

## Capítulo 25. El comportamiento animal

Las características de comportamiento de los organismos son producto de la selección natural y afectan su aptitud. El estudio del comportamiento y su evolución es un área muy activa en la investigación biológica, que involucra a científicos de una gran variedad de disciplinas. La etología es el estudio del comportamiento de los animales en su ambiente natural, con énfasis particular en los patrones de comportamiento específicos de especie y sus orígenes evolutivos.

Aunque todo comportamiento tiene sus raíces en el programa genético de cada individuo, sólo en pocos casos ha sido posible correlacionar un comportamiento particular con la presencia o la ausencia de alelos específicos. Los comportamientos son típicamente el resultado de las interacciones de un gran número de genes, cuya influencia es ulteriormente modificada por las interacciones del individuo con su ambiente.

Una explicación completa acerca de por qué un animal tiene un comportamiento particular implica diversos tipos de preguntas: preguntas en términos de la secuencia inmediata de los hechos fisiológicos que llevaron al comportamiento observado y preguntas acerca de cuál es el valor adaptativo de ese comportamiento, así como cuáles son sus orígenes evolutivos.

Los patrones de comportamiento que aparecen esencialmente completos la primera vez que el organismo se encuentra con el estímulo pertinente se conocen como patrones de acción fija. Los patrones de acción fija son sumamente estereotipados y rígidos y, para miembros de un especie dada de edad, sexo y condición fisiológica particular, son tan predecibles y constantes como las características anatómicas de la especie.

El aprendizaje es la modificación del comportamiento como resultado de la experiencia. Se pueden reconocer varias categorías de aprendizaje, entre ellas, la habituación, el aprendizaje asociativo -que incluye tanto el condicionamiento clásico como al condicionamiento operativo-, el troquelado y la imitación.

La gran mayoría de los organismos obtienen información del ambiente (incluidos otros organismos) a través de sus sentidos y, con esa información, pueden responder a los cambios que se van presentando. La comunicación entre dos organismos lleva implícita la transmisión de información que consiste en la interacción entre dos organismos. La información se transmite a través de un canal e involucra la transmisión de una señal. Los animales se comunican por medio de los más diversos estímulos: químicos, lumínicos, sonoros, eléctricos, vibratorios, de presión o de temperatura. Muchos animales viven en sociedades -grupos de individuos de la misma especie que conviven de una manera organizada, con división de los recursos y del trabajo y con dependencia mutua-. Desde un punto de vista evolutivo, es muy interesante el denominado comportamiento social de los animales. Este comportamiento puede ser "egoísta", "cooperativo", "altruista" o "malicioso", con diferentes consecuencias para la aptitud del dador y el receptor.

Las sociedades de insectos se cuentan entre las más grandes y más complejas de las sociedades animales.

El comportamiento y la fisiología de los miembros de la colmena son controlados por el intercambio de señales químicas en forma de feromonas. Las sociedades de vertebrados frecuentemente están organizadas en términos de dominancia social. Las jerarquías de dominancia social pueden tomar distintas formas. La territorialidad es un sistema de dominancia, por el cual sólo los animales con territorio se reproducen y los animales con mejores territorio se reproducen más.

La hipótesis de la selección por parentesco -que introduce el concepto de aptitud inclusiva- presenta una nueva explicación evolutiva para muchos patrones de comportamiento social. Los conceptos previos de aptitud evolutiva se habían enfocado sobre el número relativo de progenie sobreviviente en generaciones futuras. La aptitud inclusiva se concentra en el número relativo de alelos del individuo que pasan de una generación a la siguiente como resultante del éxito reproductivo -ya sea del individuo o de individuos emparentados-.

Desde el punto de vista de la aptitud inclusiva, algunos científicos sostienen que el comportamiento social está regulado por el "gen egoísta", que programa al individuo no necesariamente para el bienestar del individuo ni para sobrevivir, sino para la perpetuación del alelo por cualquier medio. La competencia por la representación en el reservorio génico futuro puede ocurrir no sólo entre individuos que compiten obviamente por los mismos recursos -como alimentos o pareja-, sino también entre padres y sus hijos y entre los miembros de una pareja reproductora. El altruismo es un comportamiento que acarrea un costo para el individuo que lo realiza y beneficia a otro u otros individuos. Se piensa que algunos actos de altruismo están basados en la aptitud inclusiva; otros pueden estar basados en el altruismo recíproco, el desempeño de un acto no egoísta con la expectativa de que será retribuido.

