

## Altruismo

### ¿Se cumple la regla de Hamilton?

Cuando Charles Darwin propuso la teoría de la evolución por selección natural, uno de los problemas más espinosos que no pudo resolver fue el del altruismo. Darwin pensó en un comienzo que se trataba de un problema irresoluble, fatal incluso para su teoría. En efecto, la selección natural explica un proceso evolutivo que se funda en la supervivencia y reproducción diferencial de los individuos. No parece ello compaginarse con la evolución y el mantenimiento de comportamientos altruistas que, por definición, reducen la probabilidad que un individuo tiene de reproducirse.

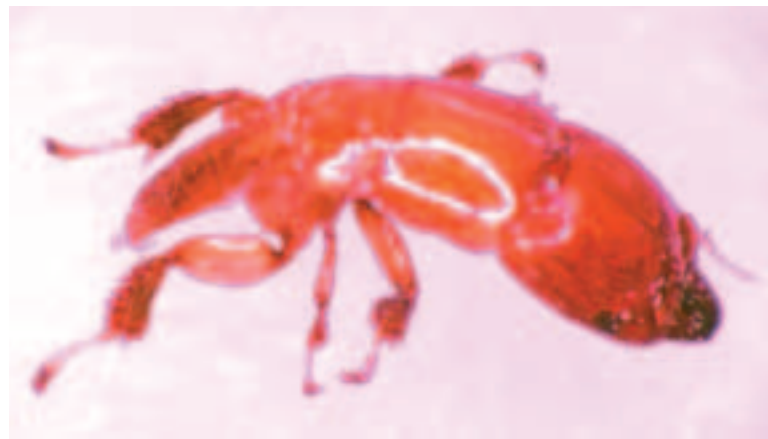
En la naturaleza abundan las muestras de altruismo. Pensemos, por ejemplo, en los centinelas de las manadas de mamíferos o de bandadas de aves. Emiten llamadas de alarma avisando del peligro al resto de sus congéneres, al tiempo que quedan ellos expuestos a su captura, al atraer la atención del predador. Entre los vertebrados con estructura social, nos ofrecen un testimonio de altruismo los individuos que prestan ayuda en la cría de los pequeños que no son hijos suyos. Muy conocido es el caso, entre los insectos sociales, de las castas estériles, un fenómeno del que se ocupó el propio Darwin.

Para el naturalista inglés, la aparente contradicción entre reproducción diferencial y altruismo podría deshacerse, en parte al menos, con la incorporación del concepto de selección de familia. Aunque un individuo no alcance a reproducirse, sus características genéti-

cas pasarán a las generaciones siguientes a través de la reproducción de quienes guardan con él una relación de estrecho parentesco genético. Por lo tanto, la conducta altruista tiene sentido biológico siempre y cuando se favorezca la supervivencia y reproducción de parientes cercanos. El estado de la genética de la época no le permitió a Darwin ahondar más en la cuestión, pero su idea general constituye la base de la teoría de la selección por parentesco ("kin selection").

Esta tesis la esbozó, a mediados de los años sesenta, William Donald Hamilton. Su teoría de la selección por parentesco permite entender el altruismo, la cooperación y la reducción de comportamientos agresivos o de competencia entre congéneres. El núcleo central de dicha tesis reside en "la regla de Hamilton". De acuerdo con la misma, se favorece el altruismo (y la reducción de competencia o agresión) cuando se cumple la relación  $rb > c$ ; donde  $r$  representa el nivel de parentesco genético entre los organismos que interactúan,  $b$  designa el beneficio que el organismo altruista obtiene con su comportamiento y  $c$  es el costo de su comportamiento. En pocas palabras, se espera que el comportamiento de un individuo sea más altruista y menos competitivo con quienes comparte una extensa porción de sus genes, es decir, con sus propios parientes.

Cuanto más estrecho sea el parentesco, mayor proporción de genes compartirán: 1/2 si son hermanos, 1/8 si son primos, etc. Mayor también será el nivel de cooperación, y menor, el nivel de agresión esperado. Al cooperar con parientes facilitándoles la reproducción, el altruista aumenta indirectamente la probabilidad de transmitir sus propios genes. Significa ello que la eficacia ("fitness") de un individuo no se restringe a la capacidad de propagar directamente sus genes, sino que abarca también la eficacia que se gana al posibilitar la repro-



1. Machos de *Sycosapter huberi*, avispa no polinizadora asociada con higos Australianos. En esta especie de avispa el 15% de los machos son decapitados por sus congéneres durante las luchas generadas en la competencia por hembras para aparearse



2. *Meerkats (Suricata suricatta) del Parque Nacional Kalahari Gemsbok en Sudáfrica. Individuos de esta especie social cooperan con su grupo adoptando la posición de centinelas (permaneciendo parados en dos patas) para alertar al grupo sobre la presencia de predadores*

ducción de sus parientes. A esa eficacia total se le ha llamado "eficacia inclusiva". Cuanto mayor sea la cooperación con individuos emparentados, tanto

mayor resultará la eficacia inclusiva del altruista.

Numerosas observaciones se han venido explicando a la luz de esa teoría. Sin embargo, la investigación reciente se muestra mucho más cauta. Así, se ha comprobado que la selección por parentesco pierde vigor, o incluso desaparece, cuando los individuos emparentados entran en competencia directa por los recursos o por la reproducción.

El grupo encabezado por Stuart West ha demostrado que el nivel de agresión entre los machos de avispas asociadas con higos (*Ficus* sp.) no depende del grado de parentesco, sino del nivel de competencia por los recursos. Existen dos tipos de avispas asociadas con higos: las que polinizan sus flores y las que parasitan los frutos. Los machos, ápteros, no pueden dispersarse y mueren en el interior del higo, pero las hembras, que son aladas, sí pueden dispersarse. El apareamiento con machos ápteros se realiza en el interior del fruto. Tras el apareamiento, las hembras abandonan el higo donde nacieron en busca de otro higo (por lo común, en otro árbol) donde depositar los huevos. Comienza entonces un nuevo ciclo. En muchas especies de avispas parásitas los machos presentan estructuras apropiadas para el combate y la defensa (grandes mandíbulas y "escudos" torácicos). Algunas luchas son a muerte. Además, el grado de parentesco entre machos que se encuentran en el mismo higo varía de acuerdo con la especie: en algunas especies sólo una hembra, en promedio, deposita los huevos en cada higo (todos los machos de esa puesta serán hermanos), mientras que en otras especies varias hembras ponen los huevos en el mismo higo (en cuyo caso el grado de parentesco entre machos es mucho menor).

En contra de las predicciones de la regla de Hamilton, West y colegas no observaron relación alguna entre el nivel de agresión de los machos y su grado de parentesco. Descubrieron, sin embargo, que el nivel de agresión dependía del número de hembras por higo: la agresividad entre machos aumentaba en relación inversa al número de hembras disponibles para la cópula. En otras palabras, la agresividad dependía del nivel de competencia por el apareamiento, no del grado de parentesco entre los machos.

Se han observado, asimismo, numerosos testimonios de cooperación entre individuos que no guardan, unos con otros, relación de parentesco. En determinados grupos de mamíferos que conviven y cooperan en la reproducción y el cuidado de la progenie, no todos los que participan en esa asistencia se hallan en relación de parentesco con los individuos reproductores. A este propósito, el equipo de Tim Clutton-Brock ha demostrado que, en las mangostas de la especie *Suricata suricatta*, el nivel de cooperación no depende del parentesco genético, sino de la edad, sexo y tamaño del individuo altruista.

Las hipótesis avanzadas para explicar esta y otras observaciones similares vinculan la cooperación o la no agresión con la adaptación del individuo, relegando a un segundo plano la eficacia inclusiva. En este contexto reforzar la adaptación debe entenderse en un triple sentido: en primer lugar, aumentar el estatuto social del que presta ayuda e incrementar así sus posibilidades apareamiento futuro o de obtener mayor poder en el grupo; en segundo lugar, reducir las probabilidades de que el individuo sea expulsado del grupo, lo que favorece su supervivencia o reproducción más adelante; en tercer lugar, incrementar el tamaño del grupo mediante la caída de la mortalidad, factor que a largo plazo resulta ventajoso para el altruista, pues le posibilita recibir ayuda de individuos más jóvenes en el futuro.

Por consiguiente, aunque la regla de Hamilton ha servido para explicar comportamientos altruistas, pacíficos y de cooperación entre congéneres, carece de validez general, habida cuenta de la enorme cantidad de circunstancias en que no se cumple.

Hay, pues, que modificarla. Por un lado, debe dar cabida al efecto de competencia entre organismos emparentados. Por otro, resulta imprescindible acometer investigaciones que cuantifiquen el efecto en la eficacia (o adaptación) del individuo que genera la competencia entre parientes, así como otras que cuantifiquen la eficacia directa e indirecta generada por un comportamiento altruista o de cooperación.

CARLOS A. MACHADO  
Depto. de Ecología y Biología Evolutiva  
Universidad de Arizona, Tucson (EE.UU.)