

DRAKONTOS

EDWARD
O. WILSON
GÉNESIS

EL ORIGEN DE LAS SOCIEDADES



Índice

Portada

Sinopsis

Portadilla

Agradecimientos

Prólogo

1. La búsqueda de nuestra génesis

2. Las grandes transiciones de la evolución

3. El dilema de las grandes transiciones y cómo se resolvió

4. La evolución social a lo largo del tiempo

5. Pasos finales que conducen a la eusocialidad

6. Selección de grupo

7. La historia de la especie humana

Referencias y lecturas adicionales

Créditos

Gracias por adquirir este eBook

Visita Planetadelibros.com y descubre una nueva forma de disfrutar de la lectura

¡Regístrate y accede a contenidos exclusivos!

Primeros capítulos

Fragmentos de próximas publicaciones

Clubs de lectura con los autores

Concursos, sorteos y promociones

Participa en presentaciones de libros

PlanetadeLibros

Comparte tu opinión en la ficha del libro
y en nuestras redes sociales:



Explora

Descubre

Comparte

Sinopsis

Durante eones, las mentes más grandes de la humanidad han carecido de respuestas confirmables a las preguntas que definen y explican el significado de la existencia humana: qué somos y qué nos creó. En *Génesis*, el célebre biólogo Edward O. Wilson examina la historia evolutiva y nos ofrece una descripción reveladora de los profundos orígenes de la sociedad.

Al afirmar que las creencias religiosas y las cuestiones filosóficas se pueden reducir a componentes puramente genéticos y evolutivos, y que tanto el cuerpo como la mente humanos poseen una base física que obedece a las leyes de la física y la química, *Génesis* demuestra que el único modo que tenemos para comprender el comportamiento humano es estudiar las diversas historias evolutivas de las especies no humanas. Wilson demuestra que se han observado al menos diecisiete (entre ellas la rata topo desnuda africana y el camarón que deja sus huevos en una esponja) que han desarrollado sociedades avanzadas basadas en niveles de altruismo y la cooperación parecidos a los humanos.

Ya sea escribiendo sobre dípteros que «bailan como acróbatas» o bancos de anchoas que se apiñan como medida de protección para parecer «un pez gigantesco», Edward O. Wilson elabora una obra innovadora sobre la teoría evolutiva con las observaciones biológicas y humanísticas por las que es conocido y admirado.

GÉNESIS

El origen de las sociedades

Edward O. Wilson

Traducción de Pedro Pacheco González

Ilustraciones de Debby Cotter Kaspari

CRÍTICA

Agradecimientos

Quiero dar las gracias a todas las personas que han colaborado en la creación de este libro, y especialmente a Kathleen M. Horton, de la Universidad de Harvard, y a Robert Weil, de Liveright Ht Publishing Corporation, por su asesoramiento y apoyo; y a James T. Costa por su indispensable resumen de los diferentes pasos de la evolución de los artrópodos que condujeron a la etapa eusocial de la evolución.

Prólogo

Todas las preguntas que plantea la filosofía sobre la condición humana se pueden resumir en tres: qué somos, qué nos creó y qué queremos llegar a ser. La importantísima respuesta a la tercera pregunta, el destino que anhelamos, requiere que hayamos contestado correctamente a las dos anteriores. Por lo general, los filósofos no han aportado respuestas verificables a las primeras dos cuestiones, las que tienen que ver con el pasado humano y prehumano, por lo que siguen siendo incapaces de responder a la tercera pregunta, la que se refiere a nuestro futuro.

Dado que me estoy acercando al final de una larga carrera durante la cual he estudiado la biología del comportamiento social tanto en animales como en humanos, me hallo en una mejor posición desde la que comprender la razón por la cual estas cuestiones existenciales desafían incluso a los pensadores más sabios, y, aún más importante, por qué los dogmas religioso y político se han apoderado de ellas tan fácilmente. La razón principal es que, mientras que la ciencia y su tecnología asociada han crecido de forma exponencial, con un tiempo de duplicación de entre una y varias décadas dependiendo de la disciplina de que se trate, ha sido tan solo recientemente que han empezado a interesarse por el significado de la existencia humana de una forma objetiva y convincente.

Durante la mayor parte de la historia, las religiones organizadas han reclamado su soberanía sobre el significado de la existencia humana. Para sus fundadores y líderes, el enigma ha sido relativamente fácil de resolver. Los dioses nos pusieron sobre la Tierra y luego nos dijeron cómo debíamos comportarnos.

¿Por qué personas de todo el mundo continúan creyendo en una fantasía en

concreto de entre las más de cuatro mil que existen en toda la Tierra? La respuesta es el tribalismo, y, tal como mostraré, el tribalismo es una consecuencia de la forma en la que se originó la humanidad. Todas y cada una de las religiones, organizadas o no, de todo el mundo, al igual que decenas de ideologías pseudoreligiosas, constituyen una tribu, un conjunto muy unido de personas que se ha creado gracias a una razón concreta. La historia y las lecciones morales que contiene, a menudo pintorescas e incluso extrañas, son aceptadas como verdades inalteradas y, lo que es aún más importante, superiores al resto de las historias opuestas. Los miembros de la tribu se sienten inspirados por el estatus especial que les otorga la historia en la que creen, no solo en este planeta, sino en la multitud de planetas presentes en el trillón de galaxias que se cree que componen el universo conocido.

Y, lo mejor de todo, esa fe cósmica es lo único que se les exige para garantizarles la inmortalidad.

En *El origen del hombre* (1871), Charles Darwin situó ese tema dentro del ámbito de la ciencia al sugerir que la humanidad descendía de simios africanos. Aunque fue todo un escándalo en su época, y aún sigue siendo inaceptable para muchos, se ha demostrado, sin embargo, que su hipótesis es correcta. Y la comprensión de cómo la gran transición que se produjo de simio a hombre ha ido mejorando constantemente, principalmente gracias al trabajo conjunto de investigadores de cinco disciplinas modernas: paleontología, antropología, psicología, biología evolutiva y neurociencia. Y como resultado de los trabajos combinados de los especialistas de estas disciplinas, hoy en día tenemos una idea cada vez más clara de cuál fue la auténtica historia de nuestra creación. Sabemos bastante sobre el origen de la humanidad, cuándo y cómo se produjo.

Esta historia fáctica de la creación ha resultado ser enormemente diferente a aquella en la que creían no solo los teólogos, sino también muchos científicos y filósofos. Es coherente con las historias evolutivas de otras líneas no humanas, diecisiete de las cuales, hasta el momento, se ha visto que poseían sociedades avanzadas basadas en el altruismo y la cooperación. Estas constituirán la temática de los primeros capítulos.

En las páginas posteriores hablaré de un tema estrechamente relacionado,

cuya investigación también se halla en una fase temprana. ¿Cuál fue la fuerza que nos creó? ¿Qué fue exactamente lo que reemplazó a los dioses? Intentaré abordar esta cuestión, que sigue siendo una fuente de discusión entre los científicos, de una forma amplia e imparcial.

1

La búsqueda de nuestra génesis

La clave para la supervivencia de la humanidad a largo plazo depende de que comprendamos completa y apropiadamente, no solo los últimos tres mil años de historia, ni los diez mil años de civilización que empezaron con la revolución neolítica, sino también los doscientos mil años anteriores durante los que apareció el *Homo sapiens*. E incluso más atrás, a lo largo de millones de años durante los que se desarrolló el linaje prehumano. Comprendiendo todos estos hechos, debería ser posible responder con seguridad a la pregunta fundamental de la filosofía: ¿qué fuerza nos creó? ¿Qué reemplazó a los dioses de nuestros antepasados?

Lo siguiente se puede afirmar con una certeza casi absoluta. Todas y cada una de las partes del cuerpo y la mente humanos tienen una base física que cumple con las leyes de la física y la química. Y, hasta donde podemos afirmar gracias a la constante investigación científica, todas ellas se originaron mediante la evolución por selección natural.

Y siguiendo con conceptos fundamentales: la evolución consiste en un cambio en la frecuencia de los genes en las poblaciones de las especies. Una especie se define (a menudo de forma imperfecta) como una población, o conjuntos de poblaciones, cuyos miembros se reproducen libremente entre sí o son capaces de hacerlo en condiciones naturales.

La unidad de la evolución genética es el gen o la agrupación de genes interrelacionados. El blanco de la selección natural es el ambiente, dentro del cual la selección favorece una forma determinada de un gen dado (llamada alelo) sobre las demás formas (los demás alelos).

Durante la organización biológica de las sociedades, la selección natural

siempre ha sido multinivel. Excepto en el caso de los «superorganismos», tal como se ve en algunas clases de hormigas y termitas, en las que los subordinados componen una clase trabajadora estéril, cada miembro compite con los demás miembros por el rango, los apareamientos y los recursos comunes. La selección natural opera simultáneamente al nivel de grupo, influyendo en lo bien que cada uno de ellos se desenvuelve en competición con otros grupos. Si los individuos forman o no grupos en primer lugar, y cómo lo hacen, y si la organización crece en complejidad, y hasta qué punto lo hace, todo ello depende de los genes de sus miembros y del ambiente en el que el destino los situó. Para comprender cómo la selección multinivel forma parte de las leyes de la evolución, primero hay que entender qué son esos niveles. La evolución biológica se define generalmente como cualquier cambio en la constitución genética de una población. La población está constituida por los miembros que se reproducen libremente, ya sea de toda una especie o de un segmento geográfico de la especie. Se dice que los individuos que se reproducen libremente en condiciones naturales constituyen una especie. Ese sería el caso de los europeos, africanos y asiáticos (cuando no están separados por la cultura), por lo que todos somos miembros de la misma especie. En cautividad se pueden conseguir híbridos de leones y tigres, pero eso no ocurrió nunca cuando vivieron juntos en la naturaleza del sur de Asia. Por lo tanto, se considera que son especies diferentes.

La selección natural, la fuerza impulsora de la evolución biológica tanto en la selección individual como en la de grupo, se puede resumir en una única frase: *la mutación propone, el ambiente dispone*. Las mutaciones son cambios aleatorios en los genes de una población. Se pueden producir por diversas razones. Primero, por una alteración en la secuencia de las letras que componen el ADN de los genes; segundo, por cambios en el número de copias de los genes en los cromosomas, o tercero, por un cambio en la ubicación de los genes en los cromosomas. Si los rasgos codificados por una mutación resultan ser favorables, en el ambiente en el que se halla el organismo, para la supervivencia y reproducción del organismo que la porta, el gen mutante se multiplicará y esparcirá a lo largo de la población. Si, por otro lado, los rasgos resultan ser

desfavorables en ese ambiente, el gen mutante estará presente en una frecuencia muy baja o llegará a desaparecer por completo.

Imaginemos un ejemplo con el que explicarlo de forma sencilla (aunque ningún ejemplo real es tan simple como los utilizados en los libros de texto). Empezamos con una población de aves que tiene un 80 % de individuos con los ojos verdes y un 20 % con ojos rojos. Las aves con los ojos verdes tienen una menor mortalidad y, por lo tanto, dejan más descendencia en la siguiente generación. Como resultado de ello, la siguiente generación de la población de aves ha cambiado en el porcentaje de individuos con ojos verdes, que ahora es del 90 %, frente al 10 % que tiene ojos rojos. Se ha producido una evolución mediante selección natural.

Para comprender el proceso evolutivo es muy importante responder de una forma científica a dos preguntas inevitables. La primera tiene que ver con la variación en cualquier rasgo que se puede medir, como el tamaño, el color, la personalidad, la inteligencia y la cultura: ¿cuánta es debido a la herencia y cuánta al ambiente? No es lo uno o lo otro. Lo que se produce es lo que llamamos heredabilidad, la cual mide la cantidad de variación, en una población concreta en un momento concreto, que es debida a factores genéticos. El color de los ojos tiene casi una heredabilidad completa. Es correcto decir que el color de los ojos es «hereditario» o «genético». Por otro lado, el color de la piel tiene una heredabilidad alta pero no completa; depende de la genética, aunque también de la cantidad de exposición al sol y a los protectores solares. La personalidad y la inteligencia tienen una heredabilidad media. Puede aparecer un genio extrovertido en el seno de una familia pobre y carente de educación, y un zopenco malhumorado en una familia acaudalada y privilegiada. La educación, adecuada a las necesidades y al potencial de todos sus miembros, es la clave para que una sociedad sea saludable.

¿Existen suficientes diferencias genéticas (alta heredabilidad) entre las poblaciones humanas para que las distingamos como razas (o, dicho de una forma más técnica, subespecies)? Saco a relucir este tema porque la raza sigue siendo un campo de minas por el que pasan a trompicones tanto los científicos de izquierdas como los de derechas. La solución al problema es rodear el campo

de minas y tratarlo de una forma más racional para sacar de él alguna conclusión útil. Las razas se definen como poblaciones y, como consecuencia de ello, casi siempre son arbitrarias. A menos que la población esté separada geográficamente y hasta cierto punto aislada, resulta bastante inútil diferenciar razas. La razón es que cuando los rasgos genéticos cambian a lo largo de la distribución geográfica de una especie, casi siempre lo hacen de forma discordante. Por ejemplo, el tamaño puede variar de norte a sur, el color de este a oeste, y la preferencia por una dieta puede seguir un patrón a lunares a lo largo de toda la distribución de la especie. Y ocurre lo mismo con otros rasgos genéticos, hasta que el patrón auténtico de la variación geográfica se divide irremediablemente en un gran número de «razas» con pocos miembros.

Los científicos ya no creen que la evolución sea una teoría sino un hecho probado. Y gracias a la observación sobre el terreno y a la experimentación se ha demostrado convincentemente que la selección natural de mutaciones aleatorias es la gran impulsora de la evolución.

La evolución es un hecho que siempre afecta a todas las poblaciones. En un caso extremo, su ritmo es lo suficientemente rápido como para crear una especie nueva en una única generación. En el caso extremo opuesto, el ritmo de cambio ha sido tan lento que los rasgos definitorios de la especie siguen siendo muy semejantes a los de los antepasados distantes de la especie. A estos rezagados los llamamos de forma informal «reliquias» o «fósiles vivientes».

Un ejemplo de evolución relativamente rápida fue el crecimiento del cerebro de los homínidos a lo largo de un millón de años, pasando de unos 900 centímetros cúbicos en *Homo habilis* a los 1.400 centímetros cúbicos de su descendiente *Homo sapiens*. Contrasta claramente con el caso de algunas especies de cícadas y cocodrilos, la mayoría de cuyos rasgos han cambiado

relativamente poco durante los últimos cien millones de años. Por eso las llamamos mercedamente «fósiles vivientes».

Pasemos ahora a hablar de otro tema de la sociobiología que es sumamente importante para comprender la evolución de la organización biológica. Se trata de la flexibilidad fenotípica, la cantidad de cambio que se produce en un fenotipo (el rasgo prescrito por un gen) como respuesta a las alteraciones del ambiente. La clase y la cantidad de flexibilidad (dado que igualmente son rasgos genéticos) también pueden evolucionar. En un escenario extremo, los genes que prescriben la flexibilidad pueden ser moldeados por la selección natural para permitir que solo sea posible un rasgo entre muchos, como, por ejemplo, un color de ojos heredado por una persona en particular. En el escenario más opuesto posible, la flexibilidad también puede evolucionar para generar múltiples respuestas posibles, cada una adecuada para un desafío concreto del ambiente. En este caso, la flexibilidad fenotípica sigue prescribiendo una regla genética estricta; por ejemplo, *come alimentos frescos, evita los que estén en mal estado* (a menos que seas una mosca azul o un buitre).

La plasticidad fenotípica programada puede ser mucho más sutil que lo que pueda transmitir cualquier breve descripción. Por ejemplo, los genes de una especie se pueden alterar para que prescriban lo que los psicólogos conocen como aprendizaje preparado, una tendencia a aprender rápidamente y a responder a un estímulo particular con mucha más fuerza que a otros estímulos de una clase parecida. La forma más común de hacerlo es mediante la «impronta». Con tan solo haber vivido una experiencia, el animal joven memoriza una apariencia o aroma concreto de los muchos que compiten en el ambiente, y después de eso responde plenamente solo a él. Las crías de ganso que acaban de salir de sus cascarones se unen, no solo a su madre, sino también al primer objeto en movimiento con el que se encuentran después de la eclosión. Un antílope recién nacido se fija en el olor de su madre, y ella hace lo mismo respecto al olor de su descendencia. Una hormiga memoriza el olor de su colonia natal durante los primeros días posteriores a la eclosión que la condujo a ser el individuo maduro de seis patas que es y sigue siendo leal a él durante el resto de su vida. Si es capturada cuando aún se halla en su fase de pupa inmadura por una

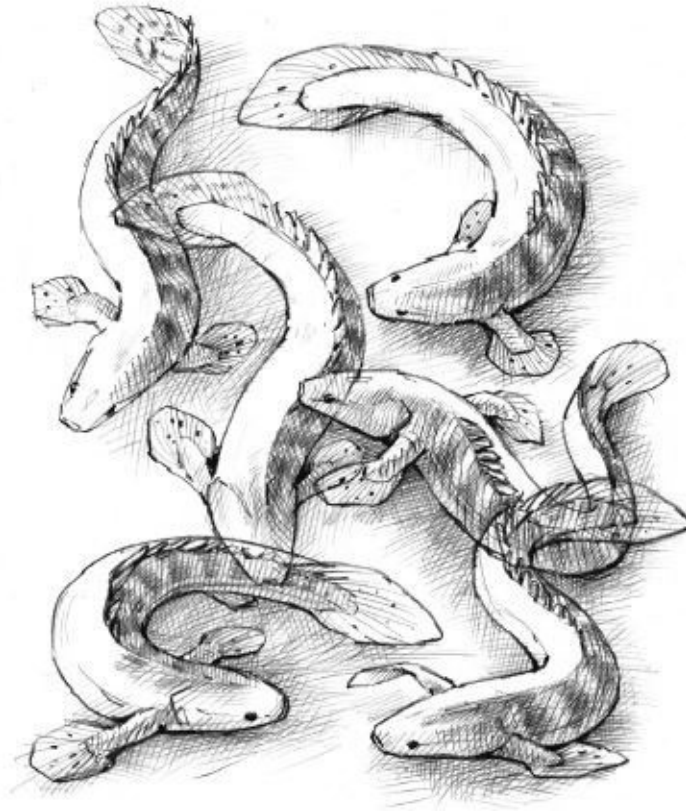
colonia de hormigas esclavizadoras, el olor que le queda grabado es el de la especie invasora y ataca a sus propias hermanas de su colonia madre.

Un ejemplo especialmente significativo de la plasticidad fenotípica es el aportado por el bichir del Nilo (*Polypterus bichir*), uno de los peces pulmonados que pueden abandonar el agua y reptar en tierra firme. El bichir y otros peces pulmonados del mundo son citados a menudo por su cercanía en antigüedad con las especies originales que abandonaron el agua durante la era paleozoica, hará unos 400 millones de años, y que evolucionaron posteriormente a anfibios terrestres. En otras palabras, es una línea evolutiva de un mundo presente en otro. Una serie reciente de experimentos realizados por Emily M. Standen, de la Universidad de Ottawa, junto a su equipo, le ha dado más credibilidad a este argumento. Estos investigadores obligaron a vivir sobre tierra firme durante ocho meses a una serie de bichires nada más eclosionar del huevo, mezclándolos posteriormente con otros ejemplares que se habían criado en el agua. El grupo criado sobre tierra caminaba mucho más velozmente y con más destreza que los individuos criados en agua. Mantenían sus cabezas más erguidas y ondulaban mucho menos sus colas. Incluso cambió su anatomía: los huesos de sus regiones corporales anteriores crecieron de tal forma que conferían más potencia a sus aletas para que estas sirvieran como sustitutas de patas.

Estos y otros ejemplos parecidos de especies vivas ilustran cómo la expresión plástica de los genes, tanto en anatomía como en comportamiento, puede facilitar que se produzcan grandes cambios en su adaptación (y puede que haya sido así en el caso de las transiciones más importantes).

Para llevar este argumento un poco más lejos, en la evolución, la multiplicación de castas en hormigas y termitas se consiguió gracias a formas extremas de plasticidad fenotípica. Fue Darwin quien realizó este descubrimiento y, según cuenta él mismo, lo utilizó para salvar la teoría de la evolución mediante selección natural. Las hormigas obreras, que son hembras estériles altamente modificadas, casi derrotaron al gran naturalista. Descubrió que eran, tal como cuenta en *El origen de las especies*, «una dificultad especial que al principio me pareció insuperable y realmente dañina para el conjunto de mi teoría. Me refiero a las hembras estériles o castradas en las comunidades de

insectos: a menudo difieren ampliamente en su instinto y en su estructura tanto de los machos como de las hembras fértiles, y, sin embargo, al ser estériles no pueden reproducirse».



El bichir del Nilo (Polypterus bichir) es un pez pulmonado capaz de modificar tanto sus patas como su comportamiento durante el período de tiempo que dura una vida para acomodarse a la tierra o al agua. Muchos creen que este es un buen ejemplo a la hora de ilustrar cómo la tierra fue originalmente conquistada por animales vertebrados, incluyendo nuestros antepasados más remotos.

La solución adoptada por Darwin en *El origen de las especies* fue la primera exposición del concepto de evolución de la flexibilidad de los genes. También presenta la idea de selección de grupo, en la que la evolución social avanzada está impulsada por los rasgos hereditarios de colonias enteras, y no de los individuos de esas colonias, los cuales, a su vez, sirven como dianas de la selección natural:

Esta dificultad, aunque aparentemente insuperable, disminuye o, tal como creo, llega a desaparecer, cuando se recuerda que la selección puede aplicarse tanto a la familia como al individuo y, de este modo, puede obtener el fin deseado. De este modo, un vegetal de buen sabor es cocinado, y el individuo es destruido; pero el horticultor siembra semillas de la misma cepa y espera confiadamente obtener una variedad igual o muy parecida ... Por consiguiente, creo que algo parecido ocurre con los insectos sociales: una ligera modificación de su estructura, o de su instinto, correlacionada con la condición estéril de ciertos miembros de la comunidad, ha resultado ser ventajosa para todos: de este modo, los machos y las hembras fértiles de la misma comunidad prosperaron, y transmitieron a su descendencia fértil una tendencia a producir miembros estériles que poseyeran la misma modificación. Y creo que este proceso se ha ido repitiendo hasta que se ha producido una cantidad prodigiosa de diferencias entre las hembras fértiles y las estériles de la misma especie, que es lo que vemos en muchos insectos sociales.

Estos dos procesos, el origen de la flexibilidad controlada en la expresión génica y la selección de grupo, fueron ideados por Darwin para salvar su teoría de la evolución mediante selección natural. Mostraré a continuación cómo nos ayudan a comprender los mayores avances de la evolución, incluyendo el origen de las sociedades y nuestro lugar en el mundo.

2

Las grandes transiciones de la evolución

La historia biológica de la Tierra empezó con el origen espontáneo de la vida. Duró miles de millones de años, empezando con la formación de las células, luego los órganos y los organismos y, finalmente, con un episodio que duró relativamente poco (de dos a tres millones de años), creó especies capaces de comprender qué había estado ocurriendo. La humanidad, dotada de un lenguaje que se expandía infinitamente y del poder que le confería el pensamiento abstracto, fue capaz de visualizar los pasos que condujeron a su propio origen. Conocidas como «las grandes transiciones de la evolución», se desarrollaron tal como sigue:

1. El origen de la vida.
2. La invención de las células complejas («eucariotas»).
3. La invención de la reproducción sexual, que condujo a un sistema controlado de intercambio de ADN y a la multiplicación de las especies.
4. El origen de los organismos compuestos por múltiples células.
5. El origen de las sociedades.
6. El origen del lenguaje.

Existen residuos de todas las grandes transiciones en nuestro cuerpo: contenemos los productos de cada paso dado en la historia de la vida. En primer lugar, encontramos residuos del origen de los microbios, encarnados en las especies modernas de bacterias que pueblan nuestro tracto digestivo y en cualquier parte de nuestro cuerpo, y cuyo número es diez veces mayor que el de las células que portan nuestro ADN personal. A continuación, están las células genéticamente humanas, la formación de cuyos antepasados fue más compleja

en una época muy temprana mediante la fusión de células microbianas seguida de su transformación en mitocondrias, ribosomas, membranas nucleares y otros componentes que hacen posible que las formaciones celulares actuales sean eficientes. Estas células reciben el nombre de «eucariotas» para distinguirlas de las sencillas células «procariotas» de las bacterias. Lo siguiente en nuestro libro de historia corporal son nuestros órganos, contruidos a partir de masas de células eucariotas de medusas y esponjas y otras criaturas del mar antiguo. Y finalmente llegó el ser humano, programado para formar sociedades organizadas mediante una mezcla compleja de lenguaje, instinto y experiencia social.

Así que aquí estamos, hemos llegado a trompicones después de una travesía de 3.800 millones de años sin ningún propósito aparente más allá de portar los residuos de mutaciones y de la selección natural, bolsas de agua salada montadas sobre esqueletos, erectas y bípedas, dirigidas por sistemas de guía diseñados en la era de los reptiles. Una gran parte de las sustancias químicas y moléculas que circulan por nuestro interior líquido (en peso, el 80 % del cuerpo) son prácticamente las mismas que había en el mar primordial. Nuestro pensamiento y literatura se ven revitalizados por la amplia creencia de que todo lo ocurrido durante la prehistoria y la historia, incluyendo todas las grandes transiciones, sirvió de alguna manera al objetivo de traernos hasta aquí. Según ese argumento, todo, desde el origen de la vida hace 3.800 millones de años, ocurrió para que se produjera nuestra aparición. La expansión de *Homo sapiens* desde África hacia todo el mundo habitable estaba de alguna forma predestinada. Y lo estaba para que domináramos el planeta con el derecho inalienable de tratarlo como quisiéramos. Diría que ese error muestra la auténtica condición humana.

Así que echemos un vistazo más de cerca a las grandes transiciones. La primera transición, y la que resulta más difícil de visualizar, es el origen mismo de la vida. El suceso se ha explicado amplia y acertadamente, pero siguen existiendo bastantes dudas respecto a algunos de sus detalles más delicados. Hay un consenso bastante generalizado en cuanto a que los primeros organismos sobre la Tierra fueron parecidos a las bacterias y a las arqueas, y que se autoensamblaron formando sistemas replicadores a partir de las combinaciones aleatorias prácticamente infinitas de las moléculas presentes en el mar

primordial. No conocemos en qué hábitat particular tuvo lugar este gran avance, pero la opinión actual se decanta por los respiraderos volcánicos submarinos. Las grietas existentes en el suelo oceánico calientan y remueven constantemente agua rica en sustancias químicas, tal como ocurrió en los tiempos primordiales. Desde el centro de esa red de erupciones espumosas se produjo una gran abundancia de gradientes físicos y químicos que hicieron las veces de laboratorio natural donde se desarrolló una ingeniería molecular aleatoria.

¿Cómo empezó todo? Tendremos una idea mucho mejor sobre el lugar y la forma del origen de la vida cuando los biólogos creen algo similar, cuando cojan compuestos químicos sintetizados en el laboratorio y construyan con ellos organismos parecidos a los que encontramos en el mundo.

Sabremos mucho más si encontramos vida en otros planetas, ya sea en sistemas estelares lejanos o cerca de casa. Los lugares más probables de nuestro sistema solar incluyen los acuíferos de Marte de kilómetros de profundidad. ¡Excavemos y echemos un vistazo! Puede que más prometedor sea el océano cubierto de hielo de Europa, la luna de Júpiter, accesible a través de profundas fisuras de la superficie. Podemos perforarlos hasta llegar al agua líquida y ver qué encontramos allí. Ya se logró una hazaña de ingeniería de esta magnitud cuando se perforó una gruesa capa de hielo en la Antártida para llegar a las aguas de varios millones de años de antigüedad del lago Vostok. Se descubrió que allí vivía una asombrosa variedad de organismos, todos esperando a ser descubiertos.

Otro candidato ideal es el agua líquida que se suele estancar en el suelo cercano a los abrasadores penachos que explotan continuamente en Encélado, la luna de Saturno. El agua se vaporiza inmediatamente y pasa a formar parte del anillo que rodea a Saturno, pero (¡quizá!) no antes de formar piscinas líquidas de corta vida. Dentro de las cuales...

Tanto la creación de organismos artificiales como el descubrimiento de vida extraterrestre en cualquier parte del sistema solar causarían un enorme impacto, y serían tan trascendentales para el avance científico que acarrearían como para ser considerados la séptima y octava grandes transiciones en este planeta.

Mientras tanto, el segundo gran avance evolutivo fue la transformación de las

células de tipo bacteriano en células eucariotas más complejas, de las que están compuestas las distintas partes de nuestros cuerpos. Este paso, llevado a cabo hará unos 1.500 millones de años, supuso la adquisición de las mitocondrias, las membranas nucleares, los ribosomas y otros orgánulos («pequeños órganos»), principalmente mediante la captura de algunas clases de células. Todos esos orgánulos permitieron una división mucho más efectiva del trabajo en el interior de cada célula. Y ese logro sentó las bases para la creación de organismos mayores y más complejos.

El tercer avance, la invención del sexo (el intercambio regular y controlado de ADN entre las células) produjo una mayor variabilidad en la adaptación al ambiente. Una consecuencia fue una aceleración equivalente de la evolución.

La cuarta gran transición fue la unión de las células eucariotas en organismos pluricelulares. Paralelamente a los orgánulos dentro de cada célula, la colectividad de células firmemente entrelazadas y organizadas en un organismo permitió la formación de órganos y tejidos especializados, y, de esa forma, posibilitó la aparición de seres vivos con mayor variedad tanto en tamaño como en forma. A partir de los fósiles más antiguos conocidos, podemos situar el origen de los organismos pluricelulares, incluyendo los antepasados de todas las especies animales, en no más de 600 millones de años atrás.

La quinta transición fue la reunión de los organismos individuales de la misma especie en grupos. La culminación de este nuevo paso fue la aparición de los grupos eusociales, definidos como el nivel más alto de cooperación y división del trabajo en los que algunos individuos especializados se reproducen menos que otros. En otras palabras, las especies eusociales son aquellas que practican el altruismo. Los primeros orígenes conocidos de colonias eusociales son los de las termitas, datados en el período Cretácico inferior, hará unos doscientos millones de años. A las termitas les siguieron las hormigas unos cincuenta millones de años más tarde, y ambas (las termitas consumiendo vegetación muerta y las hormigas consumiendo termitas y otras presas pequeñas) pasaron a dominar la ecología del mundo de los insectos. Entre los antepasados homínidos africanos de la especie humana actual, lo más probable es que la

eusocialidad fuera alcanzada (por el ancestral *Homo habilis*) hace al menos unos dos millones de años.

Se puede decir que la cooperación entre los individuos de un grupo se originó y evolucionó mediante diversas formas de interacción. Primero, está la selección por parentesco, en la que la acción de un individuo fomenta la supervivencia y reproducción de otros parientes que no forman parte de su descendencia. Cuanto más cercano es el grado de parentesco (por ejemplo, entre hermanos, comparado con el parentesco entre primos), más eficaz es la influencia. Incluso aunque el altruista sufra pérdidas, los genes que comparte con el pariente por tener un antepasado común salen beneficiados. Por ejemplo, es mucho más probable que la mayoría de las personas arriesguen su vida y fortuna para ayudar a un hermano que a un primo tercero. Visto de una forma intuitiva, es mucho más probable que la selección por parentesco fomente el favoritismo dentro de los grupos, pero hay circunstancias en las que podría ayudar a que se originaran grupos.

Una segunda práctica que puede favorecer el origen de la cooperación es la reciprocidad directa, un intercambio entre los individuos. Los cuervos, los cercopitecos verdes y los chimpancés son algunos ejemplos de animales que son propensos a formar grupos en los que los individuos avisan al resto de los miembros al encontrar alimento. Un individuo de una especie de ave cantora se «une» a otros de su propia especie y de otras para hostigar y ahuyentar a halcones y búhos que intentan asentarse en las cercanías.

Entre los millones de especies que nos rodean hay supervivientes, productos evolutivos que de una u otra forma muestran los seis pasos principales de la evolución que trazaron el camino que condujo desde las bacterias unicelulares y otros organismos sencillos hasta alcanzar

la capacidad avanzada para el lenguaje, la empatía y la cooperación que caracterizan a la humanidad.

Independientemente del parentesco o de los intercambios individuales, la cooperación se puede estimular mediante la reciprocidad indirecta, la ventaja que obtiene un individuo al unirse a un grupo solo por sus propios intereses. Si separásemos a un estornino de su bandada, este iría en busca de alimento prácticamente de la misma forma en la que lo hacía cuando formaba parte de ella. Sin embargo, tendría muchas más dificultades para encontrar alimento solo, especialmente cuando cuidara de una familia. Correría un riesgo mayor de sucumbir al ataque de los depredadores cuando cazara por sí mismo. Por otro lado, si está en un grupo sus posibilidades de volar directamente hacia una fuente rica en alimentos mejoran considerablemente, y será mucho más fácil para el grupo ver si un depredador se aproxima y dar «la voz» de alarma.

En un abrir y cerrar de ojos de tiempo geológico, nuestra especie inventó el lenguaje, hecho que constituye la sexta gran transición. Y con esto me refiero al auténtico lenguaje, no a la expresión facial, las posturas y los movimientos corporales, los gruñidos, suspiros, fruncidos del ceño, sonrisas, risas y otras señales paralingüísticas compartidas por la mayoría de los humanos. Ni tampoco al parloteo creativo de loros y cuervos, las dulces llamadas de las aves cantoras o a los aullidos, rugidos y murmullos de los mamíferos, sin importar lo variados y modulados que sean.

Los animales se pueden comunicar mediante el sonido, del mismo modo en el que nosotros lo hacemos tan bien, pero no pueden hablar. El auténtico lenguaje, practicado únicamente por los humanos, está formado por palabras y símbolos inventados a los que se les ha asignado un significado arbitrario, que luego se combinan para crear una variedad infinita de mensajes. (Si duda de la infinita productividad del lenguaje, escoja un número primo y luego cuente verbalmente desde ahí en adelante.) Los mensajes generan historias, imaginadas y reales, situadas en el pasado, el presente y el futuro.



Hostigamiento en grupo para neutralizar a un depredador. Las aves de una zona de nidificación común se reúnen alrededor de un gavilán intruso (en el centro) y cooperan para expulsarlo de sus nidos y alejarlo así de sus crías. (La localización de este dibujo corresponde al jardín trasero de la artista en Oklahoma. El intruso es un gavilán americano, y el grupo de hostigadores está formado por arrendajos azules, un chivirín de cola oscura y un trepador canadiense.)

Al lenguaje hablado le siguió la alfabetización, lo que permitió que cada pensamiento humano fuera potencialmente global. Los humanos podían preguntar a otros cualquier cuestión sobre cualquier forma de vida que les rodeaba, especie a especie, organismo a organismo. La capacidad para el lenguaje, la ciencia y el pensamiento filosófico nos convirtió en los administradores de la biosfera. ¿Poseemos la inteligencia moral necesaria para cumplir con esta tarea?

El dilema de las grandes transiciones y cómo se resolvió

Las transiciones evolutivas más importantes plantean una de las cuestiones principales, no solo de la biología, sino también de las humanidades: ¿cómo pudo surgir el altruismo por selección natural? Y más concretamente, ¿cómo fue posible, en cada transición, incrementar la longevidad personal de los organismos y su reproducción en competición con otros miembros del grupo sin reducir su propia eficacia biológica? ¿Qué proceso de la evolución puede incrementar el bienestar del grupo a expensas (a veces de forma letal) del de los miembros individuales del grupo?

Las consecuencias del dilema de las transiciones se extienden a todo el ámbito de la biología y de la historia del comportamiento social humano. ¿Cómo vamos a explicar la heroicidad de un soldado muerto en batalla, o la vida de pobreza y abstinencia de un monje? ¿O la ferocidad del patriotismo y la fe religiosa que anulan al individuo?

El mismo desafío plantea el crecimiento y la reproducción de las células que forman un organismo. Algunas de ellas, por ejemplo, las células epidérmicas, los glóbulos rojos y los linfocitos, están programados para morir en un momento específico para que así puedan vivir el resto de las células. Si fracasan a la hora de hacerlo en el momento y lugar oportuno se puede producir una enfermedad que ponga en riesgo la vida de todas las células. Supongamos que solo uno de los muchos tipos de células elige reproducirse de manera egoísta. Entonces, actuando como una bacteria que ha caído en un enorme bote lleno de nutrientes, se multiplican fuera de lugar para producir una gran masa de células hijas. En otras palabras, se convierte en un cáncer. ¿Por qué no deberían alguna o los billones de células restantes seguir su ejemplo? ¿Por qué, sin tener conocimiento

alguno del mundo al que pertenece, tiene que dejar de actuar como una bacteria? Esa, por supuesto, es la cuestión fundamental de la investigación sobre el cáncer.

A esta regla de extrema improbabilidad la podríamos llamar perfectamente «el desafío del dragón de la evolución». El desafío del dragón original se construyó en lo alto de la montaña de Tianmen, en la provincia china de Hunan. Se trata de una carretera con 99 curvas en herradura que acaban en una escalera de 999 escalones con una inclinación de 45 grados, y que culmina en un arco natural de roca llamado la Puerta del Cielo, la entrada mítica prohibida al hogar de los dioses. El desafío de Tianmen es difícil de completar incluso a pie, especialmente por los escalones prácticamente verticales. A pesar de ello, se ha logrado tanto en moto como en coche. Y en la evolución también tiene su homónimo, al menos una docena de veces.

¿Cómo pudo la evolución derrotar a su dragón (y de una forma tal que produjo la fauna y flora actuales de la Tierra)? ¿Y la humanidad? Una solución al dilema de las transiciones se puede encontrar dentro de lo que se podría decir que constituye un segundo dilema, y es el siguiente. La evolución mediante selección natural puede operar rápidamente. Por ejemplo, fíjese el lector en el caso de una forma particular de un gen, conocida como alelo (número 1), en competición con un segundo alelo (número 2), generación tras generación.

En cada una de las transiciones más importantes de la evolución es necesaria la existencia de altruismo en un nivel inferior de organización biológica para alcanzar el superior, como ocurre en el caso de las células respecto al organismo y de este respecto a la sociedad. El dilema, que al principio parece paradójico, es, de hecho, susceptible de ser explicado por la evolución mediante selección natural.



El origen de los grupos y del misterio del altruismo humano.

Supongamos que la frecuencia del alelo n.º 1 es solo del 10 % cuando alcanza una ventaja del 10 % sobre el segundo alelo. La diferencia puede parecer muy pequeña, pero al cabo de cien generaciones la fracción de la población que porta el alelo n.º 1 pasará de un 10 % a un 90 %. En pocas palabras, aunque la selección natural es un impulsor potencialmente muy poderoso del cambio evolutivo episódico, este rara vez se logra.

El segundo dilema es el problema de por qué, dado el potencial de la selección natural, han tardado tanto en producirse las principales transiciones, la mayoría de ellas en el rango que va de millones a miles de millones.

En cada una de las principales transiciones de la evolución ha existido, básicamente, la misma restricción altruista necesaria. Si el nivel del que hablamos es el del origen de la sociedad, una hormiga o una termita egoísta pueden debilitar e incluso condenar a toda su colonia. Un único dictador psicópata puede destruir una nación entera. La probable disputa del individuo frente al grupo está presente en todos los niveles de la vida, desde las células hasta los imperios. Los conflictos que generan llenan los libros de texto de ciencias sociales y enriquecen infinitamente las humanidades.

La restricción y el altruismo se resisten a la explicación científica porque al principio parecen muy difíciles de alcanzar por las poblaciones que evolucionan biológicamente. Para propagarse deben imponer en cada nivel de la organización

biológica, desde las células hasta la sociedad, un contrapeso poderoso de selección natural contra la selección natural «ordinaria» que ya está funcionando entre las unidades del nivel de organización biológica inferior. El grupo, por ejemplo, debe superar el reinado del organismo y la aparente prioridad absoluta del éxito personal egoísta.

Aunque el problema que suponen la restricción y el altruismo en las grandes transiciones evolutivas sigue siendo controvertido, y casi ninguna explicación científica llega a ser completa y definitiva en todos sus detalles, creo que al menos el panorama general va adquiriendo relevancia. En el caso del origen de las sociedades a partir de agregados de organismos, el problema se ha resuelto en gran medida. El avance en su comprensión se ha logrado a través de la teoría genética aplicada a la experimentación y a la investigación de campo, la mayor parte de ella realizada durante el siglo actual.

La solución empieza con una apreciación de la enormidad del problema y de la improbabilidad, de hecho, casi de la imposibilidad, de su solución. Las grandes transiciones juntas, componiendo el desafío del dragón de la evolución, nos conducen a través de un campo de extrema dificultad.

De forma parecida, cada una de las transiciones requirió la presencia de un gran número, casi inimaginable, de componentes (compuestos químicos, células vivas sencillas, células eucariotas y así en adelante), consumiendo largos períodos de tiempo geológicos, para crear el siguiente nivel superior.

Cada transición requirió, o al menos se vio reforzada por, la selección multinivel (aparición de la selección natural al nivel de grupo más la selección al nivel individual). ¿Qué pruebas hay?

4

La evolución social a lo largo del tiempo

La forma más eficaz de descifrar el nacimiento y la posterior evolución de las sociedades, al igual que ocurre con los demás procesos y sistemas biológicos, es averiguar qué ocurrió realmente. Este enfoque directo es posible gracias a la existencia de decenas de miles de especies contemporáneas que presentan casi cualquier nivel concebible de complejidad social en desarrollo.

Los grupos organizados más elementales por encima de las colonias bacterianas son los enjambres de apareamiento de los insectos. Son los fantasmas de la naturaleza: en un lugar en un momento, y al momento siguiente ya han desaparecido. Algunos de los que más se ven son los quironómidos. Los individuos, cuando vuelan solos, son prácticamente invisibles. Estos microinsectos aéreos pertenecen al gran conjunto formado por todas las moscas diminutas, avispa parásita, escarabajos, áfidos, tisanópteros y otros que raramente vemos a no ser que prestemos una atención deliberada a los seres diminutos de la naturaleza. Cuando vuelan solos son como partículas de polvo transportadas por el aire, visibles solo si pasan cerca de nuestros ojos. Su existencia se hace evidente cuando los adultos alados de una de las especies se reúnen por cientos o miles en enjambres aéreos para aparearse. Bailan como acróbatas en grupos compactos, casi esféricos, que van de menos de un metro a decenas de metros de diámetro. Da la impresión de que los enjambres están colgados en el aire. Si pasamos la mano a través de uno de ellos (no se preocupe, no pican), el grupo se desintegra en pequeños remolinos. Cuando la retiramos, el grupo se vuelve a reunir.

Podemos encontrar grupos parecidos de frenesí sexual compuestos por moscas de muchas clases, los machos y las reinas vírgenes de un par de especies

de hormigas y termitas, más toda clase de insectos, desde colémbolos hasta cigarras y mariposas. Según la especie, forman alfombras vivientes esparcidas sobre pedazos de tierra desnudos. O líneas y grupos a lo largo de troncos de árboles caídos. O, como es el caso de algunas especies, espirales ascendentes que penetran en las copas de los árboles y más allá, hacia el cielo abierto. El más espectacular para el ojo humano es el conocido como lek, el sistema de apareamiento de urogallos, otídidos y manaquines. Las aves más grandes de todas son las treinta y dos especies de aves del paraíso. Los machos se reúnen en un espacio llamado lek o arena; algunos de ellos han venido desde muy lejos para exhibirse en una lucha por la atención de las hembras que se encuentran observando.

Puede que en los planetas que albergan vida en otros sistemas estelares (que podemos asumir de manera razonable que existen en algún lugar) los enjambres de apareamiento hayan evolucionado creando algo muy diferente a las competiciones por sexo que vemos, pero no aquí en la Tierra. Que yo sepa, una única excepción es la cooperación entre hermanos en los leks que forman los pavos salvajes. Las parejas de hermanos se pavonean y acicalan juntas para expulsar a sus competidores de la arena.

El inmenso número de especies que manifiestan diferentes grados de comportamiento social permite a los científicos reconstruir los posibles pasos que condujeron a la aparición de sociedades avanzadas como las de los humanos.

Hay al menos un segundo inicio para el lento avance evolutivo hacia una mayor complejidad, y lo encontramos en los grupos que siguen alimentándose juntos. Por ejemplo, las bandadas de estorninos comunes que a menudo vuelan y se alimentan juntos. Sus «murmullos» (*murmurations* en inglés), que es el nombre que se dio en Inglaterra a esas bandadas, van desde una docena hasta

más de un millón de individuos, dependiendo ese número de la disponibilidad inmediata del suministro de alimento. Las bandadas más grandes oscurecen el cielo con los gigantescos remolinos que forman. Cuando aterrizan para dormir lo hacen conjuntamente, poblando los árboles tan densamente como si fueran hojas. Cuando se reúnen para alimentarse, sus hordas forman auténticas alfombras oscuras que cubren inmensas áreas del suelo. Los estorninos son depredadores especializados en saltamontes y otros insectos que viven en el pasto corto. Resulta ventajoso para los estorninos individuales compartir el conocimiento de los lugares más productivos. Su estrategia es seguir a los líderes que conocen los lugares que sistemáticamente hospedan grandes cantidades de insectos.

En un trabajo tan colaborativo encontramos expresado el principio universal de modularidad, la tendencia de todos los sistemas biológicos a dividirse de una u otra forma en grupos semiindependientes pero cooperadores. Los miembros de los diferentes grupos se especializan en una función, incluso aunque solo sea de manera temporal, de tal forma que sirva al conjunto global como un todo y, de este modo, en general, beneficia a cada individuo por separado.

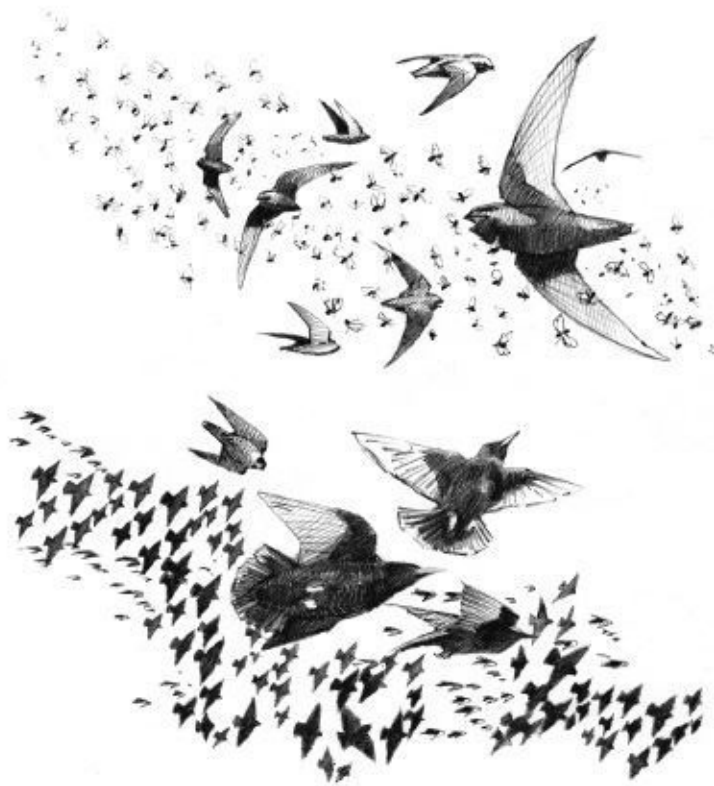
Resulta muy interesante detectar, como he hecho en los barrios periféricos de Nueva Inglaterra, la existencia de modularidades en la forma en la que los estorninos abandonan las ramas donde han dormido y se desplazan a la zona de alimentación. Algunas de las densas hileras de pájaros que descansan sobre las ramas de los árboles y en postes telefónicos empiezan a impacientarse. Uno o varios levantan el vuelo conjuntamente y se posan en otro árbol o línea telefónica cercana. Estos líderes y otros que se hallan cerca recuerdan, por lo visto, un lugar donde abunda el alimento, y empiezan a moverse en la dirección correcta poco a poco, con precaución. Pronto, el tamaño de la bandada aumenta. Y, de repente, aceleran. El grupo se va agrandando rápidamente gracias a la retroalimentación positiva. Cuantos más pájaros salen, más despegan. En pocos minutos toda la bandada está en el aire.

Una vez que han llegado a la zona donde se encuentra el alimento, una buena parte de los estorninos mayores y más experimentados empieza a excavar pequeños agujeros para poner al descubierto los insectos que están entre las raíces de la hierba y en el suelo. Los más jóvenes, mucho menos expertos,

utilizan esas excavaciones para comer las presas que han dejado. Pronto aparece otra modularidad, el «sistema de rodillo», cuando los pájaros que trabajan cerca de la parte trasera de la bandada de alimentación alzan el vuelo y pasan a la parte delantera. De esta forma, toda la bandada va pasando hacia delante, cosechando así una zona de caza con un suministro fresco y continuado de insectos.

La formación de la bandada de estorninos aporta otras ventajas a sus miembros individuales además de la posibilidad de obtener más alimento. El hecho de ser tan numerosos les confiere seguridad respecto a sus enemigos: gatos, zorros, comadrejas y otros depredadores que viven en el suelo, además de halcones que les van rondando en las alturas. Funcionando como un Argos emplumado de mil ojos, son como un único y enorme centinela. Un repentino destello de alas, en cualquier lugar de la bandada, incluso si no llega a ser ni un despegue, alerta a los demás. En pocos segundos despegan todos los individuos y forman un remolino al unísono, dispuestos a aterrizar rápidamente en una formación diferente.

El número de individuos aporta seguridad. Los mamíferos y las aves que depredan a los estorninos pertenecen al eslabón inmediatamente superior de la cadena alimenticia. Sus poblaciones son consecuentemente menores que las de su presa social, incluso si estas últimas siguen siendo bajas. Los estorninos están todavía más protegidos por la saturación de presas.



Quironómidos y hormigas aladas (arriba) frustran los planes de los depredadores al moverse simultáneamente en masa. Los estorninos también estrechan sus bandadas, haciendo que sea peligroso para los halcones zambullirse entre ellos.

Existe un límite estricto sobre cuánto puede consumir un depredador, aunque es más cantidad si su población ha menguado por una agresión territorial entre miembros de su especie.

Finalmente, existe otra forma mediante la cual la bandada de estorninos puede protegerse simplemente por la fuerza del número de individuos. Ya sea por accidente o por designio de la selección natural, la formación compacta del grupo aéreo supone una barrera física para las aves de presa. Cuando un halcón cae en picado sobre la bandada para golpear a cualquier estornino que ha seleccionado como presa, se arriesga a golpear a otro pájaro por accidente. El problema es de simple aerodinámica. Un halcón peregrino, que cae en picado a una velocidad de 320 kilómetros por hora mientras retuerce su cuerpo para

arrastrar a un ave en vuelo con sus garras extendidas, está corriendo un gran peligro. Un banquete a base de estorninos no sale barato.

La modularidad, entendida como la formación automática de subgrupos, es una precursora de la cooperación y de la división del trabajo. De esta forma ha alcanzado un elevado nivel de sofisticación incluso en organismos relativamente primitivos. Entre este tipo de sociedades primitivas encontramos algunas clases de bacterias. Estos organismos, por lo demás simples, utilizan la percepción de cuórum, gracias a la cual los individuos se comunican la información mediante señales químicas que circulan entre miembros de la misma especie y, ocasionalmente, entre algunos de especies diferentes.

Lo que las bacterias pueden leer mediante la comunicación química es el estado y la densidad de la población a la que pertenecen. Con esta información, la bacteria individual «decide» la rapidez de su movimiento, el ritmo de su reproducción y, en el caso de especies patógenas, incluso la virulencia de su impacto sobre el hospedador en el que vive. En algunas ocasiones, las bacterias eligen formar grupos estables revestidos por una capa protectora creando unas estructuras llamadas biopelículas.

De este modo, se ha visto que las bacterias son sociales en un grado casi inimaginable para los científicos de hace una generación. Pero, por supuesto, los microbios también actúan de forma mecánica. El hecho de que un grupo duradero de cualquier clase de organismo pueda evolucionar más allá de lo logrado por los microbios depende de la complejidad de los individuos que lo componen. Piense en un grupo de delfines mulares que está alimentándose de un banco de anchoas. El pez pequeño que sirve como presa disfruta de las mismas ventajas derivadas de pertenecer a un grupo que las que aprovechaban los estorninos. Moviéndose sin dirección aparente de manera ágil y elegante, en grupos de incluso varios millones de individuos, encuentran su alimento de forma más rápida. Su masa combinada también supone un beneficio en forma de protección para cada individuo que, de media, es superior a la que gozaría de forma individual contra la población mucho menor de delfines. Cada banco de anchoas es como un pez gigantesco que sus enemigos solo son capaces de mordisquear.

Los delfines que se alimentan de anchoas logran separar el grupo grande gracias a que cooperan entre ellos. Nadan en grupos alrededor de las anchoas en lo que parecen ser una serie de movimientos coordinados inteligentemente y acorralan el banco de tal forma que este forma una esfera muy apretada. En ese momento son capaces de atrapar peces individualmente o en pequeños grupos con mucha más precisión, como cuando hacemos girar una manzana antes de darle un buen bocado.

Mamíferos sociales como los delfines y primates, y nosotros mismos, con cerebros más grandes, viven en un mundo social mucho más sofisticado que el de las bacterias mejor organizadas y el de los peces que forman bancos. Pueden pensar en el futuro, un proceso que automáticamente supone la existencia de un nivel superior de orden. Aprenden a reconocer a otros miembros del grupo personalmente. De este modo planean sus acciones con referencia tanto al grupo como conjunto como respecto a los individuos que lo componen. Lo que surge en la mente de cada animal es un abanico de opciones posibles y, a partir de estas, una estrategia de inversión que incluye intercambiar información personal. Cada miembro del grupo aprende cuándo ha de cooperar y cuándo competir, cuándo liderar y cuándo seguir.

Las estrategias de inversión, generadas por selección natural tanto a nivel individual como de grupo, pueden ser entendidas como un conjunto de reglas aplicable a una serie de partidas, aunque cada una de ellas sea originalmente instintiva. (¿Qué es lo mejor para mí? ¿Qué es lo mejor para mi grupo y, por lo tanto, es mejor para mí?) Se adquiere como un aprendizaje al que están predispuestos genéticamente durante la interacción con otros miembros del grupo. En los cercopitécidos y en los simios con las sociedades más avanzadas y mejor estudiadas, las reglas establecidas para los machos suelen ser las siguientes:

MACHOS JÓVENES DE CERCOPITÉCIDOS Y SIMIOS: CÓMO TENER ÉXITO

- *Si todavía eres demasiado joven y pequeño para retar a los miembros de mayor rango, espera, planifica, alíate con otros de tu mismo estatus.*
- *Hazte con el favor de aquellos de mayor estatus.*

- *Si ves que una labor del grupo se lleva a cabo de manera deficiente, por ejemplo, recoger alimento o vigilar, ocúpala si es posible, aprende de la experiencia y utilízala para liderar a los machos jóvenes de edad y rango parecidos a los tuyos.*
- *Domina a otros machos y copula con las hembras que estén cerca del centro del grupo, o, si no (por norma general), escóndete e intenta copular con una sola.*

Los grupos constantes en el tiempo y bien organizados de animales son potencialmente inmortales. Los miembros que fallecen pueden ser reemplazados de forma indefinida por los recién nacidos o por individuos procedentes de otros grupos a los que se les permite unirse a ellos. En un extraordinario ejemplo, se observó que una bandada itinerante de aves comedoras de insectos de las selvas tropicales de la Guayana Francesa persistía durante un intervalo de al menos diecisiete años. Habían pasado muchas generaciones de aves, cada una de las cuales siguió siendo fiel a los lugares donde anidaban, al mismo hábitat y a la composición de la especie.

Sin embargo, sociedades elementales como esas siguen siendo mortales. No se pueden anticipar a todos los depredadores potencialmente letales o a cada crisis en el suministro de alimentos. Deben de haber aparecido y desaparecido muchas en los quinientos millones de años que nos preceden. De todas ellas, una ínfima cantidad han evolucionado y llegado al nivel más alto de todos: la eusocialidad. En este caso, la colonia se divide en una casta «real» cuya especialización es la reproducción, y una casta de «obreras» no reproductoras que realizan las labores de la colonia. Puede que la eusocialidad se haya logrado muy pocas veces durante toda la evolución, pero ha producido los niveles más avanzados de altruismo individual y complejidad social. A algunas especies que han alcanzado la eusocialidad, especialmente hormigas, termitas y humanos, les ha proporcionado una dominancia ecológica sobre la tierra.

Pasos finales que conducen a la eusocialidad

Las especies en las que evolucionó la eusocialidad no fueron las que a primera vista pareciera que contasen con más probabilidad de tener éxito. No importa lo perdurables y estructurados que sean los enjambres, las bandadas, los bancos, las manadas, las plagas y los murmullos (*murmurations* de estorninos). Ninguno de ellos, que yo sepa, ha dado lugar a colonias divididas en castas reproductivas y no reproductivas. Biólogos como yo han tenido que buscar en otros lugares las pistas del origen de estas sociedades, las más avanzadas de todas. Han localizado los antepasados en especies con un ciclo vital y un comportamiento social completamente diferentes a los de otros grupos que parecían mucho más prometedores, pero que, sin embargo, resultaron ser menos exitosos.

Además, a pesar de la expectación creada por el drástico éxito ecológico que confiere, la eusocialidad solo ha surgido esporádicamente. Las pruebas muestran que el proceso empieza normalmente cuando algunos miembros de un grupo, generalmente una familia, ponen en práctica el altruismo hasta un grado que ya sobrepasa el habitual entre padres y descendencia. Se inició con una retirada temprana y abrupta de la reproducción personal por parte de, al menos, un pequeño número de individuos. A partir de ahí, el paso final no fue una consecuencia del parentesco cercano de los miembros de la familia, como muchos investigadores habían supuesto. Lo contrario sí que es cierto: el parentesco cercano dentro del grupo fue, por regla general, una consecuencia de que apareciera la eusocialidad. Explicaré a continuación cómo entendemos muchos biólogos esto último, empezando con un resumen del espectacular éxito de los insectos a lo largo de la historia de la vida terrestre.

Los paleontólogos, al estudiar los fósiles, junto a los sociobiólogos que

trabajan con especies vivas, han buscado por todas partes pruebas de la existencia de la eusocialidad. Sus esfuerzos se han centrado en los insectos, que constituyen más de un millón de especies conocidas. Dentro de esta gran variedad, se ha visto que unas veinte mil eran eusociales, siendo la mayoría de ellas especies de hormigas, abejas sociales, avispas sociales y termitas. Pero también existen especies eusociales de escarabajos, tisanópteros y áfidos. La lista puede parecer larga, pero comprende tan solo un 2 % del millón de insectos conocidos actualmente por la ciencia.

Durante la década de 1970 nos dimos cuenta de que el origen de las sociedades eusociales no solo fue un suceso muy poco común, sino que también fue relativamente reciente en la larga historia evolutiva de los insectos y otras clases de animales.

La relativa escasez y la juventud geológica de la eusocialidad pueden ser debidas a que sea la última de las grandes innovaciones evolutivas que fundó el mundo de los insectos modernos como conjunto. La más temprana de ellas fue el propio origen de los insectos. Todos surgieron como animales terrestres y siguieron siéndolo. Si el lector desea observar insectos primitivos, dele la vuelta a algunas rocas del bosque o de la pradera y (puede que con un entomólogo a su lado) vea colémbolos, proturos o pececillos de plata, todos ellos insectos no voladores parecidos a sus antepasados.

La segunda innovación de los insectos como conjunto fue el vuelo con alas, lo que hizo de ellos los primeros de todos los animales en lograr dominar el aire. Luego vino la capacidad de doblar las alas sobre la espalda, permitiendo así a algunas especies no solo volar con sus alas desplegadas, sino también poderse poner rápidamente a salvo cuando se veían amenazadas por los depredadores. Si al lector le vienen a la mente las cucarachas, sí, estaban entre los primeros insectos en conseguir esta capacidad. La siguiente innovación fue la metamorfosis completa, en la cual se desarrollaba una forma inmadura que era radicalmente distinta de la forma adulta en anatomía y forma de vida. Por ejemplo, una oruga, después de consumir las hojas de una planta, se transforma en una mariposa que absorbe su néctar. La metamorfosis concede al mismo individuo el acceso a más de una fuente de alimento e incluso a más de un

hábitat. Por ejemplo, una libélula que se metamorfosea pasa de ser una nadadora acuática a un volador alado.

Finalmente, el último de los principales avances evolutivos fueron las colonias eusociales, que surgieron solo después de importantes diversificaciones repetidas de los insectos y otros artrópodos durante los primeros 325 millones de años de su historia. Hasta entonces, ninguna hormiga, termita o sus equivalentes surgieron, hasta donde sabemos, en ni siquiera una parte del mundo terrestre.

El fósil más antiguo de insecto de cualquier tipo conocido data del Devónico inferior, hace unos 415 millones de años. Poco después (en términos geológicos), la tierra se llenó con una lista creciente de órdenes taxonómicos de insectos. Al final de la era paleozoica, hace unos 252 millones de años, los distintos órdenes de insectos eran muy parecidos a los actuales. De los veintiocho órdenes taxonómicos vivos en la actualidad, catorce ya estaban presentes en esa época. Cuando la era paleozoica (la edad de los anfibios y de los bosques que formaron los estratos de carbón) finalizó y empezó la era mesozoica (la edad de los reptiles), entre los supervivientes había muchos tipos de insectos que nos resultan familiares en la actualidad: psocópteros, coridálidos y otros neurópteros, plecópteros, escarabajos y hemípteros como los membranácidos y los pentatómidos. Estos antepasados se parecían anatómicamente a sus descendientes modernos, pero vivían en un mundo radicalmente diferente. Si pudiéramos viajar atrás en el tiempo hasta una ciénaga de finales del Paleozoico, nos parecerían extraños los árboles del género *Lycopsis* cuyas formas eran parecidas a palmas reales, colas de caballo y helechos arborescentes. Seguramente nos sentiríamos intimidados (o al menos deberíamos estarlo) por el monstruoso y hambriento laberintodonte de patas rechonchas dirigiéndose hacia nosotros con andares de pato. Pero los insectos zumbando alrededor de nuestras cabezas y subiendo por nuestras piernas nos harían sentir, después de constatar su presencia, como si estuviéramos en casa.

A lo largo de toda la historia de la evolución paleozoica (entre 415 millones y 252 millones atrás), el rico registro fósil no dejó ninguna prueba conocida de ningún ejemplo de vida eusocial. Por supuesto, esa percepción puede cambiar con alguna investigación futura (los registros fósiles siempre distan de estar

completos). Puede que las especies que vivían en colonias eusociales hayan existido en poblaciones escasas o locales que se les han escapado a los cazadores de fósiles. Otros podrían haber evolucionado en nichos escondidos, como ocurre con los escarabajos de la corteza y los tisanópteros que forman agallas. Aun así, todavía no se ha encontrado rastro alguno en ningún lugar del rico registro fósil de los depósitos del Paleozoico de una casta de obreras anatómicamente diferentes, el sello distintivo de la eusocialidad.



Composición que representa diversas líneas animales de las dieciocho que se sabe que han alcanzado la eusocialidad. Ratas topo africanas (centro) rodeadas de (arriba, y luego siguiendo el sentido de las agujas del reloj), una avispa social, abejas ápidas, termitas (una reina enorme atendida por obreras), hormigas y un abejorro.

Esta prueba, incluso a pesar de ser negativa, merece que le prestemos la debida atención por su relevancia para nuestra comprensión general de la evolución social avanzada. Plantea las importantes cuestiones de *por qué* la eusocialidad ha sido un fenómeno tan poco común y *por qué* apareció en un tiempo geológico tan tardío.

La escasa diversidad de la eusocialidad en el mundo contemporáneo de los insectos es una prueba más de su rareza en la historia geológica. Únicamente se

conocen diecisiete orígenes independientes entre todos los animales que crearon las colonias eusociales que existen actualmente. Tres de las líneas independientes son camarones alfeidos, los cuales se encuentran en aguas marinas poco profundas de los trópicos (siendo los únicos animales marinos eusociales conocidos). Las reinas y las obreras alfeidas crean nidos excavando madrigueras en esponjas vivas. Dos líneas independientes adicionales dieron lugar a la eusocialidad en las conocidas avispas véspidas, de las cuales los ejemplos más familiares serían los avispones, la avispa conocida como chaqueta amarilla y la avispa cartonera. Se han descubierto dos líneas eusociales más entre los escarabajos del pino de montaña, miembros de la familia taxonómica Scolytidae (en la actualidad, los escolitinos están colocados dentro de la familia de gorgojos Curculionidae). Los escolitinos comprenden una enorme colección de especies que son conocidas por ser de las pocas que se han convertido en un azote de los bosques de coníferas. Otras dos especies eusociales son las ratas topo desnudas de África, ciegas, sin pelo y vegetarianas, que viven en profundas madrigueras excavadas en el suelo.

Hay siete líneas más de esta forma avanzada de sociedad que se originaron independientemente. Cada una de ellas alcanzó su forma moderna en las hormigas, termitas, avispas esfécidas, abejas alodapinas, abejas de la tribu Augochlorini, tisanópteros y áfidos. (Se cree que una especie de cucaracha de la era mesozoica cuyo nombre técnico es *Sociala perlucida* es una casta de una especie eusocial, pero dicha afirmación está muy lejos de estar verificada.)

Finalmente, se puede hablar de eusocialidad en humanos. La evidencia más fuerte es la «casta» posmenopáusica de abuelas colaboradoras. Además, está la disposición con la que los individuos realizan profesiones y vocaciones que son útiles para la sociedad pero que van en contra de su propia reproducción. Dado que la homosexualidad es extraordinariamente valiosa para tantas especies, no resulta descabellado considerar a los homosexuales como una casta eusocial, y en el sentido más amplio posible. Otro ejemplo más es la prevalencia de los órdenes monásticos en las religiones organizadas de todo el mundo. También habría que incluir el sistema *berdache*, establecido y respetado por los primeros indios de las llanuras, según el cual los hombres se visten y actúan como

hembras. Habría que tener presente que la propensión hacia la homosexualidad tiene una base parcialmente genética, y que además parece beneficiar a los parientes y a los grupos más grandes, haciendo que sus genes tengan más probabilidades de sobrevivir. Las evidencias son indirectas pero contundentes: la frecuencia de los genes responsables de la propensión hacia la homosexualidad en las poblaciones humanas está por encima del nivel esperado si solo fueran el producto de mutaciones, una señal de que esa propensión ha sido favorecida por la selección natural. En otras palabras, ese nivel es demasiado elevado como para que se pueda explicar únicamente por cambios aleatorios en los genes que afectan al comportamiento sexual.

Casi con toda seguridad, se encontrarán otras líneas evolutivas que han conducido a la eusocialidad. Lo más probable es que se trate de alguna de las innumerables especies vivas de insectos y otros artrópodos. Pero dudo que el número crezca más allá de una diminuta fracción de todas las líneas evolutivas animales y de todas las especies que contienen. El hecho abrumador, y lo repetimos para que lo tengamos presente, es que, si contamos todas las especies conocidas de abejas y avispas eusociales, hormigas y termitas, teniendo en cuenta su dominancia mundial en número, biomasa e impacto ecológico, no abarcan más de una diminuta fracción del millón de especies conocidas de insectos. Otros ejemplos de especies eusociales que puedan encontrarse serán, con casi toda seguridad, muy poco frecuentes y estarán marginadas en nichos pequeños y especializados.

El momento en el que se produjo la conquista de los insectos es fundamental. Los orígenes de las líneas de los insectos eusociales actuales estaban dispersos a lo largo de las eras mesozoica y cenozoica. Las termitas fueron las primeras. Se cree que evolucionaron a partir de antepasados similares a las cucarachas entre el Triásico medio y el Jurásico inferior (hace entre 237 y 174 millones de años). Las abejas corbiculadas eusociales, especialmente los abejorros (tribu Bombini), las abejas melíferas (Apini) y las abejas sin aguijón (Meliponini), se originaron con toda seguridad en diversos momentos hacia el final del período Cretácico, hará unos 87 millones de años. El origen de la eusocialidad en las abejas halictidas se produjo durante el período del Paleógeno medio, hará unos 35

millones de años. Las hormigas aparecieron, evidentemente, a partir de un único antepasado similar a una avispa aculeada, durante el período Cretácico, hace unos 140 millones de años.

Durante el período del Paleógeno y seguramente antes, durante el Cretácico superior, la mayoría o la totalidad de las veintiuna subfamilias contemporáneas reconocidas de hormigas ya se habían separado.

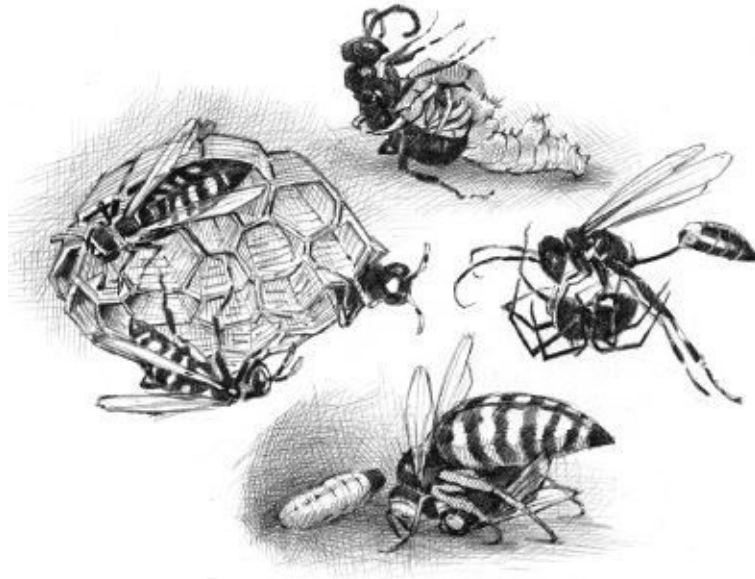
¿Por qué apareció tan tarde la eusocialidad? ¿Y por qué ha seguido siendo tan poco frecuente, especialmente cuando ha demostrado ser tan exitosa ecológicamente? Han existido numerosas líneas evolutivas candidatas y oportunidades ambientales para llegar a la eusocialidad tanto en tierra como en agua dulce y aguas marinas poco profundas desde la primera invasión terrestre a cargo de la vida pluricelular. Al menos decenas de miles y, más probablemente, cientos de miles de especies de insectos estaban presentes y se estaban diversificando durante el final del Paleozoico y el principio del Mesozoico. Durante esa época ocuparon un amplio rango de nichos ambientales. Por ejemplo, el *Psaronius*, un helecho arborescente de Pensilvania, fue huésped de al menos siete grupos de insectos con hábitos alimenticios distintos, incluyendo el consumo de follaje externo, agujerear y chupar, perforar el tallo, crear agallas, consumir esporas e ingerir desechos y turba en la base de los árboles. Han persistido muchos tipos de ciclos de vida y de mecanismos de dispersión y todos ellos se originaron desde esa época en adelante. También existían, seguramente en grupos de individuos, varios grados de parentesco, desde ser clones hasta no estar relacionados, igual que ocurre hoy en los linajes modernos con origen paleozoico.

En la actualidad, en casi todos los órdenes de insectos encontramos grupos sociales de origen antiguo, que no llegan a la eusocialidad, y que se forman según diferentes patrones y grados de complejidad. La numerosa descendencia es atendida por las madres y, a veces, también por los padres. En unos pocos casos, esta descendencia es conducida por sus padres de un lugar a otro. Según la especie, los jóvenes o son protegidos por los nidos o mantenidos a campo abierto. Se ha podido observar la presencia del cuidado y la protección a largo plazo de los jóvenes en membránidos, chinches metálicas, chinches acuáticas

gigantes, áfidos que forman agallas, chinches de encaje, mantis religiosas, tijeretas y árgidos. En especies tan diversas como los escarabajos girínidos, psocópteros, embiidinos, polillas noctuidas y lasiocámpidas, saltamontes de la especie *Romalea microptera*, cucarachas, tentredínidos y panfilíidos podemos encontrar masas apretujadas de larvas, adultos o ambos, en algunos casos capaces de moverse organizadamente.

De entre toda esta serie de insectos y otras especies animales subsociales ha surgido el pequeño conjunto de líneas independientes de especies vivas eusociales. Obviamente, el origen de las sociedades avanzadas no está correlacionado con el grado de parentesco dentro de las familias y otros grupos estrechamente unidos. La clave de su origen es muy diferente. Resulta que todas estas líneas, sin ninguna excepción conocida, alcanzaron primero la relativamente rara preadaptación del cuidado continuo de los jóvenes en los nidos, desde la fase de huevo hasta que maduraban, alimentándolos regularmente, inspeccionándolos o haciendo ambas cosas, además de ejercer una constante protección contra los enemigos.

La pauta general en la aparición de la eusocialidad empezó a conocerse hace más de medio siglo gracias a los estudios pioneros de Charles D. Michener, de la Universidad de Kansas, sobre las abejas, y de Howard E. Evans, de la Universidad de Harvard, sobre las avispas. Ambos fueron mis mentores y, sin duda, influyeron enormemente en mis primeros estudios sobre las hormigas. La secuencia completa, elaborada gracias a su investigación y continuada hasta la actualidad por muchos expertos, es la que sigue. Al principio, los adultos de muchas especies construyen nidos, almacenan celdas con polen o presas paralizadas, ponen huevos, sellan el nido y se van.



Evolución del comportamiento social que condujo a la eusocialidad en las avispas (empezando por arriba y siguiendo en el sentido de las agujas del reloj). En un ejemplo del primer paso, una avispa betílida hembra agujonea y paraliza a una larva de escarabajo tigre, deposita huevos en su interior y, a continuación, abandona la larva para que sea consumida por su descendencia. En el segundo paso, una avispa esfécida agujonea y paraliza una araña viuda negra para llevársela a su nido como alimento. Una avispa véspida paraliza y lleva toda una serie de presas para alimentar a sus larvas. Finalmente, madre e hijas permanecen juntas como colonia eusocial, ella como reina y las hijas como obreras.

En un menor número de especies, al empezar la segunda fase, los adultos construyen el nido y depositan huevos, luego cuidan de la prole durante su desarrollo alimentándola periódicamente, limpiando el nido o haciendo ambas cosas. Finalmente, en un número todavía más pequeño de especies que ahora son clasificadas como primitivamente eusociales, la madre y la descendencia ya adulta permanecen juntas en el nido, la madre continúa depositando huevos como reproductora principal, y las descendientes buscan alimento y trabajan como obreras no reproductoras.

La secuencia deducida por los analistas que conduce a la formación de las sociedades avanzadas de hormigas y de avispas eusociales es la siguiente (también se puede ver en el dibujo que acompaña a este texto). A principios del Cretácico, hace entre 200 y 150 millones de años, las avispas aculeadas (con aguijón) depredaban insectos vivos que vivían tanto en el suelo como entre la

hojarasca. Si se parecían a las especies modernas de familias de avispas como Bethyridae, Mutillidae, Pompilidae, Sphecidae y Tiphiidae, que nos resultan familiares en nuestros paseos veraniegos por la naturaleza, muchas se habrían especializado en alimentarse de arañas y de las larvas de escarabajos. Después de aparearse, la hembra localizaba a las presas gracias a su olor, las atacaba y les inyectaba un veneno paralizante, depositaba un huevo en cada una de ellas y se iba dejando que las larvas las consumieran una vez eclosionaran del huevo. Las avispas betúlidas modernas del género *Methocha*, por ejemplo, invaden las madrigueras de las larvas de escarabajo tigre, aguijonean a sus moradores, depositan un huevo y dejan allí a la víctima con el huevo en su interior.

Un conjunto más pequeño de avispas aculeadas, derivadas de estas cazadoras primitivas, transportan la presa paralizada hasta un nido que ellas mismas han preparado, depositan un huevo, sellan el nido y se van para repetir ese mismo procedimiento en otro lugar. Entre los ejemplos más familiares están las diversas especies de avispas terreras (*Sphecidae*), que construyen nidos con barro debajo de puentes y en los aleros de las casas.

Otro grupo todavía más pequeño de especies de avispas aculeadas permanece con las crías, llevándoles presas continuamente a medida que van madurando. Cuando las jóvenes alcanzan la madurez, tanto ellas como su madre se dispersan, cada una por su lado.

Finalmente, en un grupo ínfimo de especies que abastecen continuamente a sus crías, entre las que están los antepasados de las hormigas y las avispas eusociales, la madre y su descendencia permanecen juntas, formando de esta manera una colonia eusocial.

Esta secuencia de conjuntos cada vez más pequeños de especies y líneas evolutivas apunta a una adaptación poco común en el ciclo de la vida, que está en oposición al parentesco genético cercano entre los miembros del grupo fundador, que a menudo es lo que se especula como requisito dominante para el origen de la eusocialidad. De hecho, se deduce (como he subrayado) que el parentesco cercano no es la causa del origen de la eusocialidad, sino su consecuencia. Todo lo que se necesita para cruzar el umbral que marca la diferencia entre una forma de vida solitaria y la eusocialidad es la anulación de

la mutación de uno o más alelos que prescriben la tendencia de los padres a cuidar de su descendencia al inicio, para luego separarse y dispersarse cuando esta ha alcanzado la madurez.

Una segunda preadaptación documentada que favorece la teoría de esta transición a la eusocialidad es la propensión de las abejas solitarias a comportarse como abejas eusociales cuando los científicos las fuerzan a vivir juntas. Las compañeras obligadas a serlo se reparten las tareas de obtención del alimento, excavación de túneles o vigilancia del nido.

La eusocialidad, la organización de un grupo en castas reproductivas y no reproductivas, aparece solo en un diminuto porcentaje de líneas evolutivas, relativamente tarde en tiempo geológico, y casi siempre en especies terrestres. Sin embargo, estas pocas líneas, que condujeron hasta las hormigas, las termitas y los humanos, han llegado a dominar el mundo animal terrestre.

Además, las hembras se pusieron al mando, una abeja lideraba y la otra la seguía, un comportamiento que se puede observar en las abejas eusociales. Esta división elemental del trabajo parece ser resultado de un modo de comportamiento preestablecido según el cual los individuos solitarios tienden a pasar de un trabajo a otro cuando han finalizado el primero, una forma sencilla de criar a su descendencia personal. En las especies eusociales, el algoritmo pasa a ser la evitación de un trabajo que ya ha sido realizado por otra obrera. Es evidente que esas abejas y avispas que alimentan continuamente a sus crías se ven impulsadas automáticamente (fuerte predisposición más un estímulo desencadenante especializado) hacia un cambio rápido que las conduce a la

eusocialidad, una vez que la selección de grupo (grupos compitiendo con solitarios y otros grupos) favorece el cambio.

Esta línea argumental, cómo y por qué se originó el comportamiento social avanzado, es un claro ejemplo de cómo se crean en general las teorías científicas. Una teoría exitosa encaja los hechos independientes probados como piezas en un puzle. En este caso, los resultados de los experimentos con las abejas solitarias forzadas a estar juntas encajaron con el modelo de umbral fijo del origen de la división del trabajo propuesto por los biólogos del desarrollo para la aparición del fenómeno en las sociedades de insectos consolidadas. En este caso, la teoría establece que la variación, en ocasiones de origen genético y en otras como resultado del aprendizaje, existe en los umbrales de respuesta asociados con diversas labores. Cuando interactúan dos o más individuos, dice, aquellos con el umbral menor son los primeros en iniciar la labor. A continuación, la labor inhibe a sus compañeros de hacer un trabajo innecesario, haciéndoles (de forma instintiva) pasar a cualquier otra labor que esté disponible. De este modo, una vez más, el impacto del cambio de un único gen flexible, inhibiendo la dispersión de los miembros del grupo del nido original, parece razón suficiente para lograr que especies preadaptadas crucen el umbral hacia un orden social instintivo avanzado.

Estudios comparativos tanto en el campo como en el laboratorio han revelado que desde el momento en el que se origina evolutivamente la eusocialidad animal, la obrera se ve inmersa en un forcejeo entre su propio interés y el de la colonia a la que pertenece. A medida que la organización de la colonia es cada vez más importante para el éxito de los alelos que prescriben la organización, la supervivencia y reproducción de la obrera individual lo son cada vez menos. Finalmente, en la eusocialidad propiamente dicha, la capacidad para la reproducción de la casta obrera dentro del genoma desaparece, creando el superorganismo definitivo. Los superorganismos extremos del mundo de los insectos, en los que las obreras carecen de la capacidad de reproducirse, se encuentran por ejemplo en muchas clases de hormigas, incluyendo las hormigas guerreras de la subfamilia Dorylinae, las cultivadoras de hongos del género *Atta* y otros cinco grupos principales, los géneros *Solenopsis*, *Pheidole*,

Monomorium, *Tetramorium* y *Linepithema*. Las obreras de estas especies carecen completamente de ovarios. Por otra parte, la capacidad de las obreras para reproducirse ha regresado, o al menos ha aumentado, en unos pocos clados de especies mediante evolución secundaria, lo que permite a las obreras asumir el papel de reina. Ya en la fase definitiva de superorganismo, el nivel de selección es el genoma de la reina, y las obreras son vistas más bien como las extensiones robóticas de su fenotipo.

6

Selección de grupo

Los biólogos han rastreado quinientos años de evolución terrestre en busca de pruebas de sociedades animales avanzadas. A partir de este conocimiento, han tratado de adquirir una mejor comprensión de nuestra propia especie. Pero se han visto obstaculizados por un misterio genético de primera magnitud.

El misterio tiene dos partes. La primera, que he analizado en las páginas previas, fue detectada y resuelta, al menos en términos generales, por Charles Darwin en *El origen de las especies* (1859) y en *El origen del hombre* (1871). La pregunta que se plantea es: ¿cómo pueden evolucionar las sociedades avanzadas, cuando muchos individuos que sirven a la sociedad dejan de reproducirse? Expresado en términos más familiares, ¿cómo pudo aparecer el altruismo? La solución que sugirió Darwin es lo que hoy hemos perfeccionado en la teoría de la selección de grupo. Según esta teoría, algunos miembros del grupo pueden acortar sus vidas o reducir su reproducción personal, o ambas cosas, si la ventaja que su sacrificio supone para el grupo les otorga la suficiente ventaja sobre los demás grupos competidores. De este modo, el gen del altruismo se propaga por toda la población del grupo mediante mutación y selección. Es acelerado, pero no determinado por el parentesco cercano de los miembros del grupo. Este parentesco cercano a menudo surge a posteriori, pero no precede a la propagación del altruismo. Los modelos de la genética de poblaciones muestran que incluso la presencia promedio de un único altruista hereditario en un grupo, sean o no parientes los miembros que lo forman, da como resultado un incremento en la población de tales grupos en su conjunto.

Esta idea nos lleva a la segunda incógnita. ¿Por qué el origen de la eusocialidad, con la división del trabajo basado en el altruismo, ha sido un

fenómeno tan poco común en la evolución? La respuesta debe de estar de algún modo en este requisito previo para que ocurra: una madre o un grupo pequeño que cría a su descendencia dentro de un nido protegido. Este requerimiento es realmente muy común en la naturaleza. Sin embargo, en la inmensa mayoría de los casos no ha provocado que aparezca la eusocialidad. Por lo que la cuestión más pertinente es: ¿qué provoca que se dé el paso final? La identidad del responsable de esta acción inhibidora podría resolver el segundo capítulo del misterio de la eusocialidad.

Creo que la respuesta se halla en la gran dificultad, biológicamente inherente, del paso final, tal como sigue. Piense en una pequeña colonia formada por una madre (puede que con un padre ayudándola) más su descendencia, que acaba de alcanzar la edad adulta. Un ciclo de vida habitual suele acabar en este punto, y empieza uno nuevo cuando tanto la madre como su descendencia femenina se dispersan pasando a gozar de una vida solitaria. La madre o muere o puede que se reproduzca otra vez, mientras que cada uno de los miembros de su descendencia se aparea, construye un nido y pasa a ser madre.

Supongamos ahora que se produce una mutación desactivadora, tan pequeña como un simple cambio en un único gen en nuestro escenario hipotético, que hace que se cancele la dispersión de la pequeña familia. (Estas mutaciones que invalidan otras son relativamente comunes y además son utilizadas con asiduidad en la investigación genética.) Sabemos que, si en un experimento un grupo de hembras maduras son obligadas a permanecer unidas, la primera en llegar que ya ha sido inseminada —en otras palabras, la madre— dominará el grupo y hará las veces de ponedora, mientras que las demás servirán como obreras.

De este modo, una vez que se ha logrado la adaptación preliminar, que consiste en la construcción de un nido protegido más el cuidado continuo de las crías, sería, en principio, algo elemental, desarrollar el siguiente paso que conduciría a la eusocialidad. Pero, aunque este avance parece fácil, rara vez ocurre en la naturaleza. ¿Por qué? La explicación más evidente es que, aunque una mutación producida en un gen o en un pequeño grupo de ellos puede crear una colonia eusocial, el resto del genoma sigue estando adaptado a la vida

solitaria. Puede que las hijas se comporten como obreras gracias a su instinto de permanecer en el nido, pero están programadas en todos los demás aspectos para vivir como organismos solitarios. No están preparadas para comunicarse entre sí o para dividir el trabajo entre ellas a la hora de construir el nido, de alimentar a las crías o de buscar alimento. Debido a esta limitación, el grupo intacto no puede competir eficazmente ni con sus compañeras solitarias ni con otras colonias de otras especies que sí han podido evolucionar exitosamente hasta llegar a la eusocialidad.

En la actualidad contamos con abundante documentación sobre los cambios genéticos fundamentales que constituyen la base de la evolución de la eusocialidad. En 2015, un equipo internacional formado por cincuenta y dos investigadores dirigidos por Karen M. Kapheim y Gene M. Robinson, de la Universidad de Illinois, estudió los genomas de diez especies de abejas representativas de diversos linajes independientes que se hallaban en diferentes etapas de su evolución. La secuencia social empieza en todas ellas en la vida solitaria y finaliza en la compleja eusocialidad. Descubrieron que cada uno de los linajes representados poseía su propia ruta de evolución genética, pero todas aquellas que alcanzaron la socialidad mostraron el mismo patrón básico de cambio. En todas ellas se pudo observar un incremento aparente en la cantidad de evolución neutral como consecuencia de la selección natural «atenuada», a la vez que aumenta la complejidad social, y se produce una reducción simultánea en la diversidad y abundancia de elementos transponibles. En general, para explicar este tema de la forma más sencilla posible, se puede decir que la organización social avanzada acarrea un incremento en la complejidad de las redes de genes que afectan al comportamiento social. El comportamiento social avanzado implica un cambio fundamental en el código genético.

Durante la década de 1950, el entomólogo británico Michael V. Brian y yo aportamos pruebas, de forma independiente, sobre los intrincados mecanismos del desarrollo larvario que producen las castas obrera y reproductiva (por lo tanto, la eusocialidad) de las hormigas. En la especie europea *Myrmica ruginodis*, Brian descubrió que cada larva tiene el potencial de madurar tanto si es como reina, poseyendo en ese caso un cuerpo grande, alas y unos ovarios

completamente desarrollados, o como obrera, siendo entonces más pequeña, sin alas y estéril. Existe un tamaño umbral, un «punto de decisión» en el que la larva estará destinada a completar su crecimiento y metamorfosearse o en una reina adulta o en una obrera adulta. Brian descubrió que el destino del crecimiento de la larva *Myrmica*, ya fuese como reina o como obrera, dependía de una combinación de factores, concretamente, del tamaño del huevo en el que eclosionó la larva, del tamaño que alcanza hasta un punto determinado de su crecimiento, de la presencia o ausencia de la reina de la colonia, de la edad de esta y, finalmente, de si había vivido como larva joven durante el invierno y se había mantenido en estado larval hasta el momento del crecimiento rápido de la primavera. Juntos, todos estos factores proporcionan a la colonia un aporte de reinas vírgenes que serán liberadas en los vuelos nupciales más adelante, cuando el tiempo sea más cálido. Cada una de ellas tiene el potencial de aparearse y empezar una nueva colonia propia.

Mucho después, en 2002, Ehab Abouheif y sus compañeros investigadores de la Universidad McGill, estudiando el genoma a nivel básico, descubrieron que la capacidad de las hormigas para producir reinas aladas depende por lo general de genes modificados que poseen las hembras. La red genética que afecta al desarrollo de la etapa adulta se conserva en la casta de la reina alada, pero se interrumpe en la casta de obreras sin alas. Resumiendo, la obrera pierde su legado genético potencial.

Un montón de información cobró sentido. En 1953 medí especies de los cuarenta y nueve géneros conocidos de hormigas del mundo que poseen más de una subcasta de obreras, es decir, una mano de obra dividida en obreras menores y obreras mayores (a estas últimas las solemos llamar soldados). Una gran parte de estas especies tienen individuos intermedios (obreras medianas) y unas pocas tienen incluso una tercera casta más grande a cuyos miembros llamamos obreras supermayores. Durante el origen de la organización social avanzada, las subcastas añadidas requirieron la presencia de no solo uno o dos puntos de decisión en el desarrollo de la larva, sino también de una regulación de la cantidad de individuos de cada una de ellas en las diferentes etapas del crecimiento de la colonia. La regulación es el equivalente de la división del

trabajo en los humanos basada en la existencia de ocupaciones diferentes más regulaciones culturales sobre el número de miembros que aprenden a desempeñar cada ocupación.

De este modo surgieron los imperios de hormigas y hombres.

La única forma de conseguir los cambios genéticos necesarios y traspasar la barrera genómica de la vida solitaria es mediante la selección de grupo, la cual tiene el poder de generar el altruismo, la división del trabajo y la cooperación entre los miembros de un grupo, todo ello con una base genética. Este nivel superior de selección natural está bien documentado y se observa de forma directa en hormigas y generalmente también en los insectos sociales, no solo durante la fundación de la colonia, sino también durante la competición entre colonias maduras. El conflicto puede surgir a partir de la interferencia física directa, dando como resultado la retirada o la destrucción completa («mirmicidio» en el caso de las hormigas, para llamarlo de alguna forma) de la colonia que ha sido derrotada. Sin embargo, la competición entre colonias no se manifiesta exclusivamente en el combate y la depredación entre ellas. También compiten por la prioridad sobre nuevos lugares de alimentación, persiguiendo o matando a los competidores, o para poseer una capacidad superior en la recolección de alimento y de materiales para el nido. Estudios teóricos y experimentales han demostrado que todas estas actividades heredables de la colonia dependen en primera instancia de la tasa de crecimiento de la colonia y del tamaño de la colonia madura, y sus fenotipos a nivel de grupo están determinados genéticamente. El número de obreras que participan, siendo todo lo demás igual, tiene un profundo efecto sobre la tasa metabólica de la colonia. Con más obreras, las colonias crecen más rápido, producen más reinas y machos y alcanzan un tamaño mayor. Las relaciones reflejan a escala las leyes metabólicas para la masa y la fisiología que son válidas para los organismos individuales. Los modelos matemáticos demuestran que el factor demográfico más crítico en el crecimiento competitivo de las colonias de insectos es, probablemente, la fecundidad inicial de la reina fundadora.

Llegados a este punto, es importante revisar el proceso de la selección de grupo definida por los principios comprobados de la genética de poblaciones y

mediante ellos explicar correctamente qué es la evolución social. Merece que hagamos énfasis en ello. *Tanto para los rasgos a nivel de grupo como a nivel individual, la unidad de selección es el gen que prescribe el rasgo. Los blancos sobre los que actúa la selección natural, la cual determina qué genes funcionan bien o mal, son los rasgos prescritos por los genes.* Un individuo dentro de un grupo que compite con otros miembros por el alimento, las parejas y el estatus, se verá afectado por la selección natural a nivel individual. Los individuos que interactúan con otros miembros del grupo de formas tales que crean una organización superior mediante jerarquías, liderazgos y cooperación, se verán afectados por la selección natural a nivel de grupo. Cuanto mayor sea el precio exigido por el altruismo y la pérdida resultante para la supervivencia y la reproducción individual, mayor debe ser el beneficio para el grupo en su conjunto. El biólogo evolutivo David Sloan Wilson (con quien no guardo parentesco alguno) ha expresado con mucha corrección la regla de los dos niveles de selección tal como sigue: dentro de los grupos, los organismos egoístas vencen a los altruistas, pero los grupos de altruistas vencen a los grupos formados por individuos egoístas.

En los últimos años se ha entendido mucho mejor el proceso real de selección de grupo gracias al estudio de ejemplos en condiciones naturales.

La selección de grupo es la selección natural de los alelos (formas alternativas del mismo gen) que prescriben los rasgos sociales. Los rasgos favorecidos por la selección natural son aquellos relacionados con la interacción de los individuos dentro del grupo, incluyendo la formación inicial de estos. Dado que los grupos de la misma especie compiten posteriormente, los genes de sus miembros son puestos a prueba,

favoreciendo o desfavoreciendo así la evolución social mediante selección natural. Tanto la historia natural como numerosos estudios experimentales han proporcionado una gran documentación de este proceso.

Un ejemplo apropiado con el que empezar es el proporcionado por los lobos del parque nacional de Yellowstone, que nos han enseñado muchísimo sobre ecología y sociobiología. Estudios recientes realizados por Kira Cassidy, de la Universidad de Minesota, junto a sus colaboradores, han revelado que cuando los grupos tienen un conflicto territorial, las manadas de mayor tamaño, que en el estudio estaban compuestas por una media de 9,4 lobos, ganaban a las manadas de menor tamaño (las que tenían un promedio de 5,8 miembros). Además, aquellas con una mayor proporción de machos adultos tenían más probabilidades de vencer a aquellas con una proporción menor. Y, finalmente, la presencia de un macho o una hembra de seis o más años (la vida media en Yellowstone es de cuatro años) inclinaba la balanza aún más.

Para ver ejemplos del progreso de la selección de grupo en la mayor variedad posible de lugares, pasemos a los invertebrados. Uno especialmente llamativo es la cooperación y competencia de la importada hormiga roja de fuego (*Solenopsis invicta*), la cual ha sido analizada exhaustivamente por Walter R. Tschinkel en su libro clásico, *The Fire Ants* (2006). Después de su vuelo nupcial e inseminación aérea, las reinas se reúnen a menudo en grupos de diez o más unidades, construyen juntas un pequeño nido y luego crían conjuntamente a la primera generación. Este comportamiento inusual está claramente impulsado por la selección de grupo. En un mundo de una competitividad intensa y letal, tan pocas como una de cada mil reinas viven lo suficiente como para llegar a ser madres de una colonia lo suficientemente numerosa como para producir reinas hijas. Los estudios de campo han demostrado que el tamaño de cada colonia es sumamente importante para su supervivencia, y este es, sin duda alguna, el caso de las colonias muy jóvenes. En el laboratorio, los grupos de reinas cooperadoras

producen más obreras por reina y a un ritmo mucho mayor que las reinas solitarias.

Cuando las hormigas rojas de fuego obreras alcanzan la madurez, empiezan a eliminar a las reinas una por una, saltan sobre ellas y las pican hasta matarlas, hasta que solo queda una. No salvan a su propia madre. La ganadora, identificable por sus feromonas, es la más fecunda y, por lo tanto, la más capacitada para fomentar el crecimiento rápido de la colonia en su conjunto. Las obreras no pueden permitirse el coste de mantener a las perdedoras, incluso aunque eso signifique que su propia madre deba morir. En este caso, la selección de grupo predomina de manera decisiva sobre la selección individual.

La gran diversidad de hormigas presentes en todo el mundo (unas 15.000 especies conocidas) las convierte en sujetos ideales en los que poder identificar los factores propios de la evolución social de una forma comparativa. Las preguntas fundamentales que intentan resolver los estudios pueden reducirse a tres. Primera, quién o qué controla el número de obreras de la colonia; segunda, cómo se logra, y tercera, qué fuerzas de la selección natural son las responsables.

La cartografía genética ha logrado que los análisis de los factores sociales de las hormigas sean mucho más accesibles mediante experimentos que utilizan colonias enteras. Ha contribuido a que la selección de grupo sea considerada la máxima responsable de la evolución social en estos insectos. En el fenómeno conocido como «vigilancia», las hormigas obreras acosan y a veces llegan a ejecutar a compañeras de nido que ponen huevos compitiendo con la reina. En el pasado, ese fenómeno se solía explicar con la teoría de la eficacia biológica inclusiva basada en los grados de parentesco entre las obreras. Se creía, de forma generalizada, que el hostigamiento es mayor contra las posibles usurpadoras con quienes el parentesco es muy lejano respecto a las castigadoras. Sin embargo, el mismo efecto se puede explicar mediante las diferencias individuales en su proximidad respecto al olor general de la colonia. Tal como demostraron recientemente Serafino Teseo, Daniel Kronauer y su equipo de la Universidad Rockefeller, el incremento de la eficiencia de la colonia puede explicar completamente el fenómeno de la «vigilancia de las obreras». Descubrieron que las colonias de la hormiga tropical *Cerapachys biroi*, que son clonales y, por lo

tanto, sus obreras son genéticamente idénticas, seguían, a pesar de ello, llevando a cabo esa «vigilancia». Como veremos, la explicación de este fenómeno la podemos encontrar en otro dominio de la biología. El crecimiento y la regulación están controlados en los ciclos de la colonia por las larvas. Durante una parte del ciclo, los ovarios de las adultas se inactivan como respuesta a señales emitidas por estos miembros inmaduros y con aspecto de gusanos. Los individuos que no responden a estas señales y, de este modo, interrumpen el ciclo, son acosados y en ocasiones ejecutados. En una serie de ingeniosos experimentos de laboratorio, los investigadores reunieron dos clases de colonias sin reina de *Cerapachys*, siendo una un clon típico y la otra una quimera (progenitores diferentes) de dos colonias genéticamente diferentes reunidas en el laboratorio. La colonia clonal venció a la quimera, debido, evidentemente, a que la segunda produjo muchos individuos que eligieron no trabajar y sí reproducirse. Ignoraron el ciclo reproductivo normal y de esa forma hicieron que la colonia fuera menos eficiente.

En un estudio paralelo e independiente realizado por Shigeto Dobata y Kazuki Tsuji, de la Universidad de las Ryukyus, utilizaron una segunda especie clonal de hormigas, *Pristomyrmex punctatus*, logrando un resultado parecido. Dado que no hay reina, todas las obreras ponen huevos y crían a la descendencia hasta que esta alcanza la madurez. Al igual que ocurría en las colonias sin reina de *Cerapachys*, el individuo no consigue ninguna ventaja por depositar sus huevos. Todos los miembros inmaduros son genéticamente idénticos y todos son criados como una única comunidad igualitaria. Cada una de ellas es una madre potencial, además de ser una copia exacta de todas las demás madres. En el campo, en las colonias se infiltran obreras genéticamente diferentes procedentes de otras colonias. Estas extrañas hacen trampas poniendo más huevos que las residentes nativas y evitando trabajar. En el laboratorio, las tramposas tienen, por término medio, más descendencia per cápita. Cuando se juntaron los grupos que están compuestos completamente por tramposas, estos no pudieron producir descendencia alguna.

¿Qué podemos decir de este extraño fenómeno? El parentesco es importante hasta ese punto en el caso de las hormigas *Pristomyrmex*: las madres

trabajadoras de las colonias clonales reconocen a los miembros de otras colonias clonales como extrañas. Cuando las tramposas invaden los nidos de colonias diferentes, actúan como parásitos sociales, invadiendo y explotando el trabajo de otra especie. Un equivalente entre las aves serían los cucos, que cuelean furtivamente sus huevos en los nidos de otras especies.

En 2001, Patrick Abbot y sus compañeros de la Universidad de Arizona fueron los primeros en informar de un fenómeno parecido en áfidos eusociales. La especie estudiada forma colonias altamente organizadas, llegando incluso a producir una casta de soldados. También es clonal; por lo tanto, no está sujeta a un orden social conformado por el parentesco. En al menos una de las especies (*Pemphigus obesinymphae*), las colonias no son siempre puramente coloniales, sino que, en cambio, a menudo reciben invasiones de otros clones. Los intrusos, entonces, actúan como parásitos. No asumen la arriesgada defensa de la colonia hospedadora. En cambio, alteran su fisiología de forma egoísta para convertirse en reproductivas.

A lo largo de la historia de la investigación sociobiológica, la cual combina historia natural y genética, aparecen cada vez con más frecuencia patrones nuevos tan sorprendentes como esos en los ciclos vitales de especies sociales. Uno de los más extraordinarios e instructivos es la cola reproductiva de las avispas sociales, hallado por Raghavendra Gadagkar y sus colaboradores del Instituto Indio de Ciencia en Bangalore. Los investigadores observaron que las colonias de la avispa asiática *Ropalidia marginata* parecían aparentemente simples en cuanto a su organización social pero que realmente están guiadas por sofisticadas reglas de cooperación. Las obreras de una colonia *Ropalidia* son fisiológicamente capaces de reproducirse, pero todas dejan esa tarea para la reina. En este caso, la soberana no es el individuo más agresivo, ni la líder de una jerarquía dominante. Sin embargo, disfruta de un completo monopolio en cuanto a la puesta de huevos. Se puede decir que *Ropalidia* es una autocracia benevolente. Cuando la reina es eliminada, una de las obreras se comporta temporalmente de manera hiperagresiva con sus compañeras. Casi nunca sus demostraciones y amenazas son contestadas. Una vez establecida, la nueva reina vuelve a mostrar su docilidad original. Se desarrollan sus ovarios y empieza a

poner huevos. A partir de entonces es la reproductora exclusiva. Cuando muere o los experimentadores la sacan, pronto es reemplazada por otra obrera que pasa al mando, una que de alguna manera ya se ha preparado para ese puesto. Cuando esa sucesora se marcha, otra ocupa su lugar, y así sucesivamente. La colonia va pasando, más o menos de forma pacífica, a través de una serie de herederos forzosos de forma misteriosa (para los humanos).

Resulta que, en cada sucesión, la nueva reina *Ropalidia* no es aquella cuyo parentesco es más cercano con las demás obreras. En cambio, suele ser la de más edad. Parece ser que todo este procedimiento está mediado por feromonas pacificadoras. De este modo, la sucesión real es la expresión de una adaptación al nivel de colonia. Elimina casi todos los conflictos violentos y destructivos. También reduce el riesgo tanto de anarquía interna como de invasión a cargo de usurpadoras de otras colonias. Se puede decir, pues, que las colonias de *Ropalidia marginata* son, en cierto sentido teórico, inmortales, incluso a pesar de que, en la práctica, viven muy poco (dadas las vicisitudes del ambiente en el que viven).

Se ha documentado la existencia de otra clase muy diferente de selección que actúa supuestamente de forma pacífica al nivel de grupo, en una línea separada de avispas sociales primitivamente eusociales. En un estudio se descubrió que, en las diecinueve especies observadas en la naturaleza, las hembras solitarias corrían un riesgo elevado tanto en el nido como mientras buscaban alimento. Entre un 38 y un 100 % de las fundadoras controladas en diferentes muestras cayeron antes de que emergiera la primera descendencia. En otro estudio se descubrió que cuando desaparecieron las reinas entre las diversas fundadoras de colonias individuales en al menos dos de las especies de avispas, *Liostenogaster fralineata* y *Eustenogaster fraterna*, las ayudantes huérfanas se ocuparon de su descendencia hasta que esta maduró (fueran o no parientes suyas). Al mismo tiempo, las ayudantes pusieron huevos para dar lugar a su propia progenie. De esta manera, generaron una ventaja «asegurada» para todos los cooperadores a través de la perpetuación de la eusocialidad.

A medida que se ha intensificado el estudio de las sociedades animales, los sociobiólogos han encontrado incluso más vías de evolución, algunas tan

extrañas que rozan lo estrambótico. Al menos un par de estas aberraciones se producen en especies de arañas. Los investigadores que estudian la eusocialidad y sus precedentes esperan encontrar algún día ejemplos de arañas eusociales. Se conocen bien algunos casos de arañas sociales que comparten la misma enorme telaraña, en al menos dos líneas filogenéticas independientes, pero no se ha observado que ninguna de esas especies produzca castas de reproductoras y obreras.

Sin embargo, las habitantes de los nidos de arañas sí que muestran lo que podríamos denominar diferencias de «personalidad», respaldadas, evidentemente, por la selección de grupo. Este fenómeno se puede observar en *Anelosimus*, un género de arañas que se encuentra en todo el mundo y que presenta una rica diversidad de especies locales. Son miembros de la familia de arañas terídidas, entre las que está la viuda negra. Muchas de ellas, como su conocida prima, presentan patrones de colores brillantes en su abdomen. Sin embargo, las más destacables son aquellas que forman colonias, creando una auténtica pesadilla para los aracnofóbicos en la que llegan a participar millones de hambrientas hembras cooperadoras suspendidas en el aire sobre telarañas comunales. Jonathan N. Pruitt y sus colaboradores de la Universidad de Pittsburgh observaron que en las colonias de la especie del Nuevo Mundo *Anelosimus studiosus*, las hembras están compuestas por dos castas principales que se diferencian en su «personalidad». La primera participa de forma agresiva en la captura de las presas, la construcción de la telaraña y la defensa de la colonia. La segunda es relativamente dócil y se encarga del cuidado de la progenie, incluyendo la protección de las grandes masas esféricas que son los huevos. Las agresivas son más efectivas a la hora de capturar alimento y repeler a los invasores, mientras que las dóciles son mejores encargándose de muchas crías. La diferencia en la personalidad parece tener una base parcialmente genética, pero ambos tipos viven conjuntamente en una relativa armonía.

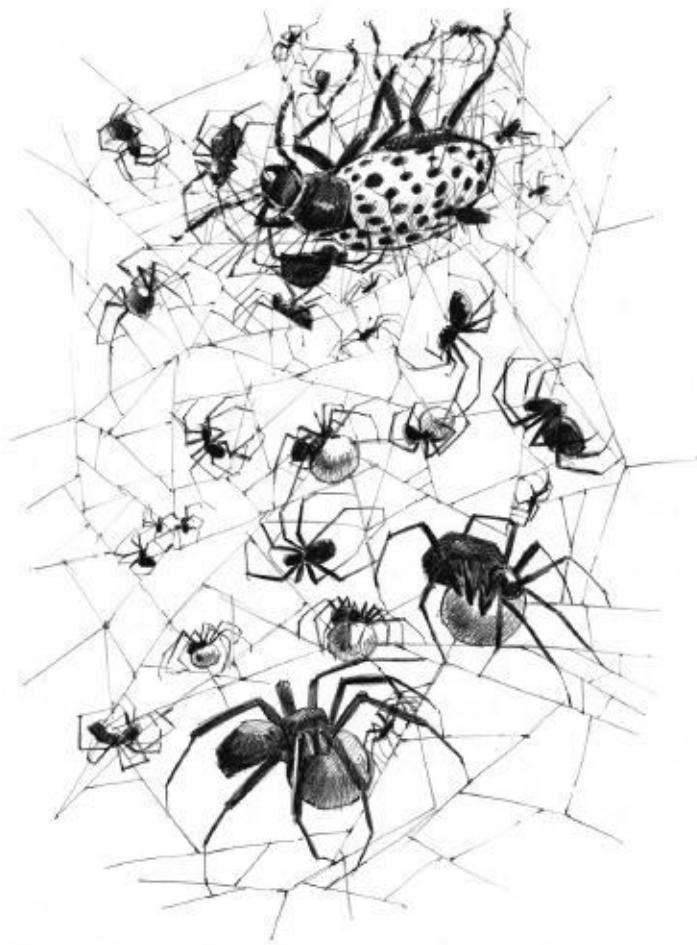
La ventaja que suponen para la ciencia las colonias de *Anelosimus studiosus* es que se pueden construir experimentalmente con diferentes proporciones de cada casta a partir de emplazamientos seleccionados en la naturaleza y colocarlas posteriormente en otros con ambientes diferentes, para así poder comprobar

cómo se adaptarían las colonias artificiales. Al hacer esto, Pruitt y sus compañeros realmente estaban probando la existencia de la selección de grupo. Los resultados fueron positivos: tanto en el sitio original como en el nuevo, cada una de las colonias modificó, a lo largo de dos generaciones, la proporción de agresivas-dóciles que caracterizaba al emplazamiento original.

Finalmente, es gracias a las termitas y sus antepasados aparentemente inmediatos que podemos presenciar casi directamente el paso, gracias a la selección de grupo, del umbral que las separa de la completa eusocialidad.

Los expertos suelen estar de acuerdo en que las termitas descienden de las cucarachas. Los biólogos evolutivos suavizan dichas afirmaciones diciendo, en cambio, que dos clases de insectos relacionadas tan íntimamente proceden de un antepasado común. Pero, en este caso, la secuencia filogenética de ambas es tan similar que diría que es correcto decir que las termitas son cucarachas sociales.

Las cucarachas actuales más cercanas a las termitas son especies grandes, xilófagas, del género *Cryptocercus*, y se pueden encontrar en Norteamérica, el este de Rusia y el oeste de China. Se parecen superficialmente a las cucarachas silbantes de Madagascar (género *Gromphadorhina*), utilizadas habitualmente en las investigaciones de laboratorio y como «bichos» en las películas de terror de Hollywood.



Una colonia de arañas sociales (Anelosimus) ha capturado un escarabajo de gran tamaño, y compartirá el alimento que extraiga de él. También se pueden apreciar los dos tipos de «personalidad»: las cazadoras en la parte más lejana del dibujo y las cuidadoras protegiendo las masas de huevos en la zona más cercana.

Las *Cryptocercus* son demasiado grandes como cucarachas. Sobreviven, no escapando a toda prisa de sus enemigos como haría la típica cucaracha de cocina, sino de forma pasiva, confiando en la protección de su gruesa armadura quitinosa. Portan exoesqueletos gruesos a modo de escudos y se mueven a un ritmo decoroso sobre patas recubiertas de espinas. Defienden nidos permanentes creados entre la madera en descomposición de árboles y hojas muertas. Christine Nalepa, de la Universidad Estatal de Carolina del Norte, ha reunido pruebas anatómicas y genéticas de la cercanía de *Cryptocercus* con las termitas, tanto en su forma de vida como en su comportamiento social. Al igual que las termitas

modernas, señala, dependen de bacterias especializadas u otros microorganismos que viven en sus intestinos. Estos simbioses digieren la celulosa procedente de la madera podrida y comparten los componentes con sus hospedadores insectos. Además, tanto las cucarachas *Cryptocercus* como las termitas crían a su indefensa progenie en parte alimentándola a través de sus anos con los componentes digeridos de la madera.

Las colonias de *Cryptocercus*, al igual que ocurre con las sociedades de termitas, están, de hecho, vinculadas indisolublemente por la necesidad de pasar las bacterias simbióticas u otros microorganismos que digieren madera, de una generación a la siguiente. Las sociedades de *Cryptocercus* son familias típicas en las que los progenitores atienden a su descendencia hasta que esta alcanza su tamaño adulto y se convierten a su vez en progenitores. Al igual que los otros insectos dominantes del mundo, las termitas también tienen familias, pero de una clase muy diferente. La mayor parte de sus descendientes no se convierten en progenitores. En cambio, se desarrollan como obreras que ayudan a sus padres y hermanas obreras. En otras palabras, crean una comunidad cada vez más numerosa. De esta manera surge la condición de eusocialidad, el nivel potencialmente más complejo de organización social en la que los individuos están unidos por la necesidad de formar una única unidad reproductora. Al igual que ocurre con las cucarachas eusociales, las colonias de termitas han pasado de la fase *Cryptocercus* de vida social, forjada, fundamentalmente, mediante la selección individual, al siguiente nivel superior, creando comunidades complejas forjadas, principalmente, por la selección de grupo.

Todo lo dicho nos plantea una controversia mayor que se ha ido enquistando en las entrañas de la sociobiología. Empezó con un experimento mental realizado y publicado por el biólogo británico J. B. S. Haldane durante la década de 1950.

Este gran científico, al postular lo que más tarde se conocería con el nombre de selección por parentesco, ilustró la idea con el siguiente experimento mental. Suponga el lector que ve a un hombre que se está ahogando. Si usted intenta salvarle tiene un 10 % de posibilidades de ahogarse usted mismo accidentalmente. Supongamos que los genes que prescriben su respuesta social

están activos completamente. Si la persona que se está ahogando es un extraño, no merece la pena arriesgar ese 10 % por salvarle, ya que podría usted morir y con ello todos sus genes personales. Sus genes no se beneficiarían aunque saliera exitoso del intento. Sin embargo, si la persona que se está ahogando es su hermano, cuya mitad de genes es igual a la suya, merecería la pena arriesgar un 10 % de todos los suyos. Es decir, desde el punto de vista de los genes, el riesgo que se corre en un rescate es todo lo que importa durante la evolución por selección natural.

Al idear este escenario, Haldane reconoció que la selección por parentesco tenía el poder de hacer evolucionar el comportamiento altruista (así ha sido en sociedades eusociales como las de las hormigas y las de las personas), y que depende de la cercanía del parentesco entre el altruista y el beneficiado. Cuanto más cercano sea, más genes comparten; por consiguiente, una mayor proporción de sus genes pasan a la siguiente generación. Una frase apócrifa sobre Haldane afirma que «daría su vida por ocho primos o dos hermanos».

En 1964, el genetista británico William D. Hamilton sugirió que la selección por parentesco podría ser un factor clave en el origen de las sociedades eusociales. Planteó una fórmula sobre la selección por parentesco para mostrar que podía favorecer un rasgo incluso si este era desfavorecido por la selección individual ordinaria, con tal de que el beneficio causado a otros miembros del grupo, simbolizado por B , cuando se multiplicaba por el grado de parentesco R , superara el coste que suponía para el individuo. «La regla de Hamilton», expresada como $BR - C > 0$, establece el umbral por encima del cual puede evolucionar el verdadero altruismo.

El logro aparente que supone expresar un proceso complejo de la evolución social en una fórmula similar a las utilizadas en física ha atraído (al menos hasta ahora) una atención inusual hacia la «formulación general de la regla de Hamilton» (HRG, por sus siglas en inglés), y todavía se suele enseñar en las clases básicas de sociobiología y teoría evolutiva. Desafortunadamente, el paso del tiempo ha puesto de manifiesto debilidades fatales de la teoría. Los matemáticos y los biólogos evolutivos expertos en matemáticas la han rechazado cada vez con más firmeza como afirmación científica correcta o incluso útil. Por

ejemplo, en 2013, Martin A. Nowak, Alex McAvoy, Benjamin Allen y yo escribimos un artículo en los *Proceedings of the National Academy of Sciences* de Estados Unidos en el que decíamos lo siguiente:

La investigación matemática de la HRG revela tres hechos sorprendentes. Primero, la HRG es, lógicamente, incapaz de realizar ninguna predicción sobre ninguna situación porque el beneficio, B , y el coste, C , no se pueden conocer por adelantado. Dependen de los datos que se han de predecir. Al inicio de un experimento, se desconocen los valores de B y C , por lo que no existe forma posible de decir qué predeciría la regla de Hamilton. Una vez que el experimento ya se ha realizado, la HRG nos proporcionará unos valores de B y C en retrospectiva, como, por ejemplo, que $BR - C$ es positivo si el rasgo en cuestión ha aumentado y negativo si ha decrecido. Pero estas «predicciones» son simples reordenaciones de los datos que se han recolectado y que ya contienen información sobre si el rasgo ha incrementado o disminuido. En concreto, los parámetros B y C dependen del cambio en el valor promedio del rasgo.

El segundo hecho sorprendente de la HRG es que la predicción, que existe solo retrospectivamente, no está basada en el parentesco o en ningún otro aspecto de la estructura de la población. Una interpretación habitual de los términos de la regla de Hamilton es que R cuantifica la estructura de la población, mientras que B y C describen la naturaleza del rasgo. Pero la derivación muestra que esta interpretación es errónea. Los tres términos, B , R y C , son funciones de la estructura de la población, mientras que el valor general de $BR - C$ es funcionalmente independiente de la estructura de la población. Cualquier información sobre quién interactúa con quién se anula cuando se calcula el valor de $BR - C$.

El tercer hecho sobre la HRG es que no existe ningún experimento concebible que pudiera probar (o invalidar) esta regla. Todos los datos, procedan o no de la biología, están formalmente de acuerdo con la HRG. Este acuerdo no es una consecuencia de la selección natural, sino una afirmación sobre una relación entre las pendientes en una regresión lineal multivariante. Esta relación entre pendientes se conoce en estadística al menos desde 1897.

La misma futilidad se puede aplicar con más razón al concepto abstracto propuesto por Hamilton llamado «eficacia biológica inclusiva». La regla de Hamilton se aplica mediante una relación de pares, individuo a individuo, a todos los miembros de una colonia para determinar en qué medida el grupo, en su conjunto, se beneficia de la suma de todas las interacciones. Existe una pequeña escuela de dedicados «teóricos de la eficacia biológica inclusiva» que defienden la idea, pero esta no se ha medido en el mundo real y falla incluso en escenarios imaginarios.

Admito que tanto yo como otros críticos de la teoría de la eficacia biológica inclusiva y sus aplicaciones podemos estar equivocados, y puede que algún día se puedan realizar esas mediciones, o al menos una aproximación de forma indirecta. En ese caso, la idea de Hamilton sobre la selección por parentesco

demostrará ser una importante contribución a la sociobiología. Pero, de momento, los avances en la comprensión de la génesis de las sociedades tendrán que lograrse basándose en el estilo antiguo (y mucho más interesante), es decir, mediante exploraciones en el campo y el laboratorio que conducirán a generalizaciones extraídas de las bases de datos.

7

La historia de la especie humana

Durante aproximadamente cuatrocientos millones de años, una gran cantidad de especies de animales grandes (los que pesan diez o más kilogramos) evolucionaron sobre la tierra para acabar extinguiéndose y siendo reemplazadas por sus descendientes. ¿Cuántas especies surgieron y cuántas desaparecieron? Permítanme hacer una conjetura más o menos fundamentada. Si según las evidencias halladas en el registro fósil la duración media de la vida de una especie junto a la duración de la vida de su especie hija es del orden de un millón de años, y si suponemos, de forma conservadora, que el número de especies de ese tamaño que viven al mismo tiempo es de mil, entonces, ¡tal vez!, han vivido en la Tierra un total de quinientas mil especies como esas a lo largo de toda su historia.

Solo una de ellas ha alcanzado el nivel de inteligencia y de organización social que caracteriza a los humanos. Cuando se alcanzó ese extraordinario evento, todo el planeta cambió. A partir de entonces no habría más candidatos al trono ni más concursos. El ganador fue una especie extraordinariamente afortunada de los primates del Viejo Mundo. Sucedió en el este y el sur de África. El hábitat fue una amplia franja de sabana tropical, pradera y semidesierto. La época fue hace entre trescientos mil años y doscientos mil años.



Primates africanos observan un grupo de caza que recorre la sabana compuesto por sus revolucionarios rivales humanos.

Los acontecimientos fundamentales que presagiaban la aparición de la humanidad empezaron hace entre cinco y seis millones de años, cuando una única especie de simio se dividió en dos especies, dando lugar a dos líneas evolutivas, una que condujo al actual *Homo sapiens* y otra a las dos especies vivas de chimpancés, el chimpancé común (*Pan troglodytes*) y su primo de menor tamaño y parecido a los humanos, el bonobo (*Pan paniscus*).

Ambos linajes evolucionaron hacia una vida que se desarrollaba, si no completamente, al menos en parte sobre el suelo y, de ellos, más la especie prehumana que la que dio lugar a los chimpancés. Esta última podía correr torpemente sobre sus patas traseras o a cuatro patas, como hacen los simios actuales. No más tarde que hace 4,4 millones de años, el antepasado humano más antiguo conocido, *Ardipithecus ramidus*, caminaba sobre unas piernas traseras más alargadas, mientras que seguía teniendo brazos largos y conservaba su capacidad para trepar y moverse entre los árboles.

Con este primer paso, por así decirlo, hacia una existencia terrestre, *Ardipithecus ramidus* o una especie muy próxima, dio lugar a los australopitecos, mucho más cercanos que *Ardipithecus* a los humanos modernos en su anatomía general y mucho mejores en su andar bípedo. De acuerdo con este avance, todo el cuerpo fue reconfigurado por selección natural para contribuir a la postura erecta. Las piernas se alargaron y fortalecieron, y lo

mismo ocurrió con los pies para permitir así un movimiento basculante eficiente energéticamente durante la locomoción. La pelvis adoptó una forma de cuenco poco profundo para soportar las vísceras. El centro de gravedad de *Ardipithecus* no estaba situado por encima de las piernas, sino en la barriga y la columna vertebral, como en los chimpancés y otros simios antropoides.

Con un cuerpo erecto y una forma parecida a la humana, entre los australopitecos se originaron varias especies. Durante el período comprendido entre hace 3,5 y 2 millones de años, ni más ni menos que cuatro especies de *Australopithecus* (*A. afarensis*, *A. bahrelghazali*, *A. deyiremeda* y *A. platyops*) y el cercano *Kenyanthropus* pudieron haber coexistido en el este y el centro de África. Basándonos en los restos fragmentados encontrados, podemos decir que los australopitecos fueron productos de lo que los biólogos evolutivos llaman radiación adaptativa. Los diferentes grados de robustez de sus dientes y mandíbulas reflejan una especialización entre las especies competidoras en la clase de alimentos que comían. Por lo general, cuanto más grandes y duros sean sus dientes y huesos en comparación con el tamaño de su cráneo, más ásperas pudieron ser las plantas que incluyeron en su dieta.

Las radiaciones adaptativas que producen especies muy próximas suelen reducir la competencia y permitir una mayor coexistencia en las mismas localizaciones geográficas. Allá donde entran en contacto, tienden a divergir tanto en anatomía como en comportamiento, una dispersión que reduce aún más la competencia entre ambas. Este fenómeno, llamado divergencia de caracteres, puede haber jugado un papel importante a lo largo de la evolución humana.

La comprensión de los procesos de especiación, además de las hibridaciones parciales, la divergencia de caracteres y la radiación adaptativa, puede ayudar a explicar algunas de las variaciones complejas que se han encontrado en los restos de la mayoría de los antepasados de la humanidad. Entre ellos están los primeros miembros del género *Homo*, incluyendo *Homo habilis*, cuyos fósiles han sido recientemente descubiertos en Dmanisi (en Georgia, el país), *Homo georgicus* y la especie recientemente descubierta *Homo naledi* en Sudáfrica. Otro rompecabezas que debe ser resuelto es la relación de los orígenes y la competencia existente entre los neandertales, los denisovanos y *Homo sapiens*.

Otro principio de la biología evolutiva que puede ayudarnos a la hora de interpretar la evolución humana temprana es la evolución compuesta o combinada. Los «eslabones perdidos» entre especies, desde las primitivas hasta las más avanzadas, tienden a ser un auténtico mosaico: algunas partes de la anatomía son típicamente más avanzadas que otras. La razón es que rasgos diferentes tienen a evolucionar a ritmos diferentes. Un ejemplo llamativo sería el aportado por los primeros fósiles de hormigas de la era mesozoica descubiertos en depósitos de Nueva Jersey, con una antigüedad de unos noventa millones de años (veinticinco millones más antiguos que las anteriores poseedoras del récord). Estos antepasados mesozoicos eran un mosaico con características propias de las especies ancestrales de avispas y de las primeras hormigas que evolucionaron a partir de ellas. Concretamente, las mandíbulas de los fósiles son como las de una avispa, la cintura y la glándula metapleuraleal como las de una hormiga y las antenas, intermedias entre las de las avispas y las de las hormigas.

Siendo el primero que las estudió, les puse a esos fósiles el nombre científico de *Sphecomyrma*, que significa «hormiga avispa».

Un buen ejemplo de evolución en mosaico en nuestra propia ascendencia es el proporcionado por *Homo naledi*, una especie descrita en 2015 a partir de abundantes fósiles encontrados en la cueva Rising Star de Sudáfrica. Hay elementos del cuerpo de los *naledi*, especialmente en manos, pies y partes del cráneo, que son parecidos a los del moderno *Homo*. El cerebro, sin embargo, tiene el tamaño de una naranja, entre 450 y 550 centímetros cúbicos, un volumen más parecido al de los chimpancés que al de los humanos modernos, y dentro del rango de nuestros antepasados australopitecos.

La humanidad surgió en la sabana africana, a partir de una línea de australopitecos, siguiendo una ruta similar a la seguida por otros animales eusociales conocidos. Una fuerza impulsora fundamental en la evolución social fue la competencia entre grupos, que con frecuencia era

violenta. La aparición definitiva del nivel Homo fue posible gracias a la combinación de un cerebro inicialmente grande, el fuego que se conseguía gracias a los frecuentes rayos que impactaban sobre la sabana y que podían ser capturados y controlados, y los avances derivados de los grupos fuertemente unidos de miembros cooperadores.

A lo largo de la prehistoria evolutiva de la humanidad, el suceso más importante de todos fue el origen del *Homo habilis*, hace entre dos y tres millones de años. Los bosques eran abiertos y las combinaciones en la sabana de praderas y bosquesillos secos aislados se estaban expandiendo. Las especies homínidas, los australopitecos y los primeros *Homo* pasaron de tener una dieta basada casi exclusivamente en plantas con fotosíntesis C_3 , como árboles y arbustos, parecida a la de los chimpancés actuales, a una dieta basada en plantas con una fotosíntesis C_4 , que es la que realizan los pastos, juncos y plantas suculentas típicas de sabanas tropicales y desiertos.

Las especies ancestrales de australopitecos vivían en un hábitat primordial que era diferente, no solo en su vegetación, sino también en otras propiedades básicas de sus ecosistemas. Cuando el terreno se volvió más abierto, los animales grandes fueron más visibles, se les podía seguir la pista y se podía evitar a los depredadores con más facilidad. Ya no era tan difícil atravesar largas distancias campo a través con cierta seguridad.

Otra característica inherente al ambiente de la sabana, incluso más importante para la aparición de la humanidad, fue la frecuente aparición de fuegos propiciados por el impacto de rayos sobre el suelo. Con un fuego que surgía del suelo y cubría una gran superficie cuando soplaba un viento fuerte llegó la posibilidad de asar animales muertos. Los carroñeros conseguían con más frecuencia carne animal, incluyendo la de algunos más grandes que los

habituales lagartos y ratones. Incluso un ligero incremento en la obtención de alimento supuso un gran beneficio. A fin de cuentas, la carne es el mejor alimento para criaturas limitadas por la ingesta de calorías. Produce más energía por gramo consumido que las frutas y los vegetales.

Los chimpancés actuales recogen fruta y materia vegetal mientras se desplazan en grupos dentro del terreno que ocupan. Se llaman entre sí cuando encuentran algún árbol frutal. Un porcentaje muy pequeño de sus calorías las obtienen gracias a grupos de machos que cooperan para cazar monos vervet, cuya carne cruda comparten ocasionalmente con otros miembros del grupo mayor.

Al buscar en terrenos recién quemados, una población de australopitecos, puede que presionada por la competencia con otras especies, empezó a buscar carne, la cual pasó a ser una importante adición a su dieta vegetal original. El establecimiento de campamentos defendidos a partir del cual exploradores y cazadores pudieran ir y venir mientras los guardias y cuidadores se quedaran en él para defenderlo y donde reunir a sus crías, hizo que el incremento de la obtención de carne y de la depredación se viera reflejado en el rendimiento calórico.

A mi parecer, y es una opinión compartida por muchos antropólogos y biólogos, la etapa ecológica propició un rápido crecimiento evolutivo del cerebro. En resumen, los humanos progresaron hasta llegar al nivel de eusocialidad básicamente por la misma ruta que otras pocas especies de mamíferos, por ejemplo, los licaones. Crearon emplazamientos de nidificación, protegidos por algunos miembros del grupo, gracias a lo cual otros podían salir para cazar y recolectar. Cuando los cazadores y recolectores regresaban, la comida se podía distribuir entre todo el grupo. Esta adaptación condujo a la cooperación y a una división del trabajo basada en un nivel relativamente alto de inteligencia social.

El escenario más posible según muchos científicos es el siguiente. Hará aproximadamente un millón de años se consiguió controlar el fuego. El hecho de que el fuego procedente del impacto de rayos pudiera ser portado mediante antorchas a otros lugares supuso numerosas ventajas para todos los aspectos de

la existencia de nuestros antepasados. El control del fuego hizo que fuera más fácil proveerse de carne, dado que permitía que más animales fueran acosados con él y atrapados posteriormente. Los animales que morían por los incendios de matorrales también se asaban como consecuencia de ellos. E incluso durante los primeros días del carnívoro *Homo*, la ventaja de que fuera más fácil conseguir y consumir la carne, los tendones y los huesos, tuvo importantes consecuencias. Gracias a una evolución posterior, la masticación y la fisiología de la digestión evolucionaron para aprovechar la carne y las plantas cocinadas. Cocinar los alimentos pasó a ser un rasgo humano universal. Y con ello llegaron las comidas compartidas y una forma eficaz de establecer vínculos sociales.

Llevar antorchas de un lugar a otro siempre ha sido un recurso vital, comparable a la carne, la fruta y las armas. Las ramas de los árboles y las ramitas más pequeñas pueden arder durante horas. Con la carne, el fuego y la cocción, los campamentos podían durar más de unos pocos días, lo suficiente como para estar protegidos como en un refugio. Un nido como ese, que es como podría llamarse en el lenguaje de la zoología, es el precursor para la conquista definitiva de la eusocialidad en todas las demás especies animales conocidas. Disponemos de evidencias de campamentos fósiles y sus complementos desde la época de *Homo erectus*, la especie ancestral intermedia en tamaño del cerebro entre *Homo habilis* y el moderno *Homo sapiens*.

Junto al uso del fuego también llegó la división del trabajo. Fue automático. Es decir, ya existía una predisposición dentro de los grupos a autoorganizarse en jerarquías de dominancia. Existían, además, diferencias entre machos y hembras y entre jóvenes y viejos. Más aún, también variaba la capacidad de liderar al grupo y la propensión a quedarse en el campamento. El resultado inevitable de todas estas preadaptaciones fue, al igual que ocurrió en todas las demás especies animales eusociales, una compleja división del trabajo.

Lo que siguió a continuación fue la evolución más rápida de la que se tiene conocimiento de un órgano biológico complejo. Desde los australopitecos, con cerebros de entre 400 y 500 centímetros cúbicos, la capacidad craneal fue creciendo en *Homo habilis* hasta los 900 cm³ de *Homo erectus*, el antepasado

directo de *Homo sapiens* que vivió en Europa y Asia, y posteriormente hasta los 1.400 cm³ o más en nuestra especie.

El papel de la selección de grupo en el origen evolutivo de las sociedades humanas ha sido primordial, aunque entremezclado con la selección a nivel individual.

Para comprender lo que sabemos sobre nuestros propios orígenes, o al menos lo que creemos que sabemos, resulta útil recordar momentáneamente la organización más elemental de nuestros primos filogenéticos, los chimpancés y los bonobos. Su comportamiento instintivo está recubierto de una fina capa de cultura. Estos grandes simios de África viven en comunidades compuestas por hasta ciento cincuenta miembros, que se unen para defender sus territorios, utilizando medios violentos. Cada comunidad está formada por grupos que cambian fácilmente, cada uno de ellos conteniendo generalmente de cinco a diez miembros. El comportamiento agresivo es común tanto dentro de las comunidades como de los grupos y, si acaso, es más pronunciado entre estos últimos. Los machos suelen ser los principales agresores a nivel individual, y su propósito es ganar estatus y dominancia tanto para ellos como para sus grupos.

Los machos jóvenes de las comunidades forman a menudo bandas o pandillas con las que realizan incursiones transfronterizas con el propósito de matar o expulsar a miembros de otras comunidades y adquirir así territorio nuevo. John Mitani, de la Universidad de Michigan, y sus colaboradores fueron testigos *in situ* de cómo los chimpancés conquistaban territorios en el parque nacional Kibale de Uganda. La guerra, o, más exactamente, una serie de incursiones transfronterizas, duró más de diez años.

Toda la campaña tenía un siniestro parecido con las de los humanos. Cada diez o catorce días, las patrullas de hasta veinte machos penetraban en territorio enemigo, se movían silenciosamente en fila, escrutaban el terreno desde el suelo y desde las copas de los árboles y se detenían cautelosamente con cada ruido cercano que oían. Si se topaban con un grupo mayor que el suyo, los invasores rompían filas y huían a su propio territorio. Sin embargo, si se topaban con un macho solitario, saltaban sobre él y le golpeaban hasta la muerte. Cuando a quien se encontraban era a una hembra, la solían dejar marchar. Sin embargo,

esta tolerancia no era una demostración de galantería. Si la hembra portaba un bebé, se lo quitaban, lo mataban y se lo comían. Finalmente, después de ejercer tanta presión, durante tanto tiempo y de forma tan despiadada, los residentes abandonaron y los grupos de invasores se anexionaron el territorio enemigo, añadiendo un 22 % de tierra a la que ya controlaba su comunidad.

La hipótesis más razonable para muchos antropólogos es que las patrullas transfronterizas y los asesinatos de los chimpancés son un resultado incidental de la agresividad, la cual ha alcanzado una intensidad anormal como consecuencia de la destrucción causada por los humanos, que incluye la deforestación de sus hábitats, la introducción de enfermedades y la caza de ejemplares como alimento. Otros antropólogos han optado por la explicación contraria, basada en la biología evolutiva, según la cual las depredaciones de los chimpancés son adaptaciones genéticas que han evolucionado sin la influencia humana.

En 2014, un equipo internacional compuesto por treinta antropólogos y biólogos recopiló información sobre los bien documentados asesinatos llevados a cabo por los chimpancés. Descubrieron que más del 90 % de los ataques fueron protagonizados por machos, y que dos terceras partes fueron entre comunidades y no entre grupos. Observaron una gran variación en la magnitud de la agresividad entre una comunidad y otra, pero no se correlacionaba con las diferencias en la actividad humana circundante a las poblaciones de chimpancés. Se podía ver, mediante una observación directa, que en las comunidades de los vencedores de los conflictos fronterizos aumentaba tanto la supervivencia como la reproducción. En otras palabras, la guerra de los chimpancés impulsaba la selección de grupo.

La violencia letal en tiempos de guerra es tan común en las sociedades humanas que nos sugiere que se trata de un instinto adaptativo de nuestra propia especie. No solo es un hecho prácticamente global, sino que tiene asociada una mortalidad comparable a la guerra entre grupos de chimpancés. El lector puede consultar algunos de los datos que apoyan esta suposición en la tabla 1.

Las sociedades de cazadores recolectores, juzgadas a partir de sus restos arqueológicos y gracias al estudio de las pocas que han sobrevivido hasta nuestros días, nos proporcionan pruebas sobre el origen de la humanidad como

especie. La gente vivía en pequeños grupos compuestos principalmente por parientes. Estaban unidos a otros grupos por parentescos y matrimonios. Eran leales al conjunto formado por todos los grupos, aunque nunca tanto como para impedir el asesinato y las incursiones vengativas ocasionales. Solían ser desconfiados, temerosos y ocasionalmente hostiles con otras comunidades. La violencia letal era algo común. La población original de Australia que resistió frente a la colonización nos proporciona pruebas muy valiosas. Azar Gat, un investigador de la Universidad de Tel Aviv, ha escrito: «El conjunto de pruebas de la Australia aborígen, el único continente de cazadores-recolectores, demuestra extraordinariamente que la violencia letal humana, incluyendo la lucha grupal, existió en todos los niveles sociales, fuera cual fuera la densidad de población, en la organización social más simple y en todos los tipos de ambientes».

Tabla 1.

Pruebas arqueológicas y etnográficas de la proporción de Mortalidad de adultos debida a la guerra.

«Años antes del presente» en el título de la columna central se refiere a 2008.

[Fuente: Samuel Bowles, «Did warfare among ancestral hunter-gatherers affect the evolution of human social behaviors?», *Science* 324 (5932): 1295 (2009). Las referencias primarias no se incluyen en la tabla que reproducimos aquí.]

<i>Yacimiento arqueológico</i>	<i>Prueba arqueológica Fecha aproximada (años antes del presente)</i>	<i>Proporción de mortalidad de adultos debida a la guerra</i>
Columbia Británica (30 yacimientos)	5.500-334	0,23

Nubia (cementerio 117)	14.000-12.000	0,46
Nubia (cerca del cementerio 117)	14.000-12.000	0,03
Vasilivka III, Ucrania	11.000	0,21
Voloske, Ucrania	«Epipaleolítico»	0,22
California meridional (28 yacimientos)	5.500-628	0,06
California central	3.500-500	0,05
Suecia (Skateholm I)	6.100	0,07
California central	2.415-1.773	0,08
Sarai Nahar Rai, India septentrional	3.140-2.854	0,30
California central (2 yacimientos)	2.240-238	0,04
Gobero, Nigeria	16.000-8.200	0,00
Calumnata, Argelia	8.300-7.300	0,04
Isla Téviéc, Francia	6.600	0,12
Bogebakken,	6.300-5.800	0,12

Dinamarca

<i>Población, región</i>	<i>Prueba etnográfica (fechas)</i>	<i>Proporción de mortalidad de adultos debida a la guerra</i>
Ache, Paraguay Oriental*	Precontacto (1970)	0,30
Hiwi, Venezuela- Colombia*	Precontacto (1960)	0,17
Murngin, NE de Australia*†	1910-1930	0,21
Ayoreo, Bolivia- Paraguay‡	1920-1979	0,15
Tiwi, Australia septentrional§	1893-1903	0,10
Modoc, California septentrional§	«Época de los aborígenes»	0,13
Casiguran Agta, Filipinas*	1936-1950	0,05
Anbara, Australia septentrional*†	1950-1960	0,04

* Recolectores. † Marítimos. ‡ Recolectores-horticultores estacionales. § Cazadores-recolectores sedentarios. || Establecidos recientemente.

Aunque durante el combate puro la agresión tribal humana se parece mucho a

la de los chimpancés, su organización es mucho más compleja al nivel individual. Uno de los mejores ejemplos de ese perfeccionamiento es el aportado por Napoleon A. Chagnon y otros antropólogos sobre los Yanomamo del norte de la cuenca del Amazonas. La agresión violenta es territorial, lo que significa que las aldeas suelen entrar en conflicto entre sí y, como consecuencia de ello, aquellas con menos de cuarenta individuos no pueden sobrevivir. A medida que las relaciones individuales se vuelven más complejas, la estructura de los grupos familiares se difumina. Se crean con cierta regularidad coaliciones formadas por individuos de diferentes linajes que viven en aldeas separadas. Están constituidas por hombres de edad similar y lo más frecuente es que se trate de primos maternos. Cuando matan juntos, su prestigio como miembros de una casta especial llamada *unokai* aumenta, y normalmente pasan a vivir en la misma aldea.

Este grado de coalición y formación de alianzas resalta las diferencias en estructura social que distinguen a los humanos de los chimpancés y otros primates sociales. Pero la organización resultante no minimiza la importancia de la competición a nivel de grupo como fuerza impulsora de la evolución social humana. Todo lo contrario, es absolutamente razonable pensar que dichas alianzas han sido favorecidas a lo largo de la historia humana mediante evolución cultural. Los modelos matemáticos ideados por Maxime Derex y su equipo de la Universidad de Montpellier pusieron de manifiesto que el tamaño del grupo y la complejidad cultural se refuerzan mutuamente en la coevolución de la herencia y la cultura.

Cuanto mayor sea el tamaño del grupo, con más frecuencia se lograrán innovaciones dentro de él. El conocimiento comunal se deteriora más lentamente y la diversidad cultural se conserva mejor y durante más tiempo.

Existe un consenso creciente entre los paleontólogos en cuanto a que el origen de nuestra especie (y de la enorme capacidad memorística que la define) se forjó a la luz de las hogueras de los campamentos africanos. El impulso fue, como ya he dicho, la posibilidad de cocinar la carne, primero gracias a los fuegos ocasionados por los rayos que impactaban sobre el terreno y que ocasionaban fuegos que eran aprovechados por los cazadores tribales, y más

adelante gracias a las antorchas que podían trasladar de un campamento a otro. La carne cocinada tiene mucha energía, es un alimento muy digerible y es fácil de transportar para aquellos que se desplazan de un lugar a otro. Condujo a la cohesión de los miembros de los distintos grupos y permitió la conversación y la división del trabajo. Gracias a la evolución mental se pudo desarrollar el comportamiento cooperativo y altruista al servicio del grupo en su conjunto. La inteligencia social pasó a tener mucho peso.

Respecto al contenido de las charlas de campamento de los primeros *Homo*, empezando en las poblaciones de *habilis*, lo único que podemos hacer es especular. Sin embargo, podemos deducir una idea general de su contenido, a partir de las conversaciones que mantienen los grupos de los cazadores-recolectores que quedan en la actualidad. Dada la importancia de estas pruebas, resulta sorprendente lo que han tardado en aparecer análisis cuidadosos de estas conversaciones. Las grabaciones realizadas por la antropóloga Polly W. Wiessner de las conversaciones de los Ju/'hoansi (!Kung) del África meridional ponen de manifiesto una importante diferencia entre las que serían «charlas diurnas», centradas en la recolección de alimentos, la distribución de los recursos y otros asuntos económicos, y las «charlas nocturnas», dedicadas principalmente a contar historias, algunas sobre individuos vivos, a veces fascinantes, en cuyo caso suelen derivar fácilmente en cantos, bailes y conversaciones religiosas. De noche, el grueso de la conversación, más o menos el 40 %, consistía en historias y otro 40 % se dedicaba a hablar de mitos. Durante el día, solo unas pocas trataban de historias y ninguna sobre mitos.

Al final de la tarde, las familias se reunían alrededor de sus propias fogatas para compartir la cena. Después de cenar y siendo ya oscuro, el estado de ánimo más tenso del día se relajaba y las personas reunidas alrededor de fogatas individuales tenían ganas de hablar, crear música o bailar. Algunas noches, se reunían grupos grandes y en otras ocasiones eran grupos más pequeños. El foco de la conversación cambiaba radicalmente cuando se dejaban de lado temas económicos y quejas sociales. Y, a partir de ahí, se desarrolló el 81 % de toda la charla, compuesta por largas conversaciones ...

Tanto los hombres como las mujeres contaban historias, especialmente los ancianos que ya tenían maestría en ello. Los líderes de los campamentos solían ser buenos contadores de historias, aunque no solo ellos. Dos de los mejores contadores de historias de la década de 1970 eran ciegos, pero eran apreciados por su humor y sus habilidades verbales. Las historias proporcionaban una situación beneficiosa para todos: era muy probable que aquellos que ponían todo su empeño en entretener a los demás obtuvieran reconocimiento a medida que sus historias viajaban. Aquellos que escuchaban se entretenían reviviendo las experiencias de otros sin coste alguno. Dado que contar historias es algo tan

importante para recordar y conocer a las personas más allá del campamento, es muy posible que haya operado una fuerte selección social para la manipulación del lenguaje para que este pudiera expresar intenciones y emociones.



Un contador de historias de la tribu Ju/'hoansi San

Desde que aparecieron los primeros *Homo* y a medida que el tamaño del cerebro fue creciendo, casi se puede asegurar que el tiempo dedicado a las interacciones sociales también fue aumentando. Robin I. M. Dunbar, de la Universidad de Oxford, demostró la existencia de esa tendencia creciente. Utilizó dos correlaciones procedentes de especies vivas de monos y simios: primero, el tiempo que pasan acicalándose como función del tamaño del grupo, y segundo, la relación en los simios entre el tamaño del grupo y la capacidad craneal. Al extender este método a los australopitecos y la línea *Homo* de especies nacidas a partir de ellos, sugirió que el «tiempo requerido para vida social» pasó de aproximadamente una hora al día a dos horas en las primeras especies de *Homo* y, a partir de ahí, hasta llegar a las cuatro a cinco horas de los humanos modernos. En resumen, las interacciones sociales más largas son un componente esencial para la evolución de un cerebro más grande y una mayor inteligencia.

Referencias y lecturas adicionales

Capítulo 1

LA BÚSQUEDA DE NUESTRA GÉNESIS

Darwin, C., *On the Origin of Species*, John Murray, Londres, 1859 (hay trad. cast.: *El origen de las especies*, Espasa-Calpe, Madrid, 1988).

Haidt, J., *The Righteous Mind: Why Good People Are Divided by Politics and Religion*, Pantheon Books, Nueva York, 2012 (hay trad. cast.: *La mente de los justos: Por qué la política y la religión dividen a la gente sensata*, Ediciones Deusto, Barcelona, 2019).

Ruse, M., y J. Travis (editores), *Evolution: The First Four Billion Years*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 2009.

Standen, E. M., T. Y. Du, y H. C. E. Larsson, «Developmental plasticity and the origin of tetrapods», *Nature* 513(7516) (2014), pp. 54-58.

West-Eberhard, M. J., *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford University Press, Nueva York, 2003.

Wilson, E. O., *The Social Conquest of Earth*, Liveright, Nueva York, 2012 (hay trad. cast.: *La conquista social de la Tierra: ¿De dónde venimos? ¿Qué somos? ¿Adónde vamos?*, Debate, Barcelona, 2014).

—, *The Meaning of Human Existence*, Liveright, Nueva York, 2014 (hay trad. cast.: *El sentido de la existencia humana*, Gedisa, Barcelona, 2016).

Capítulo 2

LAS GRANDES TRANSICIONES DE LA EVOLUCIÓN

- An J. H., E. Goo, H. Kim, Y-S. Seo, e I. Hwang, «Bacterial quorum sensing and metabolic slowing in a cooperative population», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111(41) (2014), pp. 14912-14917.
- Maynard Smith, J., y E. Szathmáry, *The Major Transitions of Evolution*, W. H. Freeman Spektrum, Nueva York, 1995 (hay trad. cast.: *Ocho hitos de la evolución*, Tusquets, Barcelona, 2001).
- Miller, M. B., y B. L. Basler, «Quorum sensing in bacteria», *Annual Review of Microbiology*, 55 (2001), pp. 165-199.
- Wilson, E. O., *The Insect Societies*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 1971.

Capítulo 3

EL DILEMA DE LAS GRANDES TRANSICIONES Y CÓMO SE RESOLVIÓ

- Boehm, C., *Moral Origins: The Evolution of Virtue, Altruism, and Shame*, Basic Books, Nueva York, 2012.
- Graziano, M. S. N., *Consciousness and the Social Brain*, Oxford University Press, Nueva York, 2013.
- Haidt, J., *The Righteous Mind: Why Good People Are Divided by Politics and Religion*, Pantheon Books, Nueva York, 2012 (hay trad. cast.: *La mente de los justos: Por qué la política y la religión dividen a la gente sensata*, Ediciones Deusto, Barcelona, 2019).
- Li, L., H. Peng, J. Kurths, Y. Yang, y H. J. Schellnhuber, «Chaos-order transition in foraging behaviour of ants», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111(23) (2014), pp. 8392-8397.
- Pruitt, J. N., «A real-time eco-evolutionary dead-end strategy is mediated by the traits of lineage progenitors and interactions with colony invaders», *Ecology Letters* 16 (2013), pp. 879-886.

- Ruse, M. (editor), *Philosophy After Darwin*, Princeton University Press, Princeton, NJ, 2009.
- Wilson, E. O., *The Meaning of Human Existence*, Liveright, Nueva York, 2014 (hay trad. cast.: *El sentido de la existencia humana*, Gedisa, Barcelona, 2016).
- Wright, C. M., C. T. Hollbrok, y J. N. Pruitt, «Animal personality aligns task specialization and task proficiency in a spider society», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111(26) (2014), pp. 9533-9537.

Capítulo 4

LA EVOLUCIÓN SOCIAL A LO LARGO DEL TIEMPO

- Darwin, C., *On the Origin of Species*, John Murray, Londres, 1859 (hay trad. cast.: *El origen de las especies*, Espasa-Calpe, Madrid, 1988).
- Dunlap, A. S., y D. W. Stephens, «Experimental evolution of prepared learning», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 11(32) (2014), pp. 11750-11755.
- Hendrickson, H., y P. B. Rainey, «How the unicorn got its horn», *Nature* 489(7417) (2012), pp. 504-505.
- Hutchinson, J., «Dynasty of the plastic fish», *Nature* 513(7516) (2014), pp. 37-38.
- Maynard Smith, J., y E. Szathmáry, *The Major Transitions of Evolution*, W. H. Freeman Spektrum, Nueva York, 1995 (hay trad. cast.: *Ocho hitos de la evolución*, Tusquets, Barcelona, 2001).
- Melo, D., y G. Marroig, «Directional selection can drive the evolution of modularity in complex traits», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112(2) (2015), pp. 470-475.
- Standen, E. M., T. Y. Du, y H. C. E. Larsson, «Developmental plasticity and the origin of tetrapods», *Nature* 513(7516) (2014), pp. 54-58.
- West-Eberhard, M. J., *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford University Press, Nueva York, 2003.

Capítulo 5

PASOS FINALES QUE CONDUCEN A LA EUSOCIALIDAD

- Bang, A., y R. Gadagkar, «Reproductive queue without overt conflict in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata*», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109(36) (2012), pp. 14494-14499.
- Biedermann, P. H. W., y M. Taborsky, «Larval helpers and age polytheism in ambrosia beetles», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 108(41) (2011), pp. 17064-17069.
- Cockburn, A., «Evolution of helping in cooperatively breeding birds», *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 29 (1998), pp. 141-177.
- Costa, J. T., *The Other Insect Societies*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 2006.
- Derex, M., M. P. Beugin, B. Godelle, y M. Raymond, «Experimental evidence for the influence of group size on cultural complexity», *Nature* 503(7476) (2013), pp. 389-391.
- Evans, H. E., «The evolution of social life in wasps», *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology* 2 (1958), pp. 449-451.
- Hölldobler, B., y E. O. Wilson, *The Ants*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 1990.
- Hunt, J. H., «A conceptual model for the origin of worker behaviour and adaptation of eusociality», *Journal of Evolutionary Biology* 25 (2011), pp. 1-19.
- Liu, J., R. Martínez-Corral, A. Prindle, D. Y. D. Lee, J. Larkin, M. Gabalda-Sagarra, J. García-Ojalvo, y G. M. Süel, «Coupling between distant biofilms and emergence of nutrient time-sharing», *Science* 356(6338) (2017), pp. 638-642.
- Michener, C. D., «The evolution of social life in bees», *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology* 2 (1958), pp. 441-447.
- Nalepa, C. A., «Origin of termite eusociality: Trophallaxis integrates the social, nutritional, and microbial environment», *Ecological Entomology* 40(4)

- (2015), pp. 323-335.
- Pruitt, J. N., «Behavioural traits of colony founders affect the life history of their colonies», *Ecology Letters* 15 (2012), pp. 1026-1032.
- Rendueles, O., P. C. Zee, I. Dinkelacker, M. Amherd, S. Wielgoss, y G. J. Velicer, «Rapid and widespread de novo evolution of kin discrimination», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112(29) (2015), pp. 9076-9081.
- Richerson, P., «Group size determines cultural complexity», *Nature* 503(7476) (2013), pp. 351-352.
- Rosenthal, S. B., C. R. Twomey, A. T. Hartnett, H. S. Wu, y I. D. Couzin, «Revealing the hidden networks of interaction in mobile animal groups allows prediction of complex behavioural contagion», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112(15), pp. 4690-4695.
- Szathmáry, E., «To group or not to group?», *Science* 334(6063) (2011), pp. 1648-1649.
- Wilson, E. O., *The Insect Societies*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 1971.
- , *Sociobiology: The New Synthesis*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 1975 (hay trad. cast.: *Sociobiología*, Omega, Barcelona, 1980).
- , *On Human Nature*, Harvard University Press, Cambridge, MA, 1978 (hay trad. cast.: *Sobre la naturaleza humana*, Fondo de Cultura Económica, Madrid, 1983).
- , «One giant leap: How insects achieved altruism and colonial life», *BioScience* 58(1) (2008), pp. 17-25.
- Wilson, E. O., y M. A. Nowak, «Natural selection drives the evolution of ant life cycles», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111(35) (2014), pp. 12585-12590.

Capítulo 6

SELECCIÓN DE GRUPO

- Abbot, P., J. H. Withgott, y N. A. Moran, «Genetic conflict and conditional altruism in social aphid colonies», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 98(21) (2001), pp. 12068-12071.
- Abouheif, E., y G. A. Wray, «Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants», *Science* 297(5579) (2002), pp. 249-252.
- Adams, E. S., y M. T. Balas, «Worker discrimination among queens in newly founded colonies of the fire ant *Solenopsis Invicta*», *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45(5) (1999), pp. 330-338.
- Allen, B., M. A. Nowak, y E. O. Wilson, «Limitations of inclusive fitness», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 110(50), pp. 20135-20139.
- Avila, P., y L. Fromhage, «No synergy needed: Ecological constraints favour the evolution of eusociality», *American Naturalist* 186(1), pp. 31-40.
- Bang, A., y R. Gadagkar, «Reproductive queue without overt conflict in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata*», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109(36) (2012), pp. 14494-14499.
- Birch, J., y S. Okasha, «Kin selection and its critics», *BioScience* 65(1), pp. 22-32.
- Boehm, C., *Moral Origins: The Evolution of Virtue, Altruism, and Shame*, Basic Books, Nueva York, 2012.
- Bourke, A. F. G., «A social rearrangement: Genes and queens», *Nature* 493(7434) (2013), p. 612.
- De Vladar, H. P., y E. Szathmáry, «Beyond Hamilton's rule», *Science* 356(6337) (2017), pp. 485-486.
- Gat, A., «Long childhood, family networks, and cultural exclusivity: Missing links in the debate over human group selection and altruism», *Evolutionary Studies in Imaginative Culture* 2(1) (2018), pp. 49-58.
- Haidt, J., *The Righteous Mind: Why Good People Are Divided by Politics and Religion*, Pantheon Books, Nueva York, 2012 (hay trad. cast.: *La mente de*

- los justos: Por qué la política y la religión dividen a la gente sensata*, Ediciones Deusto, Barcelona, 2019).
- Hölldobler, B., y E. O. Wilson, *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*, W. W. Norton, Nueva York, 2009 (hay trad. cast.: *El superorganismo: Belleza y elegancia de las asombrosas sociedades de insectos*, Katz editores, Madrid, 2014).
- Hunt, J. H., «An origin of eusociality without kin selection» (2018), en preparación.
- Kapheim, K. M., *et al.*, «Genomic signatures of evolutionary transitions from solitary to group living», *Science* 348(6239) (2015), pp. 1139-1142.
- Linksvayer, T., «Evolutionary biology: Survival of the fittest group», *Nature* 514(7522) (2014), pp. 308-309.
- Mank, J. E., «A social rearrangement: Chromosome mysteries», *Nature* 493(7434) (2013), pp. 612-613.
- Nalepa, C. A., «Origin of termite eusociality: Trophallaxis integrates the social, nutritional, and microbial environment», *Ecological Entomology* 40(4) (2015), pp. 323-335.
- Nowak, M. A., A. McAvoy, B. Allen, y E. O. Wilson, «The general form of Hamilton's rule makes no predictions and cannot be tested empirically», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 114(22) (2017), pp. 5665-5670.
- Oster, G. F., y E. O. Wilson, *Caste and Ecology in the Social Insects*, Princeton University Press, Princeton, NJ, 1978.
- Pruitt, J. N., «Behavioural traits of colony founders affect the life history of their colonies», *Ecology Letters* 15 (2012), pp. 1026-1032.
- , «A real-time eco-evolutionary dead-end strategy is mediated by the traits of lineage progenitors and interactions with colony invaders», *Ecology Letters* 16 (2013), pp. 879-886.
- , y C. J. Goodnight, «Site-specific group selection drives locally adapted group compositions», *Nature* 514(7522) (2014), pp. 359-362.
- Rendueles, O., P. C. Zee, I. Dinkelacker, M. Amherd, S. Wielgoss, y G. J. Velicer, «Rapid and widespread de novo evolution of kin discrimination»,

- Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112(29) (2015), pp. 9076-9081.
- Ruse, M., y J. Travis, editores, *Evolution: The First Four Billion Years*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 2009.
- Science and Technology: Ecology, «Pack Power», *The Economist*, 30 de mayo de 2015, pp. 79-80.
- Shbailat, S. J., y E. Abouheif, «The wing patterning network in the wingless castes of myrmicine and formicine species is a mix of evolutionary labile and non-labile genes», *Journal of Experimental Zoology (Part B: Molecular and Developmental Evolution)* 320 (2013), pp. 74-83.
- Silk, J. B., «Animal Behaviour: The evolutionary roots of lethal conflict», *Nature* 513(7518) (2014), pp. 321-322.
- Teseo, S., D. J. Kronauer, P. Jaisson, y N. Châline, «Enforcement of reproductive synchrony via policing in a clonal ant», *Current Biology* 23(4) (2013), pp. 328-332.
- Thompson, F. J., M. A. Cant, H. H. Marshall, E. I. K. Vitikainen, J. L. Sanderson, H. J. Nichols, J. S. Gilchrist, M. B. V. Bell, A. J. Young, S. J. Hodge, y R. A. Johnstone, «Explaining negative kin discrimination in a cooperative mammal society», *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA* 114(20) (2017), pp. 5207-5212.
- Tschinkel, W. R., *The Fire Ants*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 2006.
- Wang, J., Y. Wurm, M. Nipitwattanaphon, O. Riba-Grognuz, Y. C. Huang, D. Shoemaker, y L. Keller, «A Y-like social chromosome causes alternative colony organization in fire ants», *Nature* 493(7434), pp. 664-668.
- Wilson, D. S., y E. O. Wilson, «Rethinking the theoretical foundation of sociobiology», *Quarterly Review of Biology* 82(4) (2007), pp. 327-348.
- Wilson, E. O., *The Insect Societies*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 1971.
- , «One giant leap: How insects achieved altruism and colonial life», *BioScience* 58(1) (2008), pp. 17-25.
- , *The Social Conquest of Earth*, Liveright, Nueva York, 2012 (hay trad. cast.:

La conquista social de la Tierra: ¿De dónde venimos? ¿Qué somos? ¿Adónde vamos?, Debate, Barcelona, 2014).

Wilson, M. L., *et al.* «Lethal aggression in *Pan* is better explained by adaptive strategies than human impacts», *Nature* 513(7518), pp. 414-417.

Wright, C. M., C. T. Hollbrok, y J. N. Pruitt, «Animal personality aligns task specialization and task proficiency in a spider society», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111(26) (2014), pp. 9533-9537.

Capítulo 7

LA HISTORIA DE LA ESPECIE HUMANA

Aanen, D. K., y T. Blisseling, «The birth of cooperation», *Science* 345(6192) (2014), pp. 29-30.

An J. H., E. Goo, H. Kim, Y-S. Seo, e I. Hwang, «Bacterial quorum sensing and metabolic slowing in a cooperative population», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111 (41) (2014), pp. 14912-14917.

Antón, S. C., R. Potts, y L. C. Aiello, «Evolution of early Homo: An integrated biological perspective», *Science* 345(6192) (2014), p. 45.

Barragan, R. C., y C. S. Dweck, «Rethinking natural altruism: Simple reciprocal interactions trigger children's benevolence», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111(48), pp. 17071-17074.

Bateman, T. S., y A. M. Hess, «Different personal propensities among scientists relate to deeper vs. broader knowledge contributions», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112(12), pp. 3653-3658.

Boardman, J. D., B. W. Domingue, y J. M. Fletcher, «How social and genetic factors predict friendship networks», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109(43) (2012), pp. 17377-17381.

Boehm, C., *Moral Origins: The Evolution of Virtue, Altruism, and Shame*, Basic Books, Nueva York, 2012.

Botero, C. A., B. Gardner, K. R. Kirby, J. Bulbulia, M. C. Gavin, y R. D. Gray, «The ecology of religious beliefs», *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences, USA* 111(47) (2014), pp.16784-16789.
- Brown, K. S., C. W. Marean, Z. Jacobs, B. J. Schoville, S. Oestmo, E. C. Fisher, J. Bernatchez, P. Karkanas, y T. Matthews, «An early and enduring advanced technology originating 71,000 years ago in South Africa», *Nature* 491(7425) (2012), pp. 590-593.
- Cockburn, A., «Evolution of helping in cooperatively breeding birds», *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 29 (1998), pp. 141-177.
- Crockett, M. J., Z. Kurth-Nelson, J. Z. Siegel, P. Dayan, y R. J. Dolan, «Harm to others outweighs harm to self in moral decision making», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 11(48) (2014), pp. 17320-17325.
- Di Cesare, G., C. Di Dio, M. Marchi, y G. Rizzolatti, «Expressing out internal states and understanding those of others», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112(33) (2015), pp. 10331-10335.
- Dunbar, R. I. M., «How conversations around campfires came to be», *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(39) (2014), pp. 14013-14014.
- Flannery, K. V., y J. Marcus, *The Creation of Inequality: How Our Prehistoric Ancestors Set the Stage for Monarchy, Slavery, and Empire*, Harvard University Press, Cambridge, MA, 2012.
- Foer, J., «It's time for a conversation (dolphin intelligence)», *National Geographic* 227(5) (2015), pp. 30-55.
- Gallo, E., y C. Yan, «The effects of reputational and social knowledge on cooperation», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112(12) (2015), pp. 3647-3652.
- Gintis, H., *Individuality and Entanglement: The Moral and Material bases of Social Life*, Princeton University Press, Princeton, NJ, 2016.
- Gómez, J. M., M. Verdú, A. González-Megías, y M. Méndez, «The phylogenetic roots of human lethal violence», *Nature*, 538(7624) (2016), pp. 233-237.
- González-Forero, M., y S. Gavrileta, «Evolution of manipulated behavior», *American Naturalist* 182(4) (2013), pp. 439-451.
- Gottschall, J., y D. S. Wilson, editores, *The Literary Animal: Evolution and the Nature of Narrative*, Northwestern University Press, Evanston, IL, 2005.

- Halevy, N., y E. Halali, «Selfish third parties act as peacemakers by transforming conflicts and promoting cooperation», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112(22) (2015), pp. 6937-6942.
- Heinrich, B., *Racing the Antelope: What Animals Can Teach Us About Running and Life*, Cliff Street, Nueva York, 2001.
- Hilbe, C., B. Wu, A. Traulsen, y M. A. Nowak, «Cooperation and control in multiplayer social dilemmas», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111(46) (2014), pp. 16425-16430.
- Hoffman, M., E. Yoeli, y M. A. Nowak, «Cooperate without looking: Why we care what people think and not just what they do», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112(6) (2015), pp. 1727-1732.
- Keiser, C. N., y J. N. Pruitt, «Personality composition is more important than group size in determining collective foraging behaviour in the wild», *Proceedings of the Royal Society B* 281(1796) (2014), pp. 1424-1430.
- Leadbeater, E., J. M. Carruthers, J. P. Green, N. S. Rosen, y J. Field, «Nest inheritance is the missing source of direct fitness in a primitively eusocial insect», *Science* 333(6044) (2011), pp. 874-876.
- LeBlanc, S. A., y K. E. Register, *Constant Battles: The Myth of the Peaceful, Noble Savage*, St. Martin's Press, Nueva York, 2003.
- Liu, J., R. Martínez-Corral, A. Prindle, D. Y. D. Lee, J. Larkin, M. Gabalda-Sagarra, J. García-Ojalvo, y G. M. Süel, «Coupling between distant biofilms and emergence of nutrient time-sharing», *Science* 356(6338) (2017), pp. 638-642.
- Macfarlan, S. J., R. S. Walker, M. V. Flinn, y N. A. Chagnon, «Lethal coalitionary aggression and long-term alliance formation among Yanomamö men», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111(47) (2014), pp. 16662-16669.
- Martínez, A. E., y J. P. Gómez, «Are mixed-species bird flocks stable through two decades?», *American Naturalist* 181(3) (2013), pp. E53-E59.
- Mesterton-Gibbons, M., y S. M. Heap, «Variation between self- and mutual assessment in animal contests», *American Naturalist* 183(2) (2014), pp. 193-213.

- Miller, M. B., y B. L. Basler, Quorum sensing in bacteria, *Annual Review of Microbiology*, 55 (2001), pp. 165-199.
- Muchnik, L., S. Aral, y S. J. Taylor, «Social influence bias: A randomized experiment», *Science* 341(6146) (2013), pp. 647-651.
- Opie, C., *et al.*, «Phylogenetic reconstruction of Bantu kinship challenges main sequence theory of human social evolution», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111(49) (2014), pp. 17414-17419.
- Rand, D. G., M. A. Nowak, J. H. Fowler, y N. A. Christakis, «Static network structure can stabilize human cooperation», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111(48) (2014), pp. 17093-17098.
- Roes, F. L., «Permanent group membership», *Biological Theory* 9(3) (2014), pp. 318-324.
- Suderman, R., J. A. Bachman, A. Smith, P. K. Sorger, y E. J. Deeds, «Fundamental trade-offs between information flow in single cells and cellular populations», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 114(22) (2017), pp. 5755-5760.
- Thomas, E. M., *The Old Way: A Story of the First People*, Farrar, Straus and Giroux, Nueva York, 2006.
- Tomasello, M., *The Cultural Origins of Human Cognition*, Harvard University Press, Cambridge, MA, 1999 (hay trad. cast.: *Los orígenes de la comunicación humana*, Katz editores, Madrid, 2013).
- Wiessner, P. W., «Embers of society: Firelight talk among the Ju/'hoansi Bushmen», *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111(39) (2014), pp. 14027-14035.
- Wilson. E. O., *Sociobiology: The New Synthesis*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 1975, p. 39. (hay trad. cast.: *Sociobiología*, Omega, Barcelona, 1980).
- , *The Social Conquest of Earth*, Liveright, Nueva York, 2012 (hay trad. cast.: *La conquista social de la Tierra: ¿De dónde venimos? ¿Qué somos? ¿Adónde vamos?*, Debate, Barcelona, 2014).
- , *The Meaning of Human Existence*, Liveright, Nueva York, 2014 (hay trad. cast.: *El sentido de la existencia humana*, Gedisa, Barcelona, 2016).

Wilson, M. L., *et al.* «Lethal aggression in Pan is better explained by adaptive strategies than human impacts», *Nature* 513(7518) (2014), pp. 414-417.

Wrangham, R. W., *Catching Fire: How Cooking Made Us Human*, Basic Books, Nueva York, 2009.

Wrangham, R. W., y D. Peterson, *Demonic Males: Apes and the Origins of Human Violence*, Houghton Mifflin, Boston, 1996.

Génesis. El origen de las sociedades
Edward O. Wilson

No se permite la reproducción total o parcial de este libro, ni su incorporación a un sistema informático, ni su transmisión en cualquier forma o por cualquier medio, sea éste electrónico, mecánico, por fotocopia, por grabación u otros métodos, sin el permiso previo y por escrito del editor. La infracción de los derechos mencionados puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual (Art. 270 y siguientes del Código Penal)

Diríjase a CEDRO (Centro Español de Derechos Reprográficos) si necesita reproducir algún fragmento de esta obra.
Puede contactar con CEDRO a través de la web www.conlicencia.com o por teléfono en el 91 702 19 70 / 93 272 04 47

Título original: *Genesis. The Deep Origin of Societies*

© Edward O. Wilson, 2019

© de las ilustraciones, Debby Cotter Kaspari, 2019

© de la traducción, Pedro Pacheco González, 2020

© del diseño de la cubierta, Planeta Arte & Diseño

© de la ilustración de la cubierta, Birgit Palma

© Editorial Planeta S. A., 2020

Av. Diagonal, 662-664, 08034 Barcelona (España)

Crítica es un sello editorial de Editorial Planeta, S. A.

www.ed-critica.es

www.planetadelibros.com

Primera edición en libro electrónico (epub): abril de 2020

ISBN: 978-84-9199-227-1 (epub)

Conversión a libro electrónico: Realización Planeta