Resulta muy tentador trazar paralelismos entre el comportamiento de los humanos y el observado en otras especies. Hasta qué punto los conceptos concernientes a la evolución del comportamiento animal pueden extrapolarse a la especie humana es una cuestión que se debate actualmente. Mientras que algunos biólogos sostienen que la especie humana básicamente no es diferente de cualquier otra especie y que su comportamiento está determinado por sus genes, un grupo de opositores opina que los humanos modernos son también producto de la interacción de los genes con el ambiente (que incluye la cultura) y que, por consiguiente, aquellos análisis ya no son válidos. Además, los opositores recurren a otros argumentos basados en los múltiples factores que afectan el desarrollo de un individuo. Muchos científicos advierten sobre los peligros que acarrea el concepto de que la biología determina la conducta humana, ya que estas ideas yacen en las raíces de todas las nociones de superioridad racial y han proporcionado la fundamentación para la esclavitud, la explotación y el genocidio.

### La bases del comportamiento

Los productos de determinados genes actúan, en general, de manera indirecta sobre el comportamiento final de un individuo, por ejemplo, influyendo en el desarrollo de patrones en el sistema nervioso que mediarán la respuesta

comportamental. Por otra parte, muchos comportamientos están influidos por un gran número de genes. Estos aspectos del comportamiento a menudo dificultan el estudio de su base genética.

Sin embargo, el papel de los componentes genéticos ha podido ser demostrado en un comportamiento simple: la limpieza de la colmena por parte de la abeja *Apis mellifera*. En ocasiones, las larvas que se desarrollan en las celdas de una colmena se enferman y pueden morir. En algunas cepas, las abejas obreras abren o destapan las celdas que contienen larvas enfermas y las eliminan, manteniendo así la limpieza de la colmena. A estas abejas se las llamó "higiénicas", en contraste con las de cepas "no higiénicas" que no presentan este comportamiento.

Estudios realizados por medio de cruzamientos entre abejas "higiénicas" y "no higiénicas" revelaron una segregación mendeliana simple de rasgos comportamentales. Sin embargo, aunque los resultados sugieren la existencia de un gen para determinado comportamiento ("para destapar las celdas" y otro "para eliminar las larvas" en las abejas "higiénicas"), es importante tener presente la complejidad de este comportamiento. En la mayoría de los comportamientos, los mecanismos genéticos son considerablemente más complicados; en algunos casos, los genes con efectos múltiples -genes pleiotrópicos - desempeñan un papel importante.

Las mosquitas de la fruta que tienen el alelo Hk, por ejemplo, son más activas que las que carecen de este alelo, saltan violentamente cuando una sombra pasa sobre ellas, exhiben un comportamiento de apareamiento anormal, y muestran movimientos rápidos de las patas cuando se las anestesia. Estas moscas tienen un lapso de vida más corto que las mosquitas sin este alelo. Más frecuentemente, las características de comportamiento son el resultado de herencia, o sea, dependen de la acción integrada de los alelos de un gran número de genes.

## Las preguntas acerca del comportamiento

Se pueden plantear infinidad de preguntas acerca de un determinado comportamiento: qué neuronas están involucradas en una cierta actividad motora, qué receptores sensoriales son los que reciben el estímulo del medio externo, qué áreas del cerebro son metabólicamente más activas durante el desarrollo de una secuencia de aprendizaje y hasta qué genes se activan previo a la adquisición de un determinado comportamiento. Por otra parte, se puede preguntar acerca de cuál es la causa evolutiva de ese comportamiento: cuál es su valor adaptativo, cómo permite al animal evitar, por ejemplo, la depredación y así sobrevivir hasta la madurez, reproducirse exitosamente y dejar más descendencia que otros animales de la misma población que no presentan ese comportamiento.

Sobre esta base, es posible agrupar las preguntas en dos grandes puntos de vista: preguntas en términos de la secuencia inmediata de los hechos fisiológicos que llevaron al comportamiento observado y preguntas acerca de cuál es el valor adaptativo de ese comportamiento, así como cuáles son sus orígenes evolutivos.

## Patrones de acción fija

Comportamientos como la apertura de la boca de un pichón, la succión por un bebé, o el lengüetazo de un sapo intentando capturar una mosca se desarrollan con un mínimo de experiencia sensorial. En estos casos, el patrón de comportamiento es innato y aparece esencialmente completo la primera vez que el organismo se encuentra con el estímulo pertinente.

Estos comportamientos son altamente estereotipados, rígidos y predecibles y además, no tienen un control de retroalimentación externo, es decir.

