

Capítulo 5: ¿A QUÉ NIVEL ACTÚA LA SELECCIÓN NATURAL?

Manuel Soler

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL Y ECOLOGÍA. FACULTAD DE CIENCIAS. UNIVERSIDAD DE GRANADA.
18071-Granada. E-mail: msoler@goliat.ugr.es

Teóricamente la selección podría actuar sobre cualquier sistema en el que (1) exista variabilidad fenotípica, (2) las distintas variables fenotípicas sean responsables de diferentes eficacias biológicas, y (3), la eficacia biológica sea heredable. El nivel de selección ha sido un tema sumamente polémico en el que los defensores de la selección a diferentes niveles (a nivel de individuo, de grupo o de genes, principalmente) han protagonizado debates tan vehementes e interminables como estériles desde el punto de vista científico. Actualmente se impone la idea de que existe una jerarquía de interactores (entidades que interactúan entre sí dando lugar a una replicación diferencial en la creación de la siguiente generación) y replicadores (entidades que pasan con su estructura intacta a la siguiente generación), y que la selección natural está actuando a distintos niveles (teoría de la selección multinivel). Sin embargo, hay que partir de la base de que, aunque la selección puede tener lugar a otros niveles, lo general es que sea bastante débil comparada con la que existe a nivel de organismo. Es importante no perderse en debates estériles, y en el futuro próximo habría que prestar especial atención a dos cuestiones: primera, de qué manera la selección natural entre unidades biológicas (interactores) de bajo nivel (por ejemplo, los individuos), crean unidades de más alto nivel (por ejemplo, las sociedades); y segunda, partiendo de la base de que la selección natural actúa a múltiples niveles, cómo la selección natural que está actuando a un nivel afecta a la selección natural que actúa a otros niveles (conflicto genómico).

Introducción

Darwin, en su teoría de la evolución, explicaba la organización funcional de los seres vivos como el resultado de la selección natural (ver Capítulo 7), y partía de la base de que la selección natural es un proceso que actúa sobre los individuos. Sin embargo, aunque para Darwin estaba muy claro que la unidad fundamental de selección es el individuo, esta cuestión ha sido objeto de controversia en innumerables ocasiones. La base de la polémica estuvo, al principio, en una interpretación errónea de la teoría darwiniana y, posteriormente, en el hecho de que, teóricamente, la selección podría actuar sobre cualquier sistema que tenga las tres propiedades necesarias y suficientes para que actúe la selección natural (Lewontin 1970): (1) debe de existir variabilidad fenotípica, (2) las diferentes variables fenotípicas deben de presentar diferentes eficacias biológicas, y (3), la eficacia biológica debe de ser heredable. El debate surgió principalmente a dos niveles. Por un lado estuvo centrado en si la selección natural actúa sobre los individuos o los grupos (poblaciones o especies), y este debate tuvo una enorme repercusión debido a que ambas posturas tenían numerosos adeptos, tanto a nivel de científicos como a nivel de divulgadores. Por otro lado, de una forma más concreta y centrada, también se debatió si la selección natural actúa sobre los individuos o los genes.

Esta controversia, que provocó debates interminables y poco productivos, ha surgido en numerosas ocasiones en diferentes disciplinas o subdisciplinas biológicas, y aunque ha sido resuelta satisfactoriamente en muchos ca-

sos (Reeve y Keller 1999), pienso que es necesario tratar el tema en este libro sobre evolución principalmente por tres motivos: primero, que los argumentos de la selección de grupo han surgido con fuerza una vez más (principalmente en ciencias humanas; Wilson 1997); segundo, que es importante revisar y presentar una visión actualizada de las hipótesis desarrolladas recientemente, sobre todo de la influyente hipótesis de la selección multinivel; y tercero, que España, debido a la escasa tradición evolutiva de nuestras universidades (ver Capítulo 1) es un país donde el argumento de la selección de grupo, en su versión más ingenua y desfasada, está muy extendido, no sólo entre naturalistas aficionados y divulgadores de las ciencias naturales, sino incluso, y por desgracia, entre los profesores universitarios de biología.

Perspectiva histórica

Precisamente como consecuencia del tercer motivo expuesto en el párrafo anterior, al estar este libro dirigido a estudiantes y licenciados en biología españoles, me parece importante discutir, desde un punto de vista histórico, cómo se produjo la polémica con respecto a los dos conflictos principales: la selección de grupo y la selección de genes.

Selección a nivel de grupo, de especies, o de clados

Tras la muerte de Darwin, durante las dos últimas décadas del siglo XIX, se produjo un intenso debate sobre

temas evolutivos que era parte de lo que podríamos llamar la moda científica de la época. Todo el mundo participaba pero muy pocos habían leído las obras originales de Darwin. Esto provocó que se extendieran ideas y argumentos que nunca fueron expuestos en la teoría de la evolución de las especies. De esta forma, durante el siglo XX, hasta los años 60 era muy frecuente hablar de “selección por el bien de la especie” (revisado en Wilson 1983). Incluso prestigiosos científicos como Lorenz, Huxley, o el español Margalef utilizaban argumentos del tipo: “los salmones, a pesar de que todos mueren, remontan los ríos para reproducirse por el bien de la especie”, o “los leones no se pelean porque muchos morirían y sería perjudicial para la especie”.

