

Capítulo 13

Evolución de los comportamientos altruistas y cooperativos

SEBASTIÁN J. HIDALGO DE TRUCIOS

13.1. Darwin: preguntas sin resolver

A partir del momento de la publicación de la obra de Darwin *El origen de las especies* en 1859, se produce una revolución en el mundo científico, cuyas repercusiones alcanzan a nuestros días. Dos fueron sus principales aportaciones: crear una duda razonable acerca de la existencia de un proceso evolutivo sobre la tierra hasta entonces impensable y describir el mecanismo o agente promotor de los cambios e impulsor de dicho proceso evolutivo que Darwin denominó selección natural.

La selección natural es el concepto básico dentro de la teoría de Darwin que implica la supervivencia del más apto, es decir su posibilidad de una mayor contribución a la siguiente generación en términos de número de descendientes.

La selección natural entraña, por tanto, que los individuos se comportan en su propio interés, o expresado de otra forma que sean egoístas. Sin embargo resulta evidente que los animales no se comportan de forma egoísta todo el tiempo. Al menos en apariencia, una de las muestras más evidente de que los individuos ayudan a otros es, desde luego, el cuidado parental (p. ej., padres dando de comer a sus hijos), pero dado que la selección natural favorece que los individuos maximicen su contribución génica a futuras generaciones y los hijos son portadores de copias de genes de sus padres, el cuidado parental se puede considerar genotípicamente egoísta. Sin embargo, existen una gran cantidad de ejemplos en los que los individuos aparentemente se ayudan. Así, en muchas especies depredadoras (lobo, león, etc.) existe una cooperación entre los individuos de un grupo para la captura de la presa; en innumerables especies de aves y mamíferos los individuos realizan sonidos de alarma frente a la presencia de un depredador, aun a riesgo de su propia vida; o bien los casos de algunos

individuos que ayudan a otros a sacar adelante una descendencia que no es la propia; etcétera.

¿Cómo se podría explicar la evolución de estos comportamientos altruistas y cooperativos en términos de ventajas para los individuos? Realmente, estos comportamientos cooperativos no despertaron un interés especial incluso hasta cien años después de la publicación de la obra de Darwin, y simplemente se pensó que eran «buenos para las especies» y en consecuencia adaptativos.

El caso más extremo, que por comparación relega el problema de la cooperación y altruismo de vertebrados al calificativo de insignificante, corresponde a los insectos sociales. En estos insectos (unas 12.000 especies, cifra nada despreciable y equiparable a la de especies conocidas de aves y mamíferos) el autosacrificio llega hasta el punto de que algunos individuos son completamente estériles, es decir, nunca se reproducen y, por contra, viven dedicados a cuidar descendientes de otros.

Darwin se percató de ello y comprendió la aparente contradicción existente en el hecho de que la selección natural, que favorece una contribución genética máxima a futuras generaciones, pueda conducir al desarrollo de individuos totalmente estériles que nunca se reproducirán. No obstante, no pudo resolver esta cuestión principalmente debido a su laguna en el conocimiento de las leyes de la herencia.

Estos problemas y preguntas sin resolver sorprendentemente han permanecido algo más de un siglo sin respuesta y enterrados en el olvido. Fue a comienzo de la década de los sesenta, cuando el mundo científico comenzó a valorar en su importancia real lo que Darwin había escrito de que en la evolución existe un conflicto de intereses entre los individuos al competir entre sí. A partir de este momento y durante las tres últimas décadas se ha establecido un profundo debate y han aparecido diversas respuestas a estos planteamientos, si bien la polémica continúa.

13.2. Inicio del debate: selección de grupo de Wynne-Edwards

Hasta hace pocos años mucha gente pensaba que los animales actuaban en función del bien de las especies (también llamado bien del grupo). De hecho es aún frecuente leer afirmaciones tales como: «los animales no luchan a muerte porque ello sería negativo para la supervivencia de la especie», o esta otra recogida de un popular libro de texto de Biología de C.O.U: «... la defensa y cuidado de los descendientes es un tipo de comportamiento que representa indudables ventajas para la supervivencia de la especie».

Pues bien, esta idea de que los animales actúan por el bien del grupo o de las especies, fue impulsada principalmente por V. C. Wynne-Edwards. El desarrolló la primera visión coherente del comportamiento social basada en la selección de grupo, a través de un extenso y documentado libro publicado en 1962 que revisaba cientos de especies, volviendo a reafirmarse en su idea en una nueva obra mucho más reciente (1986).

Su idea parte del siguiente razonamiento: si los individuos practican el «egoísmo reproductivo» (consecuencia de la selección natural descrita por Darwin), y debido a ello, una población explota en exceso sus fuentes de recursos, acabará extinguiéndose. En evitación de ello piensa que se han producido adaptaciones para asegurar que una especie o grupo regule su tasa de consumo.

Argumenta que hay un proceso de selección de grupo actuando dentro de cada especie en el que los grupos formados por individuos egoístas se eliminarían al explotar en exceso los recursos alimenticios presentes en el medio. Por el contrario aquellos grupos constituidos por individuos que restringen su tasa de natalidad, al no sobrepasar la capacidad de carga del medio, sobrevivirían. Dicho de otra forma, este mecanismo parte de la base de que la selección natural actuaría más intensamente a nivel de grupos que sobre la propia reproducción diferencial de los individuos. De esta forma, al existir un proceso de supervivencia diferencial de grupos, el comportamiento habría evolucionado hacia aquello que actúa por el bien del grupo.

De acuerdo con lo anterior, Wynne-Edwards plantea que los individuos utilizan diversos métodos como reducir el número de descendientes por cada intento reproductivo, no reproducirse todos los años, retrasar el inicio del proceso reproductor, etc., para controlar su natalidad evitando así que la población se dispare.

En definitiva, la selección de grupo es el mecanismo propuesto por Wynne-Edwards para explicar la evolución de aquellos comportamientos que parecen ser desventajosos para el individuo pero beneficiosos para una unidad social mayor.

Según Trivers (1985) la importancia de esta teoría radica en que si se demostrase cierta, casi todo lo relativo al comportamiento animal podría ser enfocado como resultado de la actuación de la selección de grupo, pero si, por el contrario, se demostrase falsa, entonces por extensión, muchos otros argumentos del bien de las especies y la selección de grupo serían falsos.

Para David P. Barash (1982) el atractivo de esta propuesta de Wynne-Edwards, desde una perspectiva antropocéntrica, ha radicado en lo obviamente deseable que resultaría para las sociedades humanas hacer esto, es decir, controlar sus propias poblaciones. Sin embargo, como veremos,

existen graves objeciones teóricas y empíricas, suficientes para descartar hoy en día que esta sea la principal fuerza que opera en las poblaciones animales en general.

13.3. Argumentos en contra de la selección de grupo

Posiblemente el mayor valor de la obra de Wynne-Edwards ha sido el de desatar una gran controversia, ya que como afirma Trivers (1985), si este libro no hubiera sido publicado, posiblemente, aún hoy, pensaríamos en términos de bien de las especies. Paradójicamente la gran avalancha de trabajos que desencadenó la aparición de esta obra ha contribuido a que la selección de grupo esté descartada hoy como fuerza principal de la evolución social.

Los argumentos en contra de la selección de grupo se pueden encuadrar en dos tipos:

a) Objeciones teóricas

Como consecuencia del desarrollo informático, y en un esfuerzo para describir bajo qué condiciones podía ocurrir la selección de grupo, en la década de los setenta se desarrollaron modelos de simulación (Levin, 1970; Boorman y Levitt, 1972, 1973; Gadgil, 1975; Matessi y Jayakar, 1976, entre otros). Los resultados obtenidos no mostraron coherencia con las premisas iniciales, pero sirvieron para poner de manifiesto al menos tres condiciones que han de darse para que la selección de grupo pueda funcionar:

1. La tasa de extinción de grupos ha de ser equiparable (igual o superior) a la esperada si actúa la selección natural sobre los individuos.
2. La frecuencia de genes altruistas tendría que contribuir drásticamente al éxito reproductivo diferencial de los grupos, y en consecuencia el tamaño de la población deber ser lo suficientemente pequeño.
3. Se requiere que exista muy poco intercambio genético entre grupos (escasa migración).

Dado que en la práctica, la primera condición, que es quizás la más restrictiva, no se suele cumplir ya que la tasa de extinción de grupos es casi siempre más lenta que la de individuos, la selección individual será más poderosa y, por contra, la selección de grupo parece revelarse como una fuerza débil que sólo actuaría bajo unas condiciones muy restrictivas.

Krebs y Davies (1987) dentro de esta línea de objeciones teóricas proporcionan un claro ejemplo ilustrativo. Una especie de ave pone 2 huevos por pareja y no existe sobre-explotación de los recursos alimenticios. Supóngase que la tendencia a poner 2 huevos es heredable. Si aparece

un mutante que pone 6 huevos, dado que hay suficientes recursos, podrá sacar adelante sus pollos que sobrevivirán y el genotipo de 6 huevos se extenderá rápidamente, haciéndose el más común. ¿Podrá ser reemplazado este genotipo por el de aves que pongan 7 huevos? Sí, en la medida en que los individuos que ponen más huevos produzcan un mayor número de descendientes que sobreviva. Llegará un punto donde la nidada sea tan grande que los padres no podrán ser tan eficientes en su alimentación como en otras más reducidas. El tamaño de puesta óptimo, que deberíamos encontrar en la naturaleza, será aquel para el que resulten mayor cantidad de jóvenes supervivientes, ya que la selección natural favorecerá a aquellos individuos más exitosos. Un sistema de control voluntario de la natalidad por el bien del grupo, no evolucionaría porque es inestable: no hay nada que frene a los individuos que actúen en su propio interés.

Esto fue postulado por Maynard Smith (1976) que sentenció que la idea del bien de las especies o de los grupos no explica la estabilidad evolutiva de un carácter altruista, ya que nada podría impedir a un mutante egoísta aprovecharse del sistema altruista e invadir rápidamente la población.

b) Estudios empíricos

Una serie de estudios de campo, entre los que destaca el trabajo exhaustivo a largo plazo (¡40 años!) dirigido por David Lack sobre el carbonero (*Parus major*) en Inglaterra, han aportado diversos tipos de evidencias (Perrins, 1965; Lack, 1966) que apoyan los argumentos teóricos contra la teoría de Wynne-Edwards.

Tomaremos como ejemplo los estudios de Lack y colaboradores, que presentan la evidencia de que los individuos no restringen su tasa de natalidad por el bien del grupo, sino que de hecho se reproducen tanto como pueden en la medida en que maximizan su éxito.

Estos trabajos demuestran que la capacidad de incubación no parece una fuerza limitante para el tamaño de la nidada, ya que cuando experimentalmente se añaden huevos, la pareja puede continuar incubándolos con éxito. El auténtico límite lo constituye la disponibilidad de recursos para cada pollo, o dicho de otra forma la capacidad limitada que poseen los padres para cebar. Dado que un mayor tamaño de la nidada afecta negativamente al peso de los pollos (fig. 13.1a) y que existe una correlación directa entre peso del pollo y su supervivencia (fig. 13.1b), tener muchos pollos mal alimentados es menos adaptativo que tener los justos de forma que todos estén bien alimentados. Así, desde el punto de vista del individuo egoísta, el tamaño óptimo de nidada debe ser aquel que maximiza su número de descendientes supervivientes.

La existencia de este óptimo se ha podido constatar experimentalmente modificando el tamaño de las nidadas (número de pollos), pero se ha comprobado que el óptimo en condiciones naturales siendo similar al

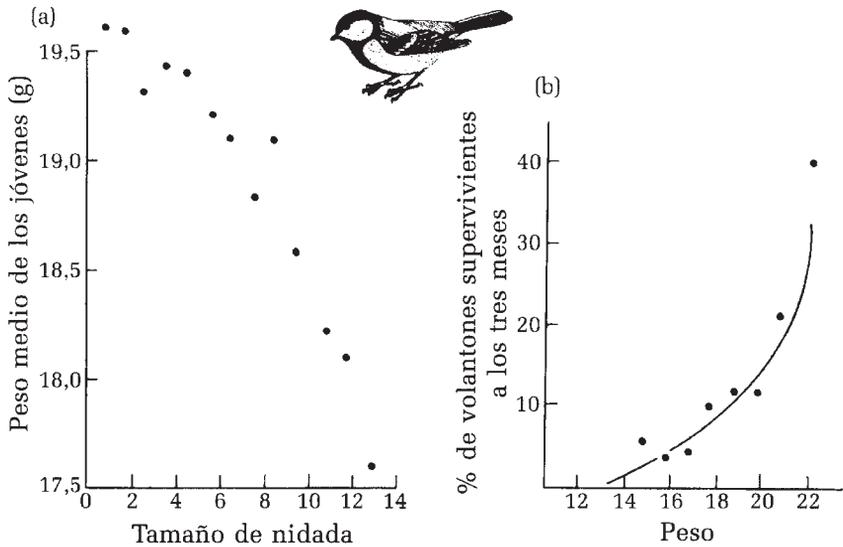


Figura 13.1.—a) Los pollos volantones de Carbonero pesan menos cuanto mayor es el tamaño de la nidada debido a las limitaciones en la capacidad de ceba de los padres. b) El peso de los pollos al abandonar el nido es determinante de la capacidad de supervivencia los volantones (Perrins, 1965).

óptimo predicho, era siempre ligeramente más bajo. En otra especie de párido como el herrerillo (*Parus caeruleus*) se han realizado experimentos de adición de pollos a la nidada normal, demostrándose que el esfuerzo de sacar adelante nidadas mayores reduce la probabilidad de supervivencia de los padres para poder reproducirse otro año (Nur, 1984 a, b). En consecuencia y generalizando, el tamaño óptimo de puesta que maximiza el éxito reproductivo de toda la vida es, debido a este coste añadido de mortalidad del adulto, ligeramente menor que aquel que maximiza el éxito por tentativa reproductora (fig. 13.2).

De nuevo otro trabajo experimental, el de Goran Hogstedt (1980) con urracas (*Pica pica*), sirvió para probar que aquellos individuos que producían un tamaño de puesta grande tenían más éxito criando nidadas grandes (además similares en número al tamaño observado en condiciones naturales), mientras que los que ponían puestas pequeñas, sacaron adelante mejor nidadas pequeñas (fig. 13.3). Dicho de otra forma, que cada pareja cría un tamaño de nidada apropiado para su capacidad.

La conclusión que se extrae de estos y otros estudios es que el tamaño de puesta óptimo, lo es desde el punto de vista egoísta del individuo, en contra de lo expuesto por Wynne-Edwards. Por supuesto para unos mismos individuos, pueden existir pequeñas variaciones anuales en este tamaño dependiendo de la disponibilidad de alimento. Pero son variaciones en relación con su propio óptimo egoísta, no por el bien del grupo.

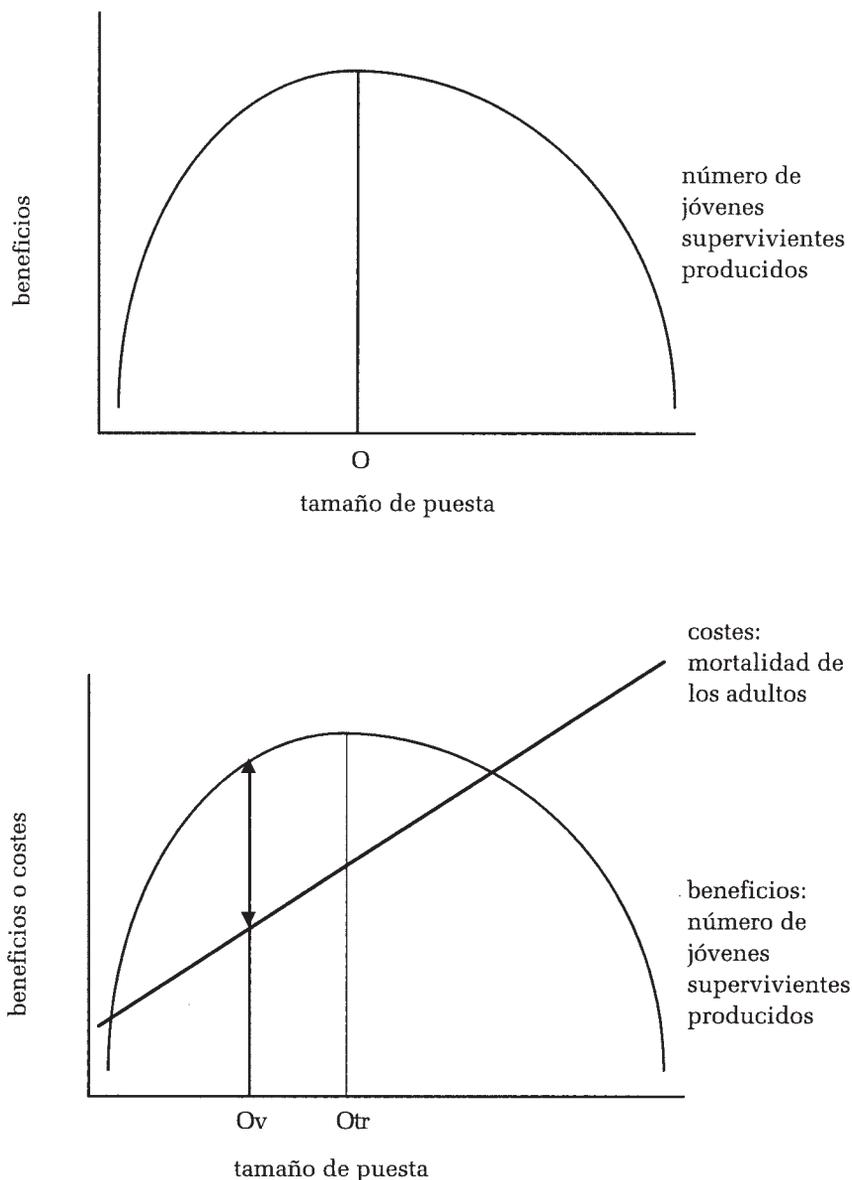


Figura 13.2.—En teoría (arriba) el tamaño de puesta óptimo (O) debería ser aquel para el que se obtienen mayores beneficios en términos de jóvenes supervivientes. En la práctica (abajo) el óptimo real para toda la vida (Ov) es ligeramente inferior al óptimo teórico por tentativa reproductora (Otr), debido a que existen unos costes producidos por el esfuerzo de criar que afectan a la supervivencia de los padres y en definitiva a su éxito en futuras puestas. El tamaño de puesta óptimo a lo largo de toda la vida es aquel donde se rentabiliza la relación de costes y beneficios: máximos beneficios en número de jóvenes supervivientes producidos frente a unos mínimos costes en mortalidad de los adultos debidos al esfuerzo de criar (punto de intersección donde la distancia entre ambas funciones es mayor).

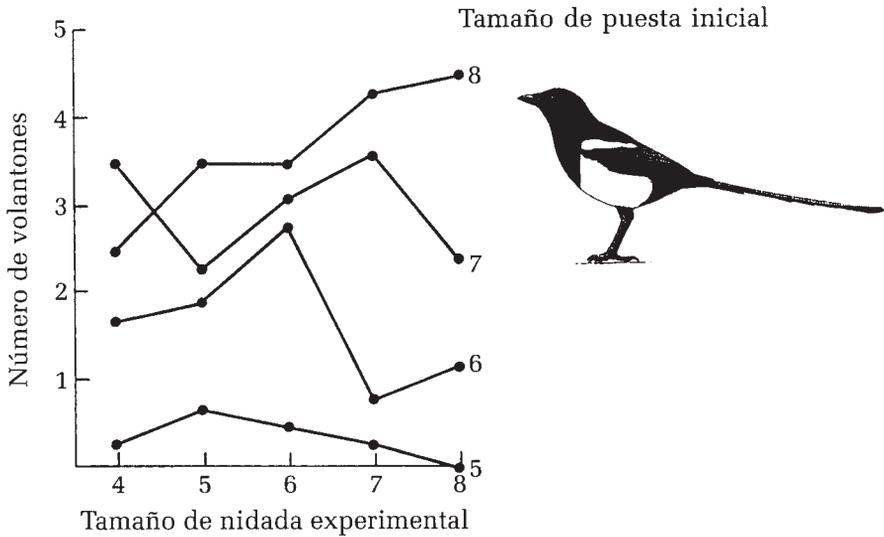


Figura 13.3.—Resultados experimentales sobre tamaño de puesta en urracas (Hogstedt, 1980). Se modificó el tamaño de puesta inicial de las parejas y se cuantificó su éxito reproductivo (número de volantones). En todos los casos las parejas obtuvieron más éxito criando nidadas experimentales del mismo tamaño que las propias naturales.

13.4. La idea de Hamilton: selección por parentesco

Como alternativa consistente a la selección de grupo, surge todo un modelo matemático, que retorna y amplía la teoría de la selección natural de Darwin. Aunque la idea fue anticipada por Fisher (1930) y Haldane (1953), el genético de poblaciones británico W. D. Hamilton valoró su importancia para explicar la evolución del altruismo y la modeló matemáticamente en dos trabajos publicados conjuntamente en 1964. Curiosamente este trabajo no dio el nivel a juicio de la Universidad de Londres y no pudo doctorarse con él.

Se parte de la base de que todas las formas de reproducción implican la reproducción de genes. Dicho de otra forma, un individuo copia una serie de sus genes y los inserta dentro de una célula, donde esas copias intervienen directamente en la construcción de un nuevo individuo (Trivers, 1985). De esta forma el primer individuo (padre) está emparentado genéticamente con cada nuevo individuo (hijo). Y existe una probabilidad, que puede determinarse, de que cualquier gen del padre tenga una copia exacta localizada en el hijo. En especies diploides, cuando un óvulo y un espermatozoide se unen para formar un cigoto, cada padre está contribuyendo con un 50% de sus genes al descendiente (fig. 13.4). Por tanto, si no existe endogamia, la probabilidad de que un padre y un hijo compartan una copia de un gen particular será 0,5.

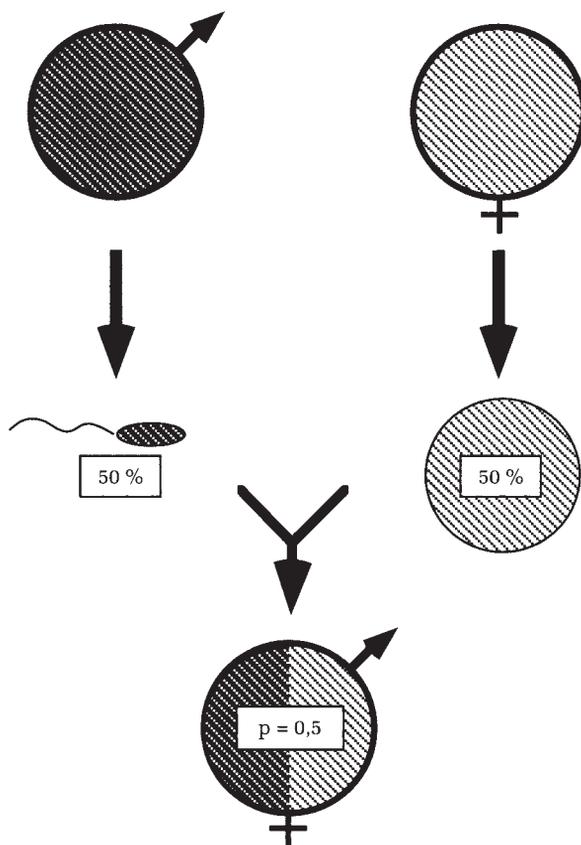


Figura 13.4.—En especies diploides cada padre está contribuyendo con el 50% de sus genes a sus descendientes, por lo que la probabilidad de que padre e hijo compartan un gen particular es $p = 0,5$.

Ya que existen diversos tipos de relaciones de parentesco y para cada una de ellas se podría calcular la posibilidad de compartir genes idénticos, Hamilton denominó grado de parentesco o r a la probabilidad de que un gen de un individuo tenga una copia exacta en otro individuo emparentado en línea ascendiente-descendiente o no. En la tabla 13.1 se muestran distintos valores de grado de parentesco (r) en línea descendiente y otros parentescos en ausencia de endogamia.

Tabla 13.1.—Distintos valores de r según el parentesco en ausencia de endogamia.

r	Parentesco descendiente	Otro parentesco
0,5	Hijos	Hermanos completos
0,25	Nietos	Medio hermanos, sobrinos
0,125	Bisnietos	Primos

El grado de parentesco descendiente (o vertical) se calcula en función de la regla:

$$r = 1/2^n,$$

siendo n el número de generaciones. La endogamia incrementa notablemente el grado de parentesco entre el actor y el receptor y para su cálculo se podría usar una expresión más general,

$$r_{ab} = \frac{\text{prob}_{ab}}{1 + E_a}$$

r_{ab} : grado de parentesco de a con b .

prob_{ab} : probabilidad de que el gen esté en b .

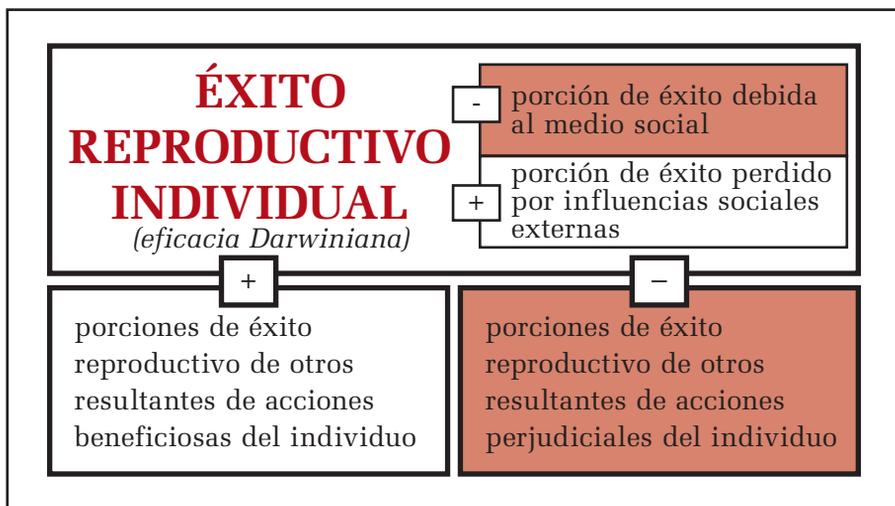
E_a : probabilidad de que a tenga una segunda copia del gen.

13.4.1. Eficacia biológica inclusiva

La intuición de Hamilton consistió en darse cuenta de que la selección natural no sólo actúa maximizando el éxito reproductivo individual (denominado eficacia biológica o eficacia Darwiniana), sino que llega más lejos tratando de extender el máximo número de copias de genes de un individuo en generaciones futuras. Así Hamilton amplió el concepto de la eficacia Darwiniana, añadiendo un componente indirecto debido al éxito obtenido a través de la interacción con parientes. Por incluir este éxito indirecto, Hamilton la denominó eficacia biológica inclusiva («*inclusive fitness*»). Grafen (1982 y 1984) y Dawkins (1986) ponen el acento en los numerosos errores de comprensión y descripción de este concepto, recogidos incluso en libros de texto de comportamiento animal de uso frecuente. Por ello lo mejor es recurrir a la fuente original y, atendiendo a la descripción de Hamilton, definir eficacia biológica inclusiva como una medida del éxito reproductivo que, como puede apreciarse en la figura 13.5, incluye dos componentes adicionados:

1. El éxito reproductivo individual (eficacia Darwiniana) medido en hijos adultos, pero, y esto es importante y a menudo olvidado, descontándole la porción de este éxito debida al medio social del individuo y añadiéndole la porción de éxito que no ha tenido por acción de las influencias sociales externas.
2. Las porciones del éxito reproductivo de otros individuos (vecinos), pero sólo las que resulten de las acciones beneficiosas (a sumar) y perjudiciales (a restar) del comportamiento del individuo, estando cada una de estas últimas porciones relativizadas o devaluadas (ya que $r < 1$) por el grado de parentesco entre el individuo actor y el receptor.

Hamilton planteó la idea de la eficacia biológica inclusiva como una forma de calcular las condiciones bajo las que un gen puede extender sus



EFICACIA INCLUSIVA

Figura 13.5.—Esquema de la definición de eficacia biológica inclusiva según la descripción original de Hamilton. La eficacia inclusiva incluye varios componentes a adicionar y sustraer de la eficacia darwiniana o éxito individual, que no siempre han sido tenidos en cuenta por algunos autores. Explicación en el texto.

copias dentro de una población, sobre todo teniendo en cuenta el efecto que el individuo portador de ese gen, por su propio comportamiento, puede tener sobre otros individuos emparentados, es decir con los que comparte una probabilidad de poseer dicho gen.

Partiendo de todo lo anterior, un comportamiento altruista se seleccionará, cuando se cumpla la siguiente condición extraída, a modo de conclusión, del modelo de Hamilton,

$$K > 1/r$$

donde K es el cociente entre el beneficio del receptor (B_r) partido por el coste para el actor (C_a) y r es el grado de parentesco antes definido. Otras formas de expresar esta condición conocida como «**regla de Hamilton**», son:

$$r \cdot B_r - C_a > 0, \text{ o sencillamente } r \cdot B_r > C_a.$$

O bien la siguiente forma de expresión de esta regla que se emplea cuando interesa sopesar los costes y beneficios expresados en términos de hijos perdidos y ganados:

$$\frac{B_{\text{receptor}}}{C_{\text{altruista}}} > \frac{r_{\text{donante con hijos propios}}}{r_{\text{donante con hijos de receptor}}}$$

Al objeto de facilitar una comprensión sencilla y gráfica de la regla usaremos un ejemplo extremo de altruismo: un individuo es manipulado por un gen «altruista» para que se sacrifique y muera a cambio de salvar la vida de parientes (fig. 13.6). La muerte del individuo altruista conlleva la desaparición de una copia del gen, pero éste no sólo va a permanecer, sino que además incrementará su frecuencia dentro del conjunto génico, siempre y cuando dicho acto altruista implique salvar las vidas de más de 2 hermanos ($r = 0,5$), más de 4 sobrinos ($r = 0,25$), o más de 8 primos ($r = 0,125$). J. B. S. Haldane que acababa de realizar estos cálculos en el reverso de una envoltura, anunció, ante un atónito auditorio presente en el pub donde se encontraba, que estaría dispuesto a perder la vida por algo más de 2 hermanos u 8 primos.

Desde Darwin se ha usado a menudo el término «selección individual» para describir el proceso por el que un comportamiento es favorecido debido a que su efecto es beneficioso para la producción de descendientes de un individuo. Un nuevo término: selección por parentesco («*kin selection*» –Maynard Smith, 1964) se usa para designar el proceso por el que un acto se ve favorecido por el hecho de producir beneficio sobre otros parientes tales como hermanos, primos, etc. En teoría, si no hay otras razones de índole evolutivo, no tendrían por qué existir diferencias entre copias de genes, por ejemplo, producidas por la ayuda a hijos ($r = 0,5$) o por la ayuda a hermanos ($r = 0,5$).

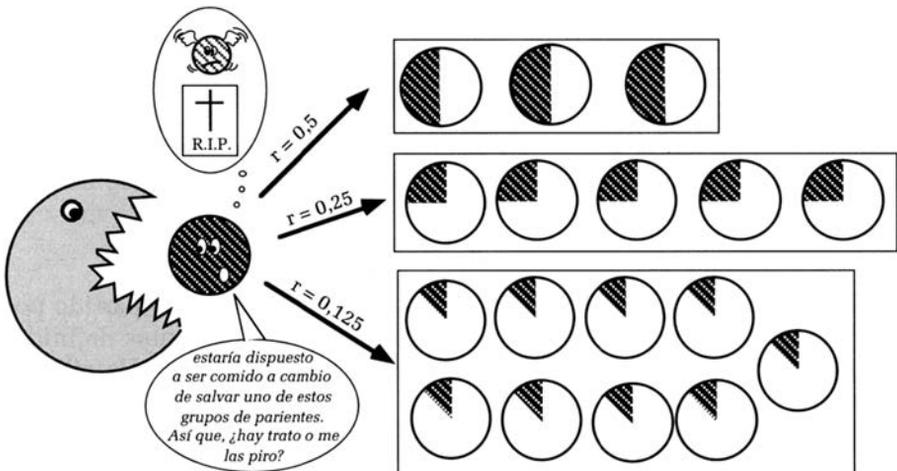


Figura 13.6.—El comportamiento altruista extremo de este individuo podría favorecerse por la selección siempre que se cumpla la condición que expresa y que cumple la regla de Hamilton. La muerte del individuo supone la pérdida de una copia del gen pero este puede incrementar su frecuencia génica siempre que el acto implique salvar las vidas de más de 2 hermanos con cada uno de los cuales mantiene una probabilidad del 50% de compartir el gen (grado de parentesco $r = 0,5$), más de 4 sobrinos (probabilidad de compartir el gen del 25% y $r = 0,25$), o más de 8 primos (probabilidad de compartir el gen de 12,5% y $r = 0,125$).

Este mecanismo evolutivo de la selección por parentesco, nos permite realizar las siguientes predicciones:

1. El altruismo es más común entre individuos emparentados.
2. El altruismo es más común en especies con bajos índices de dispersión de los individuos desde el grupo de nacimiento.
3. Las especies que presentan comportamientos altruistas son capaces de discriminar con más precisión el grado de parentesco.

Todas estas predicciones ya han sido confirmadas por observaciones de campo y quizá la que plantea más complicación es como se puede discernir entre parientes y no parientes y dentro de los primeros el grado de parentesco.

13.5. Reconocimiento del parentesco

La teoría de Hamilton de la selección por parentesco requiere como hemos visto que un individuo se comporte de forma diferente frente a otros con distinto grado de parentesco, y esto debe implicar que el individuo sea capaz de valorar y, en suma, reconocer su parentesco con otros individuos.

A partir de la aparición del trabajo de Hamilton se ha producido un rápido crecimiento de las evidencias de que los individuos efectivamente reconocen a los parientes, e incluso pueden distinguir perfectamente entre parientes próximos y distantes (ver Fletcher y Michener, 1987; y Hepper, 1991 para una revisión).

Se han descrito al menos cuatro formas diferentes en que los individuos pueden reconocer el parentesco:

1. **Existencia de alelos de reconocimiento:** esta posibilidad fue propuesta por Hamilton (1964) y acuñada por Richard Dawkins con el simpático nombre de «efecto de la barba verde». La idea consiste en que puede haber «alelos de reconocimiento» que expresan sus efectos fenotípicamente para permitir a sus portadores reconocer esos alelos en otros, y también provocar que los portadores se comporten de manera altruista frente a otros con el efecto fenotípico presente. Por ejemplo si un gen confiere a su propietario una barba verde y una tendencia a ser amable con otros que tengan la barba verde, este hecho debería ser favorecido por la evolución. Esto proporcionaría un mecanismo de reconocimiento de parentesco sin aprendizaje.

A juicio de Alan Grafen (1990c) la mayoría de pruebas experimentales sobre discriminación de coespecíficos por similitud genética no constituyen suficiente evidencia de la existencia de reconocimiento de parientes.

En realidad, se conocen pocos casos claros de este mecanismo de reconocimiento de origen genético. Como ejemplo se puede citar el estudio de Beauchamp, Yamazaki y Boyse (1985) sobre preferencias de apareamiento en el ratón doméstico (*Mus musculus*) donde se aportan pruebas de la posible existencia de un sistema basado en alelos de reconocimiento. Dieron a elegir a los ratones entre parejas potenciales que diferían en un único locus del complejo mayor de histocompatibilidad (H-2), que se ocupa de especificar los antígenos encargados de distinguir entre lo propio y lo extraño. A la vista de los resultados, los machos eligieron aparearse con hembras de tipo H-2 distinto del suyo. Esta elección se basaba en el olor, determinado genéticamente por alelos H-2.

Los experimentos de Andrew R. Blaustein y Richard K. O'Hara (1981) parecen indicar que los renacuajos de la rana de las Cascade (*Rana cascadae*), que se muestran insólitamente sociales (constituyendo agregaciones cohesivas de menos de 100 individuos), son capaces de reconocer a sus hermanos sin haberlos visto antes, prefieren asociarse con sus hermanos antes que con ejemplares no emparentados, y tal preferencia persiste durante toda su metamorfosis a ranas. A la vista de los resultados obtenidos en los experimentos, este sensible sistema de reconocimiento de parentesco quizá pudiera encuadrarse en un sistema de reconocimiento genético basado en la existencia de alelos de reconocimiento, si bien los mismos autores reconocen que no puede descartarse que se trate de un mecanismo de reconocimiento por comparación de fenotipos (que veremos más adelante), ya que un renacuajo, incluso habiéndose criado en aislamiento total, podría aprender su propio olor determinado genéticamente al percibirse a sí mismo y por comparación reconocer a aquellos individuos cuyo olor resulte más familiar, como parientes.

2. **Reconocimiento por simple proximidad:** de forma sencilla, consistiría en tratar como pariente a cualquiera que esté dentro del habitáculo hogar (nido, madriguera, etc.). En otras palabras, recién nacidos dentro de un recinto equivalen a parientes. Un sistema de reconocimiento tan simple tiene el inconveniente de que algún individuo (de la misma especie o incluso de otra) pueda colocar un extraño en un nido ajeno cuyo propietario lo acepte como pariente y así existen numerosos ejemplos de parasitismo de incubación y cría. Uno de los más conocidos corresponde al cuco (*Cuculus canorus*) que deposita sus huevos en nidos de diferentes especies de passeriformes, que actúan como padres adoptivos del recién nacido, considerándolo como un hijo propio.

3. **Reconocimiento a través de la primera experiencia:** aprender que aquello con lo que creces es un pariente (compañeros de carnada o de nido se identifican como parientes). El reconocimiento de parientes a través de la primera experiencia se puede producir por dos tipos de mecanismos:

- a) *Fenómeno del «imprinting»* o impronta descrito por Konrad Lorenz en jóvenes de ganso, tratado en el capítulo 5. Se trata de un mecanismo innato de fijación y reconocimiento, consistente en seguir el primer objeto que se mueve, visto después de la eclosión o nacimiento. Este objeto normalmente será la madre.
- b) *Aprendizaje por interacción social.* Los individuos aprenden quienes son sus parientes a través de su asociación a temprana edad. La existencia de este mecanismo se puso de manifiesto en el trabajo de Holmes y Sherman (1982) sobre la ardilla terrestre de Belding (*Spermophilus beldingi*). En él se puso en evidencia que las interacciones agresivas eran mucho más frecuentes entre individuos que no se han criado juntos ya fuesen o no hermanos, que entre individuos criados juntos (véase fig. 13.7). Esto implicaba un reconocimiento a través de un aprendizaje por asociación a edad temprana.

Pero la aportación más importante de Holmes y Sherman en este mismo trabajo, fue descubrir que, como se muestra en la figura 13.7, hermanos genéticos criados aislados, se mostraban menos agresivos entre sí que los individuos no emparentados criados aislados. Lo que hace más interesante esta observación es que este efecto sólo ocurría entre las hembras, que

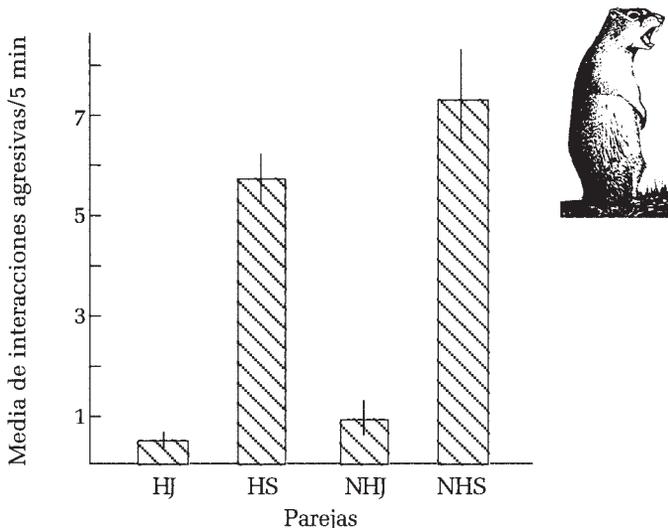


Figura 13.7.—Reconocimiento del parentesco a través del aprendizaje por interacción social en ardilla terrestre de Belding (Holmes y Sherman, 1982). Resultado de experimentos de laboratorio donde se muestra que no son más agresivos entre sí individuos no hermanos criados juntos (NHJ) que hermanos criados juntos (HJ). Por el contrario, individuos no hermanos criados aparte (NHS) muestran una mayor tasa de interacciones que el grupo constituido por hermanos criados separados (HS). En general individuos criados por separado son mucho más agresivos entre sí que cuando se crían juntos, sean parientes o no.

son las que, en esta especie, presentan comportamientos altruistas de cooperación y ayuda en la defensa de la madriguera.

Está claro que reconocer a compañeros puede deberse al aprendizaje por interacción social, pero ¿como reconocen a hermanos genéticos con los que no han tenido relación? Una explicación podría ser que las hermanas que se criaron aisladas aprenden a reconocerse en una experiencia prenatal en el útero de su madre. Las observaciones de campo de Paul Sherman parecen tirar por tierra esta hipótesis (por lo menos en parte), ya que una hembra puede aparearse hasta con 8 machos diferentes, estimándose una media de 3,3 machos por hembra.

De hecho, un análisis de las proteínas sanguíneas polimórficas de muestras de las madres, los padres potenciales y sus hijos, demostró que el 78% de las camadas eran engendradas por más de un macho.

El descubrimiento más excitante fue que las compañeras de camada eran capaces de distinguir entre hermanas completas y medio hermanas, lo que se ponía de manifiesto porque cooperaban más con las primeras (fig. 13.8).

A modo de resumen: las hembras de ardilla terrestre discriminan a sus coespecíficos de dos formas: de una parte, reconocen y cooperan con los individuos que comparten la madriguera y con otros que no conviven, pero que son hermanos completos y medio hermanos; de otra, pueden

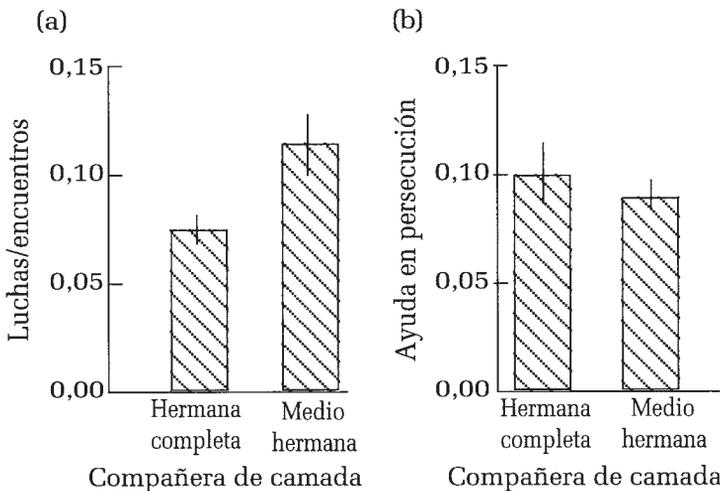


Figura 13.8.—El reconocimiento de parentesco en el caso de las ardillas terrestres de Belding llega a distinguir entre hermanas completas y medias hermanas. Observaciones de campo muestran que las tasas de agresión y cooperación varían dependiendo de si se realizan entre hermanas completas o medias hermanas (siempre entre hembras jóvenes del año). Las hermanas completas son menos agresivas entre sí y se ayudan más.

cooperar especialmente con compañeros de nido que son muy parecidos a su propio fenotipo y, a menudo, es más frecuente que sean hermanos completos que medios hermanos. Esto conduce a la existencia de otro mecanismo de reconocimiento:

4. **Reconocimiento por comparación de fenotipos.** Individuos que se parecen a uno mismo equivalen a parientes. Este mecanismo podría ser difícil de diferenciar en la práctica del *efecto de la barba verde* o mecanismo de alelos de reconocimiento, aunque parecen existir algunos ejemplos claros de comparación de fenotipos como sucede en el ejemplo anterior de las ardillas terrestres, o en el de las denominadas abejas del sudor (*Lasioglossum zephyrum*). Gregory R. Buckle y Les Greenberg (1981) demostraron que estos insectos, que guardan las entradas de sus nidos, discernen entre abejas conocidas y extrañas en base a la similitud fenotípica con los individuos con los que se criaron. Dicho en otras palabras, las guardianas aprenden el olor de sus compañeras de nido, que es su propio olor, y sólo dejan pasar a las que huelen de tal forma.

Llegados a este punto y una vez comentados los distintos tipos de mecanismos de reconocimiento de parentesco descritos, conviene señalar que estos, si bien en algunos casos pueden operar por separado, también lo pueden hacer de forma conjunta, no siendo necesariamente mutuamente excluyentes.

Por otra parte, aunque el altruismo suele ir asociado a una capacidad de discriminación de los distintos grados de parentesco, también puede evolucionar sin reconocimiento de parientes en aquellas sociedades en las que las interacciones ocurren con preferencia entre individuos emparentados, debido sólo a la estructura de las mismas.

13.6. Evidencias de selección por parentesco de comportamientos altruistas

Existen numerosas evidencias de comportamientos altruistas y cooperativos que han podido evolucionar por un mecanismo de selección por parentesco. A algunas de ellas nos referiremos a continuación.

13.6.1. Altruismo en insectos sociales

Previamente conviene aclarar, qué se entiende por insectos sociales o eusociales. Se requieren tres características para que la especie tenga calidad de eusocial:

- Tener cuidado cooperativo de los jóvenes que implica que a la cría ayudarán más individuos que sólo la madre.
- Existencia de castas estériles o individuos que no se reproducen.

- Solapación de generaciones: madre, hijos adultos e hijos jóvenes viven al mismo tiempo.

Esto permite a los jóvenes criar a sus hermanos más jóvenes en lugar de tener su propia descendencia. Aunque éstas serían las condiciones definitivas, también podemos encontrar estados intermedios en los que no se cumplen estas tres condiciones. Jon Seger (en Krebs y Davies, 1991) realiza una amplia y documentada revisión acerca de la socialidad en insectos, sus posibles orígenes y problemas.

La eusocialidad se da en tres ordenes de insectos: O. HYMENOPTERA (hormigas, abejas y avispas), O. ISOPTERA (termitas) y O. HEMIPTERA – S. O. HOMOPTERA (áfidos). En este último grupo la eusocialidad se ha descubierto muy recientemente (Aoki, 1977). Tanto Hymenoptera como Isóptera presentan una predisposición genética especial para la evolución de las castas estériles.

Hymenoptera: la haplodiploidía como predisposición genética

En Hymenoptera los machos se desarrollan a partir de huevos no fertilizados por lo que son haploides, es decir, con un sólo juego de cromosomas. Las hembras, por el contrario, son desarrolladas a partir de huevos fecundados y en consecuencia son diploides (dos juegos cromosómicos).

Como se puede apreciar esquemáticamente en la figura 13.9, los machos haploides forman gametos genéticamente idénticos, por lo que cada una de sus hijas recibirá un paquete igual de genes que supone la mitad de su genoma diploide total. Para la otra mitad, como la madre produce dos tipos de gametos, existe una probabilidad del 50% de que sea la misma entre hermanas. En consecuencia, globalmente, dos hermanas tendrán una posibilidad de compartir el genoma del 75%.

El grado de parentesco que guardan las obreras entre sí es de 0,75, mientras que si tuvieran sus propios hijos compartirían un grado de parentesco de 0,5. En consecuencia, sus genes pueden extenderse mejor invirtiendo en hermanas (algunas de las cuales serían reinas extremadamente fértiles) que en sus propios hijos

Además, es más probable que el comportamiento de ayuda evolucione en una especie haplodiploide que en una especie diploide, porque en la primera una hembra tiene un grado de parentesco de 0,375 con el hijo de su hermana, mientras que en una especie diploide tendría sólo 0,25, como se puede apreciar esquemáticamente en la gráfica, correspondiente a la segunda generación, representada en la figura 13.10.

Conflicto de intereses entre obreras y reina

Dado que las obreras guardan con sus hermanas un grado de parentesco de 0,75 y con sus hermanos sólo de 0,25, si nacieran igual número

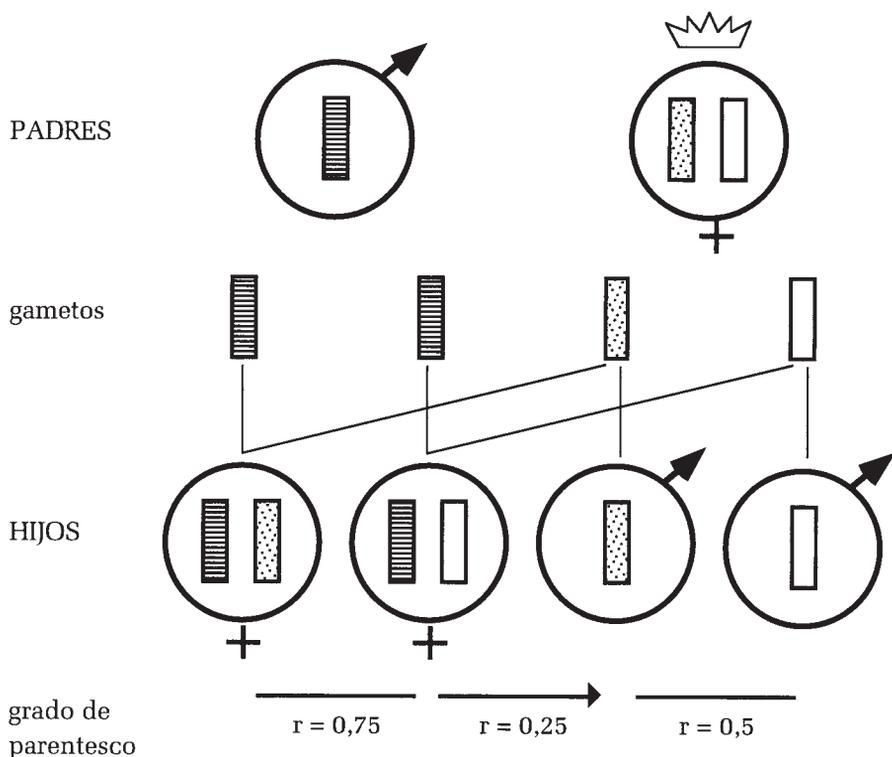


Figura 13.9.—La haplodiploidía supone una fuerte predisposición genética en Hymenoptera. Los machos producen gametos genéticamente idénticos y son haploides. La reina es diploide como el resto de las hembras y produce gametos de dos tipos. Estas condiciones hacen que entre los hijos, las hembras entre sí estén más emparentadas con un grado de parentesco r de 0,75. La probabilidad de que dos hermanos machos compartan su dotación genética es de 0,5 y el grado de parentesco entre hembra y macho hermanos es de tan sólo 0,25. Dado que el grado de parentesco entre las obreras (0,75) sería mayor que el que compartirían con sus propios hijos si los tuvieran (0,5), sus genes pueden extenderse mejor invirtiendo en hermanas (algunas reinas) que en hijos.

de hembras que de machos, el grado de parentesco promedio sería 0,5, y no existirían razones para que la haplodiploidía comportara una clara predisposición para la evolución de las castas estériles.

Así las cosas y aplicando la teoría de Hamilton, las obreras deberían sacar partido de su mayor relación de parentesco con sus hermanas, favoreciendo una mayor producción de estas, es decir una proporción de inversión en sexos desviada en favor de las hembras. ¿En qué medida?, en la misma que viene dada por la relación de parentesco (0,75 : 0,25), es decir 3 : 1 en favor de hembras. La reina, por su parte, guarda un grado de parentesco de 0,5 tanto con hijos como con hijas, y tenderá a invertir por igual en machos y hembras, es decir, debería favorecer una proporción

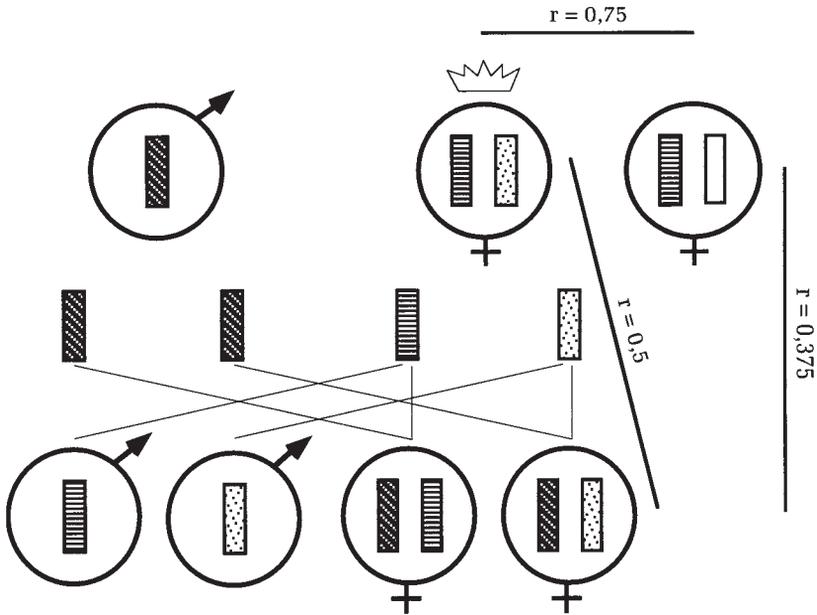


Figura 13.10.—Haplodiploidía en Hymenoptera: segunda generación. Una hija reina de la primera generación se aparea con un macho procedente de otra colonia y como resultado el grado de parentesco de una obrera hermana de la reina y sus sobrinos (en promedio) será de 0,375, frente a 0,25 si se tratase de una especie diploide.

1 : 1. Por tanto existe un conflicto entre los intereses de obreras y reina. ¿Quién triunfará?

Afrontando esta pregunta, Robert L. Trivers y Hope Hare (1976) analizaron la proporción de inversión en hijos machos y hembras en 21 especies de hormigas que teóricamente cumplían las condiciones de una sola reina por colonia y un único apareamiento. Encontraron que, a pesar de su dispersión, en promedio los datos se ajustaban más a la proporción de inversión 3 : 1 que a la 1 : 1 (fig. 13.11), y en consecuencia, concluyeron que las obreras vencían en el conflicto consiguiendo manipular exitosamente la proporción de inversión en sexos hasta su propio óptimo y en contra de los intereses de la reina. Esta conclusión parece acabar con el tópico de las hormigas obreras consideradas como hembras subordinadas, sacrificadas y esclavas de su trabajo en beneficio de la reina.

Las armas que reina y obreras pueden utilizar en este conflicto de intereses para manipular en su favor la proporción de inversión en sexos son:

- La REINA puede elegir el sexo de los huevos que pone (fértils dan hembras; infértils dan machos).
- Las OBRERAS pueden elegir entre criar o no a la larva.

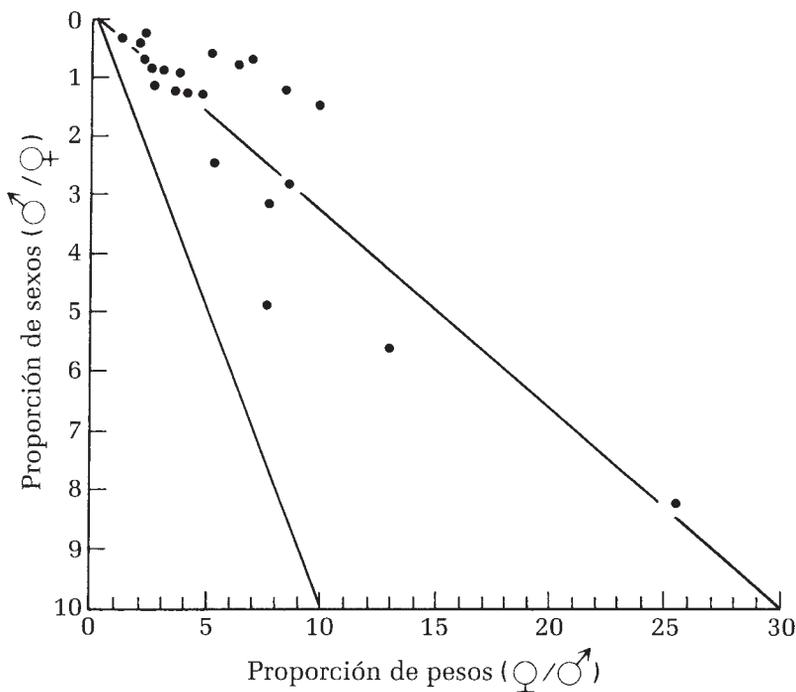


Figura 13.11.—Proporción de inversión (medida en peso) en machos y hembras en 21 especies de hormigas (Trivers y Hare, 1976). Se representa en el eje X la proporción de pesos (hembras/machos) y en el eje Y la proporción de sexos (machos/hembras) en la colonia. La línea inferior de mayor pendiente corresponde a una situación equilibrada de inversión 1 : 1 y la línea superior corresponde a una proporción 3 : 1 en favor de las hembras. La nube de puntos correspondiente a los valores reales para las 21 especies, se ajusta mejor a esta última 3 : 1, es decir a la predicción de que las obreras controlan la proporción de sexos.

Para Trivers y Hare, que se plantean sólo las dos formas extremas de control sobre la proporción de sexos (control absoluto por parte de la reina frente a control absoluto por parte de las obreras), el éxito de las obreras puede radicar en que ostentan el poder práctico. Al ser las que alimentan a los jóvenes pueden eliminar selectivamente a los machos y sacar adelante hembras reproductoras (reinas).

No obstante, una explicación alternativa más factible es el poder compartido en base a las posibilidades de manipulación de ambas castas. En este sentido, la reina tiene posibilidad de evitar una proporción de inversión desviada hacia hembras, reduciendo el suministro de huevos diploides a las obreras, mientras que las obreras, por su parte, pueden actuar incrementando la inversión en cada huevo de hembra disponible, especialmente en los de futuras reinas (Bulmer y Taylor, 1981).

El trabajo de Trivers y Hare realiza una predicción cualitativa que parece cumplirse (Krebs y Davies, 1993), pero se basa en la aceptación

para las especies consideradas de unas condiciones iniciales quizá excesivamente simplificadas y generalizadas, y su conclusión final nace de la aplicación de un modelo extremadamente sencillo acerca de las formas de control de la inversión en la proporción de sexos. Debido a ello ha recibido críticas por parte de otros autores, tal es el caso del trabajo de Richard Alexander y Paul Sherman (1977) que expone dos cuestiones fundamentales no tenidas en cuenta por Trivers y Hare:

- Es frecuente que la reina se reproduzca más de una vez, alterando las relaciones de parentesco asumidas por Trivers y Hare.
- En muchas especies las obreras ponen huevos no fertilizados que producirán machos (un estudio señala que hasta un 39% de los huevos de machos son puestos por obreras). Si las obreras producen machos, es difícil mantener una proporción de inversión 3 : 1.

Según Alexander y Sherman (1977) existe otro factor importante a tener en cuenta, esto es, la competencia local entre hermanos por el apareamiento (*local mate competition*). Cuando existe esta competencia local, es decir las hembras van a ser fecundadas con gran probabilidad por hermanos, que compiten por el apareamiento, el interés de la reina madre no será producir igual proporción de machos y hembras, sino producir una progenie formada mayormente por hijas, con el número justo de hijos para fertilizarlas. Luego los intereses de Reina y Obreras confluyen hacia una proporción de inversión en sexos desviada hacia hembras.

A la vista de lo anterior, no es posible hacer una predicción cuantitativa de la proporción de sexos óptima para la reina sin conocer el alcance de la competencia local entre hermanos por el apareamiento. En consecuencia, para Alexander y Sherman, los resultados obtenidos por Trivers y Hare, de un mayor ajuste a la proporción de inversión en sexos desviada 3 : 1, no deben considerarse como una evidencia concluyente de la existencia de un control total mediante manipulación por parte de las obreras. No obstante, tal y como recoge Seger (1991), existen en la actualidad numerosas evidencias procedentes de diversos estudios que apuntan a que, en esencia, las conclusiones extraídas por Trivers y Hare son correctas.

Resumiendo, para saber si las obreras o la reina controlan la proporción de inversión, es necesario conocer:

- Alcance de la competencia local por el apareamiento.
- Si las obreras ponen huevos o no.
- Grado de parentesco de obreras y reproductores.

En base a ello, se puede predecir que las obreras ganan en el conflicto de intereses si, en conjunto, se cumplen estas condiciones:

- Existencia de competencia local por el apareamiento.
- Las obreras no ponen huevos.
- La reina es monógama.

En el caso de una especie de avispa papelera (*Polistes metricus*) estudiada por Metcalf (1980) es la reina la que vence en el conflicto de intereses con las obreras, manteniendo la proporción de sexos en 1 : 1. En esta especie, en la que existe poca evidencia de competencia local por el apareamiento, la reina desarrolla la estrategia reproductiva de producir los machos antes que las hembras, cuando sólo está acompañada por pocas obreras a las que puede controlar para que ayuden a criar estos huevos que darán lugar a machos. Se puede considerar que en este conflicto de intereses, las obreras pierden, porque están criando hermanos con una media de grado de parentesco de 0,45 (0,25 para los hermanos y 0,65 para las hermanas en este caso), mientras que la reina está emparentada con sus hijos en 0,5.

Aunque la haplodiploidía de los himenópteros constituye una clara predisposición genética a la eusocialidad, no conduce por sí sola a la evolución de ésta. Una prueba de ello radica en el hecho de que no todos los insectos haplodiploides tienen castas estériles, y en el caso de otros como las termitas, las castas han evolucionado en una especie normal diploide. Hay factores tales como la defensa de los huevos o de las larvas frente a otras especies de insectos parásitas, o la cooperación en la construcción del nido, que constituyen importantes presiones ecológicas que han podido favorecer, junto a la predisposición genética, la evolución hacia la eusocialidad. Incluso algunos autores apuntan la existencia de un tercer factor no menos importante que los genéticos y ecológicos: la demografía. Los riesgos para la descendencia de una reina solitaria son muy superiores a los de la de un grupo que colabora a criar, ya que en el primer caso la muerte de la madre mientras cría condena inexcusablemente a toda su descendencia (Gadagkar, 1990).

Origen de la eusocialidad en Isoptera: condicionantes genéticos

El hecho de que todas las especies de termitas sean eusociales es índice de que constituyen un único origen de la eusocialidad, distinto a todos los demás orígenes evolutivos del altruismo reproductivo en insectos que han ocurrido dentro del Orden Hymenoptera, exclusión hecha de formas eusociales intermedias como el caso de algunos áfidos descritos por Aoki (1987) e Itô (1989).

Aunque desde el punto de vista de comportamientos y morfologías las termitas se asemejan a la complejidad de las hormigas más avanzadas, muestran claras diferencias tales como la existencia de obreros de ambos sexos (en Hymenoptera sólo hembras), o como el hecho de que los primeros reproductores (rey y reina) se mantienen juntos toda la vida (en los himenópteros sociales los machos mueren al poco de aparearse).

A diferencia de los himenópteros sociales, las termitas o isópteros son diploides y en consecuencia no presentan las asimetrías en los parentescos propiciadas, como hemos visto, por la haplodiploidía. Sin embargo se

conocen al menos dos caminos en que la configuración de las relaciones de parentesco ha podido favorecer la evolución del altruismo reproductivo en Isoptera:

1. *Ciclos de endogamia y exogamia.* La endogamia incrementa el grado de parentesco de los integrantes de una familia y por tanto se podría esperar que favoreciese el altruismo, pero al tiempo que aumenta el grado de parentesco de un individuo hacia su hermano, también se incrementa el grado de parentesco del individuo hacia su propio hijo, por lo que el alcance de la eficacia inclusiva obtenida por ayudar se equipara a la eficacia darwiniana obtenida por criar y en consecuencia no supone una clara predisposición en sí.

Según Stephen Bartz (1979) es la alternancia de ciclos de endogamia y exogamia en el ciclo reproductivo de las termitas, la que podría haber favorecido la evolución de las castas estériles. Si se dan ciclos de endogamia y exogamia, de forma que las nuevas colonias sean fundadas por unos reproductores primarios no relacionados entre sí, al proceder de colonias distintas pero fuertemente endogámicas, entonces sí se cumplirá que la primera generación de hijos estarían más relacionados entre sí que con sus propios padres, lo que si constituiría una predisposición a la evolución de la eusocialidad. La idea resulta más fácilmente comprensible si atendemos a la figura 13.12 en la esquematizamos un ejemplo extremo donde, como hemos indicado anteriormente, la reina y el rey de una colonia de termitas no están emparentados entre sí, pero son homocigóticos porque provienen de colonias altamente endogámicas. Los padres comparten con sus hijos el grado de parentesco normal de 0,5, pero los hijos están emparentados entre sí con un r de 1 y todos son heterocigóticos. Así los hijos estarán genéticamente predisuestos para ayudar a sus hermanos antes que a criar sus propios hijos.

Pero además, los reproductores alados que se dispersan en busca de compañero para fundar otra colonia no son producidos por los reproductores primarios, sino por unos reproductores secundarios, hijos de aquellos fundadores y en consecuencia hermanos de las castas trabajadoras. Es decir, los futuros fundadores de nuevas colonias, provienen del apareamiento entre hermanos o lo que es lo mismo de unos ciclos de endogamia y provocan que la asimetría, antes señalada, en cuanto al grado de parentesco entre hermanos se mantenga. Posteriormente, en lo que constituyen ciclos de exogamia, estos dispersantes alados forman nuevas colonias uniéndose a dispersantes procedentes de otras colonias, siendo bastante improbable que acaben apareándose con sus propios hermanos (Myles y Nutting, 1988). De esta forma se garantiza la existencia de alternancia entre la endogamia y la exogamia.

2. *Genoma vinculado a los cromosomas sexuales.* Syren y Luykx (1977) pusieron de manifiesto otra posible predisposición genética para

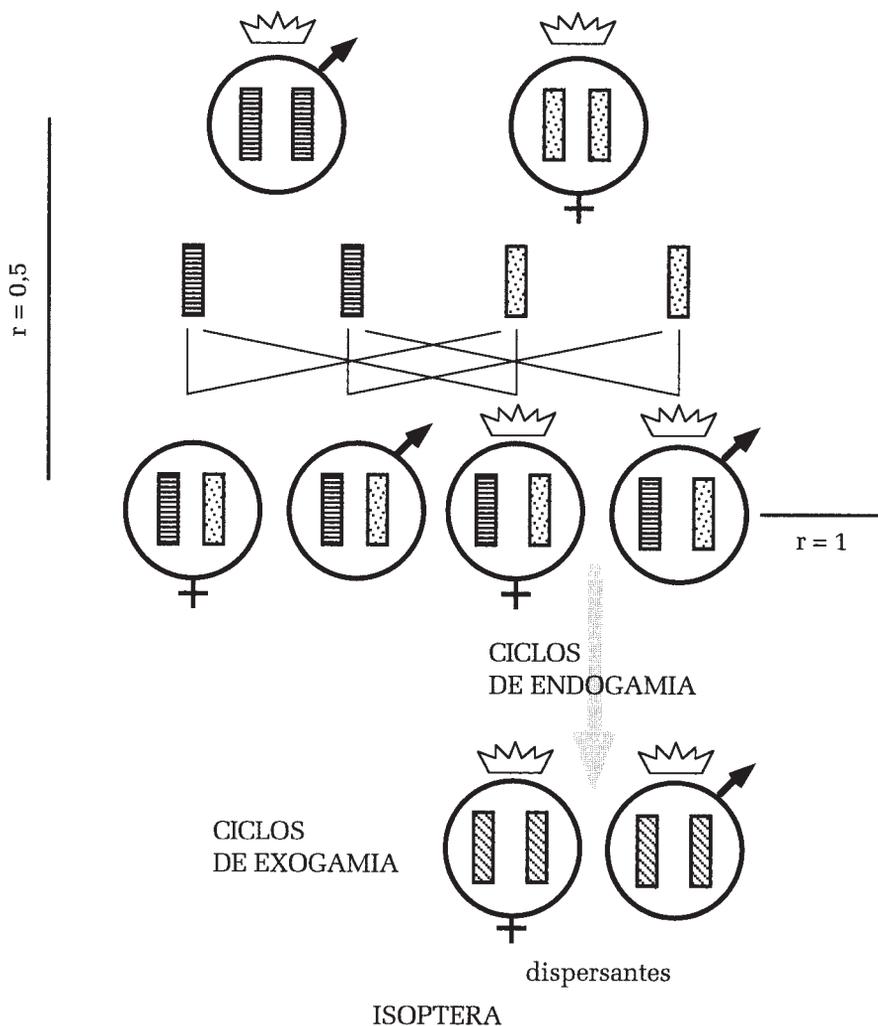


Figura 13.12.—La homocigosis de los reproductores fundadores de una colonia de termitas, responsable de un mayor grado de parentesco de los hijos entre sí que entre padres e hijos, tiene origen en ciclos de endogamia de reproductores secundarios dentro de la misma colonia. Posteriormente se produce una exogamia de modo que los reproductores homocigotos se dispersan uniéndose a otros dispersantes procedentes de colonias diferentes.

la eusocialidad en las termitas. Descubrieron que en ciertas especies una apreciable proporción del genoma está vinculado a los cromosomas sexuales. Esto implica que el grado de parentesco entre hermanos de igual sexo es superior a 0,5 (Lacy, 1980), reproduciendo un efecto similar al del sistema haplodiploide propio de los himenópteros que debería haber favorecido la evolución hacia un altruismo incrementado entre hermanos del mismo sexo (Lacy, 1984). Sin embargo, no se conocen evidencias en

este sentido. De cualquier forma, con los datos actuales resulta difícil valorar la importancia de este hecho en termitas (Crozier y Luykx, 1985), si bien a juicio de Seger (1991) parece improbable que esta característica genética haya jugado un papel relevante en el origen de la eusocialidad en las termitas.

13.6.2. Eusocialidad en mamíferos: *Heterocephalus glaber*

La única especie entre los vertebrados que responde al sistema eusocial es la rata topo desnuda (*Heterocephalus glaber*). Se trata de pequeños roedores (fig. 13.13) de unos 50 gr. como máximo, que reciben este nombre por carecer casi completamente de pelo. Los distintos aspectos de su biología han sido extensamente descritos en una reciente y completa monografía (Sherman *et al.*, 1991). De ellos se puede sintetizar la siguiente información: vive en las regiones áridas y cálidas del Este de África (Kenya, Etiopía y Somalia), formando colonias de hasta 80 individuos que ocupan un extenso sistema de túneles y se alimentan de raíces



Figura 13.13.—Cámara nido de una colonia de ratas topo desnudas (*Heterocephalus glaber*). El individuo central de mayor tamaño es la hembra reproductora o reina amamantando a sus crías. Esta cámara es compartida con otros individuos no trabajadores, de gran tamaño pero inferior al de la reina, que sirven de lecho térmico, a la vez que actúan como defensores cuando es necesario y como proveedores de alimento en forma de sus propias heces. Foto: Michael Lyster.

y tubérculos. Tienen la tasa metabólica muy baja y capacidad termorreguladora muy limitada.

Se han descrito tres castas en la colonia: los trabajadores (menor tamaño, 32 gr. de media) que son los encargados de excavar las madrigueras y buscar y acarrear alimento; los no trabajadores (gran tamaño) que defienden cuando es necesario, atienden a las crías y sirven de lecho térmico a la reina y a las crías (dos machos de esta casta actúan como reproductores); y la hembra reproductora o reina (gran tamaño) que puede producir de 1 a 4 camadas al año, de hasta 24 crías cada una.

Algunas de las crías se desarrollan más rápidamente y alcanzan mayor tamaño que los trabajadores y sustituyen a los no trabajadores que mueren.

Las hembras tienen ovarios con folículos primarios y la supresión de la reproducción en todas ellas puede estar ligada a la presencia de una feromona en la orina de la reina, ya que Jarvis (1978) demostró que es necesario el contacto físico entre la hembra reproductora y las demás, para que ocurra dicha supresión.

Todos los machos producen espermatozoides, pero los pequeños trabajadores tienen dificultad para aparearse con la enorme hembra reproductora.

Jarvis (1978) piensa que la organización social de este animal responde a una evolución bajo las fuertes presiones de un ambiente inhóspito: altas temperaturas y escasez de alimento, pero es posible que la fuerte endogamia de las colonias, que incrementa el grado medio de parentesco entre los componentes, constituya una predisposición añadida.

Así pues, los mecanismos que mantienen este sistema no están aún bastante claros, pero los factores ecológicos y genéticos que lo favorecen son probablemente bastante similares a los de otras especies eusociales: los miembros de las colonias están estrechamente emparentados y la dificultad para conseguir alimento y excavar una intrincada madriguera, claves esenciales para la supervivencia, han podido limitar, desde un punto de vista evolutivo, la capacidad de éxito de individuos aislados fuera de las colonias.

13.6.3. ¿Altruismo debido a selección por parentesco entre parásitos?: el caso de *Dicrocoelium dendriticum*

Dicrocoelium dendriticum es un trematodo endoparásito de rumiantes. Su ciclo comienza al depositar los huevos en el intestino de su hospedador (vaca por ejemplo). Los huevos son expulsados al exterior junto con las heces. Posteriormente, son ingeridos por un caracol en cuyo interior se reproducen asexualmente, dando lugar a formas denominadas cercarias,

que son expulsadas al exterior en forma de bolas de mucus. Estas bolas son comidas por una hormiga y se alojan en tubo digestivo pasando a una nueva forma denominada metacercaria. Una de ellas emigra hacia los ganglios subesofágicos de la hormiga, provocando alteraciones en su comportamiento. Las hormigas afectadas trepan hacia la punta de las hojas de hierba y se fijan a ellas aferrándose con sus mandíbulas. Allí permanecen días y noches hasta que son comidas junto con la hierba por un nuevo herbívoro.

De esta forma se facilita el paso de los parásitos hacia el hospedador definitivo (oveja por ejemplo). Pero lo curioso es que el parásito que emigró a los ganglios y controló el comportamiento de la hormiga, muere y en consecuencia no se reproduce, como ocurre con todas las demás metacercarias que alcanzan el hospedador definitivo.

Al provenir de una reproducción asexual la metacercaria que se auto-sacrifica es genéticamente idéntica a las que permanecen en el intestino, es decir posee con respecto a ellas un grado de parentesco r igual a 1. Luego este comportamiento altruista podría haber evolucionado perfectamente a través de la selección por parentesco, no obstante aún no se sabe todo acerca de este ciclo, por ejemplo si una hormiga puede ingerir más de una bola de mucus con cercarias emparentadas.

No todos los actos de altruismo son tan extremos como el suicidio o la esterilidad. Veremos a continuación brevemente más ejemplos donde el coste del altruismo es menor y donde es probable que la selección por parentesco haya sido la mayor fuerza que ha actuado en la evolución del altruismo.

13.6.4. Cooperación reproductiva entre hermanos: Pavos

Los pavos en su estado natural en América del norte, acuden en parejas de hermanos a cortejar a las hembras. Previamente, dentro de la pareja de hermanos, ambos compiten por la dominancia. Una vez establecida compiten con otras parejas de hermanos por la dominancia dentro del grupo. A continuación los grupos compiten por la dominancia dentro de la población local. Después de ello, el macho dominante dentro del dúo dominante, a su vez, dentro del grupo dominante, será el que obtendrá la mayoría de los apareamientos.

En cada dúo el macho subordinado ayuda al dominante en las distintas competiciones con otros dúos, y además, coopera en la atracción de hembras, pero NO se reproduce. En términos de eficacia biológica parece que lo mejor sería que tuviera sus propios hijos. Pero dado que existe este fuerte sistema de competencia, si después de enfrentarse con su hermano pierde, la siguiente mejor estrategia es ayudarlo, e intentar conseguir que se reproduzca, y de esta forma conseguir una cierta eficacia

inclusiva a través de los sobrinos. Ya que si lo intentara solo no llegaría a aparearse.

13.6.5. Llamadas de alerta entre hembras de perritos de la pradera

Un fenómeno muy extendido en la naturaleza son las llamadas de alarma. En una serie de especies de roedores entre las que se encuentra los perritos de la pradera y las, antes vistas, ardillas terrestres, los individuos dan gritos de alarma cuando hay un predador en las proximidades de la madriguera. Esto le supone al actor un coste porque corre el riesgo de atraer sobre sí la atención del predador. Lo sorprendente es que son sólo las hembras las que emiten gritos de alarma. ¿Por qué?

En estas especies al alcanzar la edad reproductora, los machos se dispersan hacia zonas vecinas, mientras que las hembras por el contrario se mantienen en el territorio paterno. En consecuencia, el grado de parentesco medio entre las hembras de un territorio es notablemente mayor que el de los machos.

13.6.6. Fisión de grupos en macacos

El compartir alimento puede ser un importante acto de altruismo que puede realizarse básicamente de dos formas:

- a) Directa: llamadas de alimento, para avisar (probablemente a los parientes) que se ha encontrado alimento.
- b) Indirecta: tolerando la presencia próxima de un individuo comiendo.

Observaciones en Macacos japoneses han puesto de manifiesto la fuerte correlación existente entre el grado de parentesco (r) con el subordinado y la buena disposición de un dominante para permitirle que permanezca cerca de él, mientras ambos comen. En general se han observado en otras especies de Macacos, estos y otros comportamientos de tipo altruista, tales como la desparasitación de unos a otros, que también aumenta en frecuencia de realización en función del grado de parentesco (fig. 13.14a).

Dentro de los grupos sociales se producen de forma natural divisiones cuando el grupo ha crecido debido a la reproducción. Estas fisiones no se realizan al azar, sino separándose subgrupos de individuos más emparentados. Con lo cual el grado de parentesco medio de los nuevos grupos es más alto (fig. 13.14b). Resultando ventajosa la fisión porque al incrementar el grado de parentesco medio del grupo se favorece el aumento de los comportamientos altruistas.

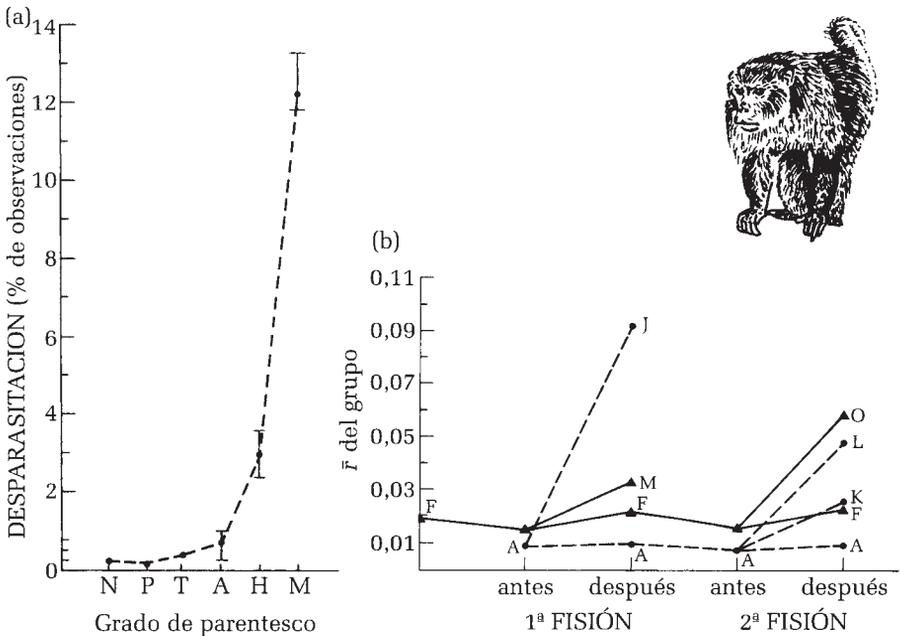


Figura 13.14.—*a*) La frecuencia de los comportamientos de desparisitación se incrementa en función del grado de parentesco en macacos japoneses *Macaca fuscata*. N: no emparentados (diferentes líneas maternas); P: primos; T: tío-sobrino o tía-sobrino; A: abuela-nieto; H: hermanos (medios y enteros); M: madre-hijo. *b*) Efectos de la fisión de grupos sobre la media de parentesco de los grupos resultantes en macaco rhesus *M. mulatta*: en todos los casos se incrementa el grado de parentesco medio dentro de los nuevos grupos.

13.6.7. Ayudantes de cría

Existen numerosas especies de animales, sobre todo aves (más de 150 especies) en las que determinados individuos jóvenes pero sexualmente maduros, ayudan durante la reproducción a criar hijos de otros, en lugar de reproducirse ellos mismos. En este apartado nos ceñiremos a casos muy concretos de ayudantes de cría en aves, pero para una extensa revisión desde un punto de vista evolutivo y de los factores ecológicos que actúan en la existencia de ayudantes y cría comunal en aves podemos remitirnos al libro de Jeram L. Brown (1987).

Tomemos como ejemplo el arrendajo de matorral de Florida (*Aphelocoma coerulescens*) que ha sido estudiado durante 15 años por Glen Woolfenden y John Fitzpatrick (1984). El hábitat apto para esta especie es disperso y escaso, lo que provoca núcleos reproductivos de arrendajos separados por zonas no aptas desocupadas.

Los reproductores viven en parejas con territorios permanentes durante todo el año. La mitad de las parejas tienen ayudantes de cría con

una media de 1,8 por pareja. Los ayudantes de cría son jóvenes, normalmente hijos o parientes próximos de los reproductores, que colaboran en la alimentación y defensa del nido. Los machos son los que ayudan con más intensidad y permanecen más tiempo en su territorio de nacimiento, hasta que consiguen su propio territorio o se dispersan para obtenerlo.

Desde el punto de vista genético el beneficio de ayudar a criar hermanos más jóvenes es muy parecido al de criar sus propios hijos (comparten con ambos un grado de parentesco similar). Pero utilizando datos promedio reales, en teoría un arrendajo de matorral ayudante de cría tendría más éxito estableciendo su propio territorio de cría (si pudiera) que ayudando a sus padres, ya que el beneficio neto de ayudar sólo sería 0,14 frente al 0,62 de beneficio neto de criar. Sin embargo estos cálculos han sido simplificados en exceso, ya que no se tuvo en cuenta que:

- La mortalidad de los jóvenes aumenta si crían a edad temprana.
- Los comportamientos de defensa de los ayudantes incrementan la supervivencia de los pollos.
- Permanecer y aportar cebas a las crías, incrementa la supervivencia de los padres, lo que afecta a la eficacia inclusiva del ayudante.
- Ayudar puede servir como adiestramiento, aumentando el éxito de los jóvenes cuando críen por sí mismos.
- Si todos los jóvenes eligieran establecerse y reproducirse se incrementaría enormemente la competencia por sitios de cría.

De cualquier forma, y a pesar de estas observaciones, lo mejor para un joven arrendajo, si encontrara un territorio, sería establecerse y criar. El hecho de que elijan ayudar se debe a que el hábitat está saturado, constituyendo un recurso escaso, de forma que no hay espacio para que los jóvenes se establezcan. Por esta razón, los machos obtienen mayor beneficio permaneciendo con sus padres y ayudándoles a criar, ya que así consiguen algo de eficacia inclusiva, mientras esperan para heredar un espacio de cría. Hecho que se produce más fácilmente si se incrementa el tamaño del grupo familiar, ya que los grupos grandes desplazan a los pequeños e incrementan su territorio de forma que este se puede dividir (fig. 13.15). De todo esto, se desprende la existencia de una serie de factores ecológicos y genéticos que contribuyen a explicar la existencia de los ayudantes de cría.

En otra especie: *Malurus cianeus*, el recurso escaso lo constituyen las propias hembras y como vemos en la figura 13.16, el número de ayudantes aumenta cuando disminuye la proporción de hembras disponibles. Para los machos de esta especie también se cumple la regla de Hamilton, ya que los beneficios esperados de ayudar superan a los de criar, porque el número de pollos esperados si criara debe reducirse en función de la probabilidad de aparearse que es muy baja debido a que las hembras constituyen un recurso escaso.

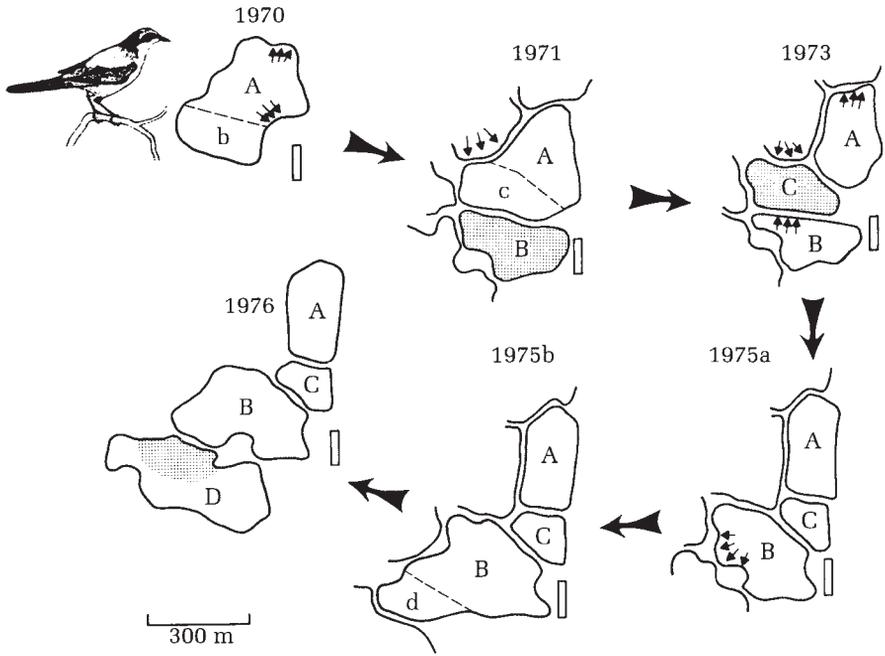


Figura 13.15.—Proceso de división y herencia de territorios en una familia de arrendajo de matorral de Florida (*Aphelocoma coerulescens*) durante un período de seis años (Woolfenden y Fitzpatrick, 1978). Las áreas sombreadas B, C y D corresponden a terrenos heredados respectivamente, por dos hijos y un nieto de la pareja original que ocupaba el territorio A.

Otra evidencia de la actuación de la selección por parentesco en los ayudantes de cría la tenemos en *Manorina melanophrys*, donde se aprecia una relación directa entre grado de parentesco y número de visitas al nido para aportar alimento (tabla 13.2).

Tabla 13.2.—Relación entre el número de visitas por hora y el grado de parentesco en *Manorina melanophrys*.

Relación de parentesco	Grado de parentesco	Visitas por hora
Padre	1/2	6,85
Abuelo	1/4	3,33
Padre	1/2	10,41
Medio hermano	1/4	4,82
Hermano completo	1/2	3,23
Medio sobrino	1/8	0,22
Hermano completo	1/2	1,98
Medio sobrino	1/8	2,08
Hermano completo	1/2	3,40
Medio tío	1/8	0,73

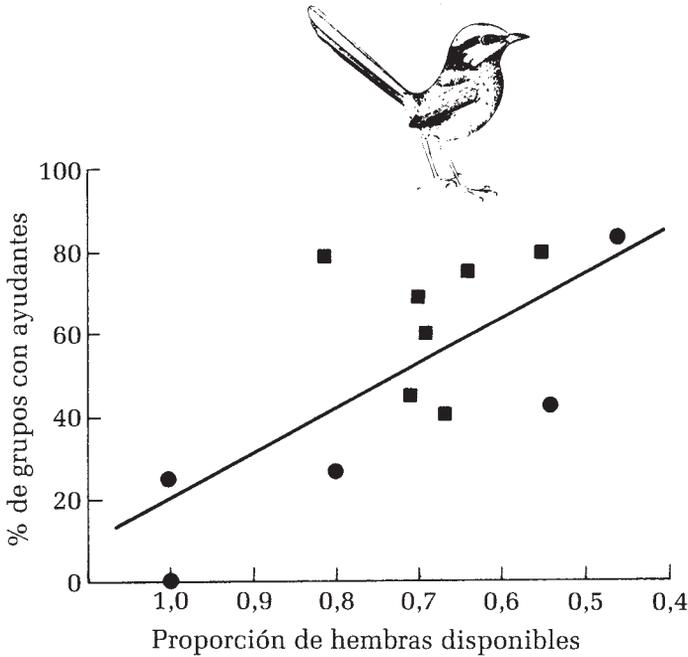


Figura 13.16.—Correlación positiva entre frecuencia de ayudantes machos y disminución en la disponibilidad de hembras en dos especies de malúridos (Rowley, 1981): *Malurus cianeus* (círculos) y *M. splendens* (cuadrados).

Un estudio reciente de Shigemoto Komeda, Satoshi Yamagishi y Masahiro Fujioka (1987), ha puesto de manifiesto la existencia de cría cooperativa en el rabilargo (*Cyanopica cyana*) en una región central del Japón. Los ayudantes parecen ser individuos jóvenes, que en algunos casos visitan varios nidos, incluso con tanta frecuencia como los propios padres. Aunque no se dispone aún de datos al respecto, dado que esta especie forma grupos estables a lo largo del año (Hosono, 1968), que crían en agrupamientos con nidos muy próximos (Redondo *et al.*, 1990), es previsible que el grado de parentesco entre los individuos de un grupo sea muy elevado. Quizá en esta especie no sea aplicable la hipótesis de la saturación del hábitat y se hacen necesarios estudios más profundos sobre sus condiciones ecológicas y genéticas.

13.7. Otros mecanismos de evolución de comportamientos altruistas y cooperativos: altruismo por retorno de beneficio

Hasta aquí hemos visto una serie de comportamientos altruistas dirigidos siempre hacia individuos emparentados, que han podido evolucionar

nar merced al mecanismo de la selección por parentesco. El problema se plantea cuando observamos comportamientos altruistas o cooperativos dirigidos hacia no parientes, y en ocasiones, incluso a otras especies.

Para que estos comportamientos evolucionen debe existir algún tipo de beneficio para el actor, que supere al coste invertido. Trivers (1985) se refiere a este hecho llamándolo «Altruismo por retorno de beneficio». Bajo este concepto Trivers (1985) engloba dos mecanismos con matices distintos. En el primero al que denomina propiamente «altruismo por retorno de beneficio», el acto «altruista» realizado por el actor determina de alguna manera el retorno de beneficio para el actor, beneficio que ha de ser mayor que el coste inicial. El segundo mecanismo, al que denomina «altruismo recíproco» o «reciprocidad», sería un caso especial de altruismo por retorno de beneficio, donde el receptor en respuesta elegiría actuar a su vez de forma altruista.

Por nuestra parte, dentro del altruismo por retorno de beneficio, trataremos de mostrar las diferencias existentes entre estos dos mecanismos, que consideramos netamente diferenciados, y a los que denominaremos: Altruismo recíproco o reciprocidad (también cooperación) y Beneficios indirectos (también conocido por pseudo-altruismo).

13.8. Altruismo recíproco

Se ha observado entre los babuinos (*Papio anubis*) subadultos, que un individuo se ocupa de distraer al macho dominante mientras otro intenta aparearse con alguna hembra, sucediendo esto entre individuos no emparentados (casos similares ocurren en especies más próximas a nuestro entorno como el ciervo e incluso el gallo doméstico).

En los murciélagos hematófagos *Desmodus rotundus* cuando un individuo vuelve al refugio después de haber comido, es frecuente que regurgite parte de la sangre que ha ingerido para que coman otros compañeros de refugio, hecho que ocurre tanto entre parientes como no parientes.

La evolución de este tipo de comportamientos hacia no parientes se ha explicado en base a una posible reciprocidad, de modo que el individuo altruista espera recibir un beneficio mediante un acto similar por parte del actual receptor en un futuro encuentro (Trivers, 1971).

Estos comportamientos ocurren en sistemas sociales donde la probabilidad de sucesivos encuentros entre los mismos individuos es alta, por ejemplo en grupos sociales más o menos estables, o dentro de un mismo refugio como en *Desmodus*.

La cuestión que se suscitó y tardó varios años en resolverse fue que en una población de individuos que practican altruismo recíproco, podría aparecer un individuo que practicase una estrategia mutante consistente

en no realizar actos altruistas y sólo recibir los beneficios de los demás. Dado que sólo obtendría beneficios y ningún coste, y estos beneficios se traducirían en éxito reproductivo. Al ser su éxito muy superior a los demás sus genes se extenderían rápidamente, de forma que la población final estaría formada sólo por individuos no altruistas. Esto implicaría que este tipo de cooperación o reciprocidad no sería evolutivamente estable.

El diseño de un modelo que explicara la estabilidad evolutiva de la reciprocidad tardó en llegar, y sólo fue posible con el establecimiento del concepto de *estrategia evolutivamente estable* y la aplicación de la teoría de juegos –desarrollada fundamentalmente por los economistas Von Neumann y Morgenstern (1944)– a los procesos evolutivos (véase capítulo 9).

Concretamente, el problema del altruismo recíproco se puede plantear mediante un juego conocido como «el dilema del prisionero». Básicamente, consiste en dos jugadores que pueden desertar o cooperar, estableciéndose premios a la elección de uno y otro que van condicionados por el comportamiento del otro jugador. Se deben cumplir unas reglas en cuanto a la magnitud de los premios (fig. 13.17). Estos premios deben entenderse en magnitud de éxito reproductivo para el actor. Si hay un solo encuentro la única estrategia posible es desertar, porque los premios son siempre mayores que cooperando. De esto se deduce que la cooperación no puede evolucionar si no se repiten los encuentros.

Asumiendo que existe una determinada probabilidad de que los individuos vuelvan a interactuar en el futuro, ¿podría evolucionar la cooperación?, ¿mediante qué estrategia concreta?: ¿cooperar siempre, alternar una vez cada opción, u otro tipo de estrategia?

Fueron Axelrod y Hamilton (1981) los que realizaron una simulación del juego mediante ordenador, incluyendo diferentes jugadores que practicaban distintas estrategias (hasta un total de 62). Repetían el juego varios millones de veces, de modo que aquella estrategia que conseguía más puntos, aumentaba su presencia y acababa desplazando a las demás.

		JUGADOR B	
		coopera	deserta
JUGADOR A	coopera	R=3 Recompensa cooperación mutua	S=0 Sanción por «primo»
	deserta	T=5 Tentación para desertar	P=1 Penalización por deserción mutua

Figura 13.17.–El juego del «dilema del prisionero» (Axelrod y Hamilton, 1981). Se muestran las diversas recompensas al jugador A en función de la elección del jugador B con valores numéricos ilustrativos.

Las distintas estrategias elegidas fueron remitidas a los autores del ensayo, desde distintos países y procedentes de muy distintos campos del saber. Pero, finalmente, la que siempre se impuso desplazando a todas las demás, resultó ser una de las más simples. Dicha estrategia se denominaba TIT FOR TAT (TFT en abreviatura), que en castellano se podría traducir por el refrán popular: «*hoy por ti, mañana por mí*», o mejor «*sembrar para recoger*». Aunque si no se devuelve el favor se puede convertir en «*donde las dan las toman*».

La estrategia TIT FOR TAT consistía en primero cooperar, y después hacer lo mismo que el otro jugador había hecho en el movimiento anterior. Por tanto, según este modelo la reciprocidad en forma de una estrategia basada en el «recuerdo» del resultado de la interacción anterior puede evolucionar y mantenerse estable a la explotación de otras posibles estrategias. Existen evidencias empíricas de la existencia de un reconocimiento individual y del recuerdo de interacciones pasadas, por lo que la estrategia TFT no tendría problema en evolucionar.

Wilkinson (1984) comprobó que el altruismo recíproco de la regurgitación de sangre en los vampiros (*Desmodus rotundus*) se ajustaba al modelo TFT, ya que:

- Ocurre entre individuos no emparentados (también ocurre entre parientes) que son compañeros de refugio, lo cual asegura la posibilidad de futuros encuentros.
- Los donantes reconocen el engaño, y no regurgitan para aquellos que no han actuado recíprocamente en anteriores encuentros.
- Se cumple que el beneficio de recibir ayuda es mayor que el coste para el donante. Como podemos apreciar en la gráfica de la figura 13.18, la ganancia en horas hasta la inanición es mayor para el receptor, que el retroceso en esa misma escala para el donante, para una misma cantidad de alimento recibida o cedida respectivamente.

Muy recientes estudios (Dugatkin, 1991, y Dugatkin y Alfieri, 1991), parecen poner de manifiesto la existencia de la estrategia TIT FOR TAT en el pez guppy *Poecilia reticulata*. En contextos de comportamiento de inspección de un predador, identifican y recuerdan a los coespecíficos más predispuestos a la cooperación, y posteriormente, eligen estar en su proximidad en los encuentros futuros.

13.9. Beneficios indirectos

Ciertos comportamientos observados entre individuos de una misma especie pero no parientes, o incluso de distintas especies, en los que no se

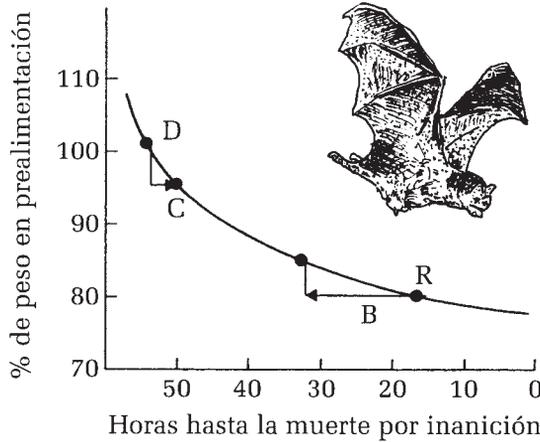


Figura 13.18.—Altruismo recíproco en vampiros *Desmodus rotundus* (Wilkinson, 1984). La pérdida de peso después de donar alimento sigue una curva exponencial negativa, produciéndose la muerte por inanición cuando el peso de pre-alimentación alcanza sólo el 75% en el crepúsculo. El beneficio B expresado en incremento de horas hasta la muerte por inanición es mayor para el receptor R, que el coste C expresado en retroceso en esa misma escala para el donante D, para una misma cantidad de alimento del 5% en peso, cedida o recibida.

apreciaba ninguna aparente reciprocidad por parte del receptor, revelaron la existencia de un nuevo mecanismo de evolución de los comportamientos altruistas o cooperativos.

Uno de los ejemplos que mejor ilustra este tipo de mecanismo es el del pez *Labroides dimidiatus*. Estos peces limpiadores viven en arrecifes coralinos, y deben su calificativo al hecho de que eliminan ectoparásitos y restos alimenticios de la boca, agallas y piel de varias especies de peces «hospedadores» (denominados así porque los limpiadores llegan a introducirse en su boca). Los *Labroides* tienen colores llamativos que utilizan junto a una especie de danza para advertir de su presencia a sus hospedadores, ya que de otra manera, en base a la enorme diferencia de tamaño, podrían ser confundidos con presas. Los hospedadores, en respuesta, adoptan a menudo una postura de aparente trance mientras los limpiadores realizan su tarea. Esta sería una simple interacción de tipo simbiótica: el hospedador se beneficia de eliminar parásitos y el limpiador obtiene gran cantidad de alimento. Pero el hecho peculiar que nos interesa, radica en que el hospedador presenta un comportamiento altruista frente al limpiador. Este consiste en que si durante la operación de limpieza aparece un predador del hospedador, éste en lugar de huir inmediatamente, pierde cierto tiempo en avisar a su limpiador, con movimientos bucales y del cuerpo, para que salga y se ponga a salvo. El coste de este acto para el hospedador es evidente pues pierde un tiempo antes de huir que incrementa el riesgo de ser predado. Pero ¿cuál es el beneficio?

Dado que se trata de miembros de distintas especies, obviamente el parentesco queda descartado como explicación. Tampoco existe reciprocidad: el limpiador no actúa recíprocamente con otro acto altruista. Lo que ocurre en este caso es que existe un beneficio indirecto para el hospedador que supera el coste del acto altruista. El beneficio indirecto radica en la garantía de, una vez pasado el peligro, ser limpiado de nuevo por el mismo *Labroides*.

Otro caso interesante, y esta vez entre individuos de una misma especie, es el de *Turdoides squamiceps*, que es un ave que vive en grupos estables dentro de territorios comunitarios en diversas zonas de oriente medio. Es frecuente que algunos individuos dominantes, cedan comida y asean a otros subordinados, con los que no están emparentados, llegando incluso a expulsarlos para relevarlos en tareas de vigilancia. Lo curioso del caso es que no se observa reciprocidad: los subordinados nunca alimentan ni relevan a los dominantes (Zahavi, 1977a).

Todo ese aparente derroche de altruismo, constituye una sofisticada estrategia cuyo fin último es mantener el estatus jerárquico, para de esta forma, ser elegidos con posterioridad por las hembras, que atienden al rango de dominancia para decidir con quien se aparean. Las hembras basan su elección en esos comportamientos altruistas ya que constituyen señales fiables de aptitud del macho que no sólo es capaz de mantener su estatus jerárquico, sino que además se permite «regalar» los recursos sobrantes a los subordinados.

El beneficio de estos machos radica precisamente en que las hembras los eligen como pareja. En consecuencia los altos costes de tales comportamientos altruistas quedan compensados y superados por dicho beneficio que supone el incremento en la capacidad de reproducción.

Así pues, estos beneficios indirectos o pseudo-reciprocidad (Connor, 1986) no requieren de un ajuste al modelo TFT, ya que se producen por otras razones que no implican respuesta costosa por parte del receptor, es decir sin reciprocidad altruista.

13.10. Resumen

La existencia de comportamientos altruistas y cooperativos, difíciles de explicar desde la perspectiva de la selección natural de Darwin, ha despertado gran interés en las tres últimas décadas. Se han tratado de aportar respuestas o mecanismos que puedan explicar la estabilidad evolutiva de estos comportamientos sin contravenir la teoría de la selección natural.

Wynne-Edwards propuso la existencia de la selección de grupo. Aunque existen importantes objeciones teóricas y evidencias empíricas en su

contra, actuó como revulsivo al provocar una gran controversia y despertar el interés del mundo científico. En oposición a la selección de grupo, Hamilton propone que lo importante son las copias de los genes, y dado que los portadores de mayor número de copias de genes de un individuo son sus parientes, enuncia el concepto de eficacia biológica inclusiva, es decir el éxito reproductivo individual más el debido al de sus parientes, siempre en función del grado de parentesco.

Hemos descrito cómo se realiza el reconocimiento de parientes y cómo puede funcionar la selección por parentesco, presentando algunas de las principales evidencias de la evolución de los comportamientos altruistas y cooperativos a través de la selección por parentesco, deteniéndonos en el caso extremo de los insectos eusociales.

Existen también otros comportamientos altruistas que se han seleccionado por mecanismos (no excluyentes, en ocasiones, de la selección por parentesco), tales como el altruismo recíproco o reciprocidad, cuya estabilidad evolutiva responde al modelo denominado TIT FOR TAT; o el mecanismo de beneficio indirecto, donde no existe reciprocidad por parte del receptor, que se engloba con el anterior dentro del llamado altruismo por retorno de beneficio.

Los comportamientos altruistas se podrían definir como actividades que implican para el actor un coste en términos de su eficacia darwiniana. Aunque el significado en castellano de la palabra altruismo es: «diligencia en procurar el bien ajeno aún a costa del propio», este concepto utilizado en etología conlleva la paradoja de que la pérdida para el actor en eficacia darwiniana, se ha seleccionado merced al «egoísmo») de los genes, ya que el balance final que obtiene dicho sujeto es positivo, atendiendo a su eficacia biológica inclusiva (que incluye la probabilidad de paso de copias de los genes de forma indirecta).

En la naturaleza puede existir también el «verdadero» altruismo, que implica una pérdida en eficacia biológica inclusiva, pero se trataría de comportamientos maladaptativos que ocurren de manera esporádica y no pueden evolucionar, ya que los genes que tienen efectos perjudiciales en cuanto a su eficacia en producir copias de sí mismos, acaban desapareciendo por definición.

Resumiendo de forma gráfica lo anterior, un individuo puede extender sus genes en futuras generaciones (fig. 13.19) no sólo a través de la reproducción, sino mediante una serie de comportamientos hacia otros cuyos mecanismos de evolución hemos descrito.

Estos mecanismos son:

- La selección por parentesco: si se realizan actos altruistas hacia parientes se puede incrementar la eficacia inclusiva.

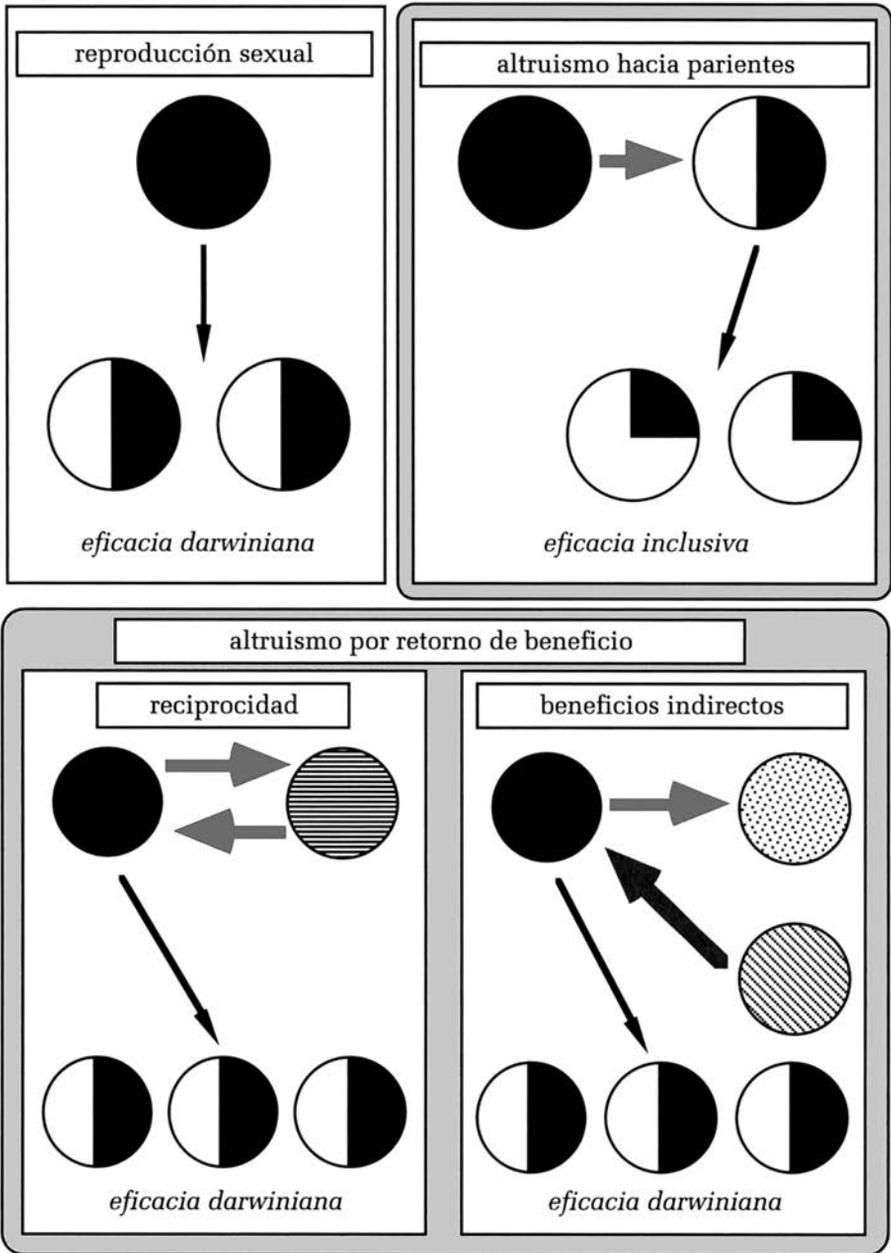


Figura 13.19.—Esquema resumen que muestra los distintos mecanismos evolutivos, descritos en este capítulo, mediante los cuales un individuo puede extender sus genes en futuras generaciones, realizando comportamientos «altruistas» hacia otros. Explicación en el texto.

- La reciprocidad: si un individuo realiza un acto beneficioso para otro y este le devuelve el favor, puede incrementar su éxito reproductivo o eficacia darwiniana.
- Los beneficios indirectos: al realizar un comportamiento beneficioso para un individuo, se obtiene otro tipo de beneficio de forma indirecta que se traduce en un aumento del éxito reproductivo.

Por todo ello, los comportamientos altruistas y cooperativos se pueden considerar, desde un punto de vista genotípico, comportamientos egoístas, donde el fin último, en todos los casos, es extender el máximo número de copias de genes a las siguientes generaciones, bien incrementando el éxito reproductivo individual o eficacia darwiniana, o bien algún otro componente de la eficacia biológica inclusiva.