
DARWIN Y LA SELECCIÓN DE GRUPO

ELLIOTT SOBER

ABSTRACT. Do traits evolve because they are good for the group, or do they evolve because they are good for the individual organisms that have them? The question is whether groups, rather than individual organisms, are ever “units of selection.” My exposition begins with the 1960’s, when the idea that traits evolve because they are good for the group was criticized, not just for being factually mistaken, but for embodying a kind of confused thinking that is fundamentally at odds with the logic that Darwin’s theory requires. A counter-movement has arisen since the 1960’s, called multi-level selection theory, according to which selection acts at multiple levels, including the level of the group. After discussing the 1960’s attack on group selection and the concept’s subsequent revival, I examine Darwin’s views on the subject. I discuss what Darwin says about four examples: human morality, the barbed stinger of the honeybee, neuter workers in species of social insect, and the sterility of many interspecies hybrids. I argue that Darwin defended hypotheses of group selection in the first three problems, but rejected it in the fourth. I also discuss Darwin’s general views about the role of group selection in evolution.

KEY WORDS. Altruism, Darwin, group selection, selfishness, Simpson’s paradox, species selection, sterility, units of selection, George C. Williams.

Antes de analizar las ideas de Darwin acerca de la selección de grupo, describiré brevemente lo que le ocurrió a este concepto en la teoría de la biología evolutiva de los años sesenta y después. La selección de grupo es una teoría controvertida actualmente, y cualquier descripción del pasado darwiniano se ve destinado a verse desfigurado por la perspectiva del presente.

1. REGRESO A LOS AÑOS SESENTA

¿La selección natural causa que los rasgos evolucionen porque son buenos para el grupo en el que ocurren, o la selección causa la evolución de los rasgos que son buenos para el organismo individual que los posee¹? No obstante sus defectos, esta pregunta es un modelo común para introducir un reconocido problema —el problema de las “unidades de selección”. No

Department of Philosophy, University of Wisconsin, Madison, WI 53706, USA.
ersober@wisc.edu

siempre fue así. Desde la fundación de la Síntesis Moderna en 1930 hasta 1960, la idea de que existe un antagonismo fundamental entre la selección individual y la grupal estaba lejos de ser obvia. Aunque existían unos pocos comentarios muy breves y escépticos acerca de la selección actuando a nivel del grupo, para la mayoría de los biólogos no existía ningún conflicto entre estos dos puntos de vista. Ambos eran herramientas para el biólogo; y éstos de una manera general se deslizaban confortablemente de una descripción de la selección natural a la otra, dependiendo de la que les parecía más intuitiva.

Todo esto cambió en los años sesenta. Un gran número de científicos cambiaron de opinión, pero me referiré aquí a George C. Williams. En su libro *Adaptation and Natural Selection*, de 1966, pone en tela de juicio la legitimidad de la hipótesis de la selección de grupo. Williams montó su ofensiva desde dos frentes, al desarrollar dos tipos completamente diferentes de argumentos. Algunas veces argumenta que las hipótesis de la selección individual y grupal hacen diferentes predicciones sobre lo que deberíamos de observar, y que lo observado habla a favor de la primera. La discusión de Williams acerca de la proporción sexual (la mezcla de machos y hembras que se encuentran en una población) sigue el mismo patrón científico familiar. Argumenta que la selección individual predice que debe haber aproximadamente igual número de machos y hembras en una población, mientras que la selección de grupo predice que la población se debe desplazar en su proporción sexual de una inclinación-hembra a inclinación-macho dependiendo de cuál es mejor para el grupo en sus circunstancias ecológicas (Williams 1966, p. 148). La cuestión se resolverá entonces de acuerdo con los datos; Williams (pag. 151) afirma que dado que "en cualquier estudio riguroso acerca de los animales esencialmente sexuales, como los humanos, la mosca de la fruta, y animales de granja, la proporción sexual cercana a uno se encuentra aparentemente en todos los estadios de desarrollo en la mayoría de la población". En este argumento, Williams trata tanto la selección individual como la de grupo como hipótesis legítimas y se utilizan los datos para escoger entre ellas. El argumento es acerca de la proporción sexual pero no dice nada acerca de si cualquier otro rasgo debe también ser entendido solamente en términos de una selección individual. El argumento de Williams en este sentido es tanto de alcance local como de búsqueda de datos.

Aunque el *test* del gradualismo y de la predicción para la hipótesis de la selección de grupo era importante para Williams, quería llevarse a casa una crítica más profunda y general. Para Williams, la selección de grupo no era simplemente empíricamente incorrecta, sino que estaba erróneamente encaminada, en desacuerdo con la lógica básica de un darwinismo riguroso. Para sostener esta arrolladora crítica Williams desarrolló diversos argumentos que difieren en forma de lo que dijo de la proporción sexual.

Por ejemplo, frecuentemente invoca el principio de parsimonia como un demoleedor de lazos; afirma que si ambas hipótesis, la individual y la de selección de grupo, predicen lo que se observa, se debería de preferir la primera por ser más simple. Williams dice que esto debe ser una regla o una doctrina (pag. 4). La conclusión de este argumento del principio de parsimonia no es que deberíamos de ser agnósticos acerca de la selección de grupo, más bien, la teoría de la parsimonia se nos ofrece como una "razón para rechazar" esta hipótesis más compleja (pag. 19). Williams utiliza la teoría del principio de parsimonia para analizar una variedad de rasgos como, por ejemplo, la estructura de la pata de una zorra, las llamadas de alarma, el mejoramiento de la tierra en las lombrices, la territorialidad, entre otras cosas. La hipótesis de la selección de grupo es repetidamente tasajeada con la Navaja de Ockham.

La teoría del principio de parsimonia es importante en esta segunda parte de la crítica de Williams, pero existen otros argumentos. Aquí describimos cuatro:

El argumento del número. Williams (1966, p. 115) afirma que una especie contiene típicamente un número pequeño de pobladores, y esto significa que la selección de grupo es extremadamente vulnerable a las fluctuaciones al azar; de este modo se reducen considerablemente las probabilidades de que evolucione la adaptación del grupo.

El argumento de la estabilidad. Para que la selección individual impulse un gen que es ventajoso para la evolución de los individuos fijándose (o casi), el costo de la mutación debe ser bajo en comparación con la fuerza de la selección. Williams quiere decir que para que la selección de grupo impulse la evolución de las adaptaciones del grupo, estos grupos deben ser relativamente estables en su composición genética; un requisito que él afirma se encuentra raramente (pp. 24, 1149). Williams piensa que esto muestra que "La efectividad de la selección de grupo es una cuestión discutible en el nivel axiomático para casi todo los grupos de organismos".

El argumento de la velocidad. Ya que los organismos se reproducen más rápidamente a como lo hacen los grupos, Williams concluye que la selección de grupo será una fuerza débil, comparada con la selección individual (p. 114).

El argumento del origen. Williams sostiene que para que la selección de grupo cause la evolución de un rasgo que es bueno para el grupo pero malo para los individuos que lo tienen, el rasgo debe ser primeramente común en un grupo particular (después de lo cual, ese grupo lo exportará a otros grupos). Williams discute la idea de Wright (1945) de que el rasgo debe tender a fijarse dentro del grupo (en contra de la corriente de la selección individual), pero arguye que esto ocurrirá muy raramente, ya que requiere forzosamente una serie de valores paramétricos poblacionales.

Estos cuatro argumentos no apelan al principio de parsimonia. Más bien, se enfocan a las características generales de cómo trabaja el proceso de selección.

El libro de Williams tuvo un gran impacto en el pensamiento de la biología evolutiva. Me parece que el argumento de la proporción sexual no era la principal razón por la que los biólogos se enemistaron con la selección de grupo; la teoría de la parsimonia y los argumentos teóricos que acabamos de mencionar fueron los impulsores. En todo caso, el cambio de corriente no se puede atribuir solamente a *Adaptation and Natural Selection*. Esto se debe más a que los argumentos negativos de Williams fueron aunados con tres positivos. Antes de 1960, la selección de grupo parecía necesaria para explicar los rasgos que eran buenos para el grupo aunque malos para los individuos que los poseían. Estos son los rasgos que los biólogos llamaron *altruistas*. La teoría de Hamilton (1964) de la eficacia inclusiva (*inclusive fitness*), la de Trivers (1971) con su idea del altruismo recíproco, y la teoría de juegos de Maynard Smith y Price (1973) parecen capaces de explicar las conductas de ayuda sin mencionar la selección de grupo. El rechazo a la selección de grupo fue proclamado como un gran avance científico. Dawkins (1976) popularizó este consenso antiselección de grupo en su libro *El gen egoísta*.

La corriente era muy fuerte, pero hubo unos pocos obstinados que se resistieron. En una revisión de 1970, Richard Lewontin realiza una caracterización abstracta del proceso de la evolución por selección natural, de donde extrae representaciones de qué grupo, qué individuo y qué otras clase de selección corresponden a cada uno. Generalmente favorable a la crítica de Williams (1966), Lewontin no le dio mayor peso a la teoría de la parsimonia, sino más bien trató la selección de grupo no como una aberración conceptual, sino como una parte lógica del conjunto del sistema de la teoría de la selección natural. También sostuvo que existían dos casos muy bien documentados de selección de grupo. Uno de éstos era el ejemplo que mencionaba Williams del impulso meiótico en el ratón doméstico (hablaremos de esto más adelante); el otro era un ejemplo que Lewontin pensó que probablemente personificaba un fenómeno general —la evolución de la reducción de la virulencia en el virus myxoma, una enfermedad deliberadamente introducida en Australia para reducir la población de los conejos. En 1976, Michael Wade publicó un estudio de los experimentos en selección de grupos que llevó a cabo con el escarabajo de la harina *Tribolium*. Si una selección de grupo artificial puede producir los grandes cambios que observó Wade, quizá la posibilidad de casos significativos de selección de grupo en la naturaleza no debería descartarse. En 1980, David Sloan Wilson, extendiendo su artículo de 1975, publicó un libro en donde desarrollaba una nueva teoría de la selección de grupo y la aplicaba a nuevos ejemplos biológicos.

Si nos adelantamos ahora al presente, encontraremos que no existe un consenso en biología acerca del estatus de la selección de grupo. Más bien podremos encontrar dos facciones contenciosas (Kohn 2008). Muchos biólogos mantienen que existe ahora una teoría fuerte de la selección en múltiples niveles, bien sustentada por una variedad de ejemplos empíricos, en donde se establece que cada selección puede actuar y actúa en múltiples niveles. No solamente diferentes rasgos evolucionan debido a diferentes tipos de evolución, más aún, el mismo rasgo puede experimentar múltiples formas de selección simultáneamente. En contraste, otros biólogos continúan manteniendo que la selección de grupo es en ciertos casos equivocada y generalmente está desencaminada. De acuerdo con la primera facción, los sesenta se encuentran bien en el pasado; de acuerdo con la segunda, éstos continúan con nosotros ².

Este pequeño esbozo de la situación de la biología desde 1960 hasta el presente está destinado a ser el escenario para mi discusión en este artículo sobre el punto de vista de Darwin de la selección de grupo. Empezando en 1960, los enemigos de la selección de grupo frecuentemente han reclamado que *su* posición es la verdadera por cómo Darwin veía las cosas. Todavía uno encuentra amigos de la selección de grupo afirmando que *sus* ideas descienden de las del Maestro. *¡Pongamos en guardia al lector!* Darwin proyectó una sombra, y muchos evolucionistas han tratado de obtener refugio en su penumbra. Por ejemplo, Michael Ruse (2000, 2006) sostiene que la idea de una selección de grupo es un gran error, así que quizá su interpretación de Darwin como un resuelto individualista no es para sorprenderse: "...con excepción de una ligera equivocación sobre el hombre, Darwin optó firmemente por las hipótesis que suponían que la selección siempre trabaja en el nivel individual más no en el grupo" (Ruse 1980, p. 615)

De igual manera, Helena Cronin (1991, p. 277) refiere con beneplácito "la ortodoxia del nivel individual de Darwin, Wallace y sus contemporáneos". Como ya expliqué, estoy en desacuerdo con la interpretación de Darwin de Ruse y Cronin, pero quizá esto no sea también una sorpresa dado que yo no creo que la idea de la selección de grupo esté equivocada. Más bien lo que pienso es que los que se encuentran equivocados son los malos argumentos que echaron fuera la selección de grupo de la caja de herramientas del biólogo. Pero no voy a discutir aquí esto con el cuidado que se merece (para mayores detalles consultar Sober 1984, 1993, y Sober y Wilson 1998). Más bien comentaré brevemente los que construyó Williams.

El argumento numérico ha sido mal interpretado. Williams (p. 115) afirma que "especies de cientos de diferentes poblaciones suficientemente aisladas para desarrollar diferencias genéticas apreciables deben ser la excepción en la mayoría de los grupos de organismos". Para empezar, pensemos en las numerosas colmenas, nidos, manadas de leones, jaurías,

parvadas de gansos, rebaños y tribus que abarcan muchas especies. También, la cuestión no es qué tan vulnerable es la selección de grupo a las fluctuaciones al azar en un sentido absoluto, sino cómo se compara la selección de grupo y la individual en este aspecto. Para hacer esta comparación es tentador apelar al hecho de que hay más leones que manadas de leones, sin embargo, esta no es la manera de hacer la cuenta. Lo que necesita ser comparado es el promedio del número de leones que hay (N) en una manada y el número de manadas (N^*). Pero el problema no es simplemente si $N > N^*$. Es habitual pensar acerca de la relación de la selección individual y derivarla en términos del producto Ns , donde s es el coeficiente de selección que caracteriza lo que sucede dentro de los grupos. Cuando $Ns \gg 1$, se dice que la selección individual es la tendencia dominante; cuando $Ns \ll 1$, se afirma lo contrario. Siguiendo esta ruta, entonces podemos decir que la selección individual ejerce una fuerte influencia en el resultado de la selección de grupo cuando $Ns \gg N^*s^*$ (donde s^* representa la fuerza de la selección entre los grupos). Esta disparidad puede ser verdad en muchas situaciones, donde $Ns \ll N^*s^*$ pueda ser verdad en otras. La selección de grupo dominará la selección individual cuando exista un gran número de grupos pequeños y cuando los grupos difieran en su eficacia biológica más allá que los individuos dentro de un grupo difieran en dicha eficacia. Y aun cuando la selección de grupo es la fuerza menor, esto no significa que su contribución deba ser insignificante o inexistente; aún cuando $Ns \gg N^*s^*$, ambas pueden ser mucho mayores que la unidad.

El argumento de la estabilidad también erró en el blanco. Para que la selección de grupo cause que el altruismo evolucione, no requiere necesariamente que sus rasgos genéticos sean absolutamente estables. Más aún, lo que hace peculiar a la selección de grupo es también verdadero para la selección individual—las *tasas de mutación* deben ser bajas en comparación a los coeficientes de selección. La selección de grupo puede hacer que una metapoblación de grupos evolucione cerca del 100% en altruismo sólo si las tasas de mutación son relativamente bajas, pero es igualmente cierto que la selección individual puede hacer que la metapoblación evolucione a cerca del 100% de egoísmo sólo si las tasas de mutación son relativamente bajas. Es ahora una característica común de los modelos de la selección de grupo es que el altruismo puede evolucionar cuando los grupos frecuentemente se extinguen y encuentran nuevas colonias, con una mezcla de individuos altruistas y egoístas, cambiando dentro de los grupos al mismo tiempo que la selección de grupo causa que el altruismo se incremente en frecuencia en la población global de los grupo. Por supuesto, la selección *dentro* de los grupos no puede empantanar la selección *de* grupos si el altruismo evoluciona, pero no existe ninguna razón axiomática que permita pensar que esto no pueda ocurrir, o que sea tan inmensamente

improbable que se deseché como una hipótesis seria. El argumento de la velocidad es también muy fuerte. El hecho de que los organismos se reproduzcan más rápido que los grupos, fundando nuevas colonias, no significa que la selección de grupo pueda ser la causante de que el altruismo evolucione. La verdad es que es algo mucho más modesto: mientras más tiempo lleve el fundar nuevos grupos, comparado con la tasa con la que los organismos se reproducen, el altruismo no puede evolucionar. Por ejemplo, supongamos que el egoísmo es más eficiente que el altruismo dentro de los grupos, ese egoísmo desplazará completamente al altruismo en cada grupo si los grupos permanecen por veinticinco generaciones. Esto significa que si el grupo se extingue y funda nuevas colonias una sola vez cada cien generaciones de organismos, la selección de grupo no podrá ser capaz de causar que el altruismo evolucione. El argumento original de Williams es bueno, pero se enfocó en el breve tratamiento que hace Wright (1945) del tema. Teorías más recientes han mostrado que el altruismo no requiere llegar a fijarse dentro de un grupo antes de que el rasgo pueda incrementar su frecuencia en la metapoblación; adicionalmente los grupos pueden comenzar con altos porcentajes de altruismo si han sido fundados por un pequeño número de individuos y no se necesitan desplazar dentro del grupo para hacer la labor (Sober y Wilson 1998, pp. 135-142).

¿Qué hay del argumento de la teoría de la parsimonia de Williams contra la selección de grupo? El concepto de la teoría de la parsimonia al que nos referimos no es una teoría de la parsimonia *cladística* (§1.5); más bien, el concepto de la teoría de la parsimonia es escaso en cuanto a parámetros adaptables, un concepto cuya pertinencia para inferir se resuelve insertándola en la parte estadística de la teoría del modelo de selección (Sober 2008b, §1.17) Cuando los modelos contienen parámetros ajustables, ¿cuán seguro es que diferentes modelos predigan datos nuevos cuando cada uno está insertado en los viejos? Resulta que el número de parámetros que contiene el modelo es importante para estimar la seguridad con la que predice el modelo. La teoría de la parsimonia no es la única que importa; lo relevante es qué tan bien corresponde el modelo a lo observado. Cuando los argumentos de Williams de la teoría de la parsimonia se puedan entender en términos de su estructura estadística, su “regla fundamental” tendrá sentido, sin embargo es necesario decir que la teoría del modelo de “selección” no es realmente acerca de *aceptación o rechazo*, sino que pertenece al modelo de las *comparaciones*. No obstante, los ejemplos en *Adaptation and Natural Selection* la mayoría de las veces no incluyen modelos matemáticos que contengan parámetros ajustables cuyos valores puedan estimarse por los datos. Por ejemplo, consideremos la discusión de Williams (1966, pp. 212-217) acerca de los bancos de peces. Aunque la precisión con la que los bancos permanecen juntos y navegan puede sugerir que los bancos son una adaptación del grupo, Williams prefiere

pensar esto como una consecuencia estadística de los individuos haciendo lo que a ellos les parece ser en su propio interés. Un pez necesita evitar a los predadores y una buena manera de hacerlo es colocar otro pez entre él y lo que considera peligroso. Lo que resulta es que cada pez nada hacia el centro, y éstos no se dispersan, al contrario, permanecen juntos. Ya que ambas hipótesis predicen lo que observamos —los bancos de peces— Williams toma su navaja y rechaza la hipótesis de la selección de grupo. En este argumento no existen parámetros que se puedan estimar de los datos, y por lo tanto no existen “modelos”, en el sentido en que se utiliza al modelo en la teoría de la selección. Nótese también que las hipótesis en competencia no son selección-individual *versus* selección de ambos, grupo e individual, más bien es solamente selección individual *versus* solamente selección de grupo. ¿Por qué es la primera más parsimoniosa? Otra característica de este argumento de la teoría de la parsimonia es que solamente una modesta descripción de las observaciones son consignadas. Observamos que varios peces forman bancos. Pero, ¿qué es lo que realmente los bancos de peces entrañan? Los individuos se turnan para ocupar la periferia peligrosa del banco, o son los peces más fuertes los que empujan a los débiles hacia el peligro? Antes de alcanzar nuestra navaja, debemos tratar de desarrollar una serie más detallada de observaciones y dejar que ellas, no la parsimonia, nos digan cuál teoría es mejor. Por último, ciertamente la cuestión acerca de los bancos de peces debe ser comparativa: ¿Por qué algunas especies tienen el rasgo mientras que otras no? Los datos relevantes deben ser comparativos y las hipótesis en competencia deben tratar de identificar las características ecológicas que hacen a los bancos ventajosos en ciertas circunstancias y desventajosos en otras (Sober 2008, §3.6).

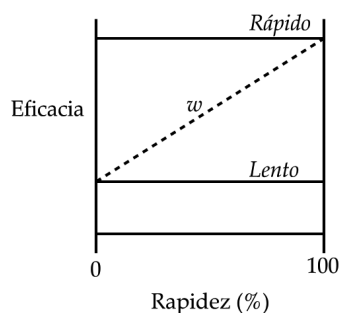
Con respecto a la discusión de Williams acerca de la proporción sexual, la lógica de su argumento era muy buena, pero sus hechos biológicos no tenían ni pies ni cabeza. La selección individual y la de grupo sí hacen diferentes predicciones acerca de cómo la proporción de sexos debe evolucionar, pero el hecho es que existen abundantes especies que tienen proporciones sexuales que difieren apreciablemente de la unidad, y esto se conocía en la biología antes de que Williams publicara su libro. Williams estaba en lo cierto al revisar la explicación de R.A. Fisher (1930) acerca del equilibrio de la proporción sexual como una hipótesis de la selección individual. Un año después de que se publicara el libro de Williams, apareció la teoría de Hamilton (1967) de la “extraordinaria” evolución de la proporción sexual, una teoría que terminó incluyendo la selección de grupo (Colwell 1981). Recientemente, Williams (1992, p. 49) ha admitido que la selección de grupo es la causa de lo parcial en la proporción de las hembras³.

La discusión de Williams del estudio de Lewontin y Dunn(1960) acerca del impulso meiótico del ratón doméstico es interesante a este respecto. Afirma que este estudio provee “la única evidencia convincente para la operación de la selección de grupo”. Este comentario muestra que la posición de Williams no es que *nunca* ocurra la selección de grupo, o que *nunca* marque una diferencia en el resultado evolutivo. ¿Por qué se impresionó Williams con este estudio? Cuando Lewontin y Dunn afirman que la selección de grupo influye en la evolución de un gen (el alelo *t*), su intención no es inventar una hipótesis de la selección de grupo y luego declarar una victoria. Más bien, de conformidad con el principio de la parsimonia de Williams, primero muestran que un modelo que niega la selección de grupo hace predicciones inexactas, y que una hipótesis plausible de la selección de grupo puede añadirse al modelo y hace que mejore la exactitud de su predicción. El modelo simple con el que Lewontin y Dunn comenzaron, representa casos que son claramente sustentados por la evidencia; la evidencia también muestra que el modelo es incompleto. Williams tenía razón al estar impresionado. Aún así, él nunca tomó este estudio para sugerir que el mismo proceso podría gobernar la evolución de otros rasgos en otras poblaciones. Incluso cuando ocurriera solamente raras veces (por ejemplo, si sólo el 1 % de los rasgos que evolucionan por selección natural contuviera la suficiente influencia de la selección de grupo), eso no permitiría desestimar la selección de grupo como una hipótesis legítima. La observación de Williams del alelo *t* en el ratón casero, así como su tratamiento de la proporción sexual, sugieren que el problema del acercamiento ideal a las unidades de selección es de alcance local y orientado a la búsqueda de datos. El hecho es que Williams y otros detractores de la selección de grupo intentan imponer argumentos aniquiladores.

Williams escribió *Adaptation and Natural Selection* en respuesta a la literatura biológica en donde un pensamiento *naïve* sobre la selección de grupo era rampante —pensamiento que no estaba soportado por modelos matemáticos explícitos, o por un conjunto de datos suficientemente críticos, con una atención adecuada puesta en las alternativas posibles de explicación. Williams estuvo en lo cierto al quejarse, pero su queja también se aplica a muchas de las explicaciones de la selección *individual* que fueron tomadas en serio en ese periodo. Las objeciones al seleccionismo de grupo *naïve* a duras penas muestran que la idea entera de la selección de grupo es inservible. El adaptacionismo *naïve* es un error (Gould y Lewontin 1979), tanto si es en la variación de grupo o individual. En cualquier caso, una metodología crítica del seleccionismo *naïve* de grupo no hace nada por establecer qué tipos de procesos han sido importantes para los resultados de la evolución. El argumento de Williams no era simplemente metodológico; su propósito principal era defender una parte sustantiva de lo que ha acontecido en el estudio de la evolución.

A pesar de mis comentarios negativos acerca del libro de Williams, también pienso que una de sus tesis centrales estaba en lo correcto y es muy importante. Williams hizo que fuera imposible ignorar el simple hecho de que lo que es bueno para el grupo es usualmente malo para el organismo individual. Esto es de lo que trata el altruismo. Cuando existe un conflicto de intereses entre estos dos niveles de organización, las hipótesis de la selección de grupo o individual difieren bastante en sus predicciones en cuanto a la evolución. Oscilar entre lo que es bueno para el individuo y lo bueno para el grupo, como si cambiar de hipótesis no supusiera una diferencia, es una confusión grave.

Figura 1: Cuando Rápido es más eficaz que Lento y las eficacias biológicas de los dos rasgos son independientes de su frecuencia, la selección individual causa que la población evolucione a 100% Rápido. En el proceso, la eficacia biológica del grupo, representado por el promedio de eficacias de los individuos (w), mejora. Este es un beneficio fortuito para el grupo, no una adaptación del grupo.



El libro de Williams (1966) tiene una segunda aportación que es igual de fundamental. Señala que existe una diferencia entre la pregunta de si un rasgo es *ahora* bueno para el grupo y la pregunta de si éste evolucionó porque *era* bueno para el grupo. Darwin señaló la distinción entre la utilidad actual y las causas históricas, pero Williams identificó un rol importante en la distinción que debe hacerse en las discusiones sobre las unidades de selección. El punto es que los rasgos que son buenos pueden evolucionar simplemente por la selección individual. Ellos proveen lo que Williams llamó *beneficios fortuitos del grupo*, que no son *adaptaciones del grupo*. Un hipotético ejemplo simple que ilustra el punto de Williams es descrito en la figura 1. Supongamos que existen en la manada una cebrá

rápida y una lenta. Para dejar el ejemplo simple, supongamos que las cebras se reproducen asexualmente, con padres rápidos produciendo descendientes rápidos, y padres lentos produciendo descendientes lentos. Supongamos más allá que los leones predadores atacan más fácilmente y matan más a las cebras lentas que a las rápidas, y que esto sea verdad independientemente de qué tan comunes o raros sean los dos rasgos que se encuentren en la población. Ya que las cebras rápidas tienen mejor eficacia biológica que las lentas, la frecuencia del rasgo de correr más rápido debe incrementar en frecuencia hasta que la población se convierta en 100% Rápida. El rasgo de la mayor eficacia biológica se va fijando y el rasgo de la menor eficacia biológica es impulsado hacia su extinción. Este es un proceso de pura selección individual, que ocurre en el ámbito de un grupo particular, pero que produce un resultado que es bueno para el grupo. Los grupos que son rápidos tienen una menor probabilidad de ser cazados hasta extinguirse que los grupos que son lentos. Williams señaló que es una falacia concluir que un rasgo es una adaptación del grupo solamente porque *ahora* beneficia al grupo. Los biólogos actuales, ya sea que sean detractores o seguidores de la selección de grupo, usualmente siguen la sugerencia de Williams de utilizar “adaptación” históricamente: si un rasgo es una adaptación del grupo, entonces evolucionará por selección de grupo y si es una adaptación individual, entonces evolucionará por selección individual.

Concluiré esta sección planteando un problema. Algunas veces se llama “la paradoja del altruismo” pero como veremos, es sólo parte de una paradoja mayor. Los altruistas, por definición, son menos eficaces biológicamente que los individuos egoístas que viven en el mismo grupo. Esto ocurre porque los altruistas donan los beneficios de la eficacia biológica a los otros; los individuos egoístas reciben esos beneficios y ellos no donan nada. Un segundo punto definitorio es que el proceso de selección natural causa que los rasgos de la eficacia biológica mejores aumenten en frecuencia y los rasgos de la eficacia biológica menores declinen. Esto es lo que sucede en nuestro ejemplo de las cebras rápidas y lentas. Colóquense estas dos definiciones juntas y la conclusión parece inevitable: la selección no causa que el altruismo evolucione. Si la *selección* no puede hacer esto, entonces la selección de *grupo* tampoco lo puede hacer. Si este simple silogismo es correcto, la idea de la selección de grupo *es* conceptualmente defectuosa. Si el silogismo está mal, ¿dónde está el error?

2. MORALIDAD HUMANA

El pasaje más famoso en donde Darwin invoca la hipótesis de la selección de grupo ocurre en su discusión de la moralidad humana en *El origen del hombre*. Comencemos estableciendo, como lo hace Darwin, el problema:

Es extremadamente dudoso si los descendientes de los padres más benevolentes y compasivos, o aquellos que fueron los más leales a sus camaradas, suelen estar detrás en gran número que los de los niños de padres egoístas y traicioneros de la misma tribu. El que está dispuesto a sacrificar su vida, como muchos salvajes han estado dispuestos, antes de traicionar a sus camaradas, la mayoría de las veces no tienen descendencia a quienes legarles su noble naturaleza. Los hombres más bravos, que siempre estaban dispuestos a estar en el frente de guerra, y que libremente arriesgaban su vida por los otros, en un gran promedio sucumbían más que los otros (Darwin 1871, p. 163).

Unas páginas después, Darwin propone esta solución:

No debe olvidarse que aunque un alto grado de nivel de moralidad sólo da una ligera o ninguna ventaja a cada hombre individual y sus hijos sobre los otros hombres de su misma tribu, con todo, un incremento en el número de hombres talentosos y un avance en el grado de moralidad ciertamente otorgará una ventaja inmensa a una tribu que a otra. Una tribu que incluya un gran número de miembros que posean un alto grado de espíritu de patriotismo, fidelidad, obediencia, coraje y compasión, y se ayuden unos a otros, y se sacrifiquen por el bien común, alcanzarán la victoria sobre otras tribus; y esto es selección natural. A lo largo del mundo en todo el tiempo unas tribus han suplantado a otras, y cuando la moral es un importante elemento en su éxito, el nivel de moralidad y de hombres talentosos por todos lados tenderán a incrementarse y crecer (p. 166).

Esto es la selección de grupo, no en el sentido de la competencia entre diferentes especies, sino en el sentido de competencia entre diferentes grupos de individuos, todos de la misma especie. Lo que conozco de Darwin indica que nunca invocó la bondad de las especies en la discusión de la selección natural; veremos en §6 en que por lo menos hubo una ocasión en donde él consideró esta hipótesis y la rechazó.

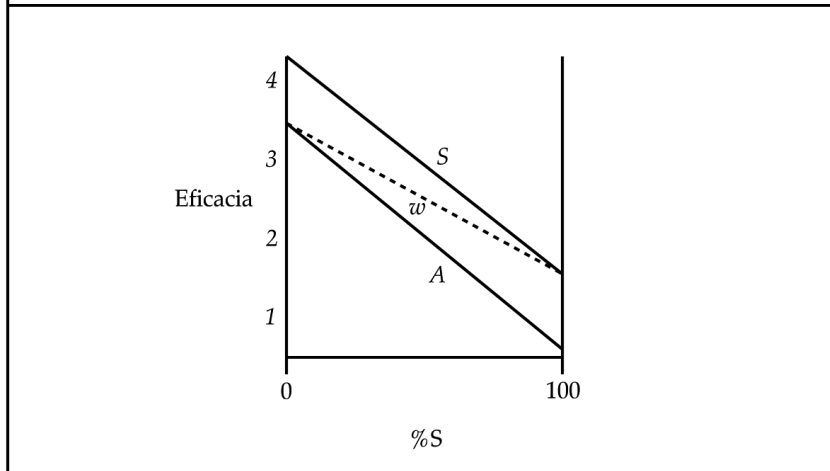
La hipótesis de Darwin de que la moral humana evolucionó por la selección de grupo es un buen lugar para anexar la paradoja que propongo al final de la última sección. Conciérne al siguiente silogismo:

1. Los altruistas son menos eficaces biológicamente (*less fit*) que los individuos egoístas en el mismo grupo.
2. Cuando la evolución es controlada por la selección natural, los rasgos de la eficacia biológica aumentan en frecuencia y los de la menor eficacia biológica decaen.

Por lo tanto, el altruismo no puede evolucionar por la selección natural.

Este argumento es una falacia lógica, las dos premisas son ciertas (por definición), pero la conclusión no se sigue.

Figura 2: La eficacia biológica de un individuo depende de si es egoísta (S) o altruista (A) y también en la frecuencia del egoísmo en el grupo en el que se encuentra. Los grupos tienen mayor eficacia biológica (w), mientras mayor sea la frecuencia de su altruismo.



Para ver por qué la conclusión no es una consecuencia de las premisas, consideremos un ejemplo simple basado en las funciones de condicionamiento físico de la figura 2 que representan dos verdades definitivas acerca del altruismo y el egoísmo. La primera es la que establecimos en la primera premisa del silogismo que estamos analizando, sin considerar el porcentaje de individuos egoístas encontrados en un grupo, los altruistas en el grupo son menos eficaces biológicamente que los egoístas. La segunda verdad conceptual es que la eficacia biológica de un grupo es mayor cuanto mayor sea su concentración de altruistas. Si sólo existe un grupo de organismos, que persisten de generación en generación, la frecuencia del altruismo declinará y eventualmente llegará a cero. En este caso, la conclusión que arroja el silogismo es correcta. De cualquier manera, este no es un argumento en contra de la selección de grupo. Más bien, solamente señala el punto de que el altruismo no evoluciona si no hay una selección de grupo. Si solamente existe un grupo, no existe variación entre los grupos, así que no ocurrirá ninguna selección de grupo.

Para introducir la selección de grupo en el ejemplo, imaginemos que existen dos grupos, cada uno del tamaño de diez —el grupo 1 es 10% egoísta (así que contiene 1 egoísta y 9 altruistas) y el grupo 2 es 90% egoísta (así que contiene 9 individuos egoístas y 1 altruista). En A se encuentra la eficacia biológica de los altruistas y los individuos egoístas (S) en los dos grupos, cada uno medido usando la función de la eficacia biológica (*fitness functions*) en la figura 2:

	Grupo 1 (10% S)	Grupo 2 (90% S)
Eficacia de S	4	2
Eficacia de A	3	1

En cada grupo, los individuos egoístas son más eficaces biológicamente que los altruistas. Pero si juntamos los dos grupos, encontramos que los altruistas son en promedio más eficaces que los individuos egoístas:

$$W_S = 10\%(4) + 90\%(2) = 2.2$$

$$W_A = 90\%(3) + 10\%(1) = 2.8$$

De los diez individuos egoístas en los dos grupos de la metapoblación, uno de ellos tiene una eficacia biológica de 4 y nueve tienen una eficacia de 2; de los 10 altruistas en la metapoblación, nueve tienen una eficacia de 3 y uno tiene una eficacia de 1. ¿Cómo es posible para los individuos egoístas ser más eficaces que los altruistas en cada grupo, pero para los altruistas tener la mejor eficacia de todos? La razón por la que esto ocurre en nuestro ejemplo es que los altruistas tienden a vivir con otros altruistas y los individuos egoístas con otros individuos egoístas. Existen 10 altruistas en los dos grupos de la metapoblación, y nueve de ellos viven juntos; existen 10 individuos egoístas, y nueve de ellos viven juntos. Esta disposición de los iguales viviendo con los iguales, es crucial si la selección de grupo es la causa de que el altruismo evolucione.

Quizá se encontrará paradójico que los altruistas puedan ser menos eficaces biológicamente que los individuos egoístas en cada grupo y que el altruismo sea más eficaz en promedio que el de los egoístas en los dos grupos de la metapoblación. Si es así, el sentimiento de incredulidad probablemente crecerá cuando uno considera los *cambios* que se llevan a cabo en la generación anteriormente descrita a la siguiente. La metapoblación empieza con 10 altruistas y 10 egoístas distribuidos en los dos grupos; como nos dimos cuenta, el promedio de la eficacia biológica es de 2.8 y el promedio de la eficacia en los individuos egoístas es de 2.2. Si los padres se reproducen asexualmente y luego se mueren, teniendo sus descendientes los mismos fenotipos que sus padres, entonces, en la siguiente generación, deberán existir (o eso se espera) 28 altruistas y 22 egoístas. Así que la frecuencia (esperada) del altruismo en la metapoblación se incrementará de 50 % a $28/50 = 56$ %. Sin embargo, la frecuencia (esperada) del altruismo decae en cada grupo. En el grupo 1, cae de 90 % a $27/31 \approx 87$ %; en el grupo 2, cae de 10 % a $1/19 \approx 5$ %. La frecuencia del altruismo se incrementa en la metapoblación, mientras que decae en cada grupo. En este ejemplo, hay

una selección de grupo (selección entre grupos) que favorece el altruismo, y una selección individual (selección dentro del grupo) que favorece el egoísmo. Debido al número que he elegido, la selección de grupo es más fuerte que la selección individual, así que la frecuencia del altruismo aumenta en la metapoblación ⁴.

El modelo que acabo de describir, en donde lo que es cierto dentro de cada grupo no lo es en la metapoblación como un todo, es una instancia de la "paradoja de Simpson" (Sober 1984, 1988) llamada así por el estadístico E. Simpson (1951), que escribió acerca de esta posibilidad, aunque no en conexión con la evolución del altruismo. El modelo *es* paradójico. Es natural asumir que lo que es verdad en cada parte debe ser verdad también para el todo. Esta suposición es correcta para muchas propiedades del todo y las partes, pero puede errar cuando las propiedades son *promedios*. Si el *total de dólares* percibido por los hombres excede el total de dólares percibido por las mujeres en cada uno de los cincuenta estados, entonces el total de dólares percibido por los hombres debe exceder el total de dólares percibido por las mujeres en los Estados Unidos como un todo. Sin embargo, si los hombres tienen un *promedio de ingresos* más alto que las mujeres en cada estado, no por eso se sigue que el promedio nacional en los hombres exceda el promedio nacional de las mujeres.

La paradoja de Simpson es parte de una explicación de cómo el altruismo puede evolucionar, pero no es toda la historia. Si los dos grupos en mi ejemplo permanecen juntos por mucho tiempo, el altruismo eventualmente llegará a cero en cada uno, y por lo tanto también se tendrá que convertir en cero en la metapoblación. Para que el incremento en el altruismo se sostenga, los grupos deben producir nuevos grupos, ya sea porque broten por una reproducción asexual (*budding off*), o enviando migrantes a un fondo global que precipite una siguiente generación de nuevos grupos. Como Williams (1966) observó, la velocidad con la que esos grupos nuevos deben ser fundados no debe ser muy lenta (§1). Nótese también que es incidental a mi explicación de cómo la paradoja de Simpson se relaciona con la evolución del altruismo que los dos grupos en mi ejemplo aumentan drásticamente de tamaño en la siguiente generación. Este es un artificio de mi gusto el elegir 4, 3, 2, y 1 como cuatro relevantes medidas de eficacia biológica. La importancia del ejemplo hubiera sido la misma si yo hubiera medido la eficacia en 0.4, 0.3, 0.2, y 0.1. En lugar de hablar de la eficacia biológica en términos de números totales de descendientes, hubiera podido hablar de la eficacia en términos de la capacidad de los organismos para llegar a la edad reproductiva.

¿Por qué la selección de grupo cayó de la gracia en la biología evolutiva de los años sesenta? ¿Sería por el aumento en el prestigio de la genética, una materia que hacía increíblemente vívido el poder de esas pequeñas partículas que viven dentro de nosotros y que parece que "nos han creado

en cuerpo y alma" (Dawkins 1976, p. 20)? Quizá también fue la fascinación por el reduccionismo, una filosofía que pretende remplazar las explicaciones formuladas en términos del todo con explicaciones formuladas en términos de las partes. O quizás el cambio en la biología refleja el cambio en la cultura —el surgimiento en la Era de Acuario de un nuevo individualismo, una reacción en contra de los hombres de trajes de franela grises de los conformistas años cincuenta. Cualquiera que sea la causa o causas, la paradoja de Simpson ayudó y encubrió la reacción en contra de la selección de grupo. O más bien fue la incapacidad de entender la paradoja de Simpson lo que hizo que la selección de grupo sonara como algo exótico. Si los individuos egoístas se encuentran fuera de competencia con los altruistas en cada grupo, ¿cómo es que el altruismo incrementa su frecuencia? El afirmar que esto es posible suena como una mezcla de deseos y pensamientos *naïves*. Pero cuando uno comprende la paradoja de Simpson, lo que suena *naïve* es el desechar automáticamente que el altruismo evoluciona por selección de grupo.

3. EL AGUIJÓN DENTADO DE LA ABEJA

El origen del hombre no es la primera publicación en la que Darwin establece la hipótesis de la selección de grupo. La esbozó en *El origen de las especies*. Esto fue lo que afirmó en la primera edición acerca del aguijón dentado de la abeja:

...podemos considerar el aguijón de la avispa o de la abeja como perfecto, el cual, cuando se utiliza en contra de algunos animales que los están atacando, no puede retirarse, debido a sus dentaduras posteriores, así inevitablemente causa la muerte del insecto al arrancar sus vísceras. Si miramos el aguijón de la abeja, como si originalmente existiera en un progenitor remoto como un instrumento de sierra y perforación, como el que se da en muchos miembros de esa gran clase, y que ha sido modificado pero no perfeccionado para su propósito actual, con el veneno originalmente adaptado para causar rozaduras que se intensifican subsecuentemente, quizá podamos entender cómo es que el uso del aguijón frecuentemente provoque la muerte del insecto; en conjunto el poder del aguijón puede ser útil a la comunidad, llena todos los requisitos de la selección natural, a pesar de que pueda causar la muerte de algunos de sus miembros (Darwin 1859, p. 202).

Las abejas con aguijones dentados son altruistas. El rasgo evoluciona por el bien que hace al grupo, a pesar del daño que causa al individuo que lo tiene.

La moralidad humana requiere de un conocimiento sofisticado, una abeja utilizando y desarrollando su aguijón presumiblemente no. Esta diferencia en los mecanismos próximos no afecta la tesis de Darwin de que

ambos rasgos evolucionan por selección de grupo, aun cuando haya habido diferencias en el proceso evolutivo. Cuando el aguijón dentado estaba evolucionando hacia el linaje que llevó a las abejas modernas, algunas abejas tenían aguijones dentados y otras no, y esta diferencia entre las abejas se debió a sus diferencias genéticas. La discusión de Darwin de la moral humana requiere, siguiendo el linaje que llevó a los seres humanos modernos, que algunos individuos adopten una moral altruista mientras que otros no lo hagan. Esta variación en el fenotipo *podría* ser debida a diferencias genéticas entre los individuos, *pero podría no haber sido así*. La hipótesis de Darwin es consistente con una inclinación moral hacia las conductas altruistas evolucionando debido a una *selección de grupo cultural* (Boyd y Richerson 1985; Sober y Wilson 1998). Quizá los rasgos sean transmitidos de una generación a otra por enseñanza y aprendizaje, no por los genes transmitidos de padres a hijos. Ciertas tribus con un compromiso cultural de ayuda mutua pueden prosperar igual que las tribus de individuos egoístas, incluso cuando las diferentes tribus sean genéticamente idénticas.

4. EL RIESGO DEL ANACRONISMO

Cualquier argumento que Darwin respalde sobre la selección de grupo debe utilizar alguna definición de lo que la selección de grupo requiere. Desafortunadamente esta es una cuestión muy debatida. El problema reside en que actualmente seguidores y detractores de la selección de grupo definen la mayoría de las veces los términos claves de diferentes maneras.

Pienso a la selección individual como la selección *dentro* del grupo de organismos y la selección de grupo como la selección *entre* grupos de organismos, donde todos los organismos involucrados son de la misma especie. En ambos casos, la selección ocurre cuando existe una variación en la eficacia biológica. La eficacia biológica de un individuo es su capacidad de reproducirse en su ambiente. La sobrevivencia es relevante dentro de la eficacia biológica solamente porque contribuye a la reproducción. ¿Qué aporta la eficacia biológica de un grupo? Discutiré más este punto en §7, pero por ahora solamente dejaré estipulado que la eficacia biológica de un grupo es el número (esperado) de *individuos* descendientes que sus miembros producen. Para estimar la eficacia biológica de un grupo no contaremos el número de los *grupos* fundados.

De acuerdo con estas definiciones, se puede dar selección individual sin selección de grupo; por ejemplo, si solamente existe un grupo, no hay tal selección, pero de todas maneras puede haber una variación en la eficacia biológica entre los individuos de ese grupo. Y también puede haber selección de grupo sin selección individual, por ejemplo, si cada grupo es

internamente homogéneo, no habrá selección dentro de los grupos pero sí entre ellos. Y, por supuesto, los dos tipos de selección pueden ocurrir al mismo tiempo. Esto es lo que ocurre cuando el altruismo compite en contra del egoísmo en una metapoblación de múltiples grupos en donde se da una variación dentro y entre grupos; la selección individual favorece el egoísmo y la selección de grupo favorece el altruismo.

¿Qué significa la palabra "grupo" en el contexto de la selección de grupo? Los individuos de un mismo grupo afectan la eficacia biológica de los otros. Cuando los lobos cazan juntos, su conducta afecta la eficacia de los otros, pero no afecta la eficacia biológica de los individuos de otras manadas. Los grupos no tienen que ser grupos reproductivos. El individuo en un grupo solitario de cazadores puede reproducirse unos con otros, pero puede que no lo hagan. Por ejemplo, imaginemos que los lobos que cazan juntos son todos del mismo sexo. Si los individuos en una manada son buenos cooperadores en la caza, pueden a lo mejor tener más descendencia que los individuos en manadas en donde la cooperación es rara. Los grupos pueden perdurar por una fracción de generación orgánica o quizá puedan persistir muchas generaciones. Pueden estar compuestos de parientes genéticamente cercanos, pero pueden no serlo.

Esto puede sonar muy simple y directo, pero existe mucho desacuerdo. Por ejemplo, lo que se sigue de lo que he descrito es que la selección de parentesco es una clase de la selección de grupo. Muchos detractores modernos de la selección de grupo utilizan una estructura semántica en donde este no es el caso. El término "selección de parentesco" fue inventado por Maynard Smith (1964) como un escolio a la teoría de la eficacia biológica de Hamilton (1964). Maynard Smith introduce este nuevo término para distinguir la selección de parentesco (que a él le gusta) de la selección de grupo (a la que es reacio). Considera un ejemplo hipotético, ratones viviendo en un montón de heno. Cada montón ha sido fundado por una sola hembra fertilizada, las hembras paren y mueren, así que en la siguiente generación los grupos estarán compuestos por hermanos. Si estos individuos interactúan entre ellos y luego se dispersan antes de aparearse, Maynard Smith clasifica la selección entre *estos* grupos de hermanos como selección *de parentesco*. Pero supongamos que estos grupos de hermanos se mantienen juntos y se da un apareamiento entre hermanos, por lo cual en la siguiente generación cada grupo estará compuesto de individuos que son o hermanos o primos. Maynard Smith clasifica la selección *entre* estos grupos como selección *de grupo*. A pesar de que la distinción entre la primera y la segunda generación es suficientemente clara, no marca una distinción entre diferentes tipos del proceso de selección (Sober y Wilson 1998, pp. 67-71). En ninguna parte de la teoría de Hamilton de la eficacia biológica se puede encontrar cuál trata ambos casos dentro de un solo sistema. Es por esto que yo aplico el término

“selección de grupo”, ya sea que los grupos se dispersen antes o después de que haya reproducción.

Los detractores actuales de la selección de grupo usualmente utilizan “selección de parentesco” de un modo que se desvía de lo que estipuló Maynard Smith mientras retienen su idea de que la selección de parentesco no es selección de grupo. La selección de parentesco se entiende ahora como que los individuos en un grupo están “emparentados”, en el sentido de que dos individuos en el mismo grupo son en promedio más cercanos genealógicamente el uno del otro que el promedio de dos individuos de diferentes grupos. De acuerdo con esto, la selección de grupo ocurre solamente cuando los miembros de un mismo grupo “no se encuentran emparentados”. En el modelo de los ratones en el heno, esta definición ocasiona que exista la selección de parentesco en *todas* las generaciones y la selección de grupo en *ninguna*. Otra vez, aquí la distinción entre “emparentado” y “no emparentado” tiene sentido, pero las mismas consideraciones son relevantes para determinar si el altruismo evoluciona a pesar de si los grupos se encuentran constituidos por parientes o no. Para que el altruismo evolucione por selección de grupo, es esencial que los altruistas interactúen diferencialmente con otros altruistas. Una manera de alcanzar esta asociación es haciendo que parientes genéticos interactúen entre ellos mismos, pero la interacción de iguales con iguales también se puede lograr de otras maneras (Hamilton 1975/1996, p. 337) Más allá, aunque los grupos puedan estar o no compuestos por parientes, los altruistas tienen una menor eficacia biológica que los individuos egoístas en el mismo grupo, mientras que los grupos de altruistas son mejores que los de egoístas. Otra vez, la selección de parentesco es una selección de grupo.

¿Cómo es que lo anterior afecta nuestra interpretación de Darwin? Él vio la importancia de la evolución en los grupos compuestos por parientes cercanos, como expliqué en §6, pero esta no es una razón para negar que entendió estos casos en términos de la selección de grupo (Richards 1987, pp. 212-219). Para Darwin, el parentesco es un hecho que ayuda a la evolución del altruismo por la influencia de la selección de grupo; no es un factor que de alguna manera cancele la operación de la selección para el mejoramiento del grupo. Al mismo tiempo, la selección entre selección dentro del grupo y selección entre los grupos es central para el pensamiento de Darwin, y no es una innovación moderna. Consideremos por ejemplo, el siguiente pasaje de *El origen del hombre*, en donde Darwin discute cómo se puede preservar la selección

...variaciones que son benéficas para la comunidad. Una comunidad que incluya un buen número de hombres bien dotados aumentará en número y victorias sobre las otras en las que los individuos se encuentren menos dotados; a pesar de que cada miembro por separado pueda no tener ventajas sobre otros

miembros de la misma comunidad. Muchas de las extraordinarias estructuras de los grupos de insectos, que ayudan poco o no ayudan a los individuos o a sus descendientes, como el aparato para recolectar el polen, o el aguijón de la abeja trabajadora, o los grandes colmillos de las hormigas soldado, han sido así adquiridos (Darwin 1871, p. 155).

Darwin se esfuerza también en distinguir entre los procesos de dentro-del grupo y entre-grupos en su discusión de la moral humana.

Si un altruista lo que trata es de beneficiar al grupo en donde vive, seguramente el altruista beneficiará a uno o a más miembros del grupo (volveré a esta idea en §7). Cuando esto ocurre, la generosidad de un altruista irá a dar a otro altruista, y el donador y el receptor puede que sean también parientes genéticos⁵. Ninguna de estas posibilidades cancela el hecho de que al donar se ha hecho algo bueno por el grupo. Es la selección de grupo la que puede causar el aumento del altruismo en la metapoblación, a pesar del hecho de que la selección individual favorece el egoísmo sobre el altruismo dentro del grupo. Esto no es una manera anacrónica de ver el asunto, en su esencia es la manera como Darwin lo veía.

5. MÁS SOBRE LA MORAL EN DARWIN

Aunque Darwin invoca a la selección de grupo para explicar la moral humana en *El origen del hombre*, la historia es un poco más complicada. Aquí (en *itálicas*) se encuentra el primer pasaje citado en §2 junto con lo que Darwin escribió antes y después:

...Pero se puede preguntar, cómo dentro de los límites de la misma tribu un número grande de sus miembros fueron los primeros en ser dotados con estas cualidades morales y sociales, y cómo se elevó el estándar de excelencia. Es extremadamente dudoso que los descendientes de padres generosos y benevolentes, o los que fueron más leales a sus camaradas, fueran dejados atrás en número que los hijos de los padres egoístas y traicioneros de la misma tribu. El que estaba listo para sacrificar su vida, como muchos de los salvajes lo hicieron, antes de traicionar a sus camaradas, la mayoría de las veces no dejaron descendientes que heredaran su noble naturaleza. Los hombres más valientes, que estaban siempre dispuestos a estar en los primeros lugares en la guerra, y que libremente arriesgaron su vida por los otros, en un gran promedio sucumbieron. Por lo tanto, parece apenas posible (teniendo en cuenta que no estamos hablando aquí de una tribu específica que haya alcanzado la victoria sobre otra) que el número de los hombres que han sido regalados con estas virtudes, o que el estándar de su excelencia, pueda incrementarse por la selección natural, esto es, por la sobrevivencia de su eficacia biológica.

Aunque las circunstancias que conducen a un incremento en el número de hombres mejor dotados dentro de la misma tribu, es muy complejo para ser seguido claramente, podemos rastrear algunas de sus probables huellas. En primer lugar, cuando los poderes de razonamiento y la previsión de los

miembros mejoraron, cada hombre aprendió rápido por la experiencia que si ayudaba a sus semejantes, recibiría comúnmente ayuda de los otros. Por este pequeño motivo probablemente adquirió el hábito de ayudar a sus compañeros, y el hábito de realizar acciones bondadosas ciertamente sin duda fortaleció el sentimiento de compasión, que fue el primer impulso hacia conductas benevolentes. Los hábitos, que se repiten más durante generaciones probablemente tiendan a ser heredados ⁶.

Pero existe otro estímulo todavía más poderoso para el desarrollo de las virtudes sociales, la alabanza y la censura en nuestros semejantes. El amor a la aprobación y el temor a la infamia, así como el acceder a la alabanza o a la censura, se deben principalmente al instinto de compasión, y este sentimiento se adquirió sin duda originalmente, como todos los otros instintos sociales, a través de la selección natural...

Por lo tanto, podemos concluir que los hombres primitivos, en un periodo muy remoto, deben haber sido influidos por la alabanza y la censura de sus semejantes. Es obvio, que los miembros de la misma tribu aprobarían las conductas que les parecían ser mejores, y desaprobarían las que les parecían malvadas. El hacer el bien a los otros —hacer a los otros lo que quieres que te hagan a ti— es la piedra fundadora de la moral (Darwin 1871, pp. 163-165).

Darwin comienza este pasaje preguntándose “cómo es que dentro de los límites de la misma tribu un gran número de miembros adquirieron por primera vez estas cualidades morales y sociales” y se contesta invocando a la reciprocidad y la alabanza y la censura. Esta cuestión no está separada de la discusión de la selección de grupo pero, de hecho, hay una división conceptual que debe ser reconocida. La selección de grupo no causa que un rasgo altruista incremente su frecuencia dentro de los límites de un grupo aislado, por lo menos no si el altruismo es definido en términos de un costo de eficacia biológica y un beneficio de eficacia conferido a otros. Más bien la selección de grupo causará que el altruismo incremente su frecuencia en una metapoblación de grupos. Como lo mencionamos anteriormente, cuando el egoísmo compite con el altruismo en un solo grupo, lo que aumenta es el egoísmo, no el altruismo. Así que cuando Darwin pregunta cómo es que el altruismo se convierte en algo común en un grupo particular, hace bien en voltear a ver otras causas. El problema reside en que, al perseguir esta cuestión legítima, corre el riesgo de contradecir sus propios comentarios acerca de que el sacrificio propio que requiere la moral humana es desventajoso para el individuo, no así para el grupo. Si la alabanza y la censura no son solamente comentarios verbales acerca de las conductas de los otros, sino que imponen verdaderos beneficios y costos en los individuos a los que se hace referencia, entonces los sujetos que adquieren aprobación social deberán aumentar su eficacia biológica, no disminuirla, comportándose de una manera que favorece a su sociedad. Y si los que actúan recíprocamente lo hacen mejor que los que no actúan

recíprocamente en un grupo social porque éstos últimos son castigados, entonces la reciprocidad tampoco es altruista ⁷.

La discusión de Darwin acerca de la reciprocidad y la censura y alabanza lleva a una segunda cuestión. Si esto puede causar que se dé “un mayor estándar de moralidad” dentro de grupo sin la ayuda de la selección de grupo, ¿por qué Darwin siente la necesidad de invocar la selección de grupo? La razón parece ser que piensa que este rasgo emergerá dentro del grupo en tiempos distintos; los grupos que la adquieran primero son los que tendrán más éxito que los que la adquieran más tarde. Es así como Darwin entiende la diferencia entre los europeos y los “salvajes más rudos”. Después del pasaje que acabo de mencionar de *El origen del hombre*, Darwin (1871, p. 166) afirma que “es muy difícil hacer un juicio del porqué una tribu en particular y no otras han tenido éxito y se han elevado en la escala de la civilización”. Darwin (p. 164) advierte que “podemos mirar el progreso como la regla normal en una sociedad humana, pero la historia refuta esto”. Aun cuando piensa que la reciprocidad y la censura y alabanza llevan al incremento de la moral dentro de las tribus, Darwin también piensa que la moral ha aumentado más ⁸ en unas sociedades que en otras.

Para explicar por qué la moral que requiere de un auto-sacrificio ha evolucionado, Darwin invoca la selección de grupo y también habla de la reciprocidad, la alabanza y la censura. Tal vez podamos encontrar aquí una imagen coherente en donde el rasgo que evoluciona realmente es desventajoso para el individuo pero ventajoso para el grupo. Darwin piensa la alabanza y la censura como *motivadores psicológicos*. Aquí no habla acerca de la recompensa o el castigo, pero están implícitos. La idea es que la alabanza y la censura motivan a las personas a sacrificar su efectividad biológica por el bien del grupo. Y piensa que la reciprocidad que surge dentro de una determinada tribu hace a las personas más aptas para asumir un sistema moral que consagra la regla de oro ⁹. En ambos casos, el proceso psicológico impulsa a los rasgos para que surjan dentro de una tribu determinada que reduce la efectividad biológica individual mientras que aumenta la efectividad del grupo ¹⁰. La selección de grupo juega entonces un papel en el forcejeo de tribu contra tribu.

6. LOS TRABAJADORES ESTÉRILES EN LOS INSECTOS SOCIALES

El siguiente ejemplo que quiero discutir es más difícil de comprender que la moral humana y el aguijón dentado, ambos en términos de entender las ideas de Darwin y también en términos de cómo es que la selección podría jugar un papel. Este es la existencia y los rasgos de los trabajadores estériles que se encuentran en varias especies de insectos sociales. Darwin habla de este tópico en *El origen de las especies* y deja claro desde el principio que este no es sólo un ejemplo rutinario al que se le puede aplicar esta teoría.

Por el contrario, Darwin (1859, p. 242) afirma que “esta es con mucho la dificultad más grande que mi teoría ha encontrado”. De hecho, la dificultad reside en dos partes (Gayon 1998, p. 70). La primera es cómo evoluciona la esterilidad. La segunda son las diferencias morfológicas entre congéneres estériles y fértiles (por ejemplo, las estructuras de sus mandíbulas). Me referiré solamente al primero, aunque Darwin ofrece la misma solución a los dos problemas ¹¹.

La interpretación que pretendo defender es que Darwin invoca la hipótesis de la selección de grupo. Sostiene que los nidos que contienen algunos individuos estériles y algunos fértiles son más productivos que los nidos que sólo contienen individuos fértiles:

Cómo los trabajadores se han hecho estériles es difícil, pero no más que cualesquier otras modificaciones estructurales sorprendentes, por lo que se demuestra que algunos insectos y otros animales articulados en estado natural ocasionalmente se convierten en estériles; y si estos insectos han sido sociales, y han sido útiles a su comunidad, que un número anualmente nazca capaz de trabajar, pero incapaz de procrear, no veo por qué esto no haya sido efecto de la selección natural (Darwin 1859, p. 236 ¹²).

Dados los comentarios de Darwin, ¿por qué considera que la esterilidad de los trabajadores es un problema *especial* para su teoría? ¿Por qué no lo toma como otro ejemplo del mismo tipo de problema capaz de despachar en un solo párrafo, como cuando discutía el aguijón dentado de la abeja? ¿Y por qué es diferente del problema de la moralidad humana?

Darwin tenía razón en que hay una dificultad especial. En mi discusión en §2 acerca de la evolución del altruismo y el egoísmo en los dos grupos de la metapoblación, los altruistas se reproducen menos que los individuos egoístas en el mismo grupo, *pero de todas maneras se reproducen*. Un enfoque de la paradoja de Simpson no es suficiente para explicar cómo evoluciona la esterilidad. Los organismos estériles no tienen descendencia, sin importar la composición del grupo en el que habitan, y si promediamos una cantidad de ceros, lo que obtienes es cero. El rasgo de ser fértil tiene una eficacia biológica mayor que el rasgo de ser estéril dentro del grupo y también cuando lo promediamos entre los grupos ¹³.

Existe una segunda característica especial del problema del porqué la esterilidad evoluciona en los insectos sociales. Si la selección en un rasgo se da para que aumente ese rasgo su frecuencia, el rasgo debe ser heredado. Darwin ha notado esto al referirse a lo que llama “El principio fuerte de la herencia” —los iguales tienden a producir iguales (Darwin 1859, p. 5, p. 127, p. 438). Esta “tendencia” se representa en los términos de la moderna genética cuantitativa como la idea de que los valores en los rasgos

de los padres y los descendientes se encuentran positivamente correlacionados:

$$\Pr(\text{los descendientes tienen } T \mid \text{el padre tiene } T) > \Pr(\text{los descendientes tienen } T \mid \text{padres carecen } T).$$

Aplicando estas condiciones el rendimiento para el caso de la esterilidad resulta:

$$\Pr(\text{descendiente estéril} \mid \text{padre estéril}) > \Pr(\text{descendiente estéril} \mid \text{padre fértil}).$$

Esta condición *no* se satisface. La esterilidad positiva no tiene posibilidades de heredarse, ni la negativa, ni la cero¹⁴. La probabilidad de la izquierda *no está definida*: es imposible que los padres (biológicos) sean estériles. Darwin (1859, p. 236) estuvo en lo cierto doblemente al considerar la esterilidad como una “dificultad especial” para su teoría¹⁵.

La brillante solución de Darwin fue cambiar el tema. No pensemos la fertilidad ni la esterilidad como rasgos que se encuentran bajo selección. Mejor pensemos en la estrategia reproductiva que utilizan los *padres*. El padre puede tener descendientes fértiles o ella puede tener una mezcla de descendientes estériles y fértiles. Llamemos a estas dos estrategias de los padres ALLF y MIXER. Lo que debe ser entendido es cómo la última estrategia es la que es más eficaz biológicamente. Para dejar las cosas claras y simples, asumamos que las madres ALLF tienen 10 descendientes, que las madres MIXER tienen 8 fértiles y dos estériles, y que la reproducción es asexual. La progenie de las madres ALLF son todas ALLF, y la progenie fértil de una madre MIXER son cada una de ellas MIXER. A diferencia de la esterilidad y la fertilidad, estos dos rasgos son heredables ya que:

$$\Pr(\text{descendientes son MIXER} \mid \text{padres son MIXER}) > \Pr(\text{descendientes son un MIXER} \mid \text{padre es ALLF}).$$

Asumamos además que cada nido es fundado por una sola hembra. Después de que pone los huevos, ella muere y los huevos se desarrollan. Los descendientes fértiles se dedican a la reproducción y no ayudan a nadie más a hacerlo; los descendientes estériles en el nido ayudan a sus compañeras a reproducirse.

Si calculamos la eficacia biológica de una madre ALLF y la de una madre MIXER contando sus descendientes, obtendremos un resultado semejante, ambas tienen 10. Si calculamos la eficacia solamente contando los descendientes fértiles, los de ALLF son más eficaces biológicamente. Para entender como las MIXER pueden ser más eficaces, necesitamos contar a los *nietos*¹⁶. Si una madre ALLF tiene 10 descendientes ALLF, y cada uno de ellos a su vez tiene 10, entonces la madre ALLF tendrá 100 nietos. ¿Cuántos nietos tendrán las madres MIXER? Ellas tienen 8 descendientes, fértiles. ¿Estos 8

descendientes cuántos descendientes tendrán? Ellos tendrán los 10 descendientes que podrán tener aunque no tuvieran ayuda, pero entonces reciben la ayuda de sus dos hermanos estériles. Supongamos que los dos individuos estériles en el nido proveen cada uno un beneficio de b unidades de eficacia y que este beneficio es compartido igualmente por los 8 hermanos fértiles. La pregunta de si las madres MIXER tendrán una cantidad mayor de nietos que las ALFF deberá formularse ahora de la siguiente manera

$$8[10 + (2b/8)] > 100$$

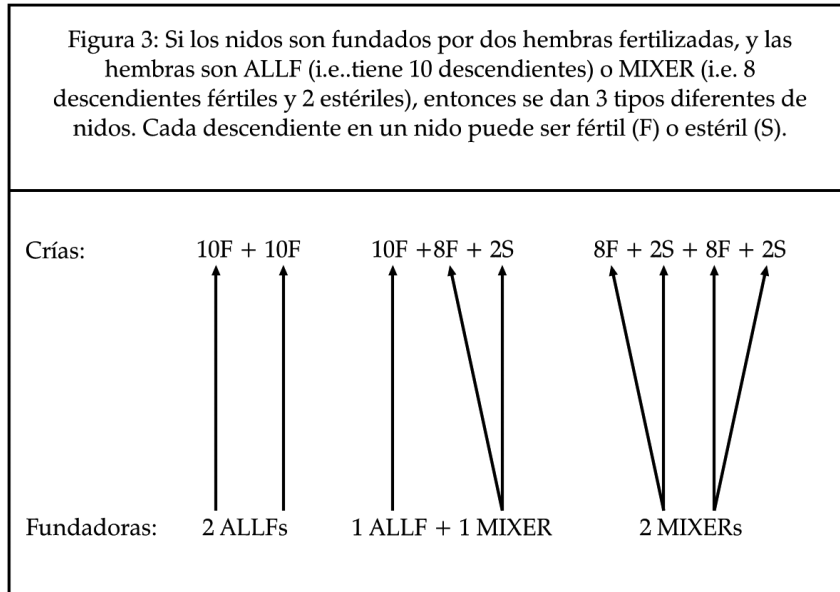
Una madre MIXER tendrá una cantidad mayor de nietos que una madre ALLF, precisamente cuando $b > 10$. Cada individuo estéril renuncia a la oportunidad de tener 10 descendientes que debería tener si hubiera sido fértil. Para que tenga sentido que una madre MIXER produzca 2 descendientes estériles, éstos deben compensarla por esa pérdida. Y esto lo hacen ayudando a sus hermanos.

Darwin encontró esta solución pensando en la selección artificial. Es bien sabido que la selección artificial fue una importante analogía para el pensamiento de Darwin acerca de la selección natural en general, pero en este caso el aporte al trabajo de los criadores de animales y plantas fue más específico. Darwin (1859, pp. 237-239) describe un ganadero que utiliza la selección artificial para mejorar el sabor de la carne que produce su ganado. Si mata un animal y le gusta el sabor de su carne, el animal que ha sacrificado está muerto y entonces no puede tener progenie que tenga el sabor que busca. ¿Cómo es entonces que la selección artificial mejora el sabor de la carne? La solución para el granjero es matar y probar algunos animales y entonces utilizar a los padres de esos animales para la siguiente generación. Darwin llamó a esto "selección familiar", un término que todavía utilizan los criadores de animales. Los animales sacrificados y los insectos estériles no sirven para la reproducción, pero sus padres sí.

La pregunta sigue siendo por qué Darwin cita los beneficios a la *comunidad* para explicar cómo la selección impulsa a la esterilidad para evolucionar. Un criador de ganado selecciona *vacas individuales* para que sean los progenitores de la siguiente generación. ¿Por qué contar la misma historia individualista acerca de las castas neutras en los insectos sociales? Si los MIXER aumentan en frecuencia, ¿no es esto porque las hembras MIXER en promedio tienen más nietos que las hembras ALLF? ¿No es esto selección individual? Aunque yo pienso que Darwin sí invoca a la selección de grupo en este caso, y que es bueno que lo haga, admito que a veces su prosa sugiere otra cosa. Habla de la evolución de la esterilidad en términos de selección de "padres fértiles" (p. 239, p. 214¹⁷). Sin embargo, en el mismo sentido, también habla de la evolución del rasgo porque "es útil a la comunidad". ¿Qué quiere decir Darwin con esto? ¿Se sentía culpable al

deslizarse de bueno-para-el-grupo a bueno-para-los-individuos y de regreso, una práctica que la biología evolutiva ha desechado desde los años sesenta?

Al tratar acerca de si este proceso implica la selección de grupo, existen dos errores que debemos evitar. El primer error es pensar que los MIXER deben evolucionar por selección individual solamente porque el MIXER es un rasgo de los individuos. Esto no se sigue. Después de todo, el altruismo es un rasgo del individuo, pero esto no quiere decir que deba evolucionar por selección individual. El segundo error es más sutil. En nuestro ejemplo de los dos grupos en la metapoblación, los altruistas son más eficaces biológicamente en promedio que los individuos egoístas, pero esto no quiere decir que la selección individual es la razón para que el altruismo se incremente. Así que el hecho de que las hembras MIXER sean en promedio más eficaces que las hembras ALLF no significa que el proceso sea por selección individual. Para evitar estos errores necesitamos distinguir el proceso de entre dentro-del grupo y entre-grupos.



Si pensamos que la esterilidad evoluciona por la selección de grupo, es importante saber si los nidos son fundados por una hembra sola fertilizada, o existe un mayor número de fundadores. En el primer caso, el proceso puede ser descrito en términos de selección individual. Ambas glosas son correctas, siempre que $b > 10$, se dará una selección en la fundación por ser MIXER y habrá una selección en los nidos por contener una mezcla de individuos estériles y fértiles. Existen dos maneras válidas de describir el único y mismo proceso. Sin embargo, cuando los nidos tienen *múltiples* fundadores, la ambigüedad desaparece; la evolución de la esterilidad implica la selección de grupo, la selección individual es insuficiente. Para ver esto, supongamos, como un ejemplo, que cada nido es fundado por dos hembras. Si una hembra es ALLF o MIXER, entonces encontraremos tres tipos de nidos que se muestran en la figura 3. Considérese los nidos que han sido fundados por una MIXER y una hembra ALLF. El descendiente estéril producido por la madre MIXER ayuda a sus hermanos, *pero también ayuda a los otros individuos que no son sus parientes en el mismo nido que fueron producidos por los fundadores ALLF*. Y cuando un nido es fundado por dos MIXER, el descendiente estéril ayuda a sus hermanos, *pero también a los otros individuos*. Las madres MIXER son altruistas, igual que sus descendientes estériles. De los tres tipos de grupos que surgen cuando hay dos fundadores, se da una selección individual (i.e., selección *dentro* del grupo) solamente cuando uno de los fundadores es ALLF y el otro MIXER; en este caso al MIXER le va peor. El rasgo del MIXER puede evolucionar solamente porque se da una selección de grupo (i.e., selección *entre* grupos). Considérese la productividad de los tres tipos de grupos, que se representan en la figura 4. Si $b > 10$, los grupos serán más productivos mientras más fundadores MIXER tengan. Así como es cierto que el altruismo y el egoísmo evolucionan en el más simple escenario en el que ninguno es estéril (figura 2), los ALLF vencen a los MIXER dentro del grupo, pero lo contrario es verdad entre grupos¹⁸. Esta idea —que la evolución de los ayudadores estériles requiere la selección de grupo cuando se dan múltiples fundadores— no es una confección cocinada por los modernos amigos de la selección de grupo. Por el contrario, la encontramos en Williams (1966, p. 201): “si se pudiera mostrar exhaustivamente que existen sociedades de insectos unificadas que normalmente contengan muchos individuos reproductores que no se encuentran relacionados, sólo se podría explicar esto como adaptaciones bióticas resultado de un efecto de la selección de grupo”. La palabra “exhaustivamente” es demasiado fuerte yo pienso, pero en general la teoría da en el clavo.

Figura 4: El número de nietos producido por un grupo depende de si el grupo fue fundado por cero, una o dos MIXER. La productividad del grupo sube mientras mas MIXER fundadoras haya, si $b > 10$.

Fundadoras	Número de nietos
2 ALLFs	200
1 ALLF y 1 MIXER	$18[(10 + (2b/18))]$
2 MIXERs	$16[(10 + (4b/16))]$

Aunque Darwin invoca la selección de grupo para los trabajadores neutros y los aguijones dentados en las abejas, aunque sabía que son los trabajadores neutros los que tienen ese tipo de aguijón, y por lo que yo sé, nunca comentó sobre ellos como conectados en la evolución de los dos rasgos. Un biólogo moderno en seguida verá la conexión. Si la esterilidad evolucionó antes que el aguijón, la esterilidad de los trabajadores facilitó la manera en que los aguijones evolucionaron. Si este es el orden cronológico, los trabajadores no se reprodujeron antes de desarrollar el aguijón y luego usándolos; más bien, a ellas precedieron simplemente otras formas de beneficios comunes (como la creación del nido) cuando ellos construyeron y usaron esa arma. Es más, existe una razón para pensar que la esterilidad *sí* evolucionó antes que los aguijones, ya que los abejerros, que son un grupo hermano de las abejas, tienen trabajadores estériles pero no aguijones dentados¹⁹. Aun así, queda una pregunta: ¿Por qué son los aguijones que evolucionaron en las abejas inductores de suicidio? Existen ciertas avispas sociales con aguijones que no las matan cuando las retraen.

El enigma de las castas estériles y su morfología especial tienen un lugar particular en el desarrollo científico de Darwin. Tropezó con este problema en 1848, que consideró suficiente para revocar toda su teoría, y no vio que la selección de grupo era una solución hasta que se puso a trabajar en el manuscrito, de *Natural Selection*, en 1858 (Richards 1987, pp. 145-146); Darwin ensambló precipitadamente *El origen de las especies* a partir de un gran manuscrito, después de recibir la impactante carta de Alfred Russel Wallace, que le mostraba que éste, de manera independiente, había descubierto esencialmente la misma teoría en la que Darwin había estado trabajando tanto. Los alumnos de Darwin han debatido el porqué tardó tanto Darwin en publicar su teoría. ¿Sería acaso el miedo a ofender la sensibilidad religiosa de su esposa? ¿Su vergüenza de lanzarse a la controversia pública que lo cubriría una vez que fuera publicada? ¿Su mala salud? ¿Sería el pensar que las teorías evolutivas anteriores habían sido devasta-

das y que él necesitaba preparar un argumento largo y detallado, uno que contuviera todas las objeciones que se le venían a la mente, si quería que sus ideas hicieran mella? Podemos añadir una más a la lista de todas estas posibilidades: si Darwin no hubiera lidiado con el problema de los trabajadores estériles en los insectos sociales, quizá su retraso en la publicación hubiera sido menor.

7. EL DESCUERDO DE DARWIN CON WALLACE ACERCA DE LA ESTERILIDAD HÍBRIDA

Hasta ahora he descrito tres ocasiones en donde Darwin *adopta* la idea de la selección de grupo. Me dirijo ahora a una cuestión importante que Darwin *negó* que se pudiera responder apelando a esa hipótesis. La cuestión concierne a dos hechos sobre el apareamiento que ocurre entre los individuos de diferentes especies: a menudo no tienen descendencia, pero cuando se produce, la mayoría de las veces son estériles. Como Darwin afirmó, la esterilidad es común en los "primeros cruces" y en los "híbridos". He considerado un problema concerniente a la esterilidad en la sección anterior, pero el problema aquí es distinto. La cuestión anterior trata de individuos estériles en donde ambos padres vienen de la misma especie; el presente tema concierne a apareamientos que cruzan los límites de las especies.

No es sorprendente que la selección natural dé lugar a que los organismos no se inclinen a aparearse con individuos de otras especies *si* no hubiera descendencia o si los descendientes fueran estériles. Estos apareamientos son callejones sin salida, y la selección favorecerá una inversión de energía y tiempo más rentable. Pero dado que individuos de diferentes especies algunas veces *sí* se aparean, ¿por qué esos apareamientos a menudo no tienen problema, y cuando hay descendientes, por qué son la mayoría de las veces estériles? Darwin (1859, p. 255) comienza esa sección de *El origen de las especies* con la pregunta de si "las especies han sido dotadas con esta cualidad, con el fin de prevenir este cruzamiento y mezcla que les ocasiona una mayor confusión". Su respuesta es en negativo, pues niega que "las especies han sido dotadas con la esterilidad simplemente para prevenir que se confundan en la naturaleza" (p. 260). Más bien, "la diferencia es simplemente incidental o dependiente de diferencias desconocidas, principalmente en el sistema reproductivo, de las especies que se cruzan". Ofrece el siguiente ejemplo para esclarecer lo que quiere decir:

...al ser la esterilidad incidental en otras diferencias, y no una cualidad de la que está específicamente dotada. Como la capacidad de una planta de ser injertada o de implantarse en otra no tiene importancia para su bienestar en su estado natural, yo supongo que nadie supondrá que esta capacidad sea una cualidad de la que esté *especialmente* dotada, pero sí admitirá que sí incide en

las diferencias en las leyes del crecimiento de las dos plantas. El hecho de ninguna manera me indica que la mayor o menor dificultad de que se injerten o se crucen varias especies sea que se encuentren dotadas especialmente; aunque en el caso de que se crucen, la dificultad es tan importante para la resistencia y la estabilidad de formas específicas, como es en el caso del injerto que no es importante para su bienestar (Darwin 1859, pp. 261-263; también citado en Gould 2002, p. 132).

Cuando un jardinero encuentra que las plantas de la especie A se pueden injertar a las plantas de la especie B, la conclusión que se dibuja no es que estas capacidades de A y B evolucionaron porque hubo una selección en el medio silvestre. Más bien, las capacidades son subproductos de la selección en otros rasgos. El hecho de que A pueda injertarse en B es como el hecho de que nuestra sangre es roja. Nunca hubo selección para que la sangre fuera roja. Más bien hubo selección para la hemoglobina en tanto es una molécula que transporta bien el oxígeno, y ocurre que la hemoglobina hace roja nuestra sangre. El color evoluciona asociado con la habilidad de transportar oxígeno. Darwin piensa que es lo mismo en la esterilidad en los primeros cruces y en los híbridos; no existe *selección* de estos rasgos; más bien son subproductos (Darwin 1859, p. 276²⁰)

La posición de Darwin no cambió en las ediciones subsecuentes, aunque en 1868 fue influenciado por Wallace para retroceder. Wallace rechazó la explicación de Darwin de los subproductos y defendió la hipótesis de que la esterilidad híbrida evolucionó porque era buena para las especies. Darwin y Wallace iban y venían sobre esta cuestión en su correspondencia, y ninguna de las partes cedió (Darwin 1903, vol. 1, pp. 288-297).

Darwin dio tres razones en defensa de su hipótesis de que la esterilidad híbrida era un subproducto (un beneficio fortuito para la especie) más que el resultado de la una selección directa (Ruse 1980, p. 623). Señaló que la esterilidad híbrida es la mayoría de las veces altamente imperfecta; cuando una hembra de la especie A se aparea con un macho de la especie B, los descendientes son la mayoría de las veces estériles, pero cuando un macho de la especie A se aparea con una hembra de la especie B, esto a menudo no acontece. En segundo lugar, Darwin notó que “especies que nunca han coexistido en el mismo país, y que por eso no se han beneficiado al compartir su infertilidad mutua, sin embargo siguen estériles cuando se cruzan”. Finalmente, afirma que la selección no puede causar la esterilidad híbrida, simplemente porque ese rasgo no provee de ninguna ventaja a los individuos que tienen dicho rasgo. Resumió su posición en una oración que escribió para la cuarta edición del *Origen*:

Después de una reflexión madura me parece a mí que (la esterilidad híbrida) no fue un efecto de la selección natural; porque no podría haber sido de ninguna ventaja directa a un individuo animal el reproducirse mal con otro

individuo de una variedad diferente, y por lo tanto dejar pocos descendientes; consecuentemente, esos individuos no pudieron ser preservados o seleccionados (Darwin 1959, p. 444).

Si Darwin fuera decisivo y consistentemente adverso a la selección de grupo, entonces tendría sentido para él dar su tercera razón. Pero él no lo era antes ni después de que añadiera la oración a la cuarta edición; se sentía feliz de invocar la manera en que actúa la selección para el bien del grupo. Esto me lleva a concluir que esta oración es un paso en falso; la tercera razón de Darwin es desleal hacia su propia posición.

Aun cuando dejamos de lado este último argumento, las otras dos razones de Darwin permanecen, y una de ellas es especialmente buena. El hecho de que un cruce entre las especies A y B resulte en híbridos estériles, mientras que la otra no, muestra solamente que la esterilidad híbrida es imperfecta, pero esto no quiere decir que no haya habido una selección del rasgo. En contraste, el hecho de que muchos pares de especies produzcan híbridos estériles, aunque nunca hayan estado en contacto histórico, es más convincente. Este razonamiento básico fue ya establecido en la primera edición del *Origen*. En la esterilidad híbrida no puede haber una selección si las dos especies nunca se han encontrado. No es solamente que la selección de *grupo* sea una explicación equivocada; el punto fuerte es pensar que hubo alguna selección de cualquier tipo para el rasgo. El rasgo es un subproducto.

Darwin era muy consciente de que estaba tratando las castas estériles *dentro* de las especies de insectos sociales y la esterilidad de cruces *entre* especies como diferentes problemas que demandaban diferentes soluciones. Resumió este contraste en la cuarta edición:

Con insectos neutros estériles tenemos razones para creer que las modificaciones en su estructura han sido lentamente acumuladas por la selección natural, por una ventaja que les ha sido dada a la comunidad a la que pertenecen sobre otras comunidades de la misma especie; pero un individuo animal, que presenta una esterilidad ligera cuando se cruza con alguna otra variedad, no le otorgará ninguna ventaja a sus parientes cercanos o ningún otro individuo de la misma variedad para preservarlos (Darwin 1959, pp. 444-445).

¿Está Darwin cambiando de montura a mitad del camino? Él se siente bien al utilizar la idea de la selección para el bien del grupo para explicar los insectos neutros, pero cuando entra en el tema de la esterilidad híbrida, insiste en que, ¿si la selección ocurre, debe ser porque es selección individual? No es así como yo leo este pasaje. La razón por la que Darwin rechaza la selección de grupo como una explicación de la esterilidad híbrida no es porque está comprometido con la selección *individual*; más bien, su punto es que para que la selección de *grupo* cause que un rasgo altruista evolu-

cione, los altruistas deben conferir beneficios a otros individuos de la misma variedad, y esta condición no se satisface en el caso que tenemos entre manos.

Aunque este pasaje no implica el rechazo general de la selección de grupo, excluye otro tipo de proceso de selección, a saber, uno en que la selección favorece el sacrificio de la eficacia biológica del individuo, mejorando así la eficacia de otros individuos *en otra especie*. A esto se le llama ahora selección de "comunidad" (Wilson 1980). Esto no es una cuestión terminológica, pero entenderlo requiere que uno se dé cuenta que un cambio en la terminología ha ocurrido. Como hemos visto, Darwin utilizaba la palabra "comunidad" para describir organismos congéneres que interactúan entre ellos. La selección de lo que Darwin llamaba comunidades ahora se conoce como "selección de grupo". El término "selección de comunidades" está ahora reservado para algo más, comunidad denota ahora un conjunto de individuos de diferentes especies que viven juntos, afectándose unos a otros en su eficacia biológica (Wilson 1980). Por ejemplo, existen muchas especies de microorganismos en el intestino; estas poblaciones de multi-especies constituyen una *comunidad*.

Existe un mayor número de microorganismos en el intestino que células en el cuerpo. Estos microorganismos vienen de cerca de cuatrocientas especies. No solamente coexisten pacíficamente dentro de nosotros; ayudan de numerosas maneras —por ejemplo, fermentan fuentes de energía, ayudan a regular el desarrollo del intestino, previenen del crecimiento de especies dañinas, y producen vitaminas y hormonas. Pero puede existir un lado malo; algunas especies en el intestino pueden causar infecciones e incrementar el riesgo de cáncer. ¿Cómo es que una colonia que vive dentro de nosotros puede producir nuevas colonias hijas? El nacimiento es una vía. Normalmente, el intestino de un feto es estéril. Durante y después del nacimiento, la bacterias de la madre y del ambiente que lo rodea rápidamente colonizan el intestino del infante. El nacimiento no es solamente el nacimiento de un bebé, es también el nacimiento de una nueva comunidad de microorganismos.

El intestino humano parece que provee de todos los ingredientes necesarios para la selección entre comunidades multi-especies. Una comunidad de multi-especies crece o perece de acuerdo a si los individuos son buenos cooperadores. Aquí los beneficios fluyen de individuos de una especie a individuos de otra. Para un modelo simple con un ejemplo sencillo, consideremos las comunidades que están compuestas por individuos asexuados, dos de la especie A y dos de la especie B, donde cada especie contiene individuos que cooperan (c) con individuos en las otras especies, y egoístas (s) que no lo hacen. Así que tenemos cuatro tipos de organismos (A_c, A_s, B_c, B_s) tres tipos de pares en cada especie ($c+c, c+s, y s+s$), y nueve tipos de comunidades. Dentro de la comunidad, a un

cooperador en una especie le va peor que a un egoísta de la misma especie. Pero hay una selección para las comunidades cooperativas. Si la selección entre comunidades es suficientemente fuerte, la cooperación aumentará en frecuencia en cada especie.

Una vez que la idea de selección de comunidad está descrita con precisión, no hay una clara separación con la idea de selección de grupo; el dilema del prisionero puede tener lugar dentro de los confines de una sola especie, pero puede también darse en una comunidad multi-especies. En tanto que Darwin abrazó la selección de grupo, es extraño que categóricamente rechazara la selección de comunidad en el pasaje citado arriba. ¿Es este pasaje desleal a sus consideraciones? Cualquiera que sea la respuesta, las comunidades multi-especies no deben ser descartadas en principio. Existen casos bien documentados de cómo trabaja en experimentos con selección artificial (Goodnight 1990; Swenson, et al. 2000) y también se han hecho estudios de campo (Wilson 1987). Además, es el proceso que al parecer ha forjado transiciones mayores en la evolución, donde los miembros independientes de especies diferentes evolucionan para formar una unidad simbiótica. Un ejemplo es la teoría ampliamente aceptada de Margulis (1970) del origen de las mitocondrias y los cloroplastos, que son organelos extranucleares en células eucariotas. La teoría sostiene que estos organelos se remontan a organismos procariotes independientes, que fueron llevados dentro de las células; la mitocondria deriva de la protobacteria y el cloroplasto de la cianobacteria ²¹.

¿Cómo entonces hemos de interpretar la siguiente declaración de Darwin en el *Origen de las especies*?

La selección natural *no puede* producir ninguna modificación en ninguna especie sola por el bien de otra especie; aunque a lo largo de la naturaleza una especie incesantemente toma ventaja de y obtiene ganancias de la estructura de otra. Pero la selección natural puede y muchas veces produce estructuras para el daño directo de otra especie, como lo vemos en los colmillos de la víbora, o en el ovipositor de la langosta, por el cual sus huevos son depositados en los cuerpos vivos de otros insectos. Si se puede probar que cualquier parte de la estructura de una sola especie ha sido formada por el exclusivo bien de otra especie, *aniquilaría mi teoría*, porque tal cosa no podría haber sido producida a través de la selección natural (Darwin 1859, pp. 200-201; las itálicas son mías).

Si la selección puede causar que una célula en un organismo que tenga rasgos que se encuentran presentes únicamente porque son buenos para el organismo, y si puede causar que un organismo en un grupo de coespecíficos que tengan rasgos que únicamente existan porque son buenos para el grupo, ¿por qué la selección no puede causar que un organismo en una comunidad multi-especies pueda tener rasgos que existan única-

mente porque son buenos para la comunidad? Darwin trazo el límite en este último paso. ¿Le obligó esta teoría a hacerlo?

Se puede encontrar una respuesta en la contestación que da Darwin a la hipótesis de Wallace acerca de la esterilidad híbrida. Existe un compromiso "individualista" en el pensamiento de Darwin acerca de la selección natural (Gayon 1998, p. 72) que es consistente con su opinión de la selección de grupo. Cuando Darwin piensa acerca del bienestar del grupo, asume que los beneficios para el grupo deben ser reducidos a los individuos en el grupo. Esta es la conceptualización que utiliza al teorizar acerca de las castas estériles en los insectos sociales; los individuos estériles ayudan a sus compañeros en la colmena a sobrevivir y reproducirse, y la colmena como un todo goza entonces de una mayor productividad. La productividad de una colmena es el número de descendientes que produce; las colmenas son productivas en virtud de los individuos que se encuentran en ellas que son eficaces en reproducirse. Esta comprensión de lo que significa para un grupo tener éxito explica el porqué Darwin rechaza la idea de que los híbridos estériles puedan evolucionar por selección; no existen beneficios *individuales* de la esterilidad de los híbridos —ni los híbridos, ni sus padres, ni de ningún individuo en las dos especies. Uno podría replicar, y Wallace lo hizo, que existe un beneficio para la *especie* aunque en los individuos no lo haya. Cuando los híbridos son estériles, esto ayuda a las dos especies a continuar existiendo como dos entidades distintas; aquí el beneficio para el grupo no se reduce a beneficios que corresponden a los individuos por ellos mismos. Wallace se anticipa a la moderna idea de la *selección de especies* (Gould 2002). En la selección de especies, algunas especies se especian más a menudo que otras, no por casualidad, sino por características físicas que promueven el proceso de especiación. En la selección de especies, se mide el éxito reproductivo al contar en número de *especies* hijas, no por contar los *organismos* hijos. Se abandona el paradigma del conteo-de-cabezas que se utiliza para la selección individual, la selección de grupo y la selección de comunidad ²². Esta reconceptualización es parte de la propuesta de Wallace, aunque Darwin no estaba dispuesto a dar este paso.

Persiste una cuestión biológica. La hipótesis de Darwin de que los híbridos estériles evolucionan como un subproducto de otros rasgos. La hipótesis de Wallace es que los híbridos estériles evolucionan por la selección al nivel de especies. Ninguna de las dos puede descartarse como conceptualmente confusa. Y todavía existe una tercera hipótesis —que *ambos* procesos estuvieron involucrados en la producción de la especie que observamos ahora. El conceptualizar estas opciones no es un seudoproblema, más bien el desafío es averiguar cómo los datos las afectan.

8. LA IDEA GENERAL DE DARWIN ACERCA DE LA SELECCIÓN DE GRUPO

Entre los muchos ejemplos que Darwin discutió, mencionó la selección de grupo sólo en raras ocasiones. Están las tres que ya mencioné, pero no muchas más. En contraste, hay decenas de otros ejemplos en donde Darwin apela a la selección individual; ésta hace que los tigres tengan dientes filosos y las cebras corran rápido. El patrón se repite en su discusión de la selección sexual en *El origen del hombre*. Aunque Darwin (1871, p. 398) piensa en la selección sexual y la selección natural como categorías desarticuladas ²³, de todas maneras aún caracteriza la selección sexual en términos de individuos compitiendo con otros individuos. Los elefantes machos luchan con otros machos para tener acceso a las hembras; el resultado es que existe una selección en el macho para que crezca más grande. Las pavas prefieren aparearse con machos que tengan colas llamativas; el resultado es que habrá una selección en las colas de los pavos para que tengan colas más llamativas.

Raramente Darwin defiende la hipótesis de la selección de grupo, pero no explica el por qué. ¿Se deberá su inclinación al hecho de que piensa que la selección de grupo no es muy importante? ¿Se anticipó a pensar que la selección de grupo es una fuerza muy débil en el proceso evolutivo? Existe un interesante pasaje en el *Origen* donde Darwin provee una descripción general de los rasgos que la selección causará que evolucionen. Esto es lo que dice en su primera edición:

En los animales sociales esta (selección natural) adaptará la estructura de cada individuo para el beneficio de la comunidad; si cada uno en consecuencia obtiene una ganancia por el cambio seleccionado (Darwin 1859, p. 87).

¿A qué se refiere con la palabra “cada uno” en este pasaje? Evidentemente, se refiere a cada individuo. Si es así, Darwin está afirmando simplemente que los rasgos que evolucionen beneficiarán al grupo si también benefician a los individuos que tienen estos rasgos. Esto da lugar a la idea de que los *beneficios fortuitos para el grupo* evolucionarán (véase la figura 1). El pasaje no dice nada de que los rasgos que benefician al grupo evolucionarán *porque* benefician al grupo. En esta oración no existe ningún respaldo a la selección de grupo.

Darwin dejó esta frase en sus cuatro primeras ediciones de *El origen de las especies*, pero llegó a pensar que necesitaba una reformulación. Mientras trabajaba en *El origen del hombre* (donde recordemos, discutía acerca de la evolución de la moral humana), preparó los cambios que aparecerían en la quinta edición de *El origen de las especies*, que fue publicada en 1869. Su adaptación a la frase es modesta pero significativa:

En los animales sociales esta (selección natural) adaptará la estructura de cada individuo para el beneficio de la comunidad; si esto en consecuencia obtiene una ventaja para el cambio seleccionado (Darwin 1859, p. 172).

Después de que apareció *El origen del hombre* en 1871, Darwin de nuevo hace ligeras variaciones. En la sexta edición, de 1872, la modifica así:

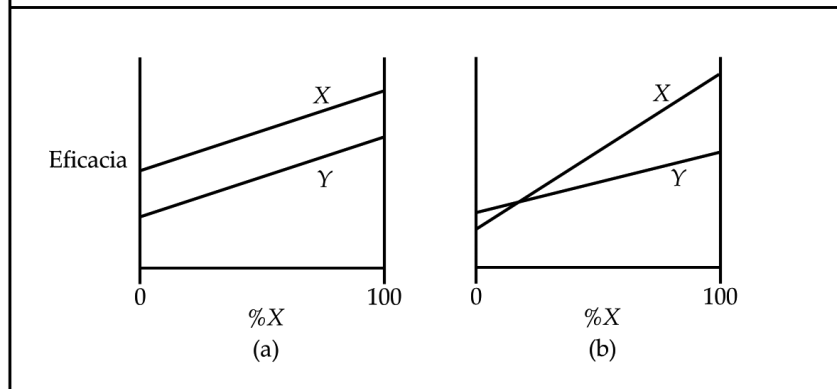
En los animales sociales esta (selección natural) adaptará la estructura de cada individuo para el beneficio de la comunidad; si la comunidad obtiene una ganancia por el cambio seleccionado (Darwin 1859, p. 172).

Ahora Darwin está respaldando el rol de la selección de grupo. Los beneficios para el grupo se ven favorecidos por la selección natural *porque* son benéficos para el grupo (Richards 1987, p. 217).

Si asumimos que solamente existe una unidad de selección —el gen, o el individuo, o el grupo— entonces nos sentiremos incómodos con el pluralismo de Darwin. ¿Por qué Darwin no respaldó la elección que tenía que hacer? La respuesta es que no hay ninguna razón para respaldar un monismo sobre la selección natural. Cuando la selección se lleva a cabo dentro de los confines de un grupo particular, no habrá selección de grupo. La selección de grupo requiere variaciones entre los grupos, así como la selección individual requiere variación entre individuos dentro del mismo grupo. Cuando un rasgo altruista es favorecido por la selección de grupo, pero existe una selección en contra del rasgo en el nivel individual, ¿qué pasará? No se puede dar una respuesta general. Los resultados dependerán de qué tan fuerte sea la selección de grupo o individual en cada caso. Si la selección de grupo es suficientemente fuerte, el altruismo evolucionará, de otro modo no. La posición de Darwin en la sexta edición de *El origen de las especies* acerca de la selección adaptando a cada individuo para el bien de la comunidad, si la comunidad obtiene beneficios, es más audaz, y por lo tanto cualquier seleccionista moderno multi-nivel se sentiría suficientemente cómodo para respaldarlo. Los años sesenta y el subsecuente desarrollo de la teoría de la selección multi-nivel nos han hecho precavidos. Pero la precaución no es nihilismo.

A pesar de que este pasaje de la sexta edición está sobrevalorado, sugiere una explicación del porqué Darwin rara vez invoca la selección de grupo. No era porque tuviera una teoría general de acuerdo con la cual la selección de grupo ocurre de vez en cuando o que rara vez es suficientemente fuerte para superar el contrapeso de la selección individual. Más bien, la razón simplemente puede ser que Darwin quería discutir un rango más vasto de rasgos. Para explicar los rasgos de los individuos que promueven la socialización, estaba de acuerdo en respaldar la selección de grupo. Pero existen muchos rasgos en la naturaleza que no son así. La teoría más madura de Darwin de la selección natural comienza con la idea de la selección individual, pero no termina donde empezó (Richards 1987).

Figura 5: Dos ejemplos en donde la selección de grupo afecta los resultados de la evolución, sin participación alguna del rasgo del altruismo. En (a) la selección de grupo y la individual favorecen ambas la evolución del rasgo X. En (b) la selección individual impulsa a la población a 100% X o a 100% Y, dependiendo de su frecuencia de inicio; la selección de grupo entonces favorece grupos que han alcanzado el anterior equilibrio.



Enfocarse en la evolución del altruismo como el único y solo contexto en donde tiene sentido considerar la selección de grupo, es una postura conocida hoy en día, pero es un error. El rasgo que evoluciona por la selección de grupo no necesita ser altruista. Dos ejemplos son representados en la figura anterior. En la figura 5a, el rasgo X es favorecido tanto por la selección de grupo como por la individual. Uno puede estar tentado a evocar la Navaja de Ockham aquí, la idea que la selección de grupo no necesita ser mencionada para explicar porque X evoluciona, aun cuando X se hubiera fijado sin que hubiera habido selección de grupo. Sin embargo, este argumento de la teoría de la parsimonia está equivocado, ya que es igualmente verdad que X se hubiera fijado si no hubiera habido una selección individual. Ambos hechos opuestos son correctos, pero el hecho es que la selección individual y de grupo influyen ambos en la evolución del rasgo (asumiendo que es una metapoblación en donde ha habido variaciones de eficacia biológica dentro y entre grupos). En la figura 5b, la selección individual impulsa a cada grupo en la metapoblación ya sea a 100% X o 100% Y, dependiendo de la frecuencia con la que empieza. Una vez que cada grupo es internamente homogéneo, la selección individual (= selección dentro de grupos) cesa, pero el proceso evolutivo no. Los grupos que son 100% X son más productivos, y son menos responsables de extinguirse, que los grupos que son 100% Y. Esto significa que la

selección de grupo puede cambiar la frecuencia de los dos rasgos en la metapoblación después de que la selección individual ha perdido su habilidad para hacerlo. Vimos en §1-2 que si el altruismo evoluciona *el tiempo es la esencia*; si la fundación de un nuevo grupo sucede muy despacio, el rasgo benéfico para la comunidad no puede evolucionar. Esta presión del tiempo no existe en los rasgos descritos en la función de la eficacia biológica en la figura 5b ²⁴.

Los tres ejemplos que he descrito en este artículo en donde Darwin invoca la selección de grupo requieren todos del altruismo. Pero existe un cuarto ejemplo tomado de *El origen del hombre*, en donde Darwin discute los bienes públicos creados por la innovación tecnológica que permiten a ciertos grupos sobresalir de los otros:

Ahora bien, si un hombre de una tribu, más sagaz que los otros, inventa una nueva trampa o arma, o bien otra manera de defenderse y atacar, siguiendo sencillamente su propio interés, sin requerir del razonamiento, producirá que otros individuos lo imiten y todos se beneficiarían... Si la invención es muy importante, la tribu aumentará en número, se extenderá y suplantarà a otras tribus (Darwin 1871, p. 161 ²⁵).

Darwin no da muchos detalles aquí, pero es fácil pensar que los innovadores realizarán las cosas mejor que los que no lo son en la misma tribu, porque los innovadores harán uso primero de sus innovaciones y del prestigio que les brindan. El rasgo se extiende entonces dentro de la tribu, no por el incremento de la frecuencia en algún gen, sino por el interés propio de la imitación. La selección de grupo entonces ocurre en la competencia *entre* las tribus. La descripción de Darwin coincide más o menos con las funciones de la eficacia biológica en la figura 5a. Aquí entrevemos a Darwin invocando la selección cultural del grupo cuando no existe conflicto entre lo que es bueno para el individuo y lo que es bueno para el grupo. Darwin notó que la selección de grupo es necesaria para explicar el altruismo; también hizo notar un ámbito para la selección de grupo cuando el rasgo que evoluciona no es altruista.

Este texto aparecerá en el libro *Did Darwin write the Origin Backwards?*, que editará Prometheus Press en 2010. Traducido por acuerdo con el autor.

NOTAS

- 1 El término 'bueno' debe entenderse como bueno para la eficacia biológica —sobrevivencia y reproducción.
- 2 Una tercera facción debe mencionarse, la que sostiene que el problema de la selección no tiene respuestas objetivas, no es cuestión de los datos, más bien es cuestión que la conveniencia es la que dicta en tal caso si afirmamos que un rasgo evoluciona ya sea por el grupo, individual o por selección genética. No discutiré esto aquí. Esta posición difiere de la opinión de que la pregunta por las unidades de selección, aunque objetiva, no es interesante, o que la respuesta a esta pregunta no es la estrategia más acertada para resolver los problemas biológicos. En respuesta a este último punto de vista, sólo haré notar que aquellos que piensan que la pregunta es interesante, no necesitan mantener que es la única, y que no siempre es la clave para solucionar el problema biológico.
- 3 Trato aquí las teorías de la proporción sexual de Fisher y Hamilton, como también la de Darwin en Sober (2008).
- 4 Williams (1966 pp. 98-101) da un excelente ejemplo hipotético de la paradoja de Simpson en conexión con las unidades de selección, aunque no las identifica como parte de la paradoja. Él describe cómo puede haber un aumento en el promedio del tamaño de los caballos cuando uno hace el promedio sobre todas las razas, aun cuando dentro de cada raza, el tamaño declina; no necesita decir "casi en todos los casos".
- 5 No tomo el cuidado paterno como una instancia de la conducta altruista hacia sus descendientes aunque los padres aumenten su eficacia biológica por hacerlo. Las cosas cambian si los padres reducen su potencial reproductivo por un "excesivo" cuidado hacia uno de sus descendientes a expensas de otros. Y uno de los padres puede actuar altruistamente hacia su pareja cuando adquiere la mayor parte del cuidado paterno.
- 6 Nótese que Darwin aquí invoca la herencia de los caracteres adquiridos.
- 7 Si los miembros que no son recíprocos son castigados, la reciprocidad puede evolucionar sin la selección de grupo, ¿pero entonces cómo se explica el castigo? El castigar a un miembro no recíproco puede no ser bueno para el que sí lo es, y por tanto beneficia al no recíproco dentro del mismo grupo. El castigar a los miembros no recíprocos es altruista, no para el individuo que es castigado sino para otros miembros (Sober y Wilson 1998, pp. 142-149).
- 8 Darwin no vaciló en hacer juicios normativos sobre la variación cultural que él describió, su propio consejo de nunca decir "más alto o más bajo, no importa cuándo" (Di Gregorio 1990, p. 164); ver por ejemplo, Darwin (1871, p. 100).
- 9 Se da aquí un salto —la reciprocidad significa ayudar a otros si ellos te ayudan; la regla de oro significa ayudar a los otros a pesar de que ellos no lo hagan.
- 10 Aunque Darwin no hace una pausa para especular acerca de por qué los individuos se encuentran motivados por la alabanza y el castigo para realizar actos que les reduzcan su eficacia biológica mientras que benefician al grupo, la hipótesis de la selección de grupo es la que más guarda lo que él afirma acerca de la evolución de la moral.
- 11 Cronin (1991, p. 299) y Dixon (2009, p. 143) arguyen que Darwin pensó que esta teoría era la más cuestionada por la diferencia morfológica entre los individuos estériles y los fértiles, no por el hecho de la esterilidad misma. No entiendo este pasaje de la misma manera; mi punto de vista es que las diferencias morfológicas fueron cuestionadas precisamente porque separan

- a los individuos fértiles de los estériles. El meollo del asunto es cómo la selección puede producir castas estériles.
- 12 Darwin (1859, pp. 414-415) nunca modificó su formulación en las ediciones subsecuentes, excepto en la quinta edición que cambió ligeramente la última frase donde se lee “no veo una especial dificultad en que esto haya sido efecto de la selección natural”.
 - 13 Nótese que en el pasaje de la abeja con el aguijón dentado que cito en §3, Darwin afirma que el aguijón causa la muerte “de algunos pocos individuos”. Considera que no todas las abejas con aguijones pican, así que no todas se destripan a sí mismas.
 - 14 Quitarle lo ambiguo al concepto de heredabilidad es lo correcto; en sentido estricto y en sentido amplio la heredabilidad son diferentes (Falconer y MacKay 1996). La primera es la que es relevante para que la selección produzca la evolución. La segunda se encuentra relacionada a la idea de la determinación genética. Consideremos por ejemplo, el sistema de la determinación del sexo en los mamíferos; individuos con XX son hembras y XY son machos, donde los descendientes heredan el cromosoma X de sus madres y X o Y de sus padres. Así que el sexo es genéticamente determinado. Sin embargo, no es en sentido estricto hereditario, ya que cada individuo, a pesar de su sexo, tiene una madre y un padre. Más aún, el sexo tiene también una heredabilidad en sentido más amplio; si todas las hembras tienen XX y todos los machos son XY, entonces el 100% total de la varianza es genético.
 - 15 Los genetistas señalarán ahora que la esterilidad no puede evolucionar por selección si los genes que causan la esterilidad se encuentran solamente en los individuos estériles. Lo que se necesita es hablar de los genes en forma condicionada; es posible tener ese gen y no ser estéril (aquí la genética de la pelotita debe estar equivocada). Aunque Darwin escribió sin ayuda de Mendel su teoría de la pangenésis (Darwin 1868) fue construida para darle sentido a la regresión —para explicar por ejemplo, cómo un hombre puede heredar la barba de su abuelo materno (Endersby 2003). El hombre y su abuelo tienen la barba mientras que la madre no, a pesar de que ella tenga algunas de las gémulas de la barba de su padre.
 - 16 Estas tres generaciones enmarcadas en el tiempo son cruciales también para entender la evolución de la proporción sexual, véase Sober (2008).
 - 17 Gayon (1998, pp. 72-72) piensa que este pasaje muestra que Darwin es un seleccionista individual en cuanto al tema de la evolución de la esterilidad, como lo hace Ruse (1980, p. 619), y Sober 1984. Gould (1980a; 2002, pp. 132-136) ve a Darwin como un seleccionista individual siempre.
 - 18 Darwin era consciente de que algunas colonias de hormigas tenían múltiples reinas (Richards 1987, p. 151).
 - 19 Véase la discusión en §1.5 de cómo la teoría de la parsimonia para inferir el orden cronológico de la evolución de distintos rasgos en un linaje.
 - 20 La distinción entre selección de y selección es aquí relevante (Sober 1984).
 - 21 Maynard Smith fue un apasionado enemigo de la selección de grupos desde los sesenta, pero al final de su carrera fue el coautor de un libro acerca de las principales transiciones (Maynard Smith y Szathmary 1998) en donde la selección de comunidad es algunas veces el proceso con que se trabaja. Así como es enigmático por qué Darwin acepta la selección de grupo pero (en el pasaje citado) rechaza la selección de comunidad, la imagen especular de Maynard Smith es también un enigma.

- 22 La diferencia respecto a lo que se cuenta (organismos o grupos) al conceptualizar el proceso de la selección multi-niveles se discute en Arnold y Fristrup (1982), Sober (1984, capítulo 9), y en Damuth y Heisler (1988); el último de estos trabajos introduce los niveles "MLS1" y "MLS2" para marcar la distinción.
- 23 Parece extraño que desde el punto de vista de la teoría moderna de la evolución, la idea de que la selección sexual no es una clase de selección natural. Así como el ambiente abiótico (v.gr., el clima) puede establecer un proceso de selección natural en movimiento al inducir variaciones en la eficacia biológica en las poblaciones, algunas de las características de la misma población (v.gr., la lucha y la elección de una hembra) pueden tener el mismo efecto.
- 24 La función de la eficacia biológica en la figura 5b caracteriza la competencia entre Toma y Da Acá (*Tit-for-Tat* ;TFT) y Siempre Defectuoso (*Always Defect*; ALLD) del prisionero que dura suficientes rondas. (Sober 1993, p. 119). Cada rasgo es evolutivamente estable, pero los grupos que son 100% TFT son más eficaces biológicamente que los grupos que son 100% ALLD. La selección de grupo puede impulsar a la TFT a incrementar su frecuencia en la metapoblación. Axelrod (1980) no describe la situación de esta manera, quizá por su antipatía hacia la selección de grupo. En lugar de esto, él discute las circunstancias en donde una población aislada que es 100% TFT ó 100% ALLD puede ser exitosamente invadida por un racimo de individuos que tienen el otro rasgo. Por qué habría más TFT invasores que ALLD no está en discusión.
- 25 Mi agradecimiento para Alexander Rosenberg por hacerme notar este pasaje.

REFERENCES

- Arnold, A. and Fristrup, K. (1982), "The theory of evolution by natural selection – a hierarchical expansion," *Paleobiology* 8: 113-129.
- Boyd, R. and Richerson, P. (1985), *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press.
- Colwell, R. (1981), "Group selection is implicated in the evolution of female-biased sex ratios," *Nature* 190: 401-404.
- Cronin, H. (1991), *The Ant the Peacock — Altruism and Sexual Selection from Darwin to Today*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Damuth, J. and Heisler, I. (1988), "Alternative formulations of multi-level selection," *Biology and Philosophy* 3: 407-430.
- Darwin, C. (1859), *The Origin of Species*. London: Murray; Cambridge: Harvard University Press, 1964.
- Darwin, C. (1868), *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. New York: D. Appleton, 2nd edition, 1876.
- Darwin, C. (1871), *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: Murray, first edition.
- Darwin, C. (1959), *On the Origin of Species — a Variorum Edition*. M. Peckham (ed.), Philadelphia: University of Pennsylvania Press.
- Dawkins, R. (1976), *The Selfish Gene*. New York: Oxford University Press.
- Di Gregorio, M. (1990), *Charles Darwin's Marginalia*, vol. 1. London: Garland.
- Endersby, J. (2003), "Darwin on generation, pangenesis, and sexual selection," in J. Hodge and G. Radick (eds.), *The Cambridge Companion to Darwin*, Cambridge: Cambridge University Press, pp. 69-91.
- Falconer, D. and MacKay, T. (1996), *Introduction to Quantitative Genetics*. Edinburgh: Pearson.
- Fisher, R. (1930), *The Genetical Theory of Natural Selection*. New York: Dover, 2nd edition, 1957.
- Gayon, J. (1998), *Darwinism's Struggle for Survival*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Goodnight, C. J. (1990), "Experimental studies of community evolution I and II," *Evolution* 44: 1614-1636.
- Gould, S. (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge: Harvard University Press.
- Hamilton, W. (1964), "The genetical evolution of social behavior I and II," *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52.
- Hamilton, W. (1967), "Extraordinary Sex Ratios." *Science* 156: 477-488.
- Hamilton, W. (1975), "Innate social aptitudes in man — an approach from evolutionary genetics," in R. Fox (ed.), *Biosocial Anthropology*, New York: Wiley, pp. 133-155. Reprinted in *The Narrow Roads of Gene Land*, 1996, Oxford: W.H. Freeman.
- Kohn, M. (2008), "The needs of the many," *Nature* 456: 296-299.
- Lewontin, R. (1970), "The units of selection," *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:1-18.
- Lewontin, R. and Dunn, L. (1960), "The evolutionary dynamics of a polymorphism in the house mouse," *Genetics* 45: 705-722.
- Margulis, L. (1970), *Origin of Eukaryotic Cells*. New Haven: Yale University Press.
- Maynard Smith, J. (1964), "Group selection and kin selection," *Nature* 201: 1145-1146.
- Maynard Smith, J. and Price, G. (1973), "The logic of animal conflict," *Nature* 246: 15-18.

- Maynard Smith, J. and Szathmary, E. (1998), *The Major Transitions of Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Richards, R. (1987), *Darwin and the Emergence of Evolutionary Theories of Mind and Behavior*. Chicago: University of Chicago Press.
- Ruse, M. (1980), "Charles Darwin and group selection," *Annals of Science* 37: 615-630.
- Ruse, M. (2000), "Review of *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior* by Elliott Sober and David Sloan Wilson," *Ethics* 110: 443-445.
- Ruse, M. (2006), *Darwinism and its Discontents*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Simpson, E. (1951), "The interpretation of interaction in contingency tables," *Journal of the Royal Statistical Society B* 13: 238-241.
- Sober, E. (1984), *The Nature of Selection*. Cambridge: MIT Press.
- Sober, E. (1993), *Philosophy of Biology*. Boulder, CO: Westview Press.
- Sober, E. (2008), *Evidence and Evolution — the Logic Behind the Science*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Sober, E. and Wilson, D. (1998), *Unto Others — the Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- Trivers, R. (1971), "The evolution of reciprocal altruism," *Quarterly Review of Biology* 46: 35-57.
- Wade, M. (1976), "Group selection among laboratory populations of *Tribolium*," *Proceedings of the National Academy of Sciences* 73: 4604-4607.
- Williams, G. (1966), *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Williams, G. (1992), *Natural Selection — Domains, Levels, and Challenges*. New York: Oxford University Press.
- Wilson, D. (1975), "A theory of group selection," *Proceedings of the National Academy of Sciences* 72: 143-146.
- Wilson, D. (1980), *The Natural Selection of Populations and Communities*. Menlo Park: Benjamin/Cummings.
- Wilson, D. (1987), "Adaptive indirect effects: the fitness of burying beetles with and without their phoretic mites," *Evolutionary Ecology* 1: 139-159.
- Wright, S. (1945), "Tempo and Mode in Evolution — A Critical Review," *Ecology* 26: 415-419.
- Wynne-Edwards, G.C. (1962), *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*. Edinburgh: Oliver and Boyd.