En 1962, Wynne-Edwards publicó su famoso libro en el que intentaba mostrar que el comportamiento social y reproductor de los animales estaba diseñado para controlar el nivel de natalidad. El argumento era el siguiente: si una población o una especie está formada por individuos egoístas que tienden a reproducirse a la máxima tasa posible, acabarán con los recursos y se extinguirán; por el contrario, la selección natural debe favorecer a aquellas poblaciones o especies formadas por individuos no egoístas que se reproducen a una tasa óptima para el grupo. En otras palabras, Wynne-Edwards (1962) defendía que las especies (o las poblaciones) son capaces de controlar la tasa de natalidad de los individuos evitando la destrucción total de los recursos. Esta idea resultaba sumamente atractiva ya que coincide con lo que los humanos están intentando en algunos países desde hace varias décadas.

Este intento de Wynne-Edwards de sintetizar y explicar la selección de grupo permitió a una serie de científicos encabezados por George Williams, formados tras la síntesis evolutiva entre genética, paleontología y sistemática (ver Capítulo 2), desmontar las argumentaciones simplistas a favor de la selección de grupo. Concretamente, el argumento de Williams (1966) era el siguiente: imaginemos una población de petirrojos, *Erithacus rubecula*, que está siendo controlada de la forma sugerida por Wynne-Edwards. Esto implica que los recursos del hábitat nunca son sobre-explotados y por tanto no hay escasez de alimento; pero supongamos que aparece un individuo en el que los mecanismos de control de su reproducción no funcionan adecuadamente, este individuo se reproduciría egoístamente mientras que el resto lo harían de forma controlada. Por tanto, este individuo anormal produciría más descendientes, los cuales, en la siguiente generación volverían a tener un mayor éxito reproductor, con lo que en pocas generaciones los individuos egoístas predominarían en la población. Esto significa que la selección a nivel de individuo rompería ese presunto control que existiría a nivel de población. En la actualidad existe un consenso sobre el hecho de que este tipo de selección de grupo no puede frenar la selección a nivel de individuo (Wilson 1983).

También se ha sugerido en diversas ocasiones que la selección a nivel de especies o incluso de clados, puede ser importante (Stanley 1975). Aunque esta afirmación es teóricamente posible ya que ambos niveles taxonómicos

presentan las tres propiedades mencionadas anteriormente (variabilidad, heredabilidad y diferencias en éxito reproductor), en la práctica, la selección a estos niveles sería muy débil debido a la gran rapidez de la selección entre individuos comparada con la que se daría entre especies o clados. De acuerdo con Stearns (1986), la fuerza de la selección natural en un nivel determinado va a depender de tres cosas: (1) la cantidad de variabilidad para un carácter determinado entre unidades del nivel considerado, relativo a la variabilidad en todos los niveles, (2) la duración del ciclo de esas unidades, y (3), el grado en que el éxito reproductor de esas unidades está relacionado con la variabilidad entre unidades del carácter considerado. Aunque es evidente que unas especies tienen un nivel reproductor considerablemente mayor que otras, es obvio que la selección que puede actuar a nivel de especie o de clado es muy débil, ya que la duración de su ciclo es enormemente larga. Mientras que la duración del ciclo es de una generación para genes y para individuos, el tiempo que puede tardar en desaparecer una especie es mucho más largo, y mucho más todavía para un clado.

Selección a nivel de genes

Williams (1966) y más tarde Dawkins (1976) argumentaron que la evolución actúa principalmente a nivel de genes. Dawkins, en su famoso libro al que puso el sugestivo nombre de “El gen egoísta”, proponía que la unidad fundamental de selección no era el individuo sino el gen (Dawkins 1976). Destacó que los genes actúan como replicadores y son duplicados y preservados a lo largo del tiempo, mientras que los organismos son simplemente los vehículos que portan los genes. Esta idea fue fuertemente criticada acusándola de demasiado reduccionista y argumentando que la selección no puede actuar directamente sobre los genes sino sobre los envases en los que están incluidos que son los individuos (Gould 1984, Sober 1984).

Dos conceptos básicos: interactivo y replicador

Durante los años setenta, como consecuencia de la proliferación de trabajos teóricos que resultaban en modelos que predecían una jerarquía de niveles de selección en los que no era posible utilizar la distinción entre fenotipo y genotipo en los distintos niveles, Hull (1980) y Dawkins (1982), introdujeron los conceptos de interactivo y replicador. Hull definió replicador como la entidad que pasa con su estructura intacta directamente en la replicación, e interactivo, como una entidad que es capaz de interactuar como un todo con el medio ambiente de manera que se produce replicación diferencial de los distintos interactivos. Posteriormente, Dawkins amplió el concepto de replicador definiéndolo como “cualquier cosa en el universo de la que se producen copias” y quitó importancia al concepto de interactivo comenzando por cambiarle el nombre por el de “vehículo”. Dawkins definió vehículo como cualquier tipo de entidad (p. ej. los indivi-

duos de cualquier organismo) que se encarga de llevar y proteger los replicadores. Dawkins defiende que los vehículos se pueden considerar como unas “máquinas” programadas para preservar y propagar los replicadores de los que son portadoras. Es decir, según Dawkins todas las adaptaciones serían “por el bien de los genes”. No estoy de acuerdo con el papel tan poco relevante que Dawkins concede a lo que él llama vehículos por lo que prefiero la terminología empleada por Hull que será la que utilizaré de ahora en adelante.

Evidentemente, los genes son los replicadores más típicos, pero las definiciones especificadas anteriormente permiten que otras entidades puedan ser consideradas como replicadores; