

UNIVERSIDAD DE OVIEDO



Universidad de Oviedo

GRADO EN PSICOLOGÍA

CURSO 2023-2024

HIPÓTESIS DE LA ABUELA EN CULTURA ANIMAL

GRANDMOTHER EFFECT IN ANIMAL CULTURE

(Revisión bibliográfica)

PAULA PÉREZ OTERO

Oviedo, junio 2023

DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y ORIGINALIDAD

DEL TRABAJO FIN DE GRADO

(De acuerdo con lo establecido en el artículo 8.3 del Acuerdo de 5 de marzo de 2020, del Consejo de Gobierno de la Universidad de Oviedo, por el que se aprueba el Reglamento sobre la asignatura Trabajo Fin de Grado de la Universidad de Oviedo)

D/Dña. PAULA PÉREZ OTERO, estudiante del Grado en PSICOLOGÍA de la Facultad de Psicología,

DECLARO QUE:

El Trabajo Fin de Grado titulado: “HIPÓTESIS DE LA ABUELA EN CULTURA ANIMAL” que presento para su exposición y defensa, es original y he citado debidamente todas las fuentes de información utilizadas, tanto en el cuerpo del texto como en la bibliografía.

En Lunes, a 27 de Mayo de 2024

Firmado: *Nombre y apellidos y firma*

PAULA PÉREZ OTERO

Resumen

En las dos últimas décadas se ha puesto a prueba la *hipótesis de la abuela* que sugiere que el comportamiento de ayuda de las abuelas hacia su descendencia, junto con el aumento del coste reproductivo con la edad, explicarían la menopausia y la vida postreproductiva en hembras mamíferas. El objetivo del presente trabajo consiste en identificar, mediante una revisión sistemática, los comportamientos de ayuda de las abuelas en distintos mamíferos y analizar su papel en la evolución de la menopausia y la longevidad. Se realizó una búsqueda de artículos empíricos que investigaran directamente el impacto y tipo de abuelazgo en mamíferos a través de las bases de datos Web of science, Scopus y PsycINFO. Los datos obtenidos fueron sintetizados en dos tablas teóricas. Se revisaron un total de once artículos empíricos y el capítulo de un libro sobre cinco mamíferos desde 2001 hasta 2023. Se encontraron cinco formas de abuelazgo que jugarían un papel en la evolución de la longevidad pero no en la menopausia.

Se concluye que para comprender la longevidad es esencial adoptar una visión de Psicología comparada que enfatice que los comportamientos de las abuelas están integrados en la transmisión social de hábitos o “culturas animales”, siendo fundamentales para explicar la evolución de la longevidad.

Palabras clave: Hipótesis de la abuela, cultura animal, menopausia, longevidad, abuelazgo.

Abstract

In the last two decades, the grandmother hypothesis has been investigated, which suggests that the helping behavior of grandmothers towards their offspring, together with the increase in reproductive cost with age, would explain reproductive cessation and longevity. The aim of the present work is to identify, by means of a systematic review, the helping behaviors of grandmothers in different mammals and to analyze their role in the evolution of menopause and longevity. A search for empirical articles directly investigating the impact and type of grandparenting in mammals was conducted through Web of science, Scopus and PsycINFO databases. The data obtained were synthesized in two theoretical tables. A total of eleven empirical articles and one book chapter on five mammals from 2001 to 2023 were reviewed. Five forms of grandparenting were found that would play a role in the evolution of longevity but not in menopause.

It is concluded that to understand longevity, it is essential to adopt a comparative psychology perspective that emphasizes that grandmothering behaviors are integrated into the social transmission of habits or “animal culture”, being fundamental to explaining the evolution of longevity.

Keywords: Grandmother effect, animal culture, menopause, longevity, grandmothering.

Introducción

La menopausia es un misterio evolutivo: ¿cómo podría ser ventajoso vivir más tiempo sin la capacidad de reproducirse? En la gran mayoría de mamíferos el cese reproductivo (la menopausia) y el cese somático (la muerte) ocurren simultáneamente debido al envejecimiento natural del organismo. (Kachel et al., 2011). Una larga vida postreproductiva plantea una paradoja dentro del marco de la teoría evolutiva tradicional que sugiere que los individuos intentan maximizar su aptitud evolutiva (o eficacia evolutiva) durante su vida, lo que normalmente proviene de organismos que mantienen la capacidad de reproducirse hasta el final de su vida (Lahdenperä et al., 2018).

La cuestión de por qué no morimos después de dejar de poder reproducirnos está lejos de considerarse trivial pues muchas especies han seguido este camino evolutivo (conocido como semelparidad). Uno de los ejemplos más conocidos es el del salmón del Pacífico (*Oncorhynchus kisutch*), que muere justo después de liberar un gran número de huevos fertilizados en las hembras, o el semen, en los machos.

Mucho más difícil de comprender es el caso del ser humano. Todas las mujeres pasan de un estado reproductivo a un estado irreversible no reproductivo a mitad de su vida adulta y, en cambio, viven regularmente hasta más de los 70 y 80 años (Towner et al., 2016). Se podría hipotetizar que el cese reproductivo pudiera deberse a la medicina moderna, el estilo de vida y la sanidad. Sin embargo, este rasgo también está presente en sociedades de cazadores-recolectores modernas las cuales se encuentran en gran medida alejadas de la modernización propia de nuestra sociedad. Entre la población de Hadza de Tanzania, por ejemplo, el 40% de las mujeres que viven más de 50 años regularmente sobrevive hasta sus 70 años, indicando que este rasgo es una característica distinguida de la historia de vida humana (Blurton Jones, 2015).

Sin embargo, el cese reproductivo no es una característica humana exclusiva. Hasta ahora se conocen cuatro mamíferos que exhiben un periodo de vida postreproductivo (PRLS): las orcas (*Orcinus orca*), ballena piloto de aleta corta

(*Globicephala macrorhynchus*), ballenas belugas (*Delphinapterus leucas*) y el narval (*Monodon monoceros*), aunque también existe cierta evidencia de periodos postreproductivos en orcas falsas (*Pseudorca crassidens*) y elefantes asiáticos (Monaghan y Ivimey-Cook, 2023).

Entonces, ¿cuál es el propósito de vivir sin potencial para reproducirse? Una posible respuesta es la *hipótesis de la abuela* o “*grandmother effect*” en la literatura científica en inglés. La hipótesis de la abuela constata que la larga esperanza de vida postreproductiva de las hembras humanas habría evolucionado porque las mujeres eran capaces de ganar más “*aptitud*” al invertir sus esfuerzos en su descendencia adulta y nietos en vez de continuar reproduciéndose hasta una edad avanzada (Hawkes et al., 1998; Lahdenperä et al., 2018).

La hipótesis de la abuela se basa en la teoría de selección de parentesco de William Hamilton (1964) y las ideas propuestas por George Williams (1957) y defiende que un individuo debería ayudar a sus parientes siempre y cuando los beneficios de ayudar sean mayores que los costes, para aumentar la aptitud de un individuo y pasar sus genes a futuras generaciones (Lahdenperä et al., 2018). Esta teoría, a menudo denominada la *hipótesis de la madre* o *hipótesis “stopping-early”*, sugiere que continuar reproduciéndose hasta una edad avanzada conlleva costes significativos, y que las mujeres que dejan de reproducirse antes podrían dirigir su energía restante al cuidado de sus hijos actuales. Entonces, en vez de enfrentar los riesgos de nacimientos tardíos o el alto coste de criar nueva progenie, sería más beneficioso para las mujeres dirigir su esfuerzo reproductivo restante hacia la supervivencia y el éxito reproductivo de su propia descendencia. Otro de estos costes expone que la presencia de muchos hijos daría lugar a una competencia por los recursos y ninguno de ellos tendría suficientes (Watkins, 2021).

La aptitud, definida dentro del contexto neodarwinista, se refiere a la capacidad de los individuos de cumplir eficazmente con las funciones biológicas necesarias para sus ciclos vitales, aumentando la probabilidad de que los genes que han permitido la eficacia reproductiva del individuo pasen a la siguiente generación. (Caponi, 2013). Por tanto, una abuela “ganaría” mayor aptitud asegurando la supervivencia de su descendencia y, por ende, de sus genes. La aptitud inclusiva de una abuela incluye la de

sus nietos, por tanto, si una abuela puede hacer más bien que mal por la aptitud de su progeñie permaneciendo viva y sin reproducirse los genes que facilitan este periodo postreproductivo se propagarán (Watkins, 2021). Por ejemplo, una abuela ayudante podría reducir la edad de destete de sus nietos y, a la larga, el intervalo entre nacimientos de su hija al proporcionarle cuidado con comida que ésta no podría haber obtenido de otra forma (Kachel et al., 2011). Además, una abuela ayudante podría aumentar la supervivencia de sus nietos destetados al proporcionarles comida en periodos en los que su madre no tuviera tiempo debido a la presencia de un nuevo bebé.

La hipótesis de la abuela fue propuesta por primera vez en su actual forma por la antropóloga Kristen Hawkes y colegas en los noventa, quienes estudiaron a los cazadores-recolectores Hadza de Tanzania. Descubrieron que las abuelas posmenopáusicas eran cuidadoras importantes de sus nietos (Hawkes et al., 1997). Por otro lado, la hipótesis se dirige a las abuelas maternas, ya que el comportamiento de ayuda no suele verse en las paternas. Una de las explicaciones más empleadas tiene que ver con la relación genética más segura entre la abuela materna y su descendencia, a diferencia de las paternas (Hawkes et al., 1998; Tanskanen et al., 2011).

En todo caso, debido a este beneficio de aptitud, la selección habría favorecido una esperanza de vida postreproductiva más larga durante la evolución humana. Cabe destacar que, aunque el comportamiento queda incluido en la definición, no parece jugar un papel muy decisivo en la explicación de la evolución y se presenta más bien como otra manifestación de la plasticidad fenotípica de un organismo.

Por otro lado, existen dos definiciones de la hipótesis de la abuela interrelacionadas que asocian la evolución de la esterilidad a la duración de la fase postreproductiva (Monaghan y Ivimey-Cook, 2023). La primera postula que los beneficios indirectos de ayudar a los nietos eventualmente sobrepasan los beneficios de producir los “propios” a causa del envejecimiento de la madre conduciendo así a la evolución de un periodo de vida estéril que permita una mayor disponibilidad de recursos para el nieto. En cambio, la segunda definición defiende que mientras que la menopausia surge por otras razones, la longevidad de las hembras postreproductoras ha sido favorecida gracias a los beneficios derivados de ayudar a sobrevivir a más nietos, dado que la reproducción continuada no es posible. Algunos de estos beneficios podrían

ser la protección de las crías cuando la madre se encuentra ausente, la enseñanza de habilidades maternas o compartiendo recursos entre otros.

Esta hipótesis se ha puesto a prueba principalmente entre poblaciones con fertilidad y mortalidad natural, como poblaciones de cazadores-recolectores, pero también en poblaciones humanas modernas demostrándose su beneficio en diferentes aspectos como habilidades cognitivas o logros académicos. (Tanskanen y Danielsbacka, 2018). Aunque el comportamiento de ayuda por parte de las abuelas ha sido igualmente encontrado en diferentes animales, especialmente en cetáceos.

En la literatura existen dos posturas principales: las explicaciones adaptativas y las no adaptativas. Las adaptativas aluden a que determinadas conductas (en este caso, los comportamientos de ayuda por parte de las abuelas) proporcionan una ventaja que seleccionaría una larga vida postreproductiva y donde, por tanto, factores psicológicos como la memoria y el aprendizaje jugarían un papel importante en la evolución de la longevidad. Por otro lado, para las no adaptativas, estos comportamientos no evolucionaron necesariamente debido a una contribución directa de la aptitud del organismo, de modo que mantienen que éstas surgen por condiciones ambientales atípicas o por compensaciones a otros rasgos de selección más fuertes.

Con respecto a las hipótesis adaptativas, además de la hipótesis de la abuela o de la madre, también encontramos el *conflicto reproductivo* o *evitación de competición intergeneracional* (Monaghan y Ivimey-Cook, 2023). Esta teoría fue propuesta por Cant y Johnstone 2008 y se basa en los beneficios de reducir la competencia por recursos dentro del grupo social de la especie. En las manadas, el parentesco entre individuos aumenta con la edad debido a los patrones de dispersión, por lo que la menopausia en las hembras reduciría el solapamiento de reproducción entre madres y crías. En ciertos cetáceos, se ha visto que la dispersión es filopátrica (ni machos ni hembras abandonan el grupo en el que nacieron). Dado que tanto hijas como hijos permanecen en el grupo, y estos a su vez tienen descendencia, a medida que pasa el tiempo, la abuela tiene mayor número de parientes, por lo que continuar reproduciéndose supondría un coste debido a la competencia por los recursos. Estos costes y patrones particulares de dispersión actuarían a favor de los beneficios asociados con el cuidado de madres y abuelas (Monaghan y Ivimey-Cook, 2023).

Asimismo, otros autores defienden que este periodo postreproductivo está ligado a una combinación de rasgos de historia vital como sistemas de apareamiento, redes sociales o un alto nivel de encefalización. Otros postulan que se debe a la calidad reducida de la descendencia si la madre es demasiado mayor, es decir, si la madre es mayor existe más probabilidad de que fallezca mientras la cría es aún joven, repercutiendo en su supervivencia.

El hecho de que la hipótesis de la abuela considere que, en la explicación de una larga vida postreproductiva, el comportamiento de un individuo (en este caso la abuela) sea un proceso adaptativo y no un rasgo instintivo programado, permite la incorporación a la evolución de esta larga vida postreproductiva de una teoría psicológica capaz de explicar la génesis de estos comportamientos y transmisión intergeneracional (Sánchez González, 2022). Y si hablamos de transmisión intergeneracional entonces podemos hablar de cultura.

La cultura, definida como todos los patrones de comportamientos específicos de un grupo que son adquiridos a través del aprendizaje de otros individuos, ha sido encontrada esparcida ampliamente en el mundo animal, moldeando profundamente los patrones psicológicos y de comportamiento de muchos animales (Whiten, 2021). Los cetáceos han proporcionado numerosos ejemplos de ello, a través de canciones, rutas de migración y especializaciones en búsqueda de comida. Estos hábitos adquiridos han de transmitirse de generación tras generación, a través de algún tipo de influjo o aprendizaje social (Whiten, 2021; West-Eberhard M. J., 2005).

En este sentido, la cultura depende de la memoria (conocimientos experienciales), de conocimientos, de aprendizajes o estrategias útiles e incluso de más tiempo libre para dedicarse a otras actividades. Por tanto, no resultaría descabellado pensar que el papel de los miembros más ancianos del grupo es crucial para la cultura (Greve y Bjorklund, 2009). Así, la aparición de la longevidad puede ser el punto de partida, posiblemente incluso la condición previa necesaria, para la evolución de una cultura avanzada. Estos autores proponen el *efecto Néstor* y suponen que los miembros de más edad de un grupo probablemente desempeñaron un papel destacado en la conservación y promoción de la cultura gracias a la acumulación y transmisión de su experiencia. Ello no implica que otros miembros más jóvenes del grupo no transmitieran conocimientos útiles, pero no

podemos negar que la sabiduría procede generalmente de las personas con más experiencia.

Aunque Greve y Bjorklund (2009) consideran que este papel no es exclusivo de las abuelas sino de todos los miembros ancianos del grupo, en esta revisión nos centraremos en las abuelas por dos motivos principales. En primer lugar, el comportamiento de ayuda en diferentes especies animales es principalmente llevado a cabo por las abuelas, pues son ellas las que poseen fundamentalmente los conocimientos ligados de manera exclusiva a la maternidad y el cuidado de las crías. En segundo lugar, como hemos mencionado anteriormente, las hembras tienden a presentar una mayor esperanza de vida en comparación con los machos de muchas especies, lo que implica que tal vez las abuelas sí tengan un papel particular en la explicación de su longevidad.

Asimismo, en el presente trabajo, de acuerdo a la propuesta de Péron et al. 2019, consideraremos que la ayuda por parte de las abuelas es un *continuum* dentro de estrategias de cuidado a hijos y nietos. En términos de valor adaptativo, los beneficios para las hembras, sus hijos y sus nietos están claramente interconectados. Si una hembra protege o cuida de su nieto, mejora su supervivencia al mismo tiempo que el éxito reproductivo de su hija y por tanto su propio éxito reproductivo (Fedigan y Pavelka, 2001). De ahí que la hipótesis de la abuela a veces se utilice como rúbrica general para la inversión postreproductiva en cualquier progenie existente.

Recientemente, se ha sugerido que otros animales deberían ser estudiados con o sin menopausia y una larga vida postreproductiva para compararlos con los humanos y mejorar nuestro entendimiento sobre la evolución y las presiones selectivas de la esperanza de vida postreproductiva y la longevidad en general (Croft et al., 2015).

Teniendo en cuenta que se ha demostrado que las abuelas humanas tienen un efecto positivo en la supervivencia de la descendencia y que es necesario un estudio comparativo en especies animales para su confirmación (Croft et al., 2015), la presente revisión se propone recoger aquellos artículos empíricos que investiguen el papel de las abuelas de diferentes especies animales longevas con o sin cese reproductivo para analizar, por un lado, si las abuelas de estas especies animales suponen efectivamente un beneficio en términos de aptitud inclusiva a su descendencia (si se cumple la hipótesis de la abuela en diferentes animales) y si, por otro lado, sus comportamientos de ayuda

encajarían como ejemplos de aprendizaje social que pudieran tener un papel en la explicación de una cultura animal que a su vez pudiera estar relacionada con su longevidad.

Métodos

En este trabajo se ha llevado a cabo una revisión sistemática de la literatura científica publicada en materia de comportamiento animal e hipótesis de la abuela. Para su elaboración, se han seguido las directrices de la declaración PRISMA (Page et al., 2021) para la correcta realización de revisiones sistemáticas. La figura 1 ilustra la aplicación de estos criterios a los resultados de la búsqueda mediante un diagrama de flujo. A continuación, se describirá el proceso de elaboración en sus diferentes etapas.

Búsqueda inicial

Las primeras búsquedas se realizaron en noviembre de 2023 combinando los términos “*grandmother*” y “*menopause*” en las bases de datos Web Of Science, Scopus y PsycInfo. Posteriormente, usando los operadores booleanos AND y OR se amplió con una combinación de los términos: “*postreproductive*”, “*animal behaviour*”, “*grandparental care*”, “*evolution*”, “*inclusive fitness*”, “*hypothesis*”, “*mother*”, “*grandmother effect*” y “*grandoffspring*”. Estas búsquedas arrojaron una cantidad considerable de resultados, muchos de ellos resultaron poco útiles para la revisión. Sin embargo, proporcionaron una visión global de la extensión del tema y permitieron comprobar que, en torno a ella, existía una revisión de naturaleza teórica reciente (Monaghan y Ivimey-Cook, 2023). Este artículo resume el panorama actual sobre las diferentes teorías explicativas de la menopausia y la longevidad. Durante estas búsquedas, también se encontró otro trabajo de naturaleza más empírica (Peron et al., 2019) y especialmente centrado en animales no humanos que exponía un marco teórico preciso sobre el tema de esta revisión al indicar que el abuelazgo debería comprenderse como un continuo de cuidados maternos en la vida del sujeto. Esto permitió establecer claramente qué artículos podían incluirse más adelante y qué animales mostraban hasta la fecha del artículo evidencia del fenómeno, aunque en esta revisión se añadieron nuevas especies (ballena piloto de aleta corta) así como nuevos comportamientos.

Además, ambos proponen una definición similar sobre el fenómeno estudiado como una estrategia de cuidado continua y dado la falta de una definición consensuada en torno a los artículos encontrados, se utilizó su propuesta como referencia a la hora de seleccionar los trabajos.

Búsqueda sistemática

La búsqueda sistemática se realizó nuevamente entre los meses de febrero y marzo de 2024, en Web Of Science, Scopus y PsycInfo sin restricción de años de los resultados, obteniendo un abanico de artículos desde 2001 (inclusive) hasta la actualidad. Se decidió no restringir los años porque ciertas especies animales, como los macacos japoneses, se estudiaron sobre todo a principios de los 2000 y otras en cambio, como las orcas, son estudiadas más recientemente. El objetivo era recopilar todos los estudios empíricos posibles que investigaran los efectos de las abuelas, evitando así excluir alguna especie.

La combinación de términos que arrojó mejores resultados en todos los buscadores fue la siguiente: “*menopause*” AND “*evolution*” AND (*grandmother* OR inclusive fitness OR longevity OR adaptive value OR postreproductive*). La búsqueda se realizó en Topic. La última vez que se realizó esta búsqueda en las diferentes bases de datos fue a finales de marzo de 2024.

Como resultado, se obtuvieron 208 artículos de Web of Science, 14 en Scopus y 14 en PsycINFO. Antes de proceder a la selección de artículos, se establecieron los criterios de elegibilidad.

Como *criterios de inclusión* se aplicaron los siguientes:

- Tratarse de investigaciones empíricas y no de revisiones, estudios de caso único, libros o manuales.
- Que se estudien los efectos de la existencia de una abuela, madre o hembra mayor directamente, sin conjeturas o hipótesis de que tales efectos puedan ocurrir en la especie.
- Que se estudien especies animales no humanas.

Como *criterios de exclusión*:

- Se excluyen aquellos realizados con muestras humanas o de animales no mamíferos.
- Los que estudien el envejecimiento general.
- Que estudien la posible existencia de periodos postreproductivos en diferentes especies.

En primer lugar, se emplearon las herramientas de filtrado rápido para restringir los artículos a aquellos empíricos y revisiones, obteniendo un número de 221 artículos. Posteriormente, se eliminaron aquellos repetidos, dando lugar a un total de 212. Según los criterios ya descritos y con tan solo la lectura del título, se consideraron adecuados 44 en Web Of Science, ninguno en Scopus o en PsycINFO. Se procedió a leer el resumen y, a partir de esta lectura, se descartaron un total de 32 artículos (n=12). De ellos, n=5 se excluyeron por hablar de envejecimiento, n= 4 por no tratarse de un animal mamífero, n=2 de un animal humano, n=9 por centrarse en la investigación de periodos postreproductivos en diferentes especies animales y n=12 por no estudiar directamente los efectos de la hembra postreproductora. Se decidió excluir uno de los artículos tras su lectura porque se centraba en la verificación de vida postreproductiva e hipotetizaba sobre su existencia sin estudiar directamente los efectos de la abuela en la especie.

Búsqueda manual

Tras haber seleccionado los once artículos y leerlos en profundidad, se optó por incluir el capítulo de un libro (Moss et al., 2011) encontrado a través de las referencias, a pesar de no ser un artículo empírico. Se decidió incluirlo por considerarlo fundamental ya que se comprobó que era citado en la mayoría de los otros estudios y se trataba de un estudio empírico que mostraba una evidencia clara de la función de las hembras postreproductoras en una de las especies.

Con todo, se incluyeron un total de once artículos empíricos y el capítulo de un libro en la revisión sistemática, publicados entre 2001 y 2023, todos ellos en inglés. Cada uno de ellos aborda el estudio de los efectos de una abuela o hembra mayor directamente en especies animales mamíferas.

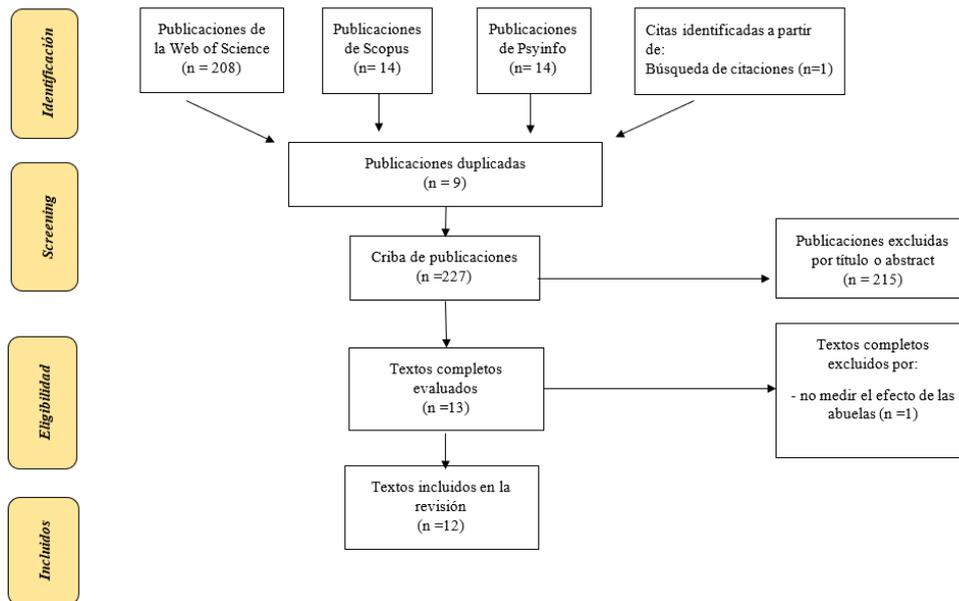
De cara a la extracción de los datos, se optó en primer lugar por una lectura superficial para poder identificar los aspectos comunes tratados por cada uno de los

artículos. Posteriormente, se elaboró una tabla a modo resumen (Tabla 1) donde se fueron recogiendo los aspectos más relevantes y comunes de los estudios. A pesar de la heterogeneidad encontrada de los efectos medidos y conclusiones, se pudo realizar un resumen que abordara los aspectos clave de cada artículo.

Resultados

La presente revisión trabajó con un total de 12 artículos. Una síntesis del proceso de búsqueda y selección de los estudios finalmente incluidos puede consultarse en el diagrama de flujo (Figura 1).

Figura 1: Diagrama de flujo sobre el proceso de revisión



Se decidió excluir uno de los estudios que aparentemente cumplía con los criterios de inclusión porque, a pesar de mencionar que el origen de la larga vida postreproductiva de la especie podría deberse al papel de las abuelas, no fue medido.

Una síntesis de las características de los estudios seleccionados puede consultarse en las Tablas 1 y 2 del anexo. El análisis llevado a cabo, sin embargo, sigue el orden que se ha considerado más pertinente para facilitar la comprensión de los datos y su

integración. La mayoría parece estar de acuerdo en que, la explicación de la menopausia y la longevidad en diferentes especies animales apunta a una combinación de dos aspectos principales: el conflicto reproductivo y la ayuda de las abuelas a su descendencia. Por otro lado, de los 12 artículos, 5 estudiaron el fenómeno en las orcas, 2 en el macaco japonés, 1 en la ballena piloto de aleta larga y 4 en elefantes asiáticos o africanos.

De ahora en adelante, a pesar de su discutible sonoridad en castellano, se empleará el término abuelazgo” como traducción de “*grandmothering*”, propuesto por la psicoanalista P. Redler y ampliamente aceptado en la literatura (Terán Sedano et al., 2018). Sin profundizar en las concepciones teóricas que llevaron a la autora a proponer este término, en esta revisión se entenderá por abuelazgo al ejercicio de cuidado por parte de las abuelas a su descendencia, similar al rol de la paternidad o maternidad.

Abuelas orcas (*Orcinus orca*)

De los cinco artículos, todos hallan evidencia a favor de la hipótesis de la abuela para la explicación de la longevidad, excepto uno (Ward et al., 2009).

Brent et al. (2015) demostraron que las hembras postreproductoras actúan como *repositorios de conocimiento* para la búsqueda del salmón Chinook. La disponibilidad de este recurso varía anualmente y afecta al éxito reproductivo, así como a la mortalidad de las orcas. Las hembras adultas, especialmente mayores de 35 años y postreproductoras, lideran los movimientos del grupo, sobre todo cuando el salmón es escaso. Natrass et al. (2019) respaldan esto, mostrando que las abuelas postreproductoras aumentan la *supervivencia* de las crías más eficazmente que las reproductoras, al disponer de más tiempo y energía para los nietos. Sin embargo, contrario a estos resultados, un estudio previo mostró que la presencia de abuelas no afectaba a la supervivencia de las crías ni de los miembros jóvenes del grupo (Ward et al., 2009). Aunque se encontró que las hembras con madres vivas podían aumentar el *éxito reproductivo* de las hijas al incrementar su esperanza de vida reproductiva ligeramente, los datos no proporcionaron un apoyo sólido para incluir el estado de supervivencia de la madre en el modelo. Posiblemente esto se deba al pequeño tamaño de la muestra que los propios autores refieren.

Por otro lado, Brent et al. (2015) también observaron que tanto los machos como las hembras más jóvenes preferían seguir a una hembra postreproductora. Aunque los machos tenían significativamente mayor probabilidad de seguir a su madre que las hembras. En este sentido, Grimes et al. (2023) encuentran diferencias de ayuda por parte de las madres postreproductoras con respecto al sexo de las crías demostrando que la transferencia de recursos no es la única forma en que estas hembras postreproductoras benefician a su descendencia y que también pueden brindar *apoyo social*. Los machos con una madre postreproductora en su unidad social presentan un menor nivel de heridas en comparación con los machos con madre reproductora o sin madre dentro de la unidad social. Esto proporciona una fuerte evidencia de que la presencia de hembras postreproductoras disminuye la densidad de mordiscos que sus crías macho reciben. La forma en que las madres postreproductoras reducen las heridas de los hijos puede ser a través del apoyo agonístico que proporcionan durante las interacciones agresivas con otros machos (Grimes et al., 2023). Por el contrario, los autores no observaron que las hijas se beneficiaran de él ni que las abuelas lo ofrecieran.

Por otro lado, se esperaría que los cuidados adicionales proporcionados por las abuelas disminuyeran los intervalos de tiempo entre nacimientos, sin embargo, el efecto de las abuelas sobre este aspecto no se ha visto respaldado (Ward et al., 2009; Natrass et al., 2019). Esto puede deberse a que la abuela aumentaría la supervivencia de la primera cría durante el intervalo entre nacimientos y esto repercutiría en que su hija retrasara ligeramente el nacimiento de su segunda cría (Natrass et al., 2019).

Dentro de este marco, las evidencias encontradas apoyan a la hipótesis de la abuela y explican por qué las hembras de esta especie han evolucionado hacia una vida longeva tras haber cesado de reproducirse (Grimes et al., 2023; Brent et al., 2015; Natrass et al., 2019). Sin embargo, ello seguiría sin explicar por qué dejaron de reproducirse en un primer lugar (Croft et al., 2017). La magnitud de estos efectos aparece insuficiente como para explicar el cese reproductivo y la existencia de costes reproductivos es necesario para explicar la menopausia (Natrass et al., 2019; Croft et al., 2017).

Por primera vez, Croft et al. (2017) ilustraron la existencia de costes reproductivos al demostrar que cuando las madres e hijas crían conjuntamente, las crías de las madres

más ancianas tienen una mortalidad significativamente mayor. Otro de estos costes se relaciona con la dinámica de parentesco que además podría explicar el patrón de cuidado materno exclusivo hacia los hijos (Grimes et al., 2023). El apareamiento fuera del grupo significa que cuando una hija se reproduce, la cría crece dentro del grupo social, lo que resulta costoso para el grupo local. Por el contrario, cuando un hijo se reproduce, el coste de criar a la cría recae en otro grupo social, por lo que las madres pueden maximizar sus beneficios de aptitud inclusiva ayudando preferentemente a sus hijos antes que a sus hijas.

Conjuntamente, parece que la menopausia y la evolución a una larga vida postreproductiva puede explicarse satisfactoriamente en las orcas al incluir los costes de una reproducción continuada (conflicto reproductivo) y los beneficios adaptativos de la ayuda en la vida tardía (Croft et al., 2017; Natrass et al., 2029; Grimes et al., 2023; Brent et al., 2015). Por su lado, aunque la investigación de Ward et al. (2009) no arrojara datos a favor de la hipótesis de la abuela, sugieren que este beneficio positivo de las abuelas pueda observarse específicamente entre el segundo y tercer cumpleaños de las crías. Este aspecto parece ser congruente con el mayor impacto de la muerte de la abuela que sufren las crías de cinco años (Natrass et al., 2019) pero no ha sido investigado directamente.

Así pues, los comportamientos de abuelazgo encontrados hasta la fecha en las orcas residentes de diferentes poblaciones, que quedan resumidos en una de las tablas (Tabla 2), son cuatro: *repositorios de conocimiento, apoyo social, aumento de la supervivencia y mayor éxito reproductivo*.

Abuelas macaco japonés (*Macata fuscata*)

Fedigan y Pavelka. (2001) no encontraron evidencia firme que apoyara la hipótesis, pues el cese reproductivo antes de la muerte no resultó en una mayor y significativa supervivencia de los descendientes inmediatos (hijos o hijas) o de los nietos. En cambio, en la investigación de Pavelka et al. (2002) encontraron que la presencia de una madre viva, independientemente de si era postreproductiva o no, beneficiaba el *éxito reproductivo* de sus hijas. Las hembras con una madre viva tenían más probabilidad de empezar a reproducirse antes, a los 5 años en lugar de a los 6.

La diferencia en los resultados puede deberse a que Pavelka et al. (2002) consideraron la disponibilidad de madres y abuelas reproductoras, examinando su presencia durante la vida reproductiva de las hijas y el tiempo que pasaban con los nietos. Encontraron que las abuelas de macaco japonés eran menos comunes y estaban disponibles para sus nietos por menos de dos meses en promedio. Fedigan y Pavelka (2001) no consideraron este aspecto de estatus materno.

La mayor tasa de éxito reproductivo en presencia de una madre puede deberse a que la madre mejora las posibilidades de que una hembra joven tenga un primer celo "exitoso", es decir, que resulte en una concepción (Pavelka et al., 2002). En esta especie el primer período de celo de las hembras requiere que éstas se aventuren por primera vez fuera de sus estrechas unidades de parentesco femenino para interactuar con machos adultos no emparentados, individuos con los que habrían tenido poca necesidad u oportunidad de interactuar previamente. La inexperiencia de estas jóvenes hembras aumenta la probabilidad de agresión por parte de los machos adultos, pero el apoyo agonístico de sus madres reduciría esta agresión (Pavelka et al., 2002).

Además, la presencia de madres postreproductivas se asoció con *intervalos más cortos entre nacimientos* en sus hijas, y los nietos que tuvieron una abuela postreproductiva presente durante su primer año tenían significativamente más probabilidades de sobrevivir (95%) en comparación con aquellos sin abuela (85%) o con una abuela que seguía reproduciéndose (89%) (Pavelka et al., 2002). Sin embargo, la presencia de una abuela postreproductora no aumentó la supervivencia de los nietos hasta los cinco años, probablemente porque la mayoría de las abuelas ya no estaban vivas.

Por otro lado, Pavelka et al. (2002) sugieren que las hembras postreproductoras podrían reducir los intervalos entre nacimientos al proteger, cuidar, apoyar agonísticamente y rescatar del peligro a los bebés de sus descendientes matrilineales, especialmente las crías de sus hijas. Este comportamiento también puede darse en hembras reproductoras pero las postreproductoras, al no tener crías propias, pueden dedicar más tiempo y energía al cuidado de los bebés de sus parientes femeninas (Pavelka et al., 2002; Fedigan y Pavelka., 2001). Este apoyo adicional permite que las madres tengan más energía y tiempo para aparearse y concebir antes de lo que lo harían

sin la ayuda, mejorando además la *supervivencia* de los nietos no destetados. Las hembras de macaco japonés con crías del año anterior volverán a aparearse en la siguiente temporada y dejarán temporalmente a sus crías bajo el cuidado de parientes matrilineales mientras se aparean (Pavelka et al., 2002; Fedigan y Pavelka., 2001).

La interrupción de la reproducción documentada en las hembras de macacos japoneses se produce demasiado tarde en la vida, con muy pocas hembras consiguiendo alcanzar y permanecer en esta fase durante una proporción sustancial de la vida de sus descendientes como para tener suficientes efectos inclusivos en la aptitud física que compensaran la pérdida de la producción reproductiva directa de la abuela (Pavelka et al., 2002). Según Fedigan y Pavelka. (2001) el cese reproductivo es probablemente un epifenómeno de selección para la longevidad más que un resultado de la selección directa para la terminación reproductiva.

Así pues, los comportamientos de abuelazgo encontrados hasta la fecha en los macacos japoneses de diferentes poblaciones, que quedan resumidos en una de las tablas (Tabla 2), son dos: *aumento de la supervivencia* y *mayor éxito reproductivo*.

Abuelas elefante asiático (*Elephas maximus*) y elefante africano (*Loxodonta africana*)

Todos los artículos apoyan la explicación de la hipótesis de la abuela para explicar la longevidad observada en esta especie pero no para la menopausia.

La presencia de una abuela residiendo en el mismo lugar que su nieto tiene un impacto significativo en la *supervivencia* de las crías, especialmente cuando la madre es joven (menor de 20 años) (Lahdenpera et al., 2016; Moss et al., 2011). Además, cuanto mayor era el número de crías que la abuela había tenido antes del nacimiento de su nieta, menor era su mortalidad, independientemente de su estado reproductivo. Otros estudios han demostrado que la reducción de la mortalidad de la cría se relaciona positivamente con la edad materna (Moss et al., 2011). En el caso de los elefantes africanos, solo el 18% de las crías moría con una abuela viva en comparación con un 31,5% de las hembras que no tenían a su madre viva (Moss et al., 2011).

Así, las abuelas elefante pueden aumentar la supervivencia de las crías a través de dos mecanismos. Por un lado, *proporcionando ayuda adicional a las hijas*, por

ejemplo, actuando como *allothers* específicamente hacia sus nietos mientras continúan reproduciéndose (Lahdenpera et al., 2016; Moss et al., 2011). Este comportamiento fue observado en numerosas ocasiones en la investigación de Moss et al. (2011): las abuelas compartían la lactancia con sus nietos. Y, por otro lado, actuando como *repositorios de conocimiento*. El hecho de que el efecto abuela no se observe en madres mayores de 20 años, como indicaron Lahdenpera et al. (2016), sugiere que las abuelas podrían transmitir conocimientos de cuidado materno solamente a sus hijas inexpertas. Esto explicaría por qué la ayuda de las madres es crucial para las hijas jóvenes y que aquellas sin su presencia tendrían que esperar a adquirirla por ensayo y error. Asimismo, las hembras más ancianas del grupo también juegan un papel crucial en la toma de decisiones frente a retos ecológicos como la amenaza de un depredador. (McComb et al., 2011). Las matriarcas más longevas escuchaban durante mayor tiempo los rugidos de los leones, diferenciando aquellos más amenazantes y defendiéndose más intensamente que las matriarcas jóvenes repercutiendo en la supervivencia de todo el grupo.

Con respecto al *éxito reproductivo* de las hijas, la mera presencia de una madre de cualquier estatus confería una ventaja en la edad de la primera reproducción de sus hijas, especialmente si la madre sobrevivía hasta que la hija tenía al menos nueve años (Lee et al., 2016) y era matriarca (Moss et al., 2011). Es más, estas hijas disfrutaban de una mayor longevidad promedio, lo que se traduce en un mayor número de crías y por tanto, mayor éxito reproductivo (Lee et al., 2016).

La presencia de la abuela en el mismo lugar que su hija tiene efectos en *acortar el intervalo entre nacimientos*, aunque esto se observó únicamente en el elefante asiático (Lahdenpera et al., 2016). Si la abuela estaba viva y presente, el intervalo entre nacimientos era un 21% más corto que si residía en otro lugar. En elefantes africanos, Moss et al. (2011) observaron que las madres inexpertas tenían los mayores intervalos entre nacimientos, lo que sugiere que la presencia de la abuela podría ser beneficiosa, aunque esto aún no ha sido investigado directamente.

Los hallazgos de todos los autores, que muestran grandes efectos positivos de las abuelas sobre la supervivencia de las crías y el éxito reproductivo de sus hijas independientemente de su propio estado reproductivo o edad actual en los elefantes

asiáticos y africanos, implican que los efectos de las abuelas son insuficientes por sí solos para dar lugar en general a la evolución de la menopausia. De hecho, en los elefantes asiáticos tan solo una minoría de las abuelas (2,8%) dejaron de reproducirse antes de su muerte (Lahdenpera et al., 2016).

Ahora bien, los efectos de la abuela observados pueden estar desempeñando un papel en la evolución de la longevidad de acuerdo con la hipótesis de la abuela (Lahdenpera et al., 2016).

Según, Lahdenpera et al. (2016) la ausencia del cese reproductivo puede explicarse por la falta de conflicto reproductivo. Las manadas de elefantes suelen estar formadas por parientes maternos y, por tanto, el parentesco en el grupo disminuye con la edad o se mantiene igual, ya que los machos se dispersan de su grupo natal, al contrario que ocurre con las orcas. Los autores sugieren que esta hipótesis de conflicto reproductivo debería estudiarse más a fondo en otras especies longevas para aclarar las presiones de selección sobre la longevidad postreproductiva y la evolución de la menopausia.

Así pues, los comportamientos de abuelazgo encontrados hasta la fecha en los elefantes asiáticos y africanos de diferentes poblaciones, que quedan resumidos en una de las tablas (Tabla 2), son cuatro: *repositorios de conocimiento*, *aumento de la supervivencia*, *disminución de intervalos entre nacimientos* (asiático) y *mayor éxito reproductivo* (africano).

Abuelas calderón común o ballena piloto de aleta larga (*Globicephala melas*)

McCormack et al. (2023) se cuestionan por qué las ballenas piloto de aleta larga podrían tener una ausencia sustancial de larga vida postreproductora, a pesar de tener estructuras de parentesco similares a sus especies hermanas (ballena piloto de aleta corta) que sí presentan menopausia.

Esto llevó a los autores a hipotetizar que se pueda deberse a (1) la ausencia de beneficios en ayudar a sus descendientes, es decir, un mínimo efecto madre o abuela o (2) un conflicto reproductivo mínimo (bajo coste de madres compañeras de crianza (*co-breeding*). Si esta especie se beneficia en ayudar a su descendencia y sufriera costes significativos asociados con la crianza conjunta de madres y abuelas, entonces existe

una tercera posibilidad de que esta especie evolucione hacia una larga vida postreproductiva, o esté en ello.

Los resultados que obtuvieron McCormack et al. (2023) fueron muy diversos. A favor de la hipótesis de la abuela, encontraron que las hembras adultas jóvenes (entre 6 y 20 años) tenían más descendientes presentes y tenían mayor probabilidad de tener al menos un hijo asignado si su madre estaba presente en la manada. Sin embargo, no encontraron evidencia de que la presencia de la abuela tuviera algún impacto en el número de la descendencia en hembras mayores, que los individuos fueran más largos si la madre o abuela estaban presentes ni de que existiera *mayor éxito reproductivo* si la abuela o la madre estaba presente. Tampoco encontraron evidencia de conflicto reproductivo intergeneracional probablemente porque esta especie vive en manadas muy extensas con un bajo nivel promedio de parentesco.

Sin embargo, el estudio presenta varias limitaciones. La muestra de individuos no es lo suficientemente amplia como para obtener conclusiones fiables y no se investigó el posible efecto de las hembras mayores en la supervivencia o éxito reproductivo de sus crías ni el impacto de su muerte. Además, el peso podría ser un parámetro más adecuado que la longitud para evaluar el éxito adaptativo.

Así, McCormack et al. (2023) concluyen que las madres posiblemente sí mejoren el *éxito reproductivo* de sus hijas adultas jóvenes y que la falta de cese reproductivo se debería principalmente a la inexistencia de conflicto reproductivo presente en la manada.

Discusión

De los artículos revisados, hemos analizado cinco estrategias por parte de las abuelas que contribuyen significativamente a la supervivencia de los nietos (para un resumen véase tabla 2). Estas estrategias incluyen (1) el *repositorio de conocimiento* de habilidades maternas, fuentes de alimento y toma de decisiones ante retos ecológicos que afectan de forma directa a la (2) *supervivencia* de los nietos, así como diferentes tipos de cuidados o el aprovisionamiento de comida. Además, este cuidado tiene un

impacto (3) *acortando el intervalo entre nacimientos*, lo que además se traduce en un (4) *mayor éxito reproductivo* de las hijas. Finalmente, otra de las estrategias más recientemente encontradas tan solo en las orcas fue el (5) *apoyo social* hacia las crías macho.

La amplia mayoría de los artículos han encontrado evidencia a favor de la hipótesis de la abuela al observar cómo las diferentes estrategias de cuidado descritas anteriormente tenían un impacto positivo en la descendencia. Esto nos permite confirmar uno de nuestros primeros objetivos: existe una aptitud inclusiva de las abuelas. Desde nuestro punto de vista, esto otorga indudablemente un papel relevante al comportamiento que ejerce la abuela en la explicación de su longevidad porque, además, empleando términos más propios de la biología, esto se traduce en un aumento de su aptitud inclusiva. No obstante, la hipótesis de la abuela no resulta satisfactoria para explicar el cese reproductivo ya que algunas de las especies animales que hemos visto, como los elefantes africanos y asiáticos, no experimentan menopausia y, en cambio, disfrutan de una gran longevidad. Discutiremos ahora las posibles razones de estas diferencias, así como reflexionaremos acerca del papel que ejercen las abuelas desde una perspectiva menos puramente biológica en la explicación de la hipótesis de la abuela.

En primer lugar, el estudio de Ward et al. (2009) no encontró evidencia de efectos positivos del abuelazgo posiblemente debido a una muestra de datos menos extensa y a la falta de información sobre nacimientos, anomalías y mortalidad en hembras embarazadas, especialmente de los datos más antiguos. Además, se encontró evidencia (no significativa) de que la presencia de una madre aumentaba la esperanza de vida de las hijas, lo que sugiere que la falta de resultados pudiera deberse al diseño de la investigación. Por otro lado, el estudio de McCormack et al. (2023) presenta limitaciones similares, como el desconocimiento de la muerte de la abuela o la madre y la utilización de longitud como representante de la aptitud de un individuo en vez del peso. Ello también podría explicar la falta de evidencia que se esperaría encontrar dada la organización social de la especie. Por otro lado, es importante destacar que algunos de los beneficios de las abuelas solo se observan ante ciertos cambios ecológicos específicos, como la disminución en la disponibilidad de recursos alimentarios, como el salmón. Si el entorno no experimenta cambios significativos en los recursos, estos

beneficios podrían no ser evidentes en la investigación, y el papel de la abuela no sería tan relevante.

En segundo lugar, cabe preguntarse por qué otras especies animales con abuelas ayudantes no presentan ni un cese reproductivo ni una vida longeva. La hipótesis de la abuela requiere una forma de estructura social particular, con una dispersión de la descendencia limitada, cuidado parental postnatal significativo y la presencia de generaciones solapadas donde la transferencia intergeneracional de recursos pueda ocurrir (Davinson y Gurven, 2022). Muchas de esas especies como los leones africanos (*Panthera leo*) o babuinos olivos (*Papio anubis*) no presentan estas características, lo cual podría explicar por qué en ellos no se cumple la hipótesis. De las especies aquí estudiadas, todas cumplen estos aspectos y, en cambio, difieren en el tipo de dispersión. Casualmente, las tres especies que no experimentan menopausia viven en sociedades donde existe dispersión de la descendencia. En el caso de los elefantes, son los machos los que abandonan el grupo natal, reduciendo entonces el parentesco con el grupo (Lahdenpera et al., 2016). En la ballena piloto de aleta larga, a pesar de que ambos sexos muestran filopatría (es decir, permanecen en el grupo natal), las manadas son muy extensas como para que exista un conflicto reproductivo (McCormack et al., 2023).

Así, todos los artículos defienden y acogen la teoría del *conflicto reproductivo* para la explicación de la existencia o no de la menopausia en las especies estudiadas. Además, en el caso de la ballena piloto de aleta larga o en los elefantes, la reproducción simultánea con madres o abuelas (es decir, un contexto de conflicto reproductivo) puede ser beneficiosa ya que es posible que compartan la lactancia y ello explicaría por qué estas especies tampoco se beneficiarían de un cese reproductivo.

Como veníamos señalando, aunque no todas las especies descritas presenten menopausia, sí gozan de gran longevidad. En su estudio, Péron et al. (2019) encuentran que, todas las especies no humanas que se hipotetiza o exhiben abuelazgo muestran una larga esperanza de vida femenina en comparación con los machos y animales que no presentan estos comportamientos. Dentro de este marco, todos los artículos apuntan a que los comportamientos de ayuda tardía por parte de las abuelas son capaces de seleccionar hacia una prolongación de la vida, descartando así una hipótesis de la abuela que explique el cese reproductivo.

Con respecto a la forma de ayuda, las abuelas orca, elefante o macaco japonés ayudan a sus hijas aumentando su éxito reproductivo, ya sea a través de un apoyo agonístico, aumentando su esperanza de vida o al enseñar habilidades maternas entre otras, pero al mismo tiempo, estas mismas abuelas ofrecen ayuda a los nietos al cuidarlos, protegerlos o proporcionar alimentos. Considerar la hipótesis de la madre y la hipótesis de la abuela por separado sería ignorar que las abuelas ayudantes son, en primer lugar, madres ayudantes. Por ello en esta revisión, seguimos pensando que la propuesta de Péron et al. (2019) es la más indicada para el estudio del abuelazgo.

En definitiva, los resultados parecen indicar que la hipótesis de la abuela es satisfactoria para explicar la longevidad en aquellas especies con sociedades de matrilineajes e intergeneracionales, pero es insuficiente para explicar el cese reproductivo y todo apunta a que la menopausia sería explicada eficazmente por la teoría del conflicto reproductivo.

Sin embargo, la hipótesis de la abuela, aunque parcialmente satisfactoria, necesita ser ampliada y mejorada por perspectivas psicológicas de desarrollo (Greve y Bjorklund, 2009). La biología evolutiva del desarrollo suele centrarse, si no siempre, en el punto de vista embriológico, es decir, principalmente en los estados más tempranos de la vida. En la propuesta de Monaghan y Ivimey-Cook (2023) el origen de una larga vida postreproductiva se relaciona principalmente con los costes energéticos de generar nuevos ovocitos y la existencia de un cerebro muy demandante energéticamente mientras que los comportamientos de ayuda tardía quedan relegados a un segundo plano. En esta revisión defendemos que estos comportamientos formarían parte como elemento central en la evolución de la longevidad. Diferentes autores como West-Eberhard (2005) enfatizan el rol evolutivo del comportamiento como un sistema de desarrollo extremadamente plástico capaz de muy variadas formas de aprendizaje, ocupando así un lugar clave en la adaptación darwiniana.

Así podremos observar que el hecho de que las hijas puedan aprender de sus madres habilidades maternas eficaces, que las hembras postreproductoras conozcan a dónde dirigirse cuando la abundancia de recursos es baja y que una manada sepa protegerse de los depredadores si su matriarca es anciana son claros ejemplos de aprendizajes sociales. Para que este aprendizaje se produzca, implica que existe

previamente una acumulación de conocimientos debido a la edad y experiencia (*podríamos hablar de un efecto Néstor centrado en las hembras*) y por supuesto que existen procesos psicológicos como la memoria implicados. Estos se transmiten de generación en generación a través del aprendizaje social, lo cual puede jugar un rol en muchos aspectos de la vida de los animales (Whiten, 2021), en nuestro caso la longevidad.

Entonces, si la transmisión de aprendizajes de las abuelas permite que la descendencia de un individuo sobreviva más, implica que ellas portan el conocimiento sobre cómo cuidar eficazmente a las crías (apoyo agonístico, habilidades maternas, apoyo social...). Esto no son otra cosa que ejemplos de cultura. Cabe destacar que en ningún caso se pretende prescindir de las explicaciones biológicas del fenómeno sino de coordinar los distintos ámbitos y tipos de explicación para verlo como un proceso de epigenética con sus propias dinámicas, donde el comportamiento jugaría un papel decisivo.

Por tanto, se propone que la explicación de la longevidad requiere, aparte de explicaciones biológicas, una aproximación desde la Psicología comparada. Es la combinación de competencias psicológicas y habilidades, que, al crecer con la edad, hace a las abuelas más valiosas para su grupo social. Ellas otorgan un apoyo útil y altamente especializado a los miembros más jóvenes (Greve y Bjorklund, 2009). Así, la evolución cultural conserva y amplía la evolución biológica en la medida que la aptitud inclusiva es promovida por la evolución cultural (Álvarez Bautista, 2017). En nuestro caso, el conocimiento acumulado sobre el cuidado de las crías amplía la propia longevidad, en la medida que la mayor supervivencia de las crías es promovida por el comportamiento de abuelazgo. Es decir, aquellas familias que (por variación aleatoria) dieron lugar a miembros que vivieron más, experimentaron inmediatamente ventajas de aptitud significativas (como las que hemos descrito).

Si la cultura implica la transmisión de conocimientos, habilidades y experiencias entre generaciones, necesitamos saber mucho más sobre las vías y las limitaciones de la comunicación intergeneracional. Incluso podríamos replantear la hipótesis en los humanos y considerar el saber-hacer de los abuelos también. Futuras investigaciones en

esta línea podrían aportar nuevos hallazgos sobre la evolución de la longevidad en el ser humano.

Conclusiones

En conclusión, esta revisión ha descrito el rol que juega la abuela de cinco especies animales en la supervivencia y bienestar de su descendencia. Además, hemos definido cinco tipos de abuelazgo que ejercen las abuelas y su impacto en las crías.

Los resultados apuntan a que la hipótesis de la abuela es solamente satisfactoria para explicar la longevidad y no la menopausia, no solo de estas especies animales, sino también del ser humano.

La explicación de la longevidad junto con una perspectiva de Psicología comparada permite entender el papel crucial de las abuelas como impulsoras de la cultura y su relación con la evolución de la longevidad. Las habilidades psicológicas que se desarrollan con la edad (el saber-hacer de las abuelas) y la transmisión social de los hábitos jugarían un papel crucial en su explicación. Por tanto, se esperaría que la edad principal alcanzable se extienda, siempre y cuando la memoria y la mente de las abuelas sean lo suficientemente capaces de guardar la experiencia y los conocimientos culturales para compartirlas con los descendientes. Y, por ende, podríamos entender que la forma en la que envejecemos ciertas especies es una adaptación promovida inicialmente por el abuelazgo.

Finalmente, la revisión presenta algunas limitaciones que es importante tener en cuenta. Debido a la naturaleza del tema estudiado, fue complicado encontrar términos de búsqueda que aseguraran recoger todos los artículos relevantes ya que, además, existe una considerable heterogeneidad de los términos en la investigación. Esto podría haber llevado a la omisión de algunos estudios pertinentes, aunque se intentó atenuar esta limitación mediante la búsqueda manual y la revisión de las citas de los artículos de referencia para identificar estudios adicionales.

Referencias

- Álvarez Bautista, J. R. (2017). Evolución biológica y evolución cultural: Una analogía propia. A propósito de la teoría de Martin Stuart-Fox. *Scripta Philosophiae Naturalis*, 11, 29-47.
- Blurton Jones, N. (2015). *Demography and Evolutionary Ecology of Hadza Hunter-Gatherers* (1.^a ed.). Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9781107707030>
- Brent, L. J. N., Franks, D. W., Foster, E. A., Balcomb, K. C., Cant, M. A., y Croft, D. P. (2015). Ecological Knowledge, Leadership, and the Evolution of Menopause in Killer Whales. *Current Biology*, 25(6), 746-750.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.01.037>
- Cant, M. A., y Johnstone, R. A. (2008). Reproductive conflict and the separation of reproductive generations in humans. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 105(14), 5332-5336.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0711911105>
- Caponi, G. (2013). Teleología naturalizada: Los conceptos de función, aptitud y adaptación en la Teoría de la Selección Natural. *Theoria. An International Journal for Theory, History and Foundations of Science*, 28(1), 97-114.
<https://doi.org/10.1387/theoria.3000>
- Croft, D. P., Brent, L. J. N., Franks, D. W., y Cant, M. A. (2015). The evolution of prolonged life after reproduction. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(7), 407-416. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.04.011>

- Croft, D. P., Johnstone, R. A., Ellis, S., Natrass, S., Franks, D. W., Brent, L. J. N., Mazzi, S., Balcomb, K. C., Ford, J. K. B., y Cant, M. A. (2017). Reproductive Conflict and the Evolution of Menopause in Killer Whales. *Current Biology*, 27(2), 298-304. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.12.015>
- Davison, R., y Gurven, M. (2022). The importance of elders: Extending Hamilton's force of selection to include intergenerational transfers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(28), e2200073119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2200073119>
- Fedigan, L. M., y Pavelka, M. S. M. (2001). Is there adaptive value to reproductive termination in Japanese macaques? A test of maternal investment hypotheses. *International journal of Primatology*, 22(2), 109-125. <https://doi.org/10.1023/A:1005618312088>
- Greve, W., y Bjorklund, D. F. (2009). The Nestor effect: Extending evolutionary developmental psychology to a lifespan perspective. *Developmental Review*, 29(3), 163-179. <https://doi.org/10.1016/j.dr.2009.04.001>
- Grimes, C., Brent, L. J. N., Ellis, S., Weiss, M. N., Franks, D. W., Ellifrit, D. K., y Croft, D. P. (2023). Postreproductive female killer whales reduce socially inflicted injuries in their male offspring. *Current Biology*, 33(15), 3250-+. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.06.039>
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1-16. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4)
- Hawkes, K., O'Connell, J. F., y Blurton Jones, N. G. (1997). Hadza Women's Time Allocation, Offspring Provisioning, and the Evolution of Long Postmenopausal

- Life Spans. *Current Anthropology*, 38(4), 551-577.
<https://doi.org/10.1086/204646>
- Hawkes, K., O'Connell, J. F., Jones, N. G. B., Alvarez, H., y Charnov, E. L. (1998). Grandmothering, menopause, and the evolution of human life histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3), 1336-1339.
<https://doi.org/10.1073/pnas.95.3.1336>
- Kachel, A. F., Premo, L. S., y Hublin, J.-J. (2011). Grandmothering and natural selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1704), 384-391. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1247>
- Lahdenpera, M., Mar, K. U., y Lummaa, V. (2016). Nearby grandmother enhances calf survival and reproduction in Asian elephants. *Scientific reports*, 6, 27213.
<https://doi.org/10.1038/srep27213>
- Lahdenperä, M., Tanskanen, A. O., y Danielsbacka, M. (2018). Grandmother Hypothesis, The. En T. K. Shackelford & V. A. Weekes-Shackelford (Eds.), *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science* (pp. 1-5). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-16999-6_2340-1
- Lee, P. C., Fishlock, V., Webber, C. E., y Moss, C. J. (2016). The reproductive advantages of a long life: Longevity and senescence in wild female African elephants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70, 337-345.
<https://doi.org/10.1007/s00265-015-2051-5>
- Marlowe, F. W. (2000). The patriarch hypothesis—An alternative explanation of menopause. *Human nature-an interdisciplinary biosocial perspective*, 11(1), 27-42. <https://doi.org/10.1007/s12110-000-1001-7>

- McComb, K., Shannon, G., Durant, S. M., Sayialel, K., Slotow, R., Poole, J., y Moss, C. (2011). Leadership in elephants: The adaptive value of age. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1722), 3270-3276.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0168>
- McCormack, J. L., Arbuckle, K., Fullard, K., Amos, W., y Nichols, H. J. (2023). Lack of intergenerational reproductive conflict, rather than lack of inclusive fitness benefits, explains absence of post-reproductive lifespan in long-finned pilot whales. *Behavioral Ecology*. <https://doi.org/10.1093/beheco/arad062>
- Monaghan, P., y Ivimey-Cook, E. R. (2023). No time to die: Evolution of a post-reproductive life stage. *Journal of Zoology*, 321(1), 1-21.
<https://doi.org/10.1111/jzo.13096>
- Moss, C. J., Croze, H., y Lee, P. C. (2011). Female Reproductive Strategies: Individual Life Histories, *The Amboseli Elephants: A Long-Term Perspective on a Long-Lived Mammal*, (pp. 188-204). The University of Chicago Press.
<https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/A/bo5781396.html>
- Nattrass, S., Croft, D. P., Ellis, S., Cant, M. A., Weiss, M. N., Wright, B. M., Stredulinsky, E., Doniol-Valcroze, T., Ford, J. K. B., Balcomb, K. C., y Franks, D. W. (2019). Postreproductive killer whale grandmothers improve the survival of their grandoffspring. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(52), 26669-26673.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1903844116>
- Page, M. J., McKenzie, J. E., Bossuyt, P. M., Boutron, I., Hoffmann, T. C., Mulrow, C. D., Shamseer, L., Tetzlaff, J. M., Akl, E. A., Brennan, S. E., Chou, R., Glanville, J., Grimshaw, J. M., Hróbjartsson, A., Lalu, M. M., Li, T., Loder, E. W., Mayo-

- Wilson, E., McDonald, S., ... Alonso-Fernández, S. (2021). Declaración PRISMA 2020: Una guía actualizada para la publicación de revisiones sistemáticas. *Revista Española de Cardiología*, 74(9), 790-799.
<https://doi.org/10.1016/j.recesp.2021.06.016>
- Pavelka, M. S. M., Fedigan, L. M., y Zohar, S. (2002). Availability and adaptive value of reproductive and postreproductive Japanese macaque mothers and grandmothers. *Animal Behaviour*, 64, 407-414.
<https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3085>
- Peron, G., Bonenfant, C., Lemaitre, J.-F., Ronget, V., Tidiere, M., y Gaillard, J.-M. (2019). Does grandparental care select for a longer lifespan in non-human mammals? *Biological Journal of the Linnean Society*, 128(2), 360-372.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz078>
- Sánchez González, J. (2022). *Caminos de génesis. El declive del Neodarwinismo, la revolución epigenética y las nuevas perspectivas para la psicología en el s. XXI.*
- Tanskanen, A. O., y Danielsbacka, M. (2018). Multigenerational Effects on Children's Cognitive and Socioemotional Outcomes: A Within-Child Investigation. *Child Development*, 89(5), 1856-1870. <https://doi.org/10.1111/cdev.12968>
- Tanskanen, A. O., Rotkirch, A., y Danielsbacka, M. (2011). Do grandparents favor granddaughters? Biased grandparental investment in UK. *Evolution and Human Behavior*, 32(6), 407-415. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2011.02.001>
- Terán Sedano, S., Ortiz Soto, P., de Castro Oller, M. J., y Márquez Navarro, M. Á. (2018). Los escenarios de la abuelidad. *Cuadernos de psiquiatría y psicoterapia del niño y del adolescente*, 65, 73-78.

- Towner, M. C., Nenko, I., y Walton, S. E. (2016). Why do women stop reproducing before menopause? A life-history approach to age at last birth. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1692), 20150147. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0147>
- Ward, E. J., Parsons, K., Holmes, E. E., Balcomb, K. C., y Ford, J. K. B. (2009). The role of menopause and reproductive senescence in a long-lived social mammal. *Frontiers in Zoology*, 6, 4. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-6-4>
- Watkins, A. (2021). Reevaluating the grandmother hypothesis. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 43(3), 103. <https://doi.org/10.1007/s40656-021-00455-x>
- West-Eberhard, M. J. (2005). Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102 Suppl 1(Suppl 1), 6543-6549. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501844102>
- Whiten, A. (2021). The psychological reach of culture in animals' lives. *Current Directions in Psychological Science*, 30(3), 211-217. <https://doi.org/10.1177/0963721421993119>
- Williams, G. C. (1957). Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence. *Evolution*, 11(4), 398-411. <https://doi.org/10.2307/2406060>

Anexo

Tabla 1: Características de los artículos empíricos

Autor(es)	Especie y justificación estudio	Métodos y objetivos	Efecto abuela (<i>fitness</i>)	Conclusiones
Brent et al. (2015)	Orca (<i>Orcinus orca</i>) -Matrilinajes filopátricos	-Modelo de regresión bimodal -Posición liderazgo de hembras PR en búsqueda de salmón	La hembra PR tiene mayor probabilidad de liderar al grupo si la abundancia del salmón es baja	Las hembras PR actúan como repositorio de conocimiento lo que explica el beneficio adaptativo de dejar de reproducirse.
Croft et al. (2017)	Orca (<i>Orcinus orca</i>) -Longevidad PR -Matrilinajes filopátricos	-Modelo de Cox y método de Montecarlo -Elaboran modelo conflicto reproductivo	Las crías de madres primerizas tienen mayor supervivencia gracias a la abuela y existe una menor supervivencia en las crías con madres mayores en conflicto reproductivo	La evolución de vida PR se explica con los costes del conflicto reproductivo y beneficios del abuelazgo. La abuela actúa como repositorio de conocimiento y lidera en periodos escasez.
Fedigan et al. (2001)	Macaco japonés (<i>Macaca fuscata</i>) -Matrilinajes -Cese reproductivo	-Método: Test de Wilcoxon-Gehan Comparan diferentes aspectos entre hembras PR y R	La supervivencia de crías de hembras R y PR es igual. La supervivencia de la cría final de la hembra PR es mayor (no sig).	La menopausia sería un epifenómeno de selección a la longevidad. La menopausia es adaptativa porque las hembras longevas tienen mayor nº crías.
Grimes et al. (2023)	Orca (<i>Orcinus orca</i>) -Longevidad PR	Método: Modelo bimodal -Cuantificación lesiones	-Si la madre PR está en la unidad social hay menos marcas -No se observa con una abuela PR o R	Las madres PR proporcionan apoyo social solo a la descendencia macho.

Nota: PR=Postreproductora; R=reproductora

Tabla 1: Características de los artículos empíricos

Autor(es)	Especie y justificación estudio	Métodos y objetivos	Efecto abuela (<i>fitness</i>)	Conclusiones
Lanham et al. (2016)	Elefante asiático (<i>Elephas maximus</i>) -Matrilinajes -Longevos sin PR	-Método: Modelo Cox -Examinan supervivencia e intervalos de nacimientos según la presencia o no de la abuela	-Si la abuela y la madre (<20 años) están presentes existe mayor supervivencia del nieto -Menor intervalo nacimiento si la abuela está presente -Sin efectos según el estado reproductivo de la abuela	La existencia de un efecto de las abuelas independientemente de su estado reproductivo implica que el abuelazgo no es suficiente para explicar la menopausia pero sí longevidad.
Lee et al. (2016)	Elefante africano (<i>Loxodonta africana</i>)	Método: ANOVA -Examinan tasas reproductivas	Las hijas con madres tienen mayor longevidad Mayor tasa de reproducción de hijas con madres	Pocas abuelas dejan de reproducirse a la vez que sus hijas y eso aumenta su tasa reproductiva. Longevidad tiene ventajas sociales.
McCormack et al. (2023)	Ballena piloto de aleta larga (<i>Globicephala melas</i>) -Matrilinajes filopátricos	-Método: Modelo lineal generalizado mixto (GLMMs) -Solapamiento de generaciones y efectos madre/abuela	-Si la madre/abuela están presentes no afecta a la longitud -Más probabilidad de descendencia viva si la madre está presente pero no de embarazo -No conflicto reproductivo	Las hembras se benefician de sus madres sin sufrir los costes del conflicto reproductivo. Las abuelas tal vez ayuden de otra forma (<i>allonursing</i>).
McComb et al. (2011)	Elefante africano (<i>Loxodonta africana</i>)	-Método: Modelo lineal generalizado mixto (GLMMs) Comportamiento de matriarca ante depredador	Las matriarcas mayores escuchan más tiempo los rugidos, conocen los más amenazantes y se defienden intensamente	Las hembras ancianas poseen mayor conocimiento sobre la actuación ante depredadores. Rol más activo al no tener crías.

Nota: PR=Postreproductora; R=reproductora

Tabla 1: Características de los artículos empíricos

Autor(es)	Especie y justificación estudio	Métodos y objetivos	Efecto abuela (<i>fitness</i>)	Conclusiones
Moss et al. (2011)	Elefante africano (<i>Loxodonta africana</i>) -Longevos	Método: ANOVA -Miden diferentes efectos abuela	-Si la madre está presente la primera cría nace antes -Mayor supervivencia de la cría si la abuela está presente -Mayor éxito reproductivo si la abuela matriarca está presente.	Las abuelas actúan como repositorio de conocimiento sobre cuidados maternos.
Natrrass et al. (2019)	Orca (<i>Orcinus orca</i>) -Longevidad PR -Matrilinajes	-Método: Modelo Cox -Supervivencia de nietos según abuela viva o no	-Menor supervivencia de crías si la abuela PR moría, y más si el salmón está bajo -No acortamiento intervalo nacimiento	-Las abuelas actúan como repositorios de conocimiento sobre la ruta en búsqueda de alimento. -Abuelas PR son mejor ayudantes por mayor tiempo libre.
Pavelka et al. (2002)	Macaco japonés (<i>Macaca fuscata</i>) -Longevidad PR -Matrilinajes	-Método: ANOVA -Disponibilidad de madres R o PR en la vida de hijas y nietos	-Intervalos más cortos entre nacimientos si la es madre PR -Más probabilidad de embarazo en primer celo si la madre presente -Más supervivencia de los nietos si la abuela PR está en su 1º año vida	Existen muy pocas abuelas PR disponibles por lo que los efectos son beneficios secundarios.
Ward et al. (2009)	Orca (<i>Orcinus orca</i>) -Longevidad PR -Crías cuidado postnatal -Mortalidad sexo-específica	-Modelo lineal generalizado (GLM) -Impacto abuelas en descendencia según viva/muerta	Mayor vida reproductiva de hijas si la madre PR (no sig.) está presente -No afecta al acortamiento intervalo nacimiento -Las crías de hembras mayores tienen mayor supervivencia	El beneficio de la abuela tal vez se observa entre 2 y 3 cumple crías.

Nota: PR=Postreproductora; R=reproductora

Tabla 2.2: Resumen de comportamientos de ayuda por parte de las abuelas en las diferentes especies

Tipos de abuelazgo	Especies	Descripción
Repositorio de conocimiento	Orca, elefante asiático, elefante africano y calderón de aleta larga	Las abuelas poseen información sobre habilidades maternas para el cuidado de sus hijos (Lanhdenperä et al., 2016; McCormack et al., 2023), sobre cómo actuar frente a amenazas de depredadores (McComb et al., 2011) o sobre dónde encontrar alimentos en temporadas de bajos recursos (Brent et al., 2015; Natrass et al., 2019).
Mayor supervivencia de los nietos	Macaco japonés, elefante asiático y orca	La abuela postreproductora reduce la mortalidad del nieto, especialmente durante el primer año de su vida, al poder dedicarle mayor tiempo (Pavelka et al., 2002), cuidados como <i>allonursing</i> (Lanhdenperä et al., 2016) o compartiendo comida (Natrass et al., 2019).
Apoyo social	Orca	Las madres postreproductoras proporcionan apoyo agonístico a sus hijos durante interacciones agresivas con otros machos, evitando así posibles infecciones de heridas (Grimes et al., 2023).
Acortamiento del intervalo entre nacimientos	Macaco japonés y elefante asiático	Las abuelas postreproductivas defienden, cuidan, apoyan agonísticamente y protegen del peligro a sus nietos permitiendo a las madres tener más tiempo y energía para aparearse mientras su hijo está siendo cuidado. Al mismo tiempo permiten un destete más temprano (Pavelka et al., 2002; Lanhdenperä et al., 2016)
Mayor éxito reproductivo de las hijas	Macaco japonés, orca, elefante africano, calderón de aleta larga	En interacciones entre machos y hembras jóvenes, la madre proporciona apoyo agonístico reduciendo la frecuencia e intensidad de agresiones serias de los machos, aumentando la probabilidad de una primera concepción exitosa (Pavelka et al., 2002; McCormack et al., 2023) o al aumentar la esperanza de vida (Ward et al., 2009) especialmente si la abuela es matriarca (Moss et al., 2011).