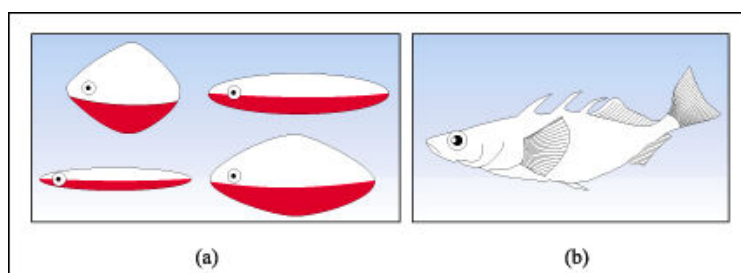
Una vez que un comportamiento de este tipo se dispara, prosigue hasta su finalización. A este tipo de comportamiento se lo conoce como patrón de acción fija.

Los patrones de acción fija son específicos de cada especie. Si se comparan entre individuos de una especie dada, que poseen la edad, el sexo y la condición fisiológica adecuados, resultan tan específicos y constantes como las características anatómicas de ese individuo.

Los patrones de acción fija son iniciados por estímulos externos conocidos, los estímulos señal. Existen ciertos mecanismos preestablecidos -los mecanismos de liberación innatos- por los cuales ciertas áreas específicas dentro del cerebro responden a los estímulos señal.

Un patrón de acción fija no se manifiesta hasta que el organismo se encuentra con el estímulo señal apropiado, que entonces estimula el mecanismo de liberación innato, poniendo en acción la secuencia de movimientos que constituyen el comportamiento.

Los colores son la señal que desencadena muchos patrones de acción fija en diferentes especies animales.



Modelos de un pez macho usados por Niko Tinbergen en sus experimentos con el pez espinoso.

a) Modelos groseros de peces machos, pintados de rojo en la superficie ventral. Estos modelos generaron reacciones mucho más intensas en los machos territoriales y en las hembras del pez espinoso (agresividad en los machos y atracción en las hembras) que b), la réplica exacta de un macho sin color.

Además, el organismo debe encontrarse en un estado fisiológico adecuado para responder; en otras palabras, debe tener un cierto nivel de motivación. El nivel de motivación influye en la potencialidad del animal para llevar a cabo un comportamiento.

## Aprendizaje

Todos los patrones de comportamiento, aun aquellos que parecen relativamente completos al observarse por primera vez, dependen no sólo de las características del ambiente sino también del desarrollo fisiológico normal del animal. Un gran número de comportamientos requiere también de aprendizaje, un proceso en el cual las respuestas del organismo se modifican como resultado de la experiencia.

Una de las formas más simples del aprendizaje es la habituación, en la que un organismo reduce o suprime la respuesta a un estímulo persistente (como el caso de las palomas de las plazas que dejan de manifestar la reacción de huida frente a personas y autos). La habituación se diferencia de la fatiga que se manifiesta como una incapacidad para responder, que revierte con la recuperación, y de la adaptación sensorial, que consiste en una disminución temporaria del nivel de respuesta de los receptores frente a un estímulo.

Un tipo de aprendizaje familiar para todos nosotros es el aprendizaje asociativo en el que un estímulo llega a conectarse, por medio de la experiencia, con otro estímulo (por ejemplo, el caso de los perros que se excitan al ver su correa porque la asocian con el paseo).

Los primeros estudios científicos de aprendizaje asociativo fueron realizados por I. Pavlov. En su serie de experimentos sobre condicionamiento clásico, Pavlov mantuvo en cautiverio a un perro hambriento al que le ofrecía regularmente pequeñas porciones de alimento. Pavlov logró que el animal estableciera una asociación entre un estímulo externo -como el sonido de una campana- y el alimento. Pavlov denominó al alimento estímulo no condicionado, ya que provocaba la salivación -una respuesta no condicionada- incluso en ausencia de cualquier otro estímulo. A la señal externa la llamó estímulo condicionado ya que evocaba una respuesta -la respuesta condicionada- sólo después de que el perro había sido condicionado a asociar la señal con la recompensa alimenticia.

El aprendizaje por ensayo y error, en el que se asocia una actividad particular con un castigo o premio, se conoce como condicionamiento operante. En este caso, el animal aprende a asociar su propio comportamiento con las consecuencias de ese comportamiento a través de la experiencia operativa. Este aprendizaje implica el establecimiento de memorias, cuya posible localización ha sido objeto de numerosas investigaciones. En ambientes naturales, el aprendizaje asociativo frecuentemente implica ensayo y error.

El fenómeno de impronta o troquelado (en inglés, imprinting) descrito por K. Lorenz implica aprendizaje asociativo en íntima relación con el desarrollo de la discriminación.

La discriminación de los miembros de la propia especie con respecto a los miembros de las otras especies puede estar basada en una variedad de señales y es de importancia vital para el éxito reproductivo final de muchos animales. En muchas especies de aves, este aprendizaje ocurre durante un período crítico específico en la vida temprana del individuo y depende de la exposición a características particulares del o los progenitores. Este tipo de aprendizaje es el que constituye el troquelado.

La imitación de los estímulos experimentados durante el período crítico es un factor en el aprendizaje del canto de los pájaros. Éste y otros tipos de aprendizaje imitativo fueron observados en aves y mamíferos.

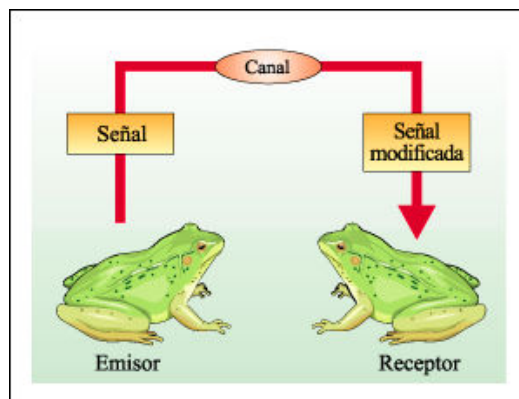
## El uso de la información: comunicación

La comunicación entre dos organismos lleva implícita la transmisión de información que consiste en la interacción entre dos organismos. La información se transmite a través de un canal e involucra la transmisión de una señal.

Los animales se comunican por medio de los más diversos estímulos: químicos, lumínicos, sonoros, eléctricos, vibratorios, de presión o de temperatura. Cada canal presenta ventajas y desventajas que dependen de las condiciones del ambiente y de las capacidades sensoriales y motoras de cada organismo.

## Ventajas y desventajas de los distintos tipos de comunicación

Tipo de comunicación	Ventajas	Desventajas
Visual	La direccionalidad de la luz permite una gran precisión en la localización del estímulo. La visión provee información acerca del tamaño de los objetos. Las especies que producen luz (luciérnagas) pueden variar la intensidad y características del estímulo. No sirve para distancias muy grandes.	La luz no puede atravesar ciertos obstáculos; la visión se ve disminuida durante la noche. Las señales pueden ser explotadas fácilmente por predadores. No llaman tan fácilmente la atención sobre el receptor a causa de la direccionalidad.
Auditiva	Se pueden hacer rápidos cambios temporales en las señales auditivas. Los sonidos pueden ser "apagados" a voluntad por el emisor. Provee información direccional. Si el receptor tiene la capacidad de comparar señales en dos puntos (por ejemplo, dos oídos). Sirve para grandes distancias. Puede aumentarse su intensidad sobre el nivel de ruido del ambiente. Llama la atención sobre el receptor.	No es capaz de proveer información tan compleja como la comunicación visual.
Química (olfación o gusto)	Los mensajes pueden ser perdurables. Las señales químicas pueden atravesar obstáculos y ser usadas en grandes distancias dependiendo de la sensibilidad del receptor. Los estímulos químicos pueden participar directamente en una reacción química, sin necesidad de que medie una <b>transducción</b> del estímulo.	La durabilidad de las señales químicas puede ser una desventaja ya que permite que sea explotada fácilmente por predadores.
Eléctrica	Es eficiente en ambientes oscuros donde no es posible la visión. Puede transmitir información variando la frecuencia de emisión. Permite discriminar entre buenos y malos conductores de la electricidad.	Las señales eléctricas no se transmiten a grandes distancias.
Táctil	Es eficiente en el caso de animales en estrecho contacto o cuando existe un sustrato capaz de transmitir señales vibratorias. Permite la comunicación en condiciones de completa oscuridad.	La distancia de transmisión de las vibraciones depende del tipo de sustrato. Los contactos directos necesitan una gran proximidad entre individuos.



Representación esquemática de la comunicación entre dos organismos.

El emisor emite un mensaje que se transmite a través de un canal y es percibido, frecuentemente con modificaciones, por el receptor.

## Comportamiento social: introducción

De todos los comportamientos, tal vez el más enigmático es el de las interacciones que ocurren entre animales que viven en sociedades estructuradas. Una sociedad es un grupo de individuos de la misma especie que viven juntos de manera organizada, con división de los recursos, del trabajo y en dependencia mutua. Los estímulos que intercambian y mediante los que se comunican los miembros del grupo los mantienen juntos y mantienen la estructura social.

