involucrar más en las labores de supervivencia del grupo (búsqueda de recursos, refugio, etc). De esta forma podrán asumir el engendramiento de un número mayor de descendientes. En este caso la posibilidad de engendrar un mayor número de descendientes es aún superior al tipo progresivo ya que las formas infantiles no requieren de un largo aprendizaje postnatal.
- Todo lo anterior se traduce en una mayor fertilidad efectiva de la especie.
- Por su parte, estar mejor atendidos facilita a los ejemplares infantiles y subadultos una mejor defensa ante las amenazas, aunque no tan robusta

ante los distintos tipos de amenaza, al existir menor versatilidad en la adopción de soluciones, como la que proporciona el Tipo Progresivo. Aún así, puede ser lo suficientemente efectiva como para proporcionar una tasa efectiva de fertilidad superior al Tipo Progresivo dependiendo de otros factores (Medio, nivel de especialización, tamaño del grupo) . (No es necesaria una gran capacidad intelectual para desarrollar una muy efectiva defensa de la progenie: ver Insecta).

- Supervivencia garantizada únicamente por la fertilidad efectiva y el tamaño del grupo.
- Grado de especialización: alto.
- La Biología del desarrollo presenta especies con pedomorfismos (Progenesis) y peramorfismos hipermórficos de tipo tasa. Es el tipo más heterogéneo.

TIPO REGRESIVO

Adopta una estrategia social 4yC / 5yC / 6yC / 6yD de la que se deriva:

- Las formas infantiles serán más difícilmente atendidas por las formas adultas y/o subadultas y, como consecuencia, menor número de ellas sobrevivirán. Sólo las madres dedican la mayor parte de su tiempo, superior al Tipo en Estrategia R a la supervivencia de su progenie. Esta máxima se agudiza en 4yC.
- La rápida maduración de los ejemplares infantiles y su escaso nivel de aprendizaje postnatal va ligada a una disponibilidad de las hembras condicionada principalmente por los ciclos estrales.
- El número de descendientes viene establecido por el holotipo de la especie (número de ejemplares infantiles por ciclo reproductivo).
- Como consecuencia la fertilidad efectiva está fuertemente condicionada por el entorno medioambiental y las características del grupo:
 - Tamaño del grupo
 - Grado de especialización.
 - Condiciones de aislamiento reproductivo (por causas naturales).
 - Desequilibrio numérico entre machos y hembras.
- Por ello, su supervivencia está comprometida ante las crisis de subsistencia o E.L.E.s, existiendo poca o nula capacidad de actuación consciente frente a ellas y teniendo como único refugio el grado de especialización en nichos ecológicos o en un determinado tipo de recurso no explotado, por inviable o poco rentable, por otras especies. Tendencia a la extinción.
- Grado de especialización: Muy alto.

- La Biología del desarrollo presenta especies con peramorfismos hipermórficos de tipo tiempo y aceleraciones.

4. EL MEDIO Y LA RESPUESTA DE LOS TIPOS EVOLUTIVOS.

Vistos los cuatro modelos de tipo evolutivo a los que se adscribirían los géneros y especies de homínidos del Plio-Pleistoceno, sometámoslos a diversos escenarios posibles para comprobar su viabilidad. Denominaremos:

- A al Tipo Progresivo.
- B al Tipo en Estrategia K
- C al Tipo en Estrategia R
- D al Tipo Regresivo

Medio agresivo, exclusivo y competitivo

Por medio agresivo me refiero a los descritos en el apartado B.1.

Por medio exclusivo entenderemos aquel en el que la competencia se desarrollará por un solo tipo de recurso, bien porque este sea el predominante o prácticamente el único posible (ver taiga subártica), o bien porque sea el elegido por diversas especies como preferido por sus cualidades (rentabilidad o simple apetencia).

Por medio competitivo entenderemos aquel en el que dos o más especies entran en competencia por algún recurso, es decir, donde no existe coexistencia de especies por explotación diferenciada o especializada de recursos. Obviamente, esta situación se da la mayor parte del tiempo en casi todos los entornos bióticos. Suele romperse en entornos de características muy duras para la vida, ya sean permanentes (desiertos, zonas polares, etc), ya ocasionales (estacionales o semi permanentes) debidos a la propia dinámica de la Tierra y su evolución o a E.L.E.s de carácter exógeno. La duración de estas rupturas será variable y condicionará las dinámicas evolutivas y sus posibilidades finales.

No implica esta reflexión que los procesos de Selección Natural continuados o puntuados no se mantengan en situaciones no competitivas propiamente dichas, sin embargo es en las primeras cuando tienen lugar los eventos más trascendentes en dicho proceso evolutivo, como ocurrió durante la fase Plio-Pleistocénica, en la que arrancó el proceso de hominización y el cual es el objeto último del estudio.

1.1. Si se diera una competencia especializada en dieta carnívora.

D se extingue a corto plazo.

B y C pueden diversificar su acción, considerando que B tiene mayor facilidad para ello. C entra en regresión.

Cuando compiten con A, C se termina extinguiendo a medio plazo; B se extingue a largo plazo.

1.2. Si se diera una competencia especializada en dieta fitófaga.

B se extingue a corto plazo.

C y D pueden diversificar su acción. D puede refugiarse en nichos especializados. Ambas formas podrían convivir durante bastante tiempo.

Cuando compiten con A, C se extinguiría a medio o largo plazo. La duración y efectos de la causa que motiva la competencia sobre el recurso puede en este caso producir diferentes efectos:

- Si dura poco tiempo en términos biológicos: D se extingue a medio plazo.
- Si dura mucho tiempo en términos biológicos: podría ocurrir que fuera A o D el que se extinguiera a largo plazo; si A no consigue adaptarse a un recurso hiperespecializado, ni siquiera su mayor capacidad cognitiva podría darle ventaja sobre D; si desarrollara medios para procesar el recurso hiperespecializado para hacerlo suficientemente rentable, su mayor capacidad cognitiva podría hacer entrar en regresión a D. Aquí influirían muchos factores.

Estos casos son más propios de los entornos bióticos más severos.

Medio agresivo, no exclusivo y competitivo

No exclusivo implica en este caso que el acceso a los recursos será amplio, no a uno concreto. Se introduce la variable de adaptabilidad hacia un omnivorismo.

1.3. Competencia sobre un medio mixto (recurso cárnico variado y vegetal variado).

Es más propio de entornos bióticos duros pero no tan severos como los descritos anteriormente.

D se extingue a corto plazo frente a B y C.

Al competir con A, B y C se extinguen a largo o muy largo plazo dependiendo su mayor o menor supervivencia a la tendencia que adopte A. Si A mantiene su tendencia original, principalmente carnívora, B se extinguirá a medio plazo y C podrá resistir especializándose en recursos vegetales. La pervivencia de C dependería de la actitud de A hacia ella (y aquí se incluye la posibilidad de que fuera considerada recurso y la presión que se ejerciera sobre ella). Si A mantuviera una tendencia hacia el omnivorismo la persistencia de A conviviendo junto a B y C podría durar mucho tiempo. Aquí intervendrían entonces los factores de fertilidad efectiva que volverían a facilitar la pervivencia a muy largo plazo de A y C frente a B.

Como caso extremo, llegada una situación de superpoblación respecto al recurso, podría darse:

- La migración, total o parcial, principalmente de A, más capacitada para adoptar soluciones novedosas y menos dependiente del medio.
- La superposición de A sobre C por su mayor capacidad cognitiva. (esta situación es más propia de una nueva sociedad: la productora), aunque no es totalmente descartable en condiciones determinadas (ver Perigord francés).

5. CONCLUSIONES.

Del presente trabajo podríamos concluir:

- Que A es el tipo evolutivo estadísticamente mejor preparado para sobrevivir y perpetuarse ante las situaciones que tuvieron lugar en momentos como el Plioceno y el Pleistoceno de África, Europa y Asia.
- No obstante, A podría desaparecer en ciertas condiciones, por lo que el grupo que sobreviviera podrían ser el D ó incluso el C, por lo cual el azar impuesto por el medio podría convertir un carácter en apariencia "recesivo" en "progresivo"; podría sobrevivir un género o una especie que no fueran necesariamente los que están preparados para ser los más cualificados por su opción y por los mecanismos que de ella se derivan para sobrevivir. ¿Dónde queda aquí el concepto de "avanzado" o "primitivo"? ¿Podemos comprender así cómo pueden convivir en el tiempo dos géneros de homínido tan dispares respecto a estos caracteres y cómo, incluso, uno que podríamos definir como "primitivo" sobrevive a otro "más moderno"? Creo que estos conceptos deberían revisarse a la vista de lo que aquí hemos propuesto.
- En términos generales, D sólo podrá sobrevivir adaptado a nichos altamente especializados. Tiende a la extinción, pero podría sobrevivir, como hemos visto.
- Igualmente, en términos generales, B y C estarán condenados a la extinción en procesos muy variables y en ocasiones largos en el tiempo biológico.
- Respecto a la Biología del desarrollo parece factible afirmar que las formas progresivas presentan predominantemente patrones pedomórficos, mientras que las regresivas abundan principalmente en los patrones peramórficos. No obstante estos últimos patrones podrían ir asociados a funciones de adaptación especializada, fundamentalmente los predesplazamientos.

¿...Y después?

Quedaría como un nuevo ejercicio la no poco compleja tarea de encuadrar las formas de homínido actualmente descubiertas en los Tipos Evolutivos aquí descritos y estudiar con ello la viabilidad de los modelos presentados.

BIBLIOGRAFÍA:

AIELLO L. C., WHEELER P. (1995): *The expensive tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution*, Current Anthropology, vol 36.

AIELLO L. C. (1992): "Body size and energy requirements", *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge.

DOMÍNGUEZ-RODRIGO M. (1994): *El origen del comportamiento humano*, Madrid.

ELDREDGE N., GOULD S. J. (1972): "Models in Paleobiology", T. J. M. Schopf ed. W. M. Freeman, New York.

GALDIKAS M. F. B. (1996): *Reflections of Eden: My years with the orangutans of Borneo*, Little Brown & Company Publishers, New York.

GOODALL J. (1971): *In the shadow of Man*, Houghton Mifflin, Boston.

GOODALL J. (1984): *The chimpanzees of Gombe: patterns of behaviour*, Bellknap Press of the Harvard University Press, Massachusetts.

GOODALL J. (1987): *Through the window: 30 years observing the Gombe chimpanzees*, Houghton Mifflin, Boston.

HEISENBERG W. K. (1927): *El principio de Incertidumbre*, Trad. Ed. MIR 1979, Madrid.

MELÉNDEZ B. (1990): *Mamíferos*, Tomo 3, vols I y II, Paleontología, Parte 2ª, Editorial Paraninfo, Madrid.

PLANCK M. E. K. L. (1900): *Formulaciones sobre la radiación del Cuerpo Negro.*
Introducción a la formulación cuántica, Trad. Ed. MIR 1978, Madrid.