

Altruismo biológico

Samir Okasha

Modo de citar:

Okasha, Samir. 2016. "Altruismo biológico". En *Diccionario Interdisciplinar Austral*, editado por Claudia E. Vanney, Ignacio Silva y Juan F. Franck. URL=http://dia.austral.edu.ar/Altruismo_biológico

Versión española de [Biological Altruism](#), de la Stanford Encyclopedia of Philosophy.

Traducción: Valentina Martínez Damonte

Publicado por primera vez el martes 03 de junio, 2003; revisión el domingo 21 de julio, 2013.

En biología evolutiva, se dice que un organismo se comporta de manera altruista cuando su comportamiento beneficia a otros organismos, con un costo para sí mismo. Los costos y beneficios se evalúan en función de la *aptitud reproductiva*, o en otras palabras, del número esperado de descendientes del organismo en cuestión. De este modo, al comportarse de manera altruista, un organismo reduce el número de crías que es capaz de producir, pero incrementa indirectamente el número de descendientes que otros organismos pueden producir. Esta noción biológica de altruismo difiere del concepto tradicional de altruismo. En su definición más habitual, una acción se consideraría "altruista" solo si fuera realizada con la intención consciente de ayudar a otro. Sin embargo, en el sentido biológico, tal requisito es inexistente. De hecho, algunos de los ejemplos más interesantes de altruismo biológico se encuentran en criaturas que –presuntamente– no poseen en absoluto la capacidad de desarrollar un pensamiento consciente, como por ejemplo, los insectos. Para el biólogo, son las consecuencias de una acción en términos de la aptitud reproductiva las que determinan si una acción se considera altruista, y no las intenciones –si existieran– por las cuales la acción se lleva a cabo.

El comportamiento altruista se observa comúnmente en el reino animal, particularmente en especies con estructuras sociales complejas. Por ejemplo, los murciélagos vampiro habitualmente regurgitan sangre y la donan a otros miembros del grupo que no hayan podido alimentarse esa noche, asegurándose de que éstos no padezcan hambre. En numerosas especies de aves, una pareja reproductora recibe ayuda para la crianza de sus pichones por parte de otros pájaros "asistentes", los cuales protegen el nido de predadores y ayudan a alimentar a los pichones. Los cercopitecos verdes (*Chlorocebus pygerythrus*) dan gritos de alarma para advertir a sus compañeros de la presencia de predadores, a pesar de que al hacerlo atraen la atención hacia sí mismos, aumentando el riesgo de ser atacados ellos mismos. En las colonias de insectos sociales (hormigas, avispas, abejas y termitas), las trabajadoras estériles dedican su vida entera a cuidar de la reina, construyendo y protegiendo el nido, buscando comida y atendiendo a las larvas. Este tipo de comportamiento es completamente altruista: obviamente, las trabajadoras estériles no dejan ninguna descendencia propia –de modo que poseen una *aptitud reproductiva* equivalente a cero– pero sus acciones contribuyen en gran medida con los esfuerzos reproductivos de la reina.

Desde el punto de vista darwiniano, la existencia de altruismo en la naturaleza resulta a primera vista desconcertante, como Darwin mismo pudo observar. La selección natural nos conduce a esperar que los animales se comporten de modo que incrementen sus propias oportunidades de supervivencia y reproducción, no las de otros animales. Pero al comportarse de modo altruista un animal reduce su propia aptitud, por lo que debería encontrarse en desventaja selectiva con respecto a otro que se comportara egoístamente. Para comprender esto, imaginemos que algunos miembros del grupo de los cercopitecos verdes dan gritos de alarma cuando ven predadores, pero otros no lo hacen. Aunque comparten otras características, estos últimos tendrán una ventaja. Al negarse egoístamente a dar un grito de alarma, un mono puede reducir la posibilidad de ser él mismo el atacado, además de beneficiarse a la vez de los gritos de alarma de otros. Deberíamos esperar entonces que la selección natural favoreciera a aquellos monos que no dan gritos de alarma antes que a aquellos que las dan. No obstante, esto genera de inmediato un nuevo interrogante. ¿Cómo evolucionó el comportamiento de dar el grito de alarma en primer lugar, y por qué no ha sido eliminado por la

selección natural? ¿Cómo puede la existencia del altruismo reconciliarse con los principios darwinistas básicos?

1 Altruismo y niveles de selección [↑](#)

El problema con el concepto del altruismo está íntimamente conectado con preguntas sobre el nivel al que actúa la selección natural. Si ésta actuara exclusivamente a nivel individual, favoreciendo a algunos organismos por sobre otros, entonces parecería que el altruismo no podría jamás evolucionar, ya que comportarse altruistamente sería, por definición, contraproducente para un organismo. Sin embargo, es posible que el altruismo resulte ventajoso a nivel de grupos. Un grupo que contuviera varios organismos altruistas, donde cada uno de ellos esté dispuesto a subordinar sus propios intereses egoístas a un bien mayor para el grupo, podría ciertamente poseer una ventaja de supervivencia respecto a un grupo compuesto principal o exclusivamente por organismos egoístas. Un proceso de selección entre grupos puede entonces permitir que el comportamiento altruista evolucione. Dentro de cada grupo, los organismos altruistas estarían en desventaja reproductiva en relación a sus colegas egoístas, pero la salud del grupo en su conjunto se vería favorecida por la presencia de estos organismos altruistas. Los grupos compuestos única o principalmente por organismos egoístas se extinguirían, dejando atrás a aquellos grupos conformados por altruistas. En el ejemplo de los monos cercopitecos, un grupo con una alta proporción de monos que dan gritos de alarma tendría una ventaja de supervivencia respecto de otro grupo que posee una proporción menor de los mismos. Por lo tanto, es posible que el comportamiento de dar gritos de alarma pudiera evolucionar como consecuencia de la selección entre grupos, aun cuando dentro de cada grupo, la selección favoreciera a aquellos monos que no dan gritos de alarma.

La idea de que la selección entre grupos puede explicar la evolución del altruismo fue abordada en primer lugar por el propio Darwin. En *El Origen del hombre* (Darwin 1871), Darwin analizó el origen del comportamiento altruista y del auto-sacrificio entre los humanos. Tal comportamiento es obviamente perjudicial a nivel individual, como Darwin señaló: “aquél que estaba dispuesto a sacrificar su vida, como muchos ‘salvajes’ lo estuvieron, antes que traicionar a sus camaradas, tendía a no dejar ninguna descendencia que heredara su noble naturaleza” (Darwin 1871, 163). Darwin luego argumentó que el comportamiento de auto-sacrificio, aunque resultara perjudicial para los individuos ‘salvajes’, podría haber sido beneficioso a nivel de grupos: “una tribu que incluyera muchos miembros que... siempre estuvieran dispuestos a darse asistencia entre sí y a sacrificarse por el bien común, resultaría victoriosa sobre muchas otras tribus; y esto constituiría la selección natural” (Darwin 1871, 166). La sugerencia de Darwin es que el comportamiento altruista cuestionado puede haber evolucionado por un proceso de selección entre grupos.

El concepto de la selección grupal ha tenido una historia accidentada y controversial dentro de la biología evolutiva. Los fundadores del neo-darwinismo – R.A. Fisher, J.B.S. Haldane y S. Wright – entendían que la selección grupal podría, en principio, permitir el desarrollo de comportamientos altruistas, pero dudaban de la importancia de este mecanismo evolutivo. Sin embargo, muchos ecólogos de mediados de siglo y algunos etólogos especialmente Konrad Lorenz, con frecuencia razonaban que la selección natural produciría resultados beneficiosos para todo el grupo o especie, habitualmente sin considerar incluso que la selección a nivel individual no garantiza que esto suceda. Esta tradición acrítica de “el bien de la especie” se interrumpió abruptamente en los años sesenta, debido principalmente al trabajo de G. C. Williams (1966) y J. Maynard Smith (1964). Estos autores argumentaron que la selección entre grupos constituía una fuerza evolutiva inherentemente débil, y por lo tanto incapaz de promover comportamientos altruistas de importancia. Esta conclusión se apoyaba en varios modelos matemáticos, los cuales aparentemente mostraban que la selección entre grupos sólo tendría efectos significativos para un rango limitado de valores de ciertos parámetros. Como resultado, la noción de selección entre grupos perdió considerablemente su reputación en los círculos del evolucionismo ortodoxo; ver Sober and Wilson 1998, Segestråle 2000, Okasha 2006, Leigh 2010 and Sober 2011 para más detalles de la historia de este debate.

El punto débil de la selección entre grupos como explicación del altruismo, según el consenso alcanzado en los años sesenta, era el problema que Dawkins (1976) llamaba “subversión desde adentro”; ver también Maynard Smith 1964. Aun si el altruismo fuera ventajoso a nivel de grupos, dentro de cualquier grupo los altruistas serían posiblemente explotados por organismos egoístas, *free riders*, que se rehusaran a comportarse altruistamente. Estos *free-riders* tendrían una ventaja evidente en cuanto a la salud: se beneficiarían del altruismo de otros, pero no incurrirían en ningún costo. Entonces aun si un grupo estuviera compuesto exclusivamente por altruistas, todos comportándose



amablemente entre sí, solo sería necesario un único mutante egoísta para ponerle fin a este feliz idilio. Gracias a su ventaja de salud relativa dentro del grupo, el mutante egoísta disminuiría la progenie de los altruistas, de modo que el egoísmo eventualmente reemplazaría al altruismo. Dado que el tiempo de generación de organismos individuales es mucho más corto que el de los grupos, la probabilidad de que apareciera un mutante egoísta y se diseminara es muy alta, según esta línea argumental. La teoría de la “subversión desde dentro” es generalmente vista como el principal obstáculo para las teorías de evolución del altruismo por selección entre grupos.

Si la selección entre grupos no es la explicación correcta para describir cómo evolucionaron los comportamientos altruistas encontrados en la naturaleza, entonces, ¿cuál es la explicación correcta? En los años sesenta y setenta surgió una teoría rival: la selección por parentesco o la teoría de la ‘aptitud inclusiva’, atribuida originalmente a Hamilton (1964). Esta teoría, que se detalla a continuación, mostraba aparentemente cómo el comportamiento altruista pudo evolucionar *sin* la selección a nivel de grupo y pronto obtuvo preeminencia entre los biólogos interesados en el comportamiento social; el éxito empírico de la teoría de la selección de parentesco contribuyó a la depreciación de la teoría de selección entre grupos. Sin embargo, la relación precisa entre selección de parentesco y selección entre grupos es una fuente de controversia continua (ver por ejemplo el reciente intercambio en *Nature* entre Nowak, Tarnita y Wilson 2010 y Abbot et al. 2011). A partir de los años noventa, quienes sugerían una ‘teoría de selección de múltiples niveles’ sugirieron una forma de la selección a nivel de grupos –a veces llamada ‘nueva’ selección entre grupos– y mostraron que ésta podría permitir que el altruismo evolucione (cf. Sober y Wilson 1998). No obstante, la ‘nueva’ selección entre grupos es matemáticamente equivalente a la selección de parentesco en la mayoría, si no en todos los casos, como han enfatizado varios autores (Grafen 1984, Frank 1998, West et al. 2007, Lehmann et al. 2007, Marshall 2011); y como ya fue sostenido por Hamilton (1975). Dado que la relación entre la ‘vieja’ y la ‘nueva’ selección entre grupos es en sí misma un asunto controversial, esto explica por qué persiste el desacuerdo entre la selección por parentesco y la selección entre grupos.

2 Selección de parentesco y aptitud inclusiva [↑](#)

El concepto fundamental de la selección de parentesco es simple. Imaginemos un gen que cause que su portador se comporte de manera altruista con otros organismos, por ejemplo, compartiendo comida con ellos. Los organismos sin este gen serán egoístas, conservarían toda su comida para sí mismos, y a veces inclusive recibirían donaciones de parte de los organismos altruistas. Claramente los altruistas estarán en desventaja en lo que respecta a la aptitud, de modo que deberíamos esperar que los genes altruistas fueran eliminados por la población. Sin embargo, supongamos que los altruistas discriminan con quién compartir su comida. Por ejemplo, que no la compartieran con cualquiera, sino solamente con sus familiares. Esto cambia de inmediato las cosas, dado que los familiares son genéticamente similares, comparten genes unos con otros. Por lo tanto, cuando un organismo que poseyera genes altruistas compartiera su comida, existiría una alta probabilidad de que los destinatarios de esta comida también poseyeran copias de ese gen (la magnitud de dicha probabilidad depende de cuán cercano sea el parentesco). Esto significa que el gen altruista podría en principio diseminarse por selección natural. Este gen impulsaría al organismo a comportarse de una manera en que reduciría su propia aptitud pero incrementaría la aptitud de sus familiares, -quienes poseen una posibilidad mayor al promedio de transportar el gen ellos mismos. Por lo tanto, el efecto general del comportamiento podría ser incrementar el número de copias del gen altruista encontrado en la generación siguiente, y de este modo aumentar la incidencia del propio comportamiento altruista.

Aunque este argumento fue esbozado por Haldane en los años treinta, y en menor medida por Darwin en su análisis de las castas de insectos estériles en *El origen de las especies*, fue William Hamilton (1964) quien por primera vez explicitó este concepto en un par de trabajos trascendentes. Hamilton demostró fehacientemente que un gen altruista se beneficiará por la selección natural cuando cumple con una determinada condición, conocida como *la regla de Hamilton*. En su versión más simple, la regla establece que $b > c/r$, donde c es el costo en el que incurre el altruista (el donante), b es el beneficio recibido por los destinatarios del altruismo, y r es el *coeficiente de relación* entre donante y destinatario. Los costos y beneficios se miden en términos de aptitud reproductiva. El coeficiente de relación depende de la relación genealógica entre el donante y el destinatario y está definida como la probabilidad de que el donante y el destinatario compartan genes de un locus dado que son ‘idénticos por ascendencia’ (dos genes son idénticos por ascendencia si los mismos son copias de un único gen en un ancestro compartido). En una especie diploide de



reproducción sexual, el valor de r para hermanos de sangre es $\frac{1}{2}$, para padres y descendientes $\frac{1}{2}$, para abuelos y nietos $\frac{1}{4}$, para primos hermanos $\frac{1}{8}$, y así sucesivamente. Cuanto más alto sea el valor de r , mayor será la probabilidad de que el destinatario del comportamiento altruista también posea el gen del altruismo. Entonces, lo que la regla de Hamilton nos dice es que un gen de un organismo altruista puede esparcirse por selección natural, en tanto que el costo en el que incurra el altruista constituya una compensación en una cantidad suficiente para familiares lo suficientemente relacionados. La confirmación de la regla de Hamilton se apoya en ciertas premisas no triviales; véase Frank 1998, Grafen 1985, 2006, Queller 1992a, 1992b, Boyd y McIlreath 2006 y Birch para más detalles.

Si bien el mismo Hamilton no utilizaba el término, la teoría pronto se hizo conocida como 'selección de parentesco', por razones obvias. La teoría de la selección de parentesco predice que los animales tienen una mayor tendencia a comportarse altruistamente para con sus familiares que para con miembros de su especie con los que no poseen ningún vínculo. Además, esta teoría predice que el *grado* de altruismo será mayor cuanto mayor sea la cercanía de la relación. En los años posteriores a la postulación de la teoría de Hamilton, estas predicciones fueron ampliamente confirmadas empíricamente. Por ejemplo, en varias especies de pájaros, se encontró que los pájaros 'asistentes' tienen una tendencia mayor a ayudar a sus familiares a criar a los jóvenes, respecto a ayudar a parejas reproductivas con las que no poseen vínculos. De manera similar, estudios en macacos japoneses han demostrado que las acciones altruistas, como defender a los otros del ataque, tienden a estar dirigidas preferentemente hacia familiares cercanos. En la mayoría de las especies de insectos sociales, una peculiaridad del sistema genético conocida como 'haplodiploidía' es responsable de que las hembras en promedio compartan más genes con sus hermanas que con su propia descendencia. De este modo, una hembra podría introducir más genes en la nueva generación si ayudara a la reina a reproducirse, y así aumentara el número de sus propias hermanas, en vez de tener su propia descendencia. La teoría de la selección de parentesco provee una explicación clara de cómo la esterilidad en insectos sociales puede haber evolucionado por medios darwinianos. (Nótese, sin embargo, que la importancia precisa de la haplodiploidía para la evolución de la esterilidad de las obreras es un tema controversial; ver Maynard Smith y Szathmary 1995 cap.16, Gardner, Alpedrinha y West 2012).

La teoría de la selección de parentesco se presenta habitualmente como el triunfo del 'punto de vista del gen' de la evolución, el cual considera la evolución orgánica como el resultado de la competencia entre genes para lograr una mayor representación en el conjunto total de genes, y a su vez considera a los organismos individuales como meros 'vehículos' que los genes han construido para ayudar a su propia propagación (Dawkins 1976, 1982). El 'punto de vista' del gen es ciertamente el modo más simple de comprender la selección de parentesco, y fue empleada por el propio Hamilton en sus trabajos de 1964. El altruismo parece anómalo desde el punto de vista de los organismos individuales, pero cobra sentido desde el punto de vista del gen. Un gen desea maximizar el número de copias de sí mismo presentes en la próxima generación; una forma de conseguirlo es lograr que su organismo anfitrión se comporte de manera altruista hacia los demás portadores de ese gen, siempre y cuando los costos y beneficios satisfagan la regla de Hamilton. No obstante, Hamilton demostró que la selección de parentesco también puede interpretarse desde el punto de vista del organismo. A pesar de que el comportamiento altruista que se esparce por selección por parentesco reduzca la aptitud personal del organismo (por definición), éste incrementa lo que Hamilton denominó la aptitud *inclusiva* de un organismo. La aptitud inclusiva de un organismo se define como su aptitud personal más la suma de los efectos pesados en la aptitud de cualquier otro organismo en la población, estando los pesos determinados por el coeficiente de relación r . Dada esta definición, la selección natural actuará para maximizar la aptitud inclusiva de los individuos en la población (Grafen 2006). En vez de pensar en términos de genes egoístas intentando maximizar su futura representación en el conjunto de genes, podemos pensar en términos de organismos intentando maximizar su aptitud inclusiva. La mayoría de las personas encuentran la aproximación a la selección de parentesco desde el punto de vista del gen más simple heurísticamente que el acercamiento a través de la aptitud inclusiva, pero matemáticamente son, de hecho, equivalentes (Michod 1982, Frank 1998, Boyd y McIlreath 2006, Grafen 2006).

Contrariamente a lo que se suele pensar, la selección de parentesco no requiere que los animales posean la capacidad de discriminar familiares de no familiares, menos aun de calcular coeficientes de relación. Muchos animales pueden de hecho reconocer a sus parientes, frecuentemente por el olor, pero la selección de parentesco puede operar en ausencia de dicha capacidad. La regla de Hamilton puede satisfacerse siempre y cuando un animal se comporte de manera altruista hacia otros animales que son *de hecho* sus familiares. El animal puede lograr esto por tener la capacidad de discriminar familiares de no familiares, pero esta no es la única posibilidad. Una alternativa es usar



algún indicador proximal al parentesco. Por ejemplo, si un animal se relaciona de manera altruista hacia aquellos en su vecindad inmediata, es probable que los destinatarios de este comportamiento sean familiares, dado que los familiares tienen tendencia a vivir cerca unos de otros. No se presupone ninguna capacidad de reconocer el parentesco. Los pájaros cucos explotan este hecho, aprovechando la tendencia innata de los pájaros de preocuparse por los jóvenes pichones en sus nidos.

Otro error conceptual común es que la teoría de la selección de parentesco está vinculada al 'determinismo genético', esto es, a la idea de que los genes determinan o controlan estrictamente el comportamiento. Aunque algunos sociobiólogos han realizado imprudentes observaciones al respecto, las teorías evolutivas del comportamiento, que incluyen la selección de parentesco, no están vinculadas a esta idea. En tanto que los comportamientos en cuestión tengan un *componente* genético, por ejemplo, si son influenciados en cierta medida por uno o más factores genéticos, entonces estas teorías pueden aplicarse también. Cuando Hamilton (1964) habla de un gen que 'causa' altruismo, se trata de un comentario figurativo que remite a un gen que aumenta la probabilidad de que su portador se comporte de manera altruista, en algún grado. Esto es mucho menos determinante que sostener que el comportamiento está genéticamente 'determinado', y es bastante más compatible con la existencia de fuertes influencias ambientales en la expresión del comportamiento. La teoría de selección de parentesco no niega la veracidad de que todas las características son afectadas tanto por los genes como por el ambiente. No niega tampoco que muchos comportamientos animales interesantes se transmiten por medios no genéticos, como la imitación y el aprendizaje social (Avital and Jablonka 2000).

La importancia del parentesco para la evolución del altruismo es aún muy aceptada hoy en día, tanto en los campos teóricos como en los empíricos. Sin embargo, el parentesco es sólo una forma de asegurar que los altruistas y los destinatarios lleven copias del gen altruista, lo cual es un requisito fundamental para la transmisión de este comportamiento. Si el altruismo debe evolucionar, debe ser debido a que los destinatarios de las acciones altruistas posean una probabilidad de ser altruistas ellos mismos mayor a la promedio. El altruismo dirigido por parentesco es la solución más simple para cumplir con esta condición, pero existen también otras posibilidades (Hamilton 1975, Sober y Wilson 1998, Bowles y Gintis 2011, Gardner y West 2011). Por ejemplo, si un gen causara que el altruismo también provocase que los animales favorezcan un tipo particular de fuente de alimentación (por cualquier razón), entonces puede generarse la correlación requerida entre el donante y el destinatario. Es esta correlación, como sea que se origine, la que es necesaria para que evolucione el altruismo. Este punto fue señalado por el mismo Hamilton en los años setenta: remarcó que el coeficiente de relación de sus trabajos de 1964 debería ser en verdad reemplazado por un coeficiente de correlación más general, que reflejara la probabilidad de que un altruista y un destinatario compartieran genes, sea debido a relaciones de parentesco o no (Hamilton 1970, 1972, 1975). Este punto es teóricamente importante, y no ha sido siempre reconocido; pero en la práctica, la relación de parentesco sigue siendo la fuente de mayor importancia de asociaciones estadísticas entre altruistas y receptores (Maynard Smith 1998, Okasha 2002, West *et al.* 2007).

2.1 Un simple ejemplo: el dilema del prisionero [↑](#)

El hecho de que la correlación entre donante y receptor sea la clave para la evolución del altruismo puede ilustrarse a través del Dilema del prisionero (Ross, D. 1962) en la modalidad de una sola ronda. Consideremos una población grande de organismos que se relacionan en una interacción social en parejas; la interacción afecta su aptitud biológica. Los organismos son de dos tipos: egoístas (E) y altruistas (A). Estos últimos se vinculan mediante un comportamiento pro-social, que beneficia así a su compañero pero con un costo para sí mismos; mientras que los primeros no lo hacen. Entonces, en una pareja mixta (E, A), el organismo egoísta vive mejor -se beneficia del altruismo de su pareja sin incurrir en ningún costo. Sin embargo, las parejas (A, A) se ven beneficiadas respecto de las parejas (E, E) -ya que el primer grupo funciona como una unidad cooperativa, mientras que el último no. La interacción tiene la forma del Dilema del prisionero en la modalidad de una sola ronda, juego conocido a través de la teoría de juegos. En la matriz inferior se muestran los valores ilustrativos de pago para cada 'jugador', es decir, para cada miembro de la pareja en interacción, medidos en unidades de aptitud biológica.



		Jugador 2	
		Altruista	Egoísta
Jugador 1	Altruista	11,11	0,20
	Egoísta	20,0	5,5

Pago para los jugadores 1 y 2 en unidades de aptitud reproductiva

La pregunta que nos interesa es: ¿qué tipo de organismo será el favorecido por la selección? Para facilitar el análisis, partiremos dos asunciones: que la reproducción es asexual, y que el tipo es perfectamente heredable, es decir, organismos egoístas (altruistas) dan origen a una descendencia egoísta (altruista). Mediante estas asunciones, las dinámicas evolutivas pueden determinarse muy fácilmente, simplemente observando si el tipo E o el tipo A tiene una aptitud más desarrollada, dentro del conjunto de la población. La salud del tipo E, $S(E)$, es el promedio pesado de la recompensa de un E cuando está en pareja con un E y la recompensa de un E cuando está en pareja con un A, donde los pesos están determinados por la probabilidad de tener cada pareja en cuestión. Por lo tanto,

$$S(E) = 5 * \text{Prob}(\text{pareja E/E}) + 20 * \text{Prob}(\text{pareja A/E})$$

(Las probabilidades condicionales en esta fórmula deben entenderse como como la probabilidad de tener un compañero egoísta (altruista), dado que uno es egoísta consigo mismo.)

De manera similar, la salud del tipo A es:

$$S(A) = 0 * \text{Prob}(\text{pareja E/A}) + 11 * \text{Prob}(\text{pareja A/A})$$

A partir de estas expresiones para la aptitud de los dos tipos de organismos, podemos deducir inmediatamente que el tipo altruista solo será favorecido por la selección si existe una correlación estadística entre las parejas, es decir, si los altruistas tienen una posibilidad mayor que una probabilidad al azar de formar una pareja con otros altruistas, y lo mismo sucede con los del tipo egoísta.

Supongamos que no existe tal correlación -como sería el caso si las parejas se formaran al azar dentro de la población. Entonces, la probabilidad de tener una pareja egoísta sería la misma para los tipos E y A, es decir que: $P(\text{pareja E/E}) = P(\text{pareja E/A})$. De manera análoga, $P(\text{pareja A/E}) = P(\text{pareja A/A})$. De estas igualdades probabilísticas, se desprende inmediatamente que $S(E)$ es mayor que $S(A)$, como puede verse a partir de las expresiones para $S(E)$ y $S(A)$ mencionadas anteriormente; de modo que el tipo egoísta se verá favorecido por la selección natural, e incrementará su frecuencia en cada generación hasta que los altruistas sean eliminados de la población. Por lo tanto, en ausencia de una correlación entre parejas, el egoísmo resultaría vencedor (cf. Skyrms 1996). Esto confirma el punto que se mencionó en la sección 2 -que el altruismo puede sólo evolucionar si existe una tendencia estadística para que los beneficiarios de las acciones altruistas sean altruistas también.

Si la correlación entre parejas es lo suficientemente fuerte en este modelo simple, entonces es posible que la condición $S(A) > S(E)$ sea satisfecha, y por lo tanto que el altruismo evolucione. La manera más sencilla de ver esto es suponer que la correlación es perfecta, es decir, que los tipos egoístas siempre se emparejan con otros tipos egoístas, y análogamente para los organismos altruistas, de modo que $P(\text{E pareja/E}) = P(\text{A pareja/A}) = 1$. Esta asunción implica que $S(A)=11$ and $S(E)=5$, de lo que se desprende que el altruismo evoluciona. Con grados intermedios de correlación, también es posible satisfacer la condición $S(E) > S(A)$, dada la elección particular de valores de pagos en el modelo previamente indicado.

Este sencillo modelo también resalta el punto señalado anteriormente, que la correlación donante-receptor, más que la relación genética, es la clave de la evolución del altruismo. Lo que se necesita para que evolucione el altruismo, en el modelo mencionado, es que la probabilidad de tener una pareja del mismo tipo que uno mismo sea suficientemente mayor que la probabilidad de tener una pareja del tipo opuesto; esto asegura que los receptores del altruismo tengan una posibilidad mayor a la del azar de ser compañeros de otro altruista, esto es, correlación donante-receptor. Sea que la correlación surja porque los compañeros tienden a ser familiares, o porque los altruistas posean la capacidad de buscar otros altruistas y elegirlos como pareja, o por cualquier otra razón, ello no implica una diferencia en las dinámicas evolutivas, al menos en este sencillo ejemplo.

3 Cuestiones conceptuales [↑](#)

El altruismo es un tema bien entendido en biología evolutiva: las ideas teóricas explicadas con anterioridad han sido extensamente analizadas, confirmadas empíricamente y son ampliamente aceptadas. Sin embargo, existe en la literatura un cierto número de ambigüedades conceptuales en torno al altruismo y otros conceptos relacionados, algunos de ellos puramente semánticos, otros más sustanciales. Tres de estas ambigüedades se discuten brevemente a continuación; para una discusión más profunda, ver West *et al.* 2007, Sachs *et al.* 2004 o Lehmann y Keller 2006.

3.1 Altruismo, cooperación y mutualismo [↑](#)

De acuerdo con la definición estándar, un comportamiento social se considera altruista si reduce la aptitud del organismo que posee ese comportamiento, pero robustece la aptitud de otros. Esta fue la definición utilizada por Hamilton (1964), y por muchos otros autores posteriores. Sin embargo, existe menos consenso en cuanto a cómo describir los comportamientos que robustecen la aptitud de otros pero también refuerzan la aptitud del organismo que posee dicho comportamiento. Como señala West *et al.* (2007), estos comportamientos a veces se denominan 'cooperativos', pero este uso no es universal; otros utilizan el término 'cooperativo' para referirse al comportamiento que fortalece la aptitud de otros sin importar su efecto en uno mismo, mientras que otros inclusive utilizan la palabra 'cooperación' como sinónimo de altruismo. (De hecho, en el juego del Dilema del Prisionero ya descrito, las dos estrategias son usualmente denominadas 'cooperar' y 'desertar'.) Para evitar esta confusión, West *et al.* (2007) sugiere el término 'beneficio mutuo' para comportamientos que beneficien tanto a uno como al otro, mientras que Sachs *et al.* (2004) propone utilizar el concepto de 'beneficio derivado'.

Sea cual fuere el término utilizado, el punto importante es que los comportamientos que benefician tanto a uno como a los otros pueden evolucionar mucho más fácilmente que los comportamientos altruistas, y no requieren por lo tanto ningún mecanismo especial como el parentesco. La razón es clara: los organismos que poseen este tipo de comportamientos incrementan su aptitud personal, de modo que poseen una ventaja selectiva frente a aquellos que no poseen este tipo de comportamientos. El hecho de que este comportamiento tenga un efecto beneficioso en la aptitud de otros es meramente un efecto colateral, o derivado, y no es parte de la explicación de por qué evoluciona este comportamiento. Por ejemplo, Sachs *et al.* (2004) señala que una acción como unirse a una manada o a un rebaño puede ser de este tipo; el individuo se beneficia directamente, como consecuencia de su riesgo reducido de depredación, mientras que simultáneamente reduce el riesgo de depredación de otros individuos. En contraposición con una acción altruista, en este caso no existe un incentivo personal a "engañar", es decir, a abstenerse de realizar la acción en cuestión ya que hacerlo reduciría directamente la aptitud personal del organismo.

Un indicativo de la diferencia entre un comportamiento altruista y un comportamiento que beneficia al propio organismo y a los otros es el hecho de que en el último caso, a diferencia del primero, el beneficiario puede pertenecer a una especie diferente, sin, por ese motivo, alterar las dinámicas evolutivas del comportamiento. De hecho, existen numerosos ejemplos donde las actividades egoístas de un organismo producen un beneficio incidental para un organismo de otra especie; estos comportamientos se denominan a veces 'mutualistas', aunque una vez más, éste no es el único modo en que este término ha sido utilizado (West *et al.* 2007). En contraposición, en el caso del altruismo, existe una gran diferencia si el beneficiario y el donante son miembros de la misma especie o no; dado que si no lo son, entonces la selección de parentesco no puede jugar ningún rol, y es poco claro cómo puede evolucionar el comportamiento altruista. Como era de esperar, virtualmente todos los ejemplos *bona fide* de altruismo biológico en el mundo viviente incluyen donantes y receptores que pertenecen a la misma especie. (Casos del llamado 'altruismo recíproco' a veces son excepciones a esta generalización, pero véase la sección 4 más adelante).

3.2 Altruismo fuerte y débil [↑](#)

Otro caso de ambigüedad concierne a la distinción entre altruismo débil y fuerte, en la terminología de D.S. Wilson (1977, 1980, 1990). Esta distinción es acerca de si la acción altruista implica una reducción absoluta o relativa de la



aptitud del donante. Para ser considerado como fuertemente altruista, un comportamiento debe reducir la aptitud absoluta (esto es, el número de descendientes) del donante. El altruismo fuerte es la noción estándar de altruismo en la literatura, y fue asumido así más arriba en el texto. Para ser considerado como altruismo débil, una acción necesita solamente reducir la aptitud relativa del donante (esto es, su aptitud relativa respecto a la del receptor). Entonces, una acción que causara que un organismo dejara un adicional de 10 descendientes, pero causara que cada organismo con el cual interactuara dejara un adicional de 20 descendientes, es débilmente altruista. Esta acción promueve la aptitud absoluta del donante, pero estimula aún más la aptitud reproductiva de otros organismos aún más, reduciendo la aptitud relativa del donante.

¿Deberían clasificarse los comportamientos de altruismo débiles como altruistas o como egoístas? Esta pregunta no es meramente semántica; dado que la cuestión real es si las condiciones bajo las cuales el altruismo débil puede evolucionar son significativamente similares a las condiciones bajo las cuales el altruismo fuerte puede evolucionar o no. Muchos autores argumentan que la respuesta es 'no', apoyándose en que los comportamientos débilmente altruistas son ventajosos a nivel del individuo, por lo que pueden evolucionar prescindiendo de la selección de parentesco o de la correlación donante-receptor, a diferencia de los comportamientos fuertemente altruistas (Grafen 1984, Nunney 1985, West *et al.* 2007). Para apreciar este argumento, consideremos un escenario teórico de juego similar al del Dilema del prisionero en la modalidad de una sola ronda de la sección 4, en el cual los organismos se relacionan mediante una interacción de de pareja que afecta su aptitud. Los organismos son de dos tipos: débilmente altruistas (*D*) y no altruistas (*N*). Los organismos del tipo *D* llevan a cabo una acción que estimula su propia aptitud en 10 unidades y la aptitud de su compañero en 20 unidades; mientras que los del tipo *N* no llevan a cabo la acción. Por ende, la matriz de pagos es la siguiente:

		Jugador 2	
		Altruista débil	No
Jugador 1	Altruista débil	30,30	10,20
	No	20,10	0,0

Pagos para los jugadores 1 y 2 en unidades de aptitud reproductiva

La matriz de pagos resalta el hecho de que el altruismo débil es ventajoso a nivel individual, y por ende, lo extraño de pensar en éste como altruista más que como egoísta. Para ver esto, asumamos por un momento que el juego está siendo jugado por dos agentes racionales, como en la teoría clásica del juego. Claramente, la estrategia racional para cada individuo es elegir *D*, dado que *D* domina a *N*. Cada individuo recibe un pago más alto por jugar *D* en lugar de *N*, independientemente de lo que haga su oponente—30 en vez de 20 si el oponente juega *D*, 10 en vez de 0 si el oponente juega *N*. Esto muestra claramente el sentido en el cual el altruismo débil es individualmente ventajoso.

En el contexto de la teoría evolutiva del juego, donde el juego está siendo jugado por una pareja de organismos con estrategias programadas (hard-wired), el equivalente del hecho de que *D* domina a *N* es el hecho de que *D* puede esparcirse en la población aun si las parejas se forman al azar (cf. Wilson 1980) Para ver esto, consideremos las expresiones para la salud en el total de la población de *S* y *N*:

$$S(D) = 30 * \text{Prob}(D \text{ pareja}/D) + 10 * \text{Prob}(N \text{ pareja}/D)$$

$$S(N) = 20 * \text{Prob}(D \text{ pareja}/N) + 0 * \text{Prob}(N \text{ pareja}/N)$$

(Como se mencionó antes, $\text{Prob}(D \text{ pareja}/D)$ indica la probabilidad condicional de tener un compañero débilmente altruista si uno mismo es débilmente altruista, y así sucesivamente.). A partir de estas expresiones, es fácil ver que $D(D) > D(N)$ aun si no hay correlación entre los compañeros, es decir, aun si $\text{Prob}(D \text{ pareja}/D) = P(D \text{ pareja}/N)$ and $P(N \text{ pareja}/D) = P(N \text{ pareja}/N)$. Por lo tanto, el altruismo débil puede evolucionar en la ausencia de una correlación donante-receptor; como vimos, esto no es verdad para el altruismo fuerte. Entonces, el altruismo débil y el fuerte evolucionan según diferentes mecanismos evolutivos, por lo que no deberían ser co-clasificados, de acuerdo con este argumento.

Sin embargo, existe un contra argumento atribuido a D.S. Wilson (1977, 1980), quien sostiene que el altruismo débil no puede evolucionar solamente por selección individual; sino que es necesario un componente de selección entre grupos. El argumento de Wilson se desprende del hecho de que en una pareja mixta (W,N) el organismo no altruista es más apto que el altruista débil. De manera más general, dentro de un único grupo de cualquier tamaño compuesto por organismos altruistas débiles y no altruistas, estos últimos serán los más aptos. De este modo, el altruismo débil sólo puede evolucionar, explica Wilson, en un escenario con múltiples grupos (multi-group setting) - en el cual la selección dentro del grupo en favor de N sea contrarrestada por la selección entre grupos en favor de W . (Según la visión de Wilson, el juego evolutivo antes descrito muestra un escenario de múltiples grupos, que incluye una gran cantidad de grupos de tamaño dos, es decir, varios grupos de parejas). Entonces, el altruismo débil, así como el altruismo fuerte, evoluciona de hecho porque es ventajoso para el grupo, explica Wilson.

La disputa entre aquellos que consideran al altruismo débil como ventajoso para el individuo, y aquellos que como Wilson lo consideran ventajoso para el grupo, surge a partir de concepciones disímiles sobre la selección individual y la selección de grupos. Para Wilson, la selección individual tiene importancia dentro de la selección entre grupos, por lo que para determinar qué estrategia es favorecida por la selección individual, uno debe comparar la aptitud de los tipos W y N dentro de un grupo o de una pareja. Para otros teóricos, la selección individual implica selección basada en diferencias en el fenotipo individual, más que en el contexto social; así que para determinar qué estrategia es favorecida por la selección individual, uno debe comparar la aptitud de los tipos W y N en el mismo contexto social, es decir, con el propio compañero. Estas dos comparaciones resultan en diferentes respuestas a la pregunta de si el altruismo débil es ventajoso individualmente. Por ello, el debate acerca de cómo clasificar el altruismo débil está íntimamente vinculado con los niveles más amplios de la pregunta sobre la selección; ver Nunney 1985, Okasha 2005, 2006, Fletcher y Doebeli 2006, West *et al.* 2007, para profundizar en este tema.

3.3 Consecuencias de aptitud a corto plazo versus consecuencias de aptitud a largo plazo [↑](#)

Una fuente adicional de ambigüedad en la definición del altruismo biológico concierne la escala temporal dentro de la cual se mide la aptitud. Es posible que un animal desarrolle un comportamiento social que beneficie a otro y reduzca su propia aptitud (absoluta) en el corto plazo; sin embargo, en el largo plazo, dicho comportamiento puede contribuir a las ventajas de selección del animal. Entonces, si nos focalizamos en los efectos en la aptitud a corto plazo, el comportamiento parecerá tal vez altruista, pero si nos focalizamos en la aptitud a lo largo de la vida, el comportamiento parecerá tal vez egoísta - la aptitud a lo largo de la vida del animal se vería reducida si no desarrollara el comportamiento.

¿Por qué un comportamiento social reduciría la aptitud a corto plazo de un animal pero reforzaría su aptitud a lo largo de su vida? Esto puede tener origen en casos de 'reciprocidad dirigida', donde el beneficiario del comportamiento regresa el favor en algún punto en el futuro (cf. Sachs *et al.* 2004). Llevando a cabo el comportamiento, y sufriendo el costo a corto plazo, el animal se asegura así (o al menos incrementa la posibilidad de) recibir beneficios en retribución en el futuro. De manera similar, en las simbiosis entre miembros de especies diferentes, puede ser una retribución para un organismo sacrificar recursos para el beneficio de un simbiote con el que tiene una relación a largo plazo, ya que su propio bienestar a largo plazo puede depender en gran medida del bienestar del simbiote.

Desde un punto de vista teórico, la resolución más satisfactoria de esta ambigüedad es utilizar la salud a lo largo de la vida como el parámetro relevante (cf. West *et al.* 2007). Así, una acción cuenta como altruista solamente si reduce la salud a lo largo de la vida de un organismo. Esta estipulación tiene sentido, dado que conserva la idea clave de que la evolución del altruismo requiere una asociación estadística entre el donante y el receptor; esto no sería cierto si la salud a corto plazo fuera la utilizada para definir el altruismo, dado que comportamientos que reducen la salud a corto plazo pero estimulan la salud a lo largo de la vida pueden evolucionar sin ningún componente de la selección por parentesco, o sin la correlación donante-receptor.

Sin embargo, esta estipulación posee dos desventajas: (i) hace más difícil distinguir si un comportamiento dado es altruista, dado que la salud a lo largo de la vida es notablemente difícil de estimar; (ii) tiene como consecuencia que la mayoría de los modelos de 'altruismo recíproco' son clasificados de manera errónea.

4 Altruismo recíproco [↑](#)

La teoría del altruismo recíproco fue originalmente desarrollada por Trivers (1971), en un intento por explicar casos de (aparente) altruismo entre organismos que no fueran familiares, incluyendo miembros de diferentes especies. (Claramente, la selección de parentesco no puede ayudar a explicar el altruismo entre organismos que no sean familiares entre sí. La idea básica de Trivers fue directa: ayudar a otro organismo podría ser beneficioso para un organismo si existiera la expectativa de que el favor fuera retribuido en el futuro ('una mano lava la otra'). El costo de ayudar sería compensado por la probabilidad de recibir un beneficio en retribución, permitiendo así que un comportamiento evolucionara por selección natural. Trivers denominó a este mecanismo evolutivo 'altruismo recíproco'.

Para que el altruismo recíproco funcionara, no habría necesidad de que dos individuos fueran familiares, ni de que fueran miembros de una misma especie. Sin embargo, sería necesario que los individuos interactuaran entre sí más de una vez, y que tuvieran la habilidad de reconocer a los otros individuos con los cuales han interactuado en el pasado.¹ Si los individuos interactuaran una sola vez en sus vidas y no volvieran a encontrarse otra vez, obviamente no habría posibilidad de que existiera un beneficio en retribución, por lo que no habría nada por ganar a cambio de ayudar a otro. No obstante, si los individuos se encontraran entre sí de manera frecuente, y fueran capaces de identificar y castigar a aquellos 'traidores' que se han negado a ayudarlos en el pasado, entonces el comportamiento asistencial podría evolucionar. Un traidor que se negara a ayudar acabaría por sabotear sus propios intereses, ya que aunque no incurriera en el costo de ayudar a otros, perdería los posibles beneficios en retribución -ya que otros no lo ayudarían en el futuro. Este mecanismo evolutivo tendría más posibilidades de funcionar en animales que viven en grupos relativamente pequeños, aumentando la probabilidad de múltiples encuentros.

Como West *et al.* (2007) y Bowles y Gintis (2011) señalan, si el altruismo es definido en función de la aptitud a lo largo de la vida, entonces la teoría de Trivers no está en absoluto formulada respecto a la evolución del altruismo; ya que todos los comportamientos que evolucionan a través de beneficios recíprocos, como los que describe Trivers, son en última instancia para el beneficio directo de los individuos que los llevan a cabo, de modo que no implican una reducción de la aptitud a lo largo de la vida. A pesar de esta consideración, el concepto de 'altruismo recíproco' está firmemente asentado en la literatura, y el mecanismo evolutivo que describe es de cierta importancia, como sea que se lo denomine. En adelante, cuando aparezca una referencia a altruismo recíproco en el texto, deberá recordarse que los comportamientos en cuestión son exclusivamente altruistas en el corto plazo.

El concepto de altruismo recíproco está estrechamente vinculado con la estrategia de 'ojo por ojo' aplicable en el dilema del Prisionero iterado (DPI) de la teoría del juego. En el DPI, los jugadores interactúan en múltiples ocasiones, y son capaces de ajustar su comportamiento dependiendo de qué ha hecho su oponente en las rondas anteriores. Existen dos estrategias posibles: cooperar y desertar. La matriz de pago por interacción es la misma que en la sección 2.1. El hecho de que el juego sea iterado en vez de ser de una sola ronda modifica obviamente el procedimiento óptimo; desertar no es necesariamente la mejor opción, siempre y cuando la probabilidad de encuentros subsiguientes sea lo suficientemente alta. En su famoso torneo de computadora en el cual un amplio número de estrategias eran enfrentadas una contra la otra en el DPI, Axelrod y Hamilton (1981) encontraron que la estrategia de 'ojo por ojo' daba como resultado la obtención de la recompensa más alta. En la estrategia 'ojo por ojo', un jugador sigue dos reglas básicas: (i) en el primer encuentro, coopera; (ii) en encuentros subsiguientes, hace lo que su oponente haya hecho en el encuentro anterior. El éxito de la estrategia de 'ojo por ojo' fue tomado para confirmar la idea de que con múltiples encuentros, la selección natural podría favorecer comportamientos sociales que implican un costo para la salud a corto plazo. Trabajos posteriores en la teoría evolutiva de juegos, muchos de ellos inspirados por las ideas de Axelrod y Hamilton, confirmaron que los juegos repetidos permiten la evolución de comportamientos sociales que no pueden evolucionar en situaciones de una única ronda (cf. Nowak 2006); esto está estrechamente relacionado con el tradicional teorema de la teoría del juego repetida en economía (cf. Bowles y Gintis 2011). Para una discusión posterior sobre el comportamiento social que evoluciona a través de la retribución de beneficios, ver Sachs *et al.* 2004.

Más allá de la atención que los teóricos le dedicaron al altruismo recíproco, son pocos los ejemplos empíricos claros en animales no humanos (Hammerstein 2003, Sachs *et al.* 2004, Taborsky 2013). Posiblemente esto se debe a que las condiciones previas para que evolucione el altruismo recíproco -encuentros múltiples y reconocimiento de los



individuos- no son características especialmente comunes. No obstante, los murciélagos vampiro que comparten sangre constituyen un posible ejemplo (Wilkinson 1984, 1990, Carter & Wilkinson 2013). Es bastante común que un murciélago vampiro no pueda alimentarse una determinada noche. Esto es potencialmente fatal, dado que los murciélagos mueren si no ingieren alimentos por un período mayor a un par de días. En una noche cualquiera, los murciélagos donan sangre (por regurgitación) a otros miembros de su grupo que no hayan podido alimentarse, salvándolos de morir de inanición. Dado que los murciélagos vampiro viven en grupos pequeños y se asocian entre sí por largos períodos de tiempo, es posible que se reúnan las condiciones necesarias para el altruismo recíproco. Los estudios de Wilkinson y sus colegas mostraron que los murciélagos tienden a compartir su alimento con sus compañeros más cercanos, y que presentan una tendencia a compartir con otros que, a su vez, hayan compartido recientemente lo propio con ellos. Estos descubrimientos parecen estar de acuerdo con la teoría de altruismo recíproco.

Trivers (1985) describe un supuesto caso de altruismo recíproco entre animales de especies diferentes. En los arrecifes de coral tropicales, varias especies de peces pequeños actúan como 'higienizadores' de peces grandes, removiendo parásitos de sus bocas y branquias. La interacción es mutuamente beneficiosa -el pez grande se higieniza y el pez pequeño consigue alimento. Sin embargo, Trivers destaca que los peces grandes parecen a veces comportarse de manera altruista para con los higienizadores. Si un pez grande es atacado por un depredador mientras éste posee un pez higienizador en su boca, entonces espera a que éste último se aleje antes de huir del depredador, en vez de tragarse al pez higienizador y escapar inmediatamente. Trivers explica el comportamiento del pez grande en términos de altruismo recíproco. Dado que el pez grande frecuentemente regresa en busca del mismo limpiador varias veces, retribuye su acción velando por el bienestar de éste; es decir, no comiéndoselo, aun si esto incrementa la posibilidad de ser herido por un depredador. Entonces, el pez grande permite que el higienizador huya, porque existe la expectativa de un beneficio en retribución -ser limpiado nuevamente en el futuro-. Como en el caso de los murciélagos vampiro, es gracias a que el pez grande y el pequeño interactúan más de una vez por lo que este tipo de comportamiento puede evolucionar.

5 Pero... ¿es altruismo verdadero? [↑](#)

Las teorías evolutivas descritas con anterioridad, en particular la teoría de selección por parentesco, atraviesan un largo camino en pos de reconciliar la existencia de altruismo en la naturaleza con los principios darwinianos. Sin embargo, algunos han sentido que estas teorías subestiman en cierto modo el altruismo, y que los comportamientos que describen no son 'realmente' altruistas. Los fundamentos de esta postura son fáciles de identificar. Con frecuencia pensamos las acciones altruistas como desinteresadas, llevadas a cabo con los intereses del receptor en mente, en vez de con los nuestros. Pero la teoría de la selección de parentesco explica el comportamiento altruista como una estrategia inteligente desarrollada por genes egoístas como una alternativa para incrementar su representatividad en el conjunto general de genes, a expensas de otros. ¿Entonces esto significa que los comportamientos en cuestión son sólo 'aparentemente' altruistas, dado que son el resultado último del egoísmo génico? La teoría del altruismo recíproco también parece 'sacar el altruismo del altruismo'. Comportarse amablemente con alguien con el fin de procurar beneficios en retribución de ese alguien en el futuro parece en cierta manera la antítesis del altruismo 'real' - es sólo egoísmo retrasado, a largo plazo. Este es un intento de formar otra línea de argumentación, que inclusive tentó en su momento a Trivers (1971) y, podría decirse que también, a Dawkins (1976), pero que en función de lo expuesto, no debería convencernos. El punto clave es recordar que el altruismo biológico no puede equipararse con el altruismo entendido en sentido coloquial. El altruismo biológico se define en términos de las consecuencias para la salud, no en función de las intenciones motivacionales. Si entendemos por altruismo 'real' aquel llevado a cabo con la intención consciente de ayudar, entonces la gran mayoría de las criaturas vivientes no son capaces de desarrollar este altruismo 'real' ni tampoco, por lo tanto, un egoísmo 'real'. Las hormigas y las termitas, por ejemplo, no tienen intenciones conscientes, por lo que su comportamiento no puede deberse a una intención de promover su propio interés, ni los intereses de los demás. Entonces, la aseveración que las teorías evolutivas revisadas anteriormente en el texto muestran respecto a que el altruismo en la naturaleza es solo aparente cobra un cierto sentido. El contraste entre el altruismo 'real' y el altruismo meramente aparente simplemente no se aplica a la mayoría de las especies animales.



Hasta cierto punto, la idea de que el altruismo dirigido por selección de parentesco no es altruismo 'real' ha sido promovida por el uso de la terminología del 'gen egoísta' de Dawkins (1976). Como hemos visto, la perspectiva desde el punto de vista del gen es heurísticamente útil para entender la evolución de los comportamientos altruistas, especialmente la de aquellos que evolucionan por selección de parentesco. Pero hablar de genes 'egoístas' tratando de aumentar su representatividad en el conjunto total de genes es, por supuesto, solo una metáfora (como Dawkins admite); no existe un sentido literal en el que los genes 'intenten' hacer algo. Cualquier explicación evolutiva de cómo un atributo o una característica fenotípica evoluciona debe en última instancia mostrar que la característica conduce a un incremento en la cantidad de genes que codifican para la misma (suponiendo que la característica se transmite genéticamente). Por lo tanto, por definición, puede contarse una historia del 'gen egoísta' sobre cualquier característica, incluyendo un atributo comportamental, que evolucione por la selección natural darwiniana. Decir que la selección por parentesco interpreta al comportamiento altruista como una estrategia diseñada por genes 'egoístas' para ayudar a su propia propagación no es incorrecto; pero es solo otra manera de decir que la explicación darwiniana para la evolución del altruismo ha sido encontrada. Como Sober y Wilson (1998) señalan, si uno insiste en decir que los comportamientos que evolucionan por selección por parentesco o por correlación donador-receptor son 'realmente egoístas', uno acaba por reservarse la palabra 'altruista' para comportamientos que no pueden evolucionar de ninguna manera por selección natural.

¿Se aplican las teorías de la evolución del altruismo biológico a los humanos? Esto es parte de una pregunta más amplia: si las ideas sobre la evolución del comportamiento animal pueden ser extrapoladas a humanos, una pregunta que impulsó la controversia de la sociobiología de los años '80 y que se encuentra aún en activo debate en la actualidad (cf. Boyd and Richerson 2006, Bowles and Gintis 2011, Sterelny 2012, Fehr et al. 2002, Dennett 2003). Todos los biólogos aceptan que el *Homo sapiens* es una especie evolucionada, y por ello que los principios evolutivos generales se aplican a la misma. Sin embargo, el comportamiento humano está obviamente influenciado por la cultura en un alcance mucho mayor que el de otros animales, y es frecuentemente el producto de creencias conscientes y de deseos (aunque esto no quiere decir necesariamente que la genética no tiene ninguna influencia). No obstante, al menos algunos de los comportamientos humanos parecen encajar en las predicciones de las teorías evolutivas revisadas anteriormente. En general, los humanos se comportan más altruistamente (en el sentido biológico) hacia sus parientes cercanos que hacia aquellos con los que no tienen ningún vínculo, por ejemplo, ayudando a sus familiares a criar a sus hijos, justo como predeciría la teoría de la selección por parentesco. También es cierto que tendemos a ayudar a aquellos que nos han ayudado en el pasado, justo como predeciría la teoría del altruismo recíproco. Por otro lado, los humanos somos únicos en el hecho de que cooperamos ampliamente con personas fuera de nuestra familia; y más generalmente, muchos comportamientos humanos parecen anómalos desde el punto de vista de la aptitud reproductiva. Pensemos por ejemplo en la adopción. Los padres que adoptan niños en lugar de tener los propios reducen su aptitud reproductiva, obviamente, de modo que la adopción es un comportamiento altruista. Pero no beneficia a los familiares- en el caso de padres que generalmente no están relacionados con los infantes que adoptan- y tampoco genera que los padres ganen mucho en la forma de beneficios recíprocos. Entonces aunque las consideraciones evolutivas pueden ayudarnos a entender algunos de los comportamientos humanos, deben ser aplicadas criteriosamente.

En lo que respecta al comportamiento humano, la distinción entre altruismo biológico, definido en términos de las consecuencias para la salud, y el altruismo 'real', definido en términos de las intenciones conscientes del agente de ayudar a otros, tiene sentido. (A veces se utiliza el término 'altruismo psicológico' en lugar de altruismo 'real'.) ¿Cuál es la relación entre estos dos conceptos? Parecen ser independientes en ambos sentidos, como argumenta Elliott Sober (1994); ver también Vromen (2012) y Clavien and Chapuisat (2013). Una acción llevada a cabo con la intención consciente de ayudar a otro ser humano puede no afectar su salud biológica en absoluto, de modo que no contaría como altruista en el sentido biológico. En cambio, una acción tomada puramente por razones de interés propio, es decir, sin la intención consciente de ayudar a otro, puede potenciar en gran medida su aptitud biológica.

Sober argumenta que, aun si aceptamos un enfoque evolutivo al comportamiento humano, no existe una razón en particular para pensar que la evolución hubiera sido responsable de que los humanos nos volviéramos egoístas en lugar de altruistas psicológicos (ver también Schulz 2011). Al contrario: es muy posible que la selección natural hubiera favorecido a los humanos que se preocupan genuinamente por ayudar a otros, es decir, que son capaces de altruismo 'real' o psicológico. Supongamos que existe una ventaja evolutiva asociada a cuidar de los hijos propios - una idea bastante posible. Entonces, los padres que realmente se preocupan por el bienestar de sus hijos, esto es,



quienes son altruistas 'reales', tendrían una salud inclusiva mayor, y por lo tanto, esparcirían más sus genes que aquellos padres que solo pretenden preocuparse, o que no se preocupan. Por lo tanto, la evolución bien puede conducir al altruismo 'real' o psicológico a evolucionar. Contrariamente a lo que comúnmente se piensa, un enfoque evolutivo a un comportamiento humano *no* implica que los humanos estemos sólo motivados por el interés propio.

Una estrategia por la cual los 'genes egoístas' pueden incrementar su representatividad futura es asegurándose que los humanos *no* sean egoístas, en un sentido psicológico.

6 Bibliografía [↑](#)

Abbot, P. et. al. 2011. 'Inclusive Fitness Theory and Eusociality', *Nature*, 471: E1-E4.

Avital, E. and Jablonka, E., 2000, *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.

Axelrod, R. and Hamilton, W. D., 1981, 'The Evolution of Cooperation', *Science*, 211: 1390-96.

Axelrod, R., 1984, *The Evolution of Cooperation*, New York: Basic Books.

Baum, William M., *Understanding behaviorism: behavior, culture, and evolution*, 2005, Blackwell Publishing, USA

Birch, J., forthcoming, 'Hamilton's Rule and its Discontents', *British Journal for the Philosophy of Science*.

Bowles, S. and Gintis, H., 2011, *A Cooperative Species: Human Reciprocity and its Evolution*, Princeton: Princeton University Press.

Boyd, R. and McIlreath, R., 2007, *Mathematical Models of Social Evolution*, Chicago: Chicago University Press.

Boyd, R. and Richerson, P., 2006, 'Culture and the Evolution of the Human Social Instincts', in S. Levinson and N. Enfield (eds.), *Roots of Human Sociality*, Oxford: Berg.

Bourke, A. and Franks, N., 1995, *Social Evolution in Ants*, Princeton: Princeton University Press.

Carter, G. G. and Wilkinson, G. S., 2013, 'Food Sharing in Vampire Bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment', *Proceedings of the Royal Society B*, 280: 20122573, doi 10.1098/rspb.2012.2573.

Clavien, C. and Chapuisat, M., 2013, 'Altruism across disciplines: one word, multiple meanings', *Biology and Philosophy*, 28(1): 125-140.

Cronin, H., 1991, *The Ant and the Peacock*, Cambridge: Cambridge University Press.

Darwin, C., 1859, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, London: John Murray.

---, 1871, *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, New York: Appleton.

Dawkins, R., 1976, *The Selfish Gene*, Oxford: Oxford University Press.

---, 1979, 'Twelve Misunderstandings of Kin Selection', *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, 51: 184-200.

---, 1982, *The Extended Phenotype*, Oxford: Oxford University Press.

Dennett, Daniel C., 2003, *La evolución de la libertad*, Traducido por Ramón Villa Vernis, Barcelona, Ediciones Paidós Ibérica S. A.

Dugatkin, L. A., 1997, *Cooperation among Animals: an Evolutionary Perspective*, Oxford: Oxford University Press.



---, 2006, *The Altruism Equation*, Princeton: Princeton University Press.

Fehr et al., *Strong Reciprocity, Human Cooperation and the Enforcement of Social Norms*, 2002, en *Human Nature*, 13(2002): 1-25

Fletcher, J. A. and Zwick, M., 2004, 'Strong Altruism Can Evolve in Randomly Formed Groups' *Journal of Theoretical Biology*, 228: 303-13.

Fletcher, J. A. and Doebeli, M., 2006, 'How Altruism Evolves: Assortment and Synergy', *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 1389-1393.

Frank, S. A., 1998, *Foundations of Social Evolution*, Princeton: Princeton University Press.

Gardner, A., Alpedrinha J. and West S. A., 2012, 'Haplodiploidy and the evolution of eusociality: split sex ratios', *American Naturalist*, 179: 240-56.

Gardner, A. and West S. A., 2010, 'Greenbeards', *Evolution*, 64(1): 25-38.

Grafen, A., 1984, 'Natural Selection, Kin Selection and Group Selection', in *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*, J. R. Krebs and N. B. Davies (eds.), Oxford: Blackwell Scientific Publications.

---, 1985, 'A Geometric View of Relatedness', *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 2: 28-89.

---, 2006, 'Optimization of Inclusive Fitness', *Journal of Theoretical Biology*, 238: 541-63.

Hamilton, W. D., 1964, 'The Genetical Evolution of Social Behaviour I and II', *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-16, 17-32.

---, 1970, 'Selfish and Spiteful Behaviour in an Evolutionary Model', *Nature*, 228: 1218-1220.

---, 1972, 'Altruism and Related Phenomena, mainly in the Social Insects', *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3: 193-232.

---, 1975, 'Innate Social Aptitudes in Man: an Approach from Evolutionary Genetics', in *Biosocial Anthropology*, R. Fox (ed.), New York: Wiley.

---, 1996, *Narrow Roads of Gene Land*, New York: W. H. Freeman.

Hammerstein, P., 2003, 'Why is Reciprocity so Rare in Social Animals? A Protestant Appeal', in P. Hammerstein (ed.) *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*, Cambridge MA: MIT Press.

Kerr, B., Feldman, M. W. and Godfrey-Smith, P., 2004, 'What is Altruism?', *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 135-140.

Lehmann, L. and Keller, L., 2006 'The Evolution of Cooperation and Altruism. A General Framework and Classification of Models', *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 1365-1725.

Lehmann, L., Keller, L., West, S., and Roze, D., 2007 'Group Selection and Kin Selection: Two Concepts but One Process', *Proceedings of the National Academy of the Sciences*, 104(16): 6736-6739.

Leigh, E. G. jr., 2010 'The Group Selection Controversy', *Journal of Evolutionary Biology*, 23(1): 6-19.

Marshall, J. A., 2011 'Group Selection and Kin Selection: formally equivalent approaches', *Trends in Ecology and Evolution*, 26(7): 325-32.

Maynard Smith, J., 1964, 'Group Selection and Kin Selection', *Nature*, 201: 1145-1147.



- , 1974, 'The Theory of Games and the Evolution of Animal Conflicts', *Journal of Theoretical Biology*, 47: 209–21.
- , 1982, *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge: Cambridge University Press.
- , 1998, 'The Origin of Altruism', *Nature*, 393: 639–640.
- Maynard Smith, J., and Szathmary, E., 1995, *The Major Transitions of Life*, New York: W.H. Freeman.
- Michod, R. E., 1982, 'The Theory of Kin Selection', *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 23–55.
- Nowak, M., 2006, *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*, Harvard: Harvard University Press.
- Nowak, M. A., Tarnita, C. E. and Wilson, E. O., 2010, 'Evolution of Eusociality', *Nature*, 466: 1057–62.
- Nunney, L., 1985, 'Group Selection, Altruism and Structured-Deme Models', *American Naturalist*, 126: 212–35.
- Okasha, S., 2002, 'Genetic Relatedness and the Evolution of Altruism', *Philosophy of Science*, 69, 1: 138–149.
- , 2005, 'Altruism, Group Selection and Correlated Interaction', *British Journal for the Philosophy of Science*, 56: 703–24.
- , 2006, *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford: Oxford University Press.
- Queller, D. C., 1992a, 'A General Model for Kin Selection', *Evolution*, 46: 376–380.
- , 1992b, 'Quantitative Genetics, Inclusive Fitness, and Group Selection', *American Naturalist*, 139: 540–558.
- Rosenberg, A., 1992, 'Altruism: Theoretical Contexts', in *Keywords in Evolutionary Biology*, E. F. Keller and E. A. Lloyd (eds.), Cambridge MA: Harvard University Press.
- Ross, Don, 1962, 'Economic theory and cognitive science: microexplanation', Massachusetts, Massachusetts Institute of Technology
- Sachs, J. L., 2004, 'The Evolution of Cooperation', *The Quarterly Review of Biology*, 79: 135–160.
- Schulz, A., 2011, 'Sober & Wilson's Evolutionary Arguments for Psychological Altruism: A Reassessment', *Biology and Philosophy*, 26: 251–260.
- Seegerstrale, U., 2000, *Defenders of the Truth: the Battle for Science in the Sociobiology Debate and Beyond*, Oxford: Oxford University Press.
- Skyrms, B., 1996, *Evolution of the Social Contract*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Sober, E., 1988, 'What is Evolutionary Altruism?', in *New Essays on Philosophy and Biology (Canadian Journal of Philosophy Supp. Vol. 14)*, B. Linsky and M. Mathen (eds.), Calgary: University of Calgary Press.
- , 1994, 'Did Evolution Make us Psychological Egoists?', in his *From A Biological Point of View*, Cambridge: Cambridge University Press.
- , 2011, *Did Darwin Write the Origin Backwards?*, New York: Prometheus.
- Sober, E. and Wilson D.S., 1998, *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Cambridge MA: Harvard University Press.
- Sterelny, K., 2012, *The Evolved Apprentice*, Cambridge MA: MIT Press.
- Taborsky, M. 2013, 'Social Evolution: Reciprocity There Is', *Current Biology*, 23(11): R486–88.



Trivers, R. L., 1971, 'The Evolution of Reciprocal Altruism', *Quarterly Review of Biology*, 46: 35-57.

---, 1985, *Social Evolution*, Menlo Park CA: Benjamin/Cummings.

Uyenoyama, M. K. and Feldman, M. W., 1992, 'Altruism: some Theoretical Ambiguities', in *Keywords in Evolutionary Biology*, E. F. Keller and E. A. Lloyd (eds.), Cambridge MA: Harvard University Press.

Vromen, J., 2012, 'Human Cooperation and Reciprocity', in *Evolution and Rationality*, S. Okasha and K. Binmore (eds.), Cambridge: Cambridge University Press.

West, S. A., Griffin, A. S, and Gardner, A., 2007, 'Social Semantics: Altruism, Cooperation, Mutualism, Strong Reciprocity and Group Selection', *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 415-432.

Wilkinson, G. S., 1984, 'Reciprocal Food Sharing in the Vampire Bat', *Nature*, 308: 181-184.

---, 1990, 'Food Sharing in Vampire Bats', *Scientific American*, 262, 2: 64-70.

Williams, G. C., 1966, *Adaptation and Natural Selection*, Princeton: Princeton University Press.

Wilson E. O., 1975, *Sociobiology: the New Synthesis*, Cambridge MA: Harvard University Press.

Wilson, D. S., 1977, 'Structured Demes and the Evolution of Group-Advantageous Traits', *American Naturalist*, 111: 157-85.

---, 1980, *The Natural Selection of Populations and Communities*, Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.

---, 1990, 'Weak Altruism, Strong Group Selection', *Oikos*, 59: 135-48.

---, 1991, 'On the Relationship between Evolutionary and Psychological Definitions of Altruism and Egoism', *Biology and Philosophy*, 7: 61-68.

Wilson, D. S. and Dugatkin, L. A., 1992, 'Altruism: Contemporary Debates', in *Keywords in Evolutionary Biology*, E. F. Keller and E. A. Lloyd (eds.), Cambridge MA: Harvard University Press.

7 Cómo Citar [↑](#)

Okasha, Samir. 2016. "Altruismo biológico". En *Diccionario Interdisciplinar Austral*, editado por Claudia E. Vanney, Ignacio Silva y Juan F. Franck. URL=http://dia.austral.edu.ar/Altruismo_biológico

8 Derechos de autor [↑](#)

Voz "Altruismo biológico", traducción autorizada de la entrada "[Biological Altruism](#)" de la *Stanford Encyclopedia of Philosophy (SEP)* © 2016. La traducción corresponde a la entrada de los archivos de la SEP, la que puede diferir de la versión actual por haber sido actualizada desde el momento de la traducción. La versión actual está disponible en <http://plato.stanford.edu/entries/altruism-biological/>

El DIA agradece a SEP la autorización para efectuar y publicar la presente traducción.

Traducción a cargo de Valentina Martínez Damonte. DERECHOS RESERVADOS Diccionario Interdisciplinar Austral © Instituto de Filosofía - Universidad Austral - Claudia E. Vanney - 2016.



ISSN: 2524-941X