Cuando los biólogos evolutivos comenzaron a analizar el comportamiento social, surgieron algunas cuestiones perturbadoras como la existencia de castas estériles, o de sociedades de vertebrados en las que sólo algunos machos procrean. Se definió entonces el altruismo, un comportamiento que beneficia a otros y es llevado a cabo con cierto riesgo o costo para quien lo practica. Pero, ¿cómo se podían explicar los actos de altruismo en términos de la selección natural que actúa sobre el organismo individual?

Con las subsiguientes observaciones y estudios, se encontró que, obviamente, no todos los comportamientos son altruistas. En 1964, W. D. Hamilton propuso una clasificación de comportamientos sociales.

Tipos de comportamiento	Efecto del comportamiento sobre	
	El dador	El receptor
Egoísta	Incrementa su aptitud	Disminuye su aptitud
Cooperativo	Incrementa su aptitud	Incrementa su aptitud
Altruista	Disminuye su aptitud	Incrementa su aptitud
Malicioso	Disminuye su aptitud	Disminuye su aptitud

Adaptado de W.D. Hamilton "La evolución del comportamiento social". *Journal of Theoretical Biology*, vol 7, p. 1-52.

Cada uno de estos comportamientos tiene un efecto potencial diferente sobre la aptitud directa (o fitness), o sea, sobre el éxito reproductivo tanto del individuo que lleva a cabo el comportamiento -o dador- como del receptor del comportamiento.

Algunos biólogos consideran que la evolución del comportamiento egoísta a través de la acción de la selección natural no plantea problemas para la teoría de la evolución y que es, en realidad, esperable. Aunque el mantenimiento de la cooperación por selección natural es relativamente fácil de comprender, el mecanismo por el cual podría haber evolucionado inicialmente es tan difícil de imaginar como el mecanismo que subyace a la evolución del altruismo.

## Sociedades de insectos

Las sociedades de insectos se encuentran entre las más antiguas de todas las sociedades y, junto con las modernas sociedades humanas, están entre las más complejas. Los insectos sociales incluyen las termitas y los himenópteros (hormigas, avispas y abejas).

La mayoría de las especies vivientes de abejas y avispas son solitarias, y otras muestran grados variables de sociabilidad. Es posible construir un escenario de las distintas etapas de la evolución social mediante el análisis de las especies que intervienen.

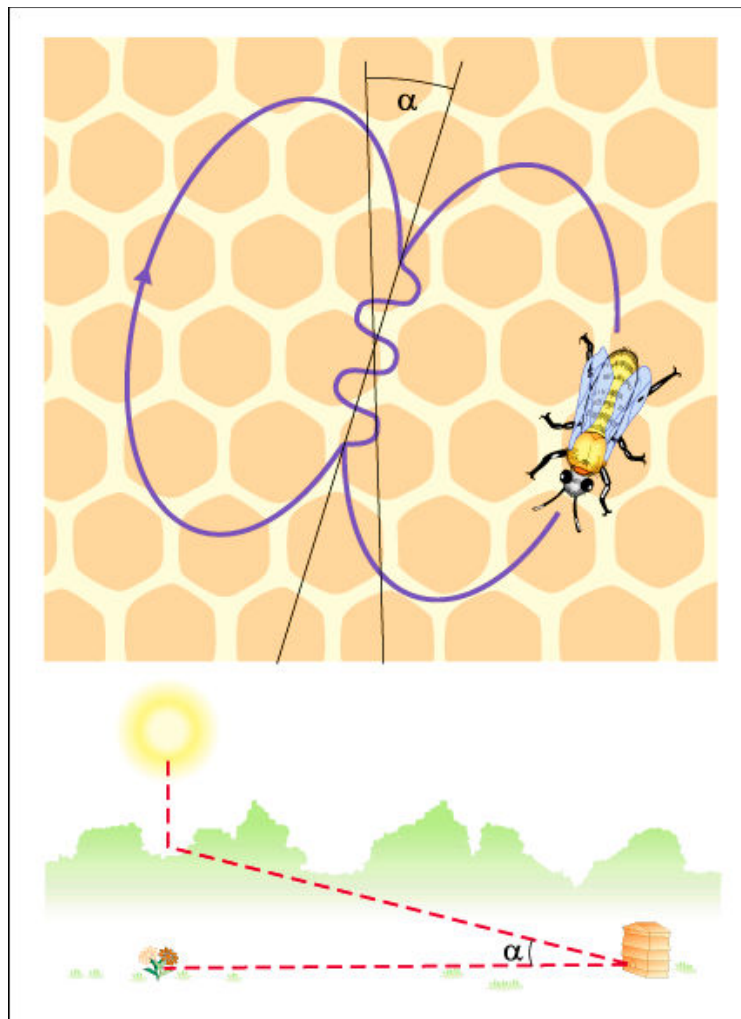
En las especies solitarias, la hembra construye un pequeño nido, deposita sus huevos en él, lo provee de reservas alimenticias, y lo abandona para siempre. Habitualmente muere poco después, de manera que no hay superposición de generaciones.

Entre las especies presociales o subsociales, la madre regresa para alimentar a las larvas durante cierto tiempo y la prole producida puede, posteriormente, depositar sus huevos en el mismo nido o panal. En estos casos, la colonia no es permanente, no hay división del trabajo y todas las hembras son fértiles.

Los insectos eusociales se caracterizan por la cooperación en el cuidado de la prole y una división del trabajo en la que los individuos estériles trabajan en beneficio de los que se reproducen. Todas las hormigas y las termitas y algunas especies de avispas y abejas -por ejemplo, las abejas melíferas- son eusociales.

En la colonia de abejas melíferas (y entre otros insectos eusociales también), la reina es la única forma femenina reproductora. Ella y su progenie son atendidas por obreras estériles.

Una abeja que retorna de una fuente de alimento se comunica con las abejas que se encuentran dentro de la colmena. Puede realizar dos tipos de danza dentro de la colmena, en completa oscuridad: la danza circular y la danza "en ocho".



A medida que el Sol se mueve, el ángulo de la danza rota hacia el oeste.

Las danzas estereotipadas se producen sobre panales ubicados en posición vertical. Se ha demostrado que el ángulo que forma el eje de la danza con la vertical se correlaciona con el ángulo formado entre la dirección del Sol y la de la fuente de alimento.

En la danza del contoneo -o danza en ocho-, la obrera recolectora que regresa de una fuente de alimento realiza una caminata recta sobre el panal, mientras mueve su abdomen hacia los lados. Luego de este recorrido, camina en círculo y luego retoma la caminata recta y repite el comportamiento anterior. Al mismo tiempo, produce un sonido característico, aunque no transmite vibraciones. Este comportamiento se repite varias veces y la trayectoria de la abeja toma la forma de un ocho. Se demostró que la duración del sonido en la parte recta de la danza -como así también la longitud de la trayectoria recorrida y su duración- están correlacionadas positivamente con la distancia de la fuente que, dependiendo de qué especie se trate, es en general mayor de 90 metros.

La danza circular es ejecutada cuando la recolectora retorna de fuentes de alimento cercanas a la colmena. En este caso, la danzarina realiza intensos movimientos en círculo a favor y en contra de las agujas del reloj y emite sonidos sin generar vibraciones a nivel del sustrato. La danza circular se podría interpretar como una danza en ocho sin contoneo, que indicaría que la fuente de alimento está muy cerca.

## Sociedades de vertebrados

Con raras excepciones, las sociedades de vertebrados no tienen el rígido sistema de castas característico de los insectos eusociales. Los estudios han revelado que muchas sociedades de vertebrados están, no obstante, altamente estructuradas, con los papeles sociales y el acceso a los recursos determinados por interacciones específicas que varían de especie a especie y de acuerdo con la edad y el sexo de los individuos.

En muchas especies de aves y mamíferos, las jerarquías de dominancia, mantenidas por patrones de comportamiento específicos de cada especie, determinan la prioridad del acceso a los recursos e influyen fuertemente en el éxito reproductivo relativo.

Las jerarquías de dominancia pueden tomar la forma de órdenes de picoteo, donde los animales de elevado rango tienen prioridad para acceder al alimento, a otros recursos y reproducirse más. La territorialidad es un sistema de dominancia social, por el cual sólo los animales con territorio se reproducen y los animales con mejores territorios se reproducen más. Los territorios pueden ser "reales" -es decir, pueden ser áreas reales que contengan alimento y material con que construir los nidos para mantener a una pareja y a sus crías- o pueden ser simbólicos, como una arena o una glorieta.

Habitualmente, sólo el macho dominante y la hembra dominante se aparean, y el resto de la manada coopera para cuidar a las crías. El cuidado de las crías incluye la vigilancia de la guarida y la provisión de alimento, que es tragado al matar una presa y luego regurgitado para las crías.

Muchos vertebrados permanecen cerca de sus lugares de nacimiento, ocupando un área natal que probablemente sea igual a la que ocuparon sus padres. Frecuentemente, estas áreas natales son defendidas por individuos o por grupos, contra otros individuos o grupos de la misma especie o de especies estrechamente emparentadas, que utilizan los mismos recursos. Las áreas defendidas de esta manera se conocen como territorios, y el comportamiento de defensa de un área contra rivales se conoce como territorialidad.

A raíz de la territorialidad, aumenta la probabilidad de que una pareja que se aparea obtenga alimento y material para la construcción del nido en el área y un lugar seguro para desarrollar las actividades asociadas con la reproducción y el cuidado de las crías. Los territorios están claramente definidos, reconocidos y defendidos por el propietario del territorio.

## Selección por parentesco

En 1962, V. C. Wynne-Edwards propuso que los individuos que no podían reproducirse lo hacían en beneficio de la sociedad a la cual pertenecían. Este comportamiento era perpetuado por la mayor supervivencia de los grupos cuyos miembros se comportaban con esta continencia altruista.

Esta explicación, llamada selección grupal, proponía que los animales estaban genéticamente programados para frenar su reproducción, para el bien de la sociedad en conjunto. Este concepto fue rechazado porque no había una manera de demostrar que la selección grupal pudiese ser mantenida contra la selección natural individual para incrementar la reproducción. Sin embargo, esta propuesta sirvió para galvanizar toda una serie de estudios extremadamente provechosos, que han revolucionado la forma en que los biólogos modernos encaran el comportamiento social.

El rechazo de la selección del grupo llevó a otra propuesta, elaborada por W. D. Hamilton y basada fundamentalmente en estudios de los insectos sociales.

En genética de poblaciones, la medida de la aptitud no es el número de progenie que sobrevive, sino el incremento o disminución de alelos particulares en el reservorio génico.

Una madre correría riesgos y haría sacrificios por su prole de manera que ésta incremente la representación de sus alelos en el reservorio génico. En la medida en que el correr estos riesgos o el hacer estos sacrificios incremente su contribución al reservorio génico, los alelos que dictan este programa de correr riesgos se incrementarán en la generación siguiente, y así sucesivamente. Pero, los hermanos que tienen el mismo padre comparten unos con otros, en promedio, la mitad de sus alelos. Por lo tanto, cualquier alelo que influyera favorablemente en el comportamiento altruista entre los hermanos podría incrementar de manera similar su representación en el reservorio génico.

La hipótesis de Hamilton basada en este principio se llama selección por parentesco, que se define como la reproducción diferencial de grupos diferentes de individuos emparentados de una especie que se reproducen con tasas diferentes. El factor crítico en la selección por parentesco es el efecto del individuo sobre el éxito reproductor de sus parientes. Las pruebas de la hipótesis están basadas en los grados de vinculación entre los individuos. Es posible calcular, con relativa facilidad, el grado de parentesco entre dos individuos. Por ejemplo, los hermanos, al igual que la mayoría de los otros hermanos que tienen el mismo padre, poseen en promedio el mismo grado de parentesco unos con otros que con sus padres y con su propia progenie.

Hamilton usó su hipótesis para explicar la evolución de castas estériles entre las abejas. Aunque esta explicación acerca de la selección por parentesco entre las abejas sufrió ciertas críticas, sirvió para establecer una nueva perspectiva evolutiva, la de la aptitud inclusiva. El criterio de aptitud darwiniana se refiere al número relativo de descendientes del individuo que sobreviven para reproducirse. El criterio de aptitud inclusiva se refiere al número relativo de alelos de un individuo que pasan de una generación a otra, ya sea como resultado de su propio éxito reproductivo o del de los individuos emparentados. La hipótesis de Hamilton es valiosa porque es verificable, es decir, permite hacer predicciones, probarlas en un experimento y según los resultados, aceptarlas o rechazarlas.

## El gen egoísta

Algunos biólogos ven a un organismo simplemente como el medio que un gen utiliza para producir más genes. El argumento es simple: el organismo individual es transitorio. El genotipo se fragmenta cada generación. Todo lo que puede sobrevivir de una generación a otra es el gen. La manera de cómo sobrevive es en forma de réplicas. Cuanto más réplicas, mayor será la probabilidad de que sobreviva. El organismo es la máquina de supervivencia del gen y, por lo tanto, programa a la máquina de tal modo que produzca copias de los genes a la velocidad máxima, independientemente del costo personal para el organismo.

Actualmente hay acuerdo general en que el concepto de gen egoísta es una simplificación exagerada, como opina incluso su padrino, Richard Dawkins. Los científicos opositores a este concepto se basan en que, en la actualidad, se sabe que los genes no actúan solos sino que están en permanente interacción y que, además, presentan jerarquías de dominancia. Los organismos no están determinados por sus genes, aunque sí están influidos por ellos. Para comenzar a discutir estas ideas es necesario entender los factores involucrados en el desarrollo de un organismo: el desarrollo no depende sólo de los materiales que fueron heredados de los padres -como genes y materiales contenidos en los gametos- sino de factores ambientales como temperatura, humedad, nutrición, olores, sonidos y -en humanos- lo que se denomina educación.

Las variaciones entre individuos de una misma especie son una consecuencia de la constante interacción entre los genes y el ambiente en el que el organismo se desarrolla. Pero además, Lewontin menciona un factor adicional: la variación al

azar que se produce durante el desarrollo y que provoca, por ejemplo, que organismos genéticamente idénticos, criados en las mismas condiciones, presenten diferencias fenotípicas marcadas.

Al dirigir su atención a la supervivencia de los genes antes que a la de los individuos, los biólogos que apoyaban esta postura comprendieron que existían oportunidades para conflictos serios de interés, no sólo entre individuos que se encuentran en competencia directa por un recurso limitado sino también entre los miembros del núcleo familiar. Entre los conflictos de interés librados con mayor ardor, están los que ocurren entre los miembros de una pareja reproductora.



Conflicto entre dos peces de franjas azules en el límite de sus territorios. Cada uno aferra al otro por los labios y el más débil es el primero que se aleja. Aunque vencido, el perdedor vuelve indemne a su propio territorio.

Los gametos femeninos son relativamente costosos, en términos metabólicos, y si la hembra también debe llevar al embrión en su cuerpo y cuidar de las crías después del nacimiento, su inversión en cada esfuerzo reproductivo puede ser realmente muy grande, considerando su potencial reproductor total. Los gametos masculinos, en contraste, habitualmente son "baratos": una sola inseminación aporta gran cantidad de espermatozoides con relativamente bajo costo. En la mayoría de las especies animales, toda la contribución del macho a la generación siguiente consiste en sus genes. En estas situaciones, interesa a los genes "egoístas" de la hembra encontrarse en la "mejor compañía posible", promoviendo de este modo su supervivencia en la generación siguiente. De aquí, puede surgir una intensa competencia entre los machos en la que demostrarán a las hembras que son los mejor dotados.

## Altruismo recíproco

Los actos aparentemente altruistas pueden tener sentido porque incrementan la probabilidad de supervivencia de genes compartidos por el que realiza el acto y el beneficiario. Existe otro modelo para un comportamiento aparentemente de autosacrificio, que se llamó altruismo recíproco. De acuerdo con este modelo, un acto altruista es llevado a cabo con la expectativa de que se retribuya el favor.

Para que el altruismo recíproco sea una estrategia exitosa, resistente al fraude, es necesario que los individuos sean capaces de reconocerse mutuamente y que un individuo coopere con otro individuo o lo engañe, sobre la base de lo que hizo este último la ocasión anterior en que ambos se encontraron.

## La biología de la conducta humana

Es tentador -en verdad, casi irresistible- trazar paralelismos entre el comportamiento de los humanos y el observado en otras especies. Hasta qué punto estos conceptos concernientes a la evolución del comportamiento pueden extrapolarse a la especie humana, es una cuestión que se debate actualmente.

Un grupo de biólogos sostiene que la especie humana básicamente no es diferente de cualquier otra especie y que si buscamos modificar la conducta humana para el bienestar común, debiéramos comprender sus raíces.

Un grupo de opositores sostiene que mientras los tempranos antecesores humanos pueden haber sido gobernados por sus genes en el pasado, los humanos modernos son también producto de su cultura y de su experiencia individual y, por consiguiente, aquellos análisis ya no son válidos. Además, presentan otros argumentos, como los que se basan en los factores que afectan el desarrollo de un individuo, ya mencionados en oposición al concepto del gen egoísta.

Muchos científicos consideran que hay que ser cauteloso cuando se considera que la biología determina la conducta humana ya que estas ideas yacen en las raíces de todas las nociones de superioridad racial. Así, han proporcionado la fundamentación para la esclavitud, la explotación y el genocidio.

Más comúnmente, la noción de que nuestra conducta está determinada, hasta cierto grado, genéticamente, nos permite perdonarnos a nosotros mismos por la violencia, la agresividad, la docilidad y la codicia, e inclusive, justificarlas.





---

**El cuarto Blanco - Biblioteca Web**