

Ciclo vital, transformación ambiental y las estrategias de la Historia de vida

Life cycle, environmental transformation and Life history strategies

C. Bernis, C. Varea y J.M. Terán

Comisión Docente de Antropología Física, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Edificio de Biológicas, Calle Darwin 2, B-110, Universidad Autónoma de Madrid 28049 Madrid

Autora encargada de la comunicación: C. Bernis. Comisión Docente de Antropología Física, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Edificio de Biológicas, Calle Darwin 2, B-110, Universidad Autónoma de Madrid 28049 Madrid. e-mail: cristina.bernis@uam.es

Palabras clave: Plasticidad, Epigenética, Estrategias reproductoras, Proceso biocultural

Keywords: Plasticity, Epigenesis, Reproductive strategies, Biocultural processes.

Resumen

El Objetivo del presente trabajo es revisar la expresión fenotípica de los procesos biológicos que ocurren a lo largo del ciclo vital asociadas a la reciente transformación ambiental ligada a la globalización. Para ello se revisan y discuten las evidencias que ligan transformación ambiental con cambios en la expresión fenotípica de procesos biológicos implicados en la reproducción. Se discuten causas y posibles consecuencias. Se detectan cambios en la expresión de los procesos biológicos con consecuencias morfológicas, fisiológicas y funcionales en todas las etapas de la vida, cuya duración absoluta y relativa también se ve afectada. Se discuten su interrelación, sus tendencias de futuro y sus consecuencias. La mayoría de los ajustes al acelerado cambio ambiental se hacen a través de respuestas plásticas, que son continuas y se expresan dentro de los límites biológicos impuestos por nuestros genes. La gran ventaja adaptativa está en la maximización de la plasticidad en humanos, no necesariamente entre los diferentes fenotipos resultantes, que varían de forma ondulante, como el ambiente. El cambio ambiental ha sido mucho mayor en las mujeres, a través de las mejoras en igualdad de género, que han revolucionado los comportamientos reproductores, reduciendo la fertilidad por debajo de los niveles de reemplazamiento y cuyas consecuencias están por evaluar.

Abstract

The objective of this paper is to revise the phenotypic expression of the biological processes that take place throughout the life cycle, associated with the recent environmental change due to globalisation. With this aim, revision of papers connecting environmental change to changes in the phenotypic expression of biological processes involved in reproduction. Possible causes and consequences are discussed. This evaluation shows that changes in the expression of biological processes are detected, with morphological, physiological and functional changes in all stages of life, whose absolute and relative length is affected. Their interrelation, future trends and consequences are discussed. Most adjustments to accelerated environmental change are made by plastic responses, which are continuous and expressed within the biological limits imposed by our genes. The great adaptive advantage is the maximisation of plasticity in humans, not necessarily among the different resulting phenotypes, which change in a wave pattern, like the environment. Environmental change has been much greater in women, due to improvements in gender equality, which have revolutionised reproductive behaviour, reducing fertility to below replacement levels, the consequences of which are yet to be evaluated.

(...) Let us remember that although our minds have raced ahead, our bodies have remained much as they always were. (Short, 1994)

Introducción

El ciclo vital está genéticamente programado y ambientalmente limitado, es el marco de referencia natural que define y permite comprender la biología de una especie, y se define por su duración potencial, por el número, extensión y características de sus etapas de desarrollo y envejecimiento, por la expresión fenotípica sus características anatómicas, fisiológicas, metabólicas y conductuales, y por la singularidad de los patrones reproductores. La reproducción es el mecanismo biológico que asegura la perpetuación de las especies, de manera que todas las estructuras y funciones corporales y patrones de comportamiento están imbricados para optimizar su reproducción en ambientes dados.

Nuestro ciclo vital se caracteriza por su longevidad, por el nacimiento de crías muy inmaduras que se destetan relativamente temprano, y por un prolongado periodo de crecimiento y desarrollo distribuido en seis etapas (Bogin y Smith, 1996), dos prenatales (embrionaria y fetal) y cuatro postnatales (infancia, niñez, juventud y adolescencia), a lo largo de las cuales se expresan de manera diferencial los fenotipos dependiendo de los condicionantes ambientales (Ellison, 2001). La maduración sexual es tardía y, en las mujeres, la vida reproductiva limitada, porque su fecundabilidad empieza a disminuir una década antes de la menopausia sin señal de envejecimiento fisiológico y pierden la capacidad reproductora cuando les queda por delante un tercio de su vida potencial. El tamaño del cerebro y el tamaño y la composición corporales están ligados al metabolismo basal y son determinantes esenciales de la Historia de vida de los organismos (Varea y Bernis, 2013) dado que se configuran a lo largo del desarrollo y determinan el monto total de recursos metabólicos necesarios y su distribución (Charnov, 1993; Kuzawa, 2007).

La variabilidad fenotípica del ciclo vital humano es el resultado de la interacción entre dos tipos de respuestas, biológicas y culturales, que permiten el ajuste de individuos y/o poblaciones a las condiciones ambientales que caracterizan el ecosistema que ocupan. Las respuestas biológicas varían en función de los mecanismos implicados, de la escala de tiempo en la que actúan y de si lo hacen sobre individuos o poblaciones. La selección natural es la respuesta genética frente a situaciones ambientales concretas, que moldea la estructura genética de las poblaciones a través de mortalidad y fertilidad diferenciales, actuando durante prolongados periodos de tiempo y conjuntamente con el resto de mecanismos implicados en la transmisión diferencial de genes, incluida la migración, tal y como establece la teoría sintética de la evolución,

La plasticidad es la capacidad de los individuos de ser moldeados por el ambiente ajustando la expresión de sus procesos biológicos o sus comportamientos a los ambientes cambiantes en los que desarrollan sus ciclos vitales (Lasker, 1969). La plasticidad es una propiedad compartida por mamíferos y otros seres vivos que se maximiza en humanos (Pigliucci, 2001), que está regulada por factores neurohormonales capaces de actuar sobre el epigenoma, alterando los patrones de metilación del ADN, de manera que silencian o activan la expresión génica sin modificar su estructura (Kuzawa, 2012; Jasienska, 2013). Estos cambios epigenéticos proporcionan un gran dinamismo en la expresión génica plasmada en los fenotipos (incluyendo información ambiental en la expresión de los genotipos), de manera que algunos patrones de metilación epigenética se pueden mantener a lo largo de generaciones (Drake *et al.*, 2004), mientras que otros se pueden modificar a lo largo del ciclo de vida de los individuos (Ge *et al.*, 2015).

Lo que ocurre en cada etapa de la vida, especialmente en las tempranas, determina lo que va a ocurrir desde el punto de vista biológico y de salud en las siguientes, de manera que las etapas de desarrollo funcionan como un *bioensayo* durante el cual los organismos reciben información ambiental y, a través de respuestas biológicas y o culturales, ajustan, además de sus comportamientos, su tamaño y composición corporales y la funcionalidad de órganos y sistemas (incluido el reproductor) a las condiciones del medio en las que muy probablemente se reproducirán (Gluckman *et al.*, 2007; Ellison, 2001). La capacidad de respuestas plásticas es mayor en las etapas tempranas, caracterizadas por una rápida velocidad de crecimiento, de tal manera que se ha sugerido que también durante la adolescencia podrían ocurrir respuestas plásticas, al menos para el sistema reproductor, cuya máxima velocidad de crecimiento y maduración ocurre en esa etapa (Ellison, 2001).

Las respuestas culturales incluyen cambios en comportamientos que pueden conferir ventajas en determinadas situaciones ambientales (por ejemplo, reducir el juego en la infancia o el esfuerzo físico en los adultos en situaciones de privación energética) o incluso cuestionar los modelos teóricos de la evolución, porque se está invirtiendo la relación entre éxito reproductor y estatus (Huber *et al.*, 2010), reduciéndose la fertilidad por debajo de los niveles de reemplazamiento. Estas tendencias se han interpretado como respuestas adaptativas al nuevo ambiente creado por el desarrollo económico (Newson, 2009), aunque nosotros lo asociamos con el progreso en igualdad social y de género, así como en la disponibilidad de métodos seguros y eficaces de control de la fertilidad. La transformación de las respuestas culturales implica la transmisión generacional y/o transversal del conjunto de valores, conocimientos, ideas, objetos y acciones que singularizan a grupos y sociedades, actuando tanto en individuos como en poblaciones.

Material y Métodos

Se revisan trabajos propios y de otros autores que ligan transformación ambiental con cambios en la expresión fenotípica de procesos biológicos implicados en la reproducción y se discuten sobre causas y posibles consecuencias.

Resultados

Historia de vida: la energía es la clave

El principio fundamental de la Ecología evolutiva o Historia de vida modeliza las estrategias utilizadas a lo largo de los ciclos vitales para ajustar su variabilidad fenotípica en términos de diseños evolutivos y optimizar la eficiencia reproductora en función de las limitaciones energéticas que les imponen los nichos ecológicos que ocupan (Charnov, 1993). Este principio plantea que a lo largo del ciclo vital los individuos distribuyen la energía disponible en mantener las funciones vitales, desarrollar actividad física cotidiana y acumular energía en forma de grasa. Una vez asegurada la viabilidad, el resto de energía disponible se utiliza en crecer y madurar durante las etapas de desarrollo y en reproducirse en la etapa adulta. El modelo permite un buen ajuste de esas estrategias en todas las especies salvo en la nuestra (Reiches *et al.*, 2009), por la elevada inversión energética en reproducción que deben hacer las mujeres al transformar energía en descendientes de grandes cerebros, que deben amamantar al menos durante dos años de rápido

crecimiento cerebral (es el órgano energéticamente más costoso energéticamente de hacer crecer y mantener) y desarrollar su actividad física cotidiana acarreando una criatura con más de tres kilos de peso durante gran parte de sus vidas reproductoras.

La clave está en que la reproducción humana es un proceso biocultural, diseñado para que otros miembros del grupo contribuyan al gasto energético de la reproducción a través de diferentes comportamientos (aporte de nutrientes, cuidado de lactantes y niños, sustitución de la madre en determinadas actividades físicas cotidianas). Se han propuesto diferentes modelos con importantes matices sobre los cuidados alopatales en nuestra especie y sobre quiénes son los miembros que más contribuyen: ¿abuelas, padres, hijos mayores, población no reproductora? (Reiches *et al.*, 2009; Coxworth *et al.*, 2015).

Cambio ambiental reciente

Las características específicas del ciclo vital humano construidas sobre las de nuestro pasado mamífero, primate y homínido (Ellison, 2001, 2003) quedaron establecidas hace al menos unos 200.000 años con la aparición de la especie *Homo sapiens* anatómicamente moderno, la cual, durante 8.000 generaciones, se adaptó a un ecosistema de caza y recolección que moldeó el complejo genotípico que todavía conservamos prácticamente invariable (Rosenberg y Trevathan, 2002; Gluckman *et al.*, 2007; Jasienska, 2013), a pesar de las tres grandes revoluciones ambientales ocurridas desde entonces: las que determinaron la aparición de los ecosistemas agrícolas (hace 12000-14.000 años y 560 generaciones), de los ecosistemas industriales-urbanos (hace 165 años y menos de siete generaciones) y de los recientes ecosistemas urbanos virtuales del mundo globalizado, ligada a las nuevas tecnologías e iniciada hace menos de 25 años. La transformación ambiental y de los estilos de vida resultantes se acelera en cada uno de esos momentos y, a partir de la extensión de los ecosistemas urbanos-industriales, se extienden tres circunstancias completamente nuevas en nuestra historia biológica, cuyos efectos se suman en la expresión de la biología de nuestro ciclo vital:

1. La elevada y constante disponibilidad energética y nutricional por aumento de ingesta y gran reducción del gasto. La actividad física elevada y cotidiana formaba parte de la ecología nutricional que singularizaba el estilo de vida de cazadores-recolectores y, probablemente, también de agricultores actuales no mecanizados (Malina y Little, 2008). Situaciones de elevada actividad física disminuyen la concentración de estrógenos ováricos, aumentándola cuando se reduce (Jasienska, 2013).
2. El progreso del conocimiento científico y técnico, y su extensión a la sanidad pública universal, que redujo extraordinariamente la mortalidad materno-infantil y, más recientemente, ha contribuido a la medicalización de los procesos biológicos, especialmente los relacionados con la reproducción, como el parto y la menopausia.
3. Los avances en igualdad de clase y género, que aproximan los condicionantes ambientales, comportamientos y capacidad de decisión entre poblaciones, grupos sociales y sexos, con importantes consecuencias sobre la fertilidad y la familia.

Estos cambios ambientales y sus consecuencias se modelizaron por separado en las llamadas *Tres transiciones*, estrechamente relacionadas entre sí, pero planteadas desde áreas de conocimiento muy diferentes: *Demográfica*, centrada en los cambios en fertilidad, mortalidad y crecimiento poblacional; *Epidemiológica*, centrada en los cambios de las causas y edades de muerte; y *Nutricional*, centrada en los cambios de disponibilidad energética y nutricional que afectan a los procesos de desarrollo y maduración, aumentando el riesgo de sobrepeso, obesidad y enfermedades metabólicas asociadas (Popkin, 2004) (Figura 1).

Los procesos de cambio señalados, acelerados en el último tercio del siglo XX, no presentan una estricta coincidencia en su desarrollo temporal ni entre poblaciones ni para una misma población. Sin embargo, de manera esquemática se puede considerar un momento pre-transicional, uno transicional y uno post-transicional. En las poblaciones en estadios transicionales, se acumulan problemas socioeconómicos y biosanitarios de las situaciones precedentes con los derivados del cambio ambiental reciente, conviviendo problemas de sobrepeso, enfermedades metabólicas y cardiovasculares con elevada carga infecciosa y de desnutrición, elevadas pérdidas infantiles y deficiente estado biológico y de salud (Custodio *et al.*, 2009). Debemos ser conscientes de que la transformación ambiental es continua y ondulante, con

tendencias direccionales durante prolongados periodos de tiempo, y de que nunca retornaremos a los estilos de vida de nuestros antecesores cazadores-recolectores, con una limitada disponibilidad energética, una elevada actividad física cotidiana y una fertilidad elevada distribuida a lo largo de un periodo reproductor potencial más reducido que el nuestro. Pero podemos beneficiarnos de sus experiencias si comprendemos por qué nuestro sistema reproductor evolucionó como lo hizo

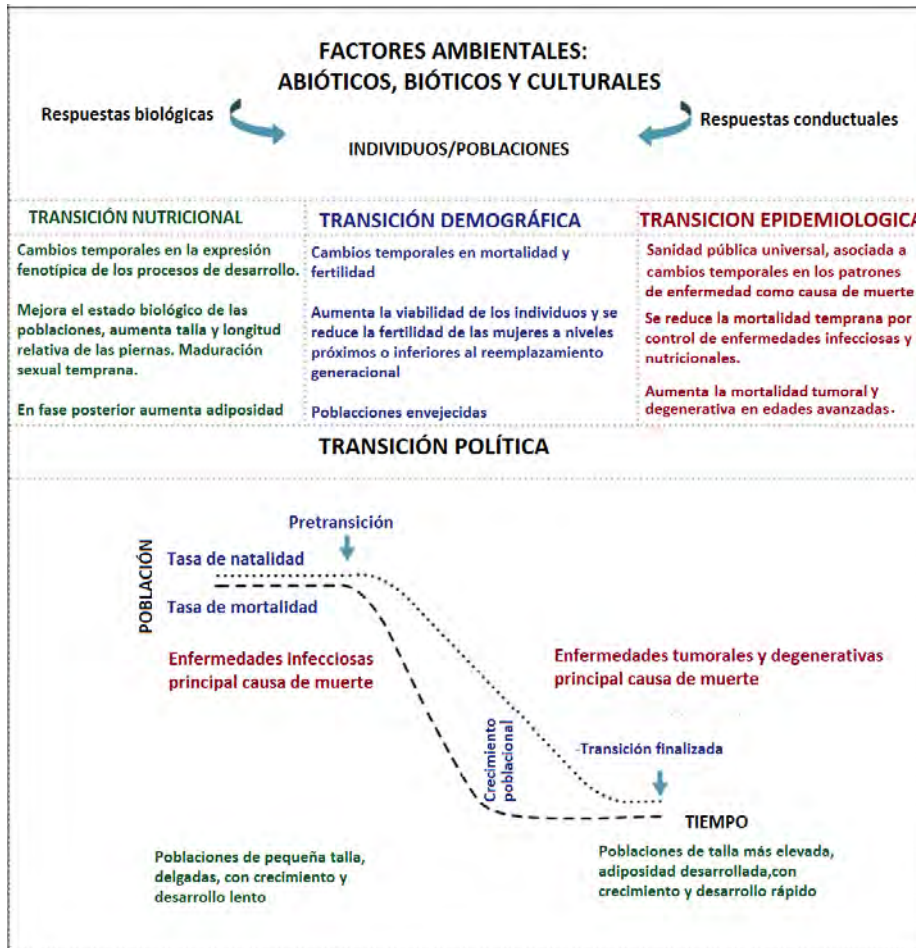


Figura 1. Transformación ambiental reciente (1850-1990)
Figure 1. Recent environmental change (1850-1990)

Consecuencias del cambio ambiental sobre los procesos reproductores

Los determinantes biológicos de la reproducción humana, incluidas las diferencias sexuales, se han establecido a lo largo de la evolución para optimizar el esfuerzo reproductor. Los determinantes culturales —que presentan una gran diversidad poblacional y un acelerado cambio temporal (Bernis, 1999; Varea, 2009)— interactúan con los biológicos modulando su maduración y desarrollo, la utilización de su potencial reproductor, y las decisiones sobre nutrición, protección y cuidados a los descendientes. Los principales cambios en la expresión de la biosociología reproductiva afectan a tres aspectos esenciales: a) los relacionados con el parto, que limita la etapas pre y post-natal; b) los asociados con las edades de menarquia y menopausia, que limitan las etapas pre y post-reproductora de la reproductora; y c) los relacionados con la fertilidad, que mide la eficiencia biológica de los individuos y la capacidad de crecimiento poblacional.

Los determinantes culturales han sido y siguen siendo los principales moduladores del acceso a energía y nutrientes que influyen sobre los procesos fisiológicos de la reproducción y sobre el número final de descendientes. El acceso diferencial de energía y nutrientes se asocia con la limitación de recursos por género y nivel socioeconómico (menos ingesta y mayor exigencia de esfuerzo físico desde la infancia y durante el embarazo en los más desfavorecidos). Además, los

comportamientos culturales definen los patrones reproductores en cada población, regulando su participación o exclusión del juego reproductor, las decisiones sobre la elección de la pareja, sobre su número y sus características (por ejemplo, parentesco, edad de incorporación y de finalización del proceso reproductor), sobre el número *ideal* (socialmente adecuado) de descendientes, y sobre las decisiones y capacidades técnicas para mantenerlos vivos y proteger su salud hasta edad reproductora.

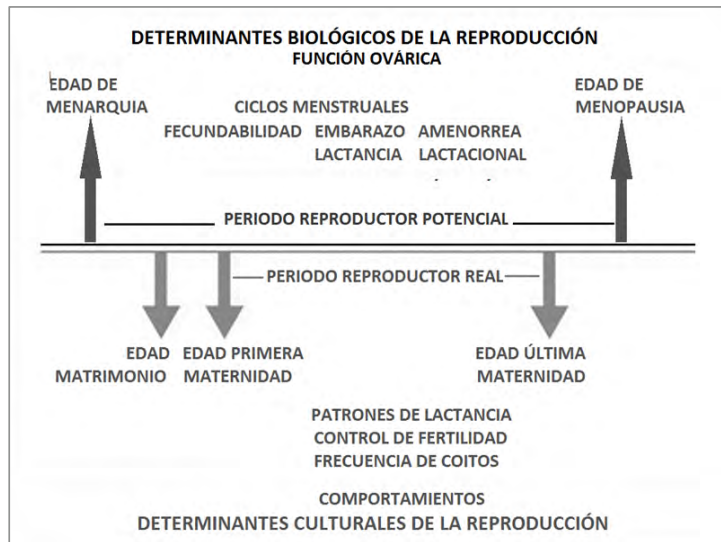


Figura 2. Determinantes biológicos y culturales de la reproducción humana
Figure 2. Biological and cultural determinants of Human reproduction.

Los determinantes biológicos regulan los momentos de inicio y finalización del periodo fértil de las mujeres a través de las edades de menarquía y de menopausia, estableciendo, por un lado, la duración absoluta del periodo reproductor potencial y, por otro, las características fisiológicas y funcionales de los ciclos menstruales, del útero y de los ovarios, capaces estas de ajustarse de manera puntual o prolongada a situaciones de estrés energético a lo largo de la vida reproductiva, como demostró Ellison (2003), padre de la Ecología reproductiva. Se genera así variabilidad en la probabilidad de concebir, de llevar a cabo un embarazo, del número de embarazos potenciales y del número de recién nacidos vivos. La funcionalidad y la tardía diferenciación de las glándulas mamarias solo se completan tras la primera lactancia, es decir depende de la edad de primera maternidad que tiene un fuerte control cultural. Finalmente, la expresión de los determinantes biológicos a lo largo del desarrollo determinan el estado biológico en la etapa reproductora, que modula la bondad del desarrollo fetal y del recién nacido, y la posterior inversión parental necesaria para proteger a los descendientes (Figura 2).

Las consecuencias del cambio ambiental reciente sobre los determinantes biológicos de la reproducción se pueden resumir en la tendencia hacia menarquias más tempranas y menopausias más tardías, lo que aumenta el periodo reproductor potencial. La edad de la primera primera regla marca las características de la función ovárica, de tal manera que la maduración temprana se asocia con la temprana regularización de los ciclos ovulatorios y elevadas concentraciones de estrógenos durante la vida fértil (Apter *et al.*, 1978; Ellison, 2001; Vitzthum, 2009; Jasienska, 2013). Por su parte, la edad de menopausia y las características de la perimenopausia también están ligadas a las circunstancias ambientales que modulan el aporte energético en etapas previas (así como al tabaquismo) (Varea *et al.*, 2000). Poblaciones con peores circunstancias socioeconómicas, nutricionales y un exigente trabajo físico tienen menopausias más tempranas con peri-menopausias más cortas y menos sintomáticas. La edad de menopausia es más tardía en mujeres con una reducida o nula actividad física, elevadas ingestas energéticas y un IMC en el rango de la obesidad, tendiendo además transiciones más largas, que refieren mayor frecuencia y número de síntomas diferentes (no solamente vasomotores) y recurren más a terapia hormonal sustitutiva y a soluciones quirúrgicas (Bernis y Reher, 2007). El resultado es un importante

aumento del número de ciclos menstruales ovulatorios que Eaton *et al.* (1994) estiman en unos 450 ciclos por término medio en la mujer estadounidense, frente a 160 en mujeres cazadoras-recolectoras contemporáneas. Mujeres rurales y urbanas de Marruecos estudiadas entre 1980 y 1990 con elevados tamaños familiares (7,2 y 8,5 nacidos vivos) y lactancias prolongadas tenían unos 150 ciclos (Varea *et al.*, 1996). Mujeres rurales españolas, con un tamaño familiar medio de 3,3 nacidos vivos y lactancias prolongadas en la década de los años 70, experimentaban unos 286 ciclos, mientras que mujeres urbanas estudiadas en los años 90, con tamaños familiares medios de 2,8 nacidos vivos y lactancias muy reducidas, el número de ciclos aumenta a 411 (Bernis, 1999). El elevado número de ciclos menstruales con elevados niveles de estrógenos que hoy día tienen las mujeres aumenta el riesgo de padecer cáncer de mama, especialmente si tenemos en cuenta la importante reducción temporal de la actividad física que reduce los niveles de estrógenos y es un elemento protector (Eaton *et al.*, 1994; Jasienska, 2013).

Estado biológico en las etapas tempranas: desarrollo fetal, parto y recién nacido

El parto es el momento transicional más corto y más peligroso del ciclo vital humano, que separa las dos etapas con mayor diferencia entre el ambiente previo y posterior. La concepción inicia el complejo reajuste del metabolismo energético que caracteriza cada suceso reproductor, siendo el embarazo el periodo energética y nutricionalmente más sensible del ciclo vital, el que presenta la máxima plasticidad metabólica y cuyo desarrollo puede tener más consecuencias a largo plazo sobre el estado biológico y de salud en la etapa reproductora y en las edades más avanzadas. El feto puede ajustar permanentemente un metabolismo más eficaz a situaciones de malnutrición materna porque así se *prepara* para una vida postnatal que supuestamente tendrá las condiciones energéticas próximas a las experimentadas en el ambiente materno. Muchas poblaciones de los siglos XX y XXI —incluida la española— han estado sometidas a una importante transformación ambiental entre generaciones sucesivas, de manera que se gestaron y fueron niños en circunstancias de privación energética, si bien luego desarrollaron sus vidas en las circunstancias opuestas ya comentadas, lo que aumentó su riesgo de desarrollar determinadas enfermedades, fisiológicas y metabólicas en adultos y ancianos (Barker, 1994; Ellison, 2001). Hoy sabemos que el peor escenario para las perspectivas individuales de salud metabólica y fisiológica se asocia precisamente con desajustes importantes entre los ambientes fetal y adulto, mientras que la coincidencia entre ambos, sea rico o pobre en ambas etapas, reduce el riesgo de esas enfermedades (Jasienska, 2013).

Nacer en condiciones biológicas óptimas es un pasaporte de salud para el resto de la vida, y está muy condicionado por las características que definen al denominado Sistema materno (WHO, 2012). A pesar del indiscutible progreso en el estado biológico de las madres y de los recién nacidos detectados hasta 1980 aproximadamente y de los considerables progresos en investigación y salud pública, todavía nacen anualmente 15 millones de bebés pretérmino (antes de la semana 37 de gestación), un millón de los cuales muere de complicaciones derivadas de ello, mientras que muchos de los que se mantienen vivos sufren discapacidad permanente. Lo más preocupante es que desde finales del siglo XX, hay una inversión en las tendencias de los nacidos prematérmino y con bajo peso al nacer (BPN, menos de 2.500 gramos), que aumentan en la mayoría de los países desarrollados y en desarrollo (WHO, 2012; EURO-PERISTAT Project, 2013), generando además un importante coste sanitario. En madres españolas se ha detectado el mismo fenómeno desde 1980, de manera que, independientemente de las diferencias entre el peso de nacidos vivos, nacidos muertos y muertos menores de un día, en todos ellos ha disminuido su peso medio al nacer tanto en partos únicos como en múltiples (Bernis, 2010) sin que haya aumentado los partos prematérmino, como sí ha ocurrido en otros países europeos (EURO-PERISTAT Project, 2013). Ello sugiere que algo no está funcionando en la prevención de salud perinatal (Bernis *et al.*, 2012; Varea *et al.*, 2014). El análisis de las diferencias en el estado biológico de los recién nacidos y de sus tendencias entre 1996 y 2010 en función del origen materno (con una contribución máxima de madres extranjeras en 2008 del 21%) proporciona una información complementaria que abre nuevos interrogantes. A lo largo del periodo analizado, el peso medio y el peso por edad de gestación de los recién nacidos de madre extranjera aumentó a lo largo del periodo considerado y fué significativamente mayor que el de los nacidos de madres españolas. Entre los hijos de españolas y hasta el inicio de la crisis económica iniciada en

2008, aumentaron los recién nacidos con BPN (tanto en partos a término como en pretérmino) y disminuyó el peso medio al nacer (tanto de partos múltiples como únicos), mientras que el peso por edad de gestación no experimentó cambio temporal. Ambos grupos materno-fetales comparten una reducción de la edad de gestación, menos acentuada en las extranjeras, que determina un aumento los embarazos a término de 37-38 semanas, lo que sugiere una posible causa común relacionada con el aumento de intervenciones obstétricas (Bernis *et al.*, 2012), como se ha sugerido también para otras poblaciones europeas (EURO-PERISTAT Project, 2013). A ello se suma, primeras evidencias de un impacto negativo de la actual crisis económica sobre el crecimiento fetal en nacidos de madres españolas (Varea *et al.*, 2016).

Conclusiones

La cultura es el principal agente de cambio ambiental que ha revolucionado los estilos de vida, estilos que afectan directa o indirectamente a la expresión fenotípica de los procesos biológicos, especialmente los relacionados con la disponibilidad energética, con el conocimiento científico y su aplicación a través de una sanidad pública, y con la igualdad de clase y género. Esta nueva situación en nuestra historia biológica se puede resumir diciendo que nos sitúa en una dirección contraria a los modelos teóricos clásicos, al combinar una permanente y excesiva disponibilidad energética (que modifica nuestra edad de maduración sexual y nuestra fisiología ovárica, nuestro desarrollo fetal y el estado biológico del recién nacido, y el riesgo de enfermedad tumoral) con un cambio radical en las decisiones sobre utilización de la vida reproductiva (fertilidad nula o baja, maternidad tardía). Es decir, la interacción entre respuestas fisiológicas y conductuales afecta al éxito reproductor (porque se está reduciendo la fertilidad por debajo de los niveles de reemplazamiento) y a la salud de las poblaciones (porque aumentan sobrepeso y obesidad en todas las edades y el riesgo de padecer determinadas enfermedades metabólicas y cardiovasculares tanto por exceso de disponibilidad energética a lo largo de la vida, como por el aumento del desajuste entre el ambiente fetal y el adulto: Jasienska, 2013).

En cualquier caso, nuestra vida reproductiva nunca volverá a ser como la de nuestros antepasados cazadores-recolectores y desde las ciencias biomédicas se buscan soluciones para los problemas expuestos, resultantes de las limitaciones de nuestros genes —que mantienen un cuerpo anatómico y funcionalmente igual al de los primeros miembros de nuestra especie— y las exigencias del ambiente cultural en rápido cambio. ¿Podemos, entonces, predecir nuevas tendencias en la biología del ciclo vital derivadas de la rápida y continua transformación ambiental, y evaluar sus consecuencias a medio plazo sobre la salud y tomar decisiones racionales sobre la manera de ajustarnos para mejor a las nuevas demandas que nuestro ambiente cultural nos está imponiendo? La respuesta es compleja y requiere que la perspectiva evolutiva se incorpore a la investigación biomédica, y deja numerosas cuestiones abiertas (Haig, 2008; Kuzawa, 2012). La evolución no actúa seleccionando individuos globalmente sanos porque el cuerpo y su funcionamiento a lo largo de la vida son el resultado de un conjunto de soluciones de compromiso. Y esto es así porque la mayoría de los ajustes al acelerado cambio ambiental se hace a través de respuestas plásticas que son continuas y se expresan dentro de los límites biológicos impuestos por nuestros genes, por encima y por debajo de los cuales la viabilidad no es posible, produciéndose primero patologías o disfunciones y, finalmente, si no mejoran las circunstancias, la muerte. En cualquier caso, la gran ventaja adaptativa está en la maximización de la plasticidad en humanos, no necesariamente entre los diferentes fenotipos resultantes de la misma. La pregunta —todavía sin respuesta— es si en las nuevas circunstancias de rapidísimo cambio ambiental y conductual se están sobrepasando los límites de nuestra plasticidad impuestos en los ambientes en que fuimos seleccionados.

Bibliografía

- Apter, D., Viinikka, L., Vihko, R., 1978. Hormonal pattern of adolescent menstrual cycles. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*, 47: 944-954.
- Barker, D., 1994. Fetal origins of coronary heart disease. *British Medical Journal*, 311: 171-174.

- Bernis, C., 1999. Changing lifestyles and reproductive health. En *Health Ecology. Health, culture and human-environment interaction*, editado por M. Horani, y T. Boleyn, (Londres y Nueva York: Routledge) p. 153.
- Bernis, C., Reher, D.S., 2007. Environmental contexts of menopause in Spain: comparative results from recent research. *Menopause*, 14: 1-11.
- Bernis, C., 2010. Factores causales de la reducción del peso al nacer en España 1980-2007: cambios en la viabilidad fetal, en la distribución de la edad gestacional y en la dinámica del crecimiento fetal. *Trabajos de Antropología*, 31: 233-247.
- Bernis, C., Varea, C., Bogin, B., González-González, A., 2012. Labor management and birth outcome among migrant and Spanish women in Madrid: the effect of changing patterns of obstetric care on rates of preterm and low birth weight. *Maternal and Child Health Journal*, 17: 918-927.
- Bogin, B., Smith, B.H., 1996. Evolution of the human life cycle. *American Journal of Human Biology* 8, 703-716.
- Charnov, E.L., 1993. *Life history invariants: some explorations symmetry in the evolutionary ecology*. (Oxford: Oxford University Press). pp. 167.
- Coxworth, J.E., Kim, P.S., McQueen, J.S., Hawkes, K., 2015. Grandmothering life histories and human pair bonding. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 11806-11811.
- Custodio, E., Descalzo, M.Á., Roche, J., Molina, L., Sánchez, I., Lwanga, M., Torres, A. M., Fernández-Zincke, E., Bernis, C., Villamor, E., Baylin, A., 2010. The economic and nutrition transition in Equatorial Guinea coincided with a double burden of over- and under nutrition. *Economics and Human Biology*, 8: 80-87.
- Drake, A.J., Walker, B.R., 2004. The intergenerational effects of foetal programming: non-genomic mechanisms for the inheritance of low birth weight and cardiovascular risk. *Journal of Endocrinology*, 180: 1-16
- Eaton, S.B., Pike, M.C., Short, R.V., Lee, N.C., Trussell, J., Hatcher, R.A., Wood, J.W., Worthman, C.M., Jones, N.G.B., Konner, M.J., Hill, K.R., Bailey, R., Hurtado, A. M., 1994. Women's reproductive cancers in evolutionary context. *Quarterly Review of Biology*, 69: 353-367.
- Ellison, P.T., 2001. *On Fertile Ground. A Natural History of Human Reproduction*. (Cambridge, MA: Harvard University Press). pp. 346.
- Ellison, P.T., 2003. Energetic and reproductive effort. *American Journal of Human Biology*, 15:342-351.
- EURO-PERISTAT Project. 2013. *European Perinatal Health Report. The health and care of pregnant women and babies in Europe in 2010*. Paris: Euro-Peristat. pp 252.
- Ge, Z.J., Schatten, H., Zhang, C.-L., Sun, Q.-Y., 2015. Oocyte ageing and epigenetics. *Reproduction* 149: R103-R114.
- Gluckman, P.D., Hanson, M.A., Beedle, A.S., 2007. Early life events and their consequences for later disease: a life history and evolutionary perspective. *American Journal of Human Biology*, 19: 1-19.
- Haig, D., 2008. *Intimate relations: Evolutionary conflicts of pregnancy and childhood*. *Evolution in Health and disease*, editado por S.C. Stearns y J.C. Koella (New York: Oxfors University Press) p. 65.
- Huber, S., Bookstein, F.L., Fieder, M., 2010. Socioeconomic Status, Education, and Reproduction in Modern Women: An Evolutionary Perspective. *American Journal of Human Biology*. 22: 578-587.
- Jasienska, G., 2013. *The fragile Wisdom. An evolutionary view on women's biology and health* (Harvard University Press). pp 336.
- Kuzawa, C., 2007. Developmental origins of life history: growth productivity and reproduction. *American Journal of Human Biology*, 19: 654-661.
- Kuzawa, C., 2012. Why evolution needs development, and medicine needs evolution. *International Journal of Epidemiology*, 41: 223-229.
- Lasker, G.W., 1969. Human biological adaptability. *Science*, 166: 1480-1486.

- Malina, R.M., Little, B.B. 2008. Physical Activity: The Present in the Context of the Past. *American Journal of Human Biology*, 20: 373-391.
- Newson, L., 2009. Cultural Versus Reproductive Success: Why Does Economic Development Bring New Tradeoffs? *American Journal of Human Biology*, 21: 464-471.
- Pigliucci, M., 2001. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture* (Baltimore: John Hopkins University press). pp 328.
- Popkin, B.M., 2004. The nutrition transition an overview of world patterns of change. *Nutrition Reviews*, 62: S140-S143.
- Reiches, M.W., Ellison, P.T., Lipson, S.F., Sharrock, K.C., Gardiner, E., Duncan, L.G., 2009. Pooled energy budget and human life history. *American Journal of Human Biology*, 21: 421-429.
- Rosenberg, K. Trevathan, W., 2002. Birth, obstetrics and human evolution. *British Journal of Obstetrics and Gynaecology*, 109: 1199-1206.
- Short, R.V., 1994. Human reproduction in an evolutionary context. En *Human Reproductive Ecology: Interactions of Environment, Fertility and Behavior*, editado por Kenneth L Campbell, y James W Wood (Nueva York: New York Academy of Sciences) pp. 416-425
- Varea, C., Bernis, C., Montero, P., Arias, S., Barroso, A., González, B. 2000. Secular trend and intrapopulation variation in age at menopause in Spanish women. *Journal of Biosocial Science*, 32: 383-393.
- Varea, C., Crognier, E., Bley, D., Boëtsch, G., Baudot, P., Baali, A., Hilali, M.K., 1996. The determinants of contraceptive use in Morocco: stopping behavior in traditional populations. *Journal of Biosocial Science*, 28: 1-13.
- Varea, C., 2009. El debate sobre un nuevo patrón reproductor en España y la contribución del colectivo de mujeres inmigrantes. *La maternidad en el siglo XXI. Mitos y realidades*, editado por C. Bernis, R.López y P. Montero (Madrid: Ediciones de la Universidad Autónoma) p. 171.
- Varea, C., Bernis, C., 2013. Encephalization, Reproduction and Life History. *Human Evolution* 28: 1-16.
- Varea, C., Bernis, C., González-González, A., 2014. Biosocial aspects of fetal growth and birth outcome. *Human Growth: The Mirror of the Society*, editado por M. Sidkhar (Delhi: BR Publishing Corporation) p. 196.
- Varea, C., Terán, J.M., Bernis, C., Bogin, B., González-González, A., 2016. Is the economic crisis affecting birth outcome in Spain? Evaluation of temporal trend in underweight at birth (1996-2012). *Annals of Human Biology*, 43: 169-182.
- Vitzthum, V.J., 2009. The ecology and evolutionary endocrinology of reproduction in the human female. *American Journal of Physical Anthropology*, 140: S95-S136.
- WHO. 2012. *Born too soon: the global action report on preterm birth*. (Ginebra: WHO, Suiza). pp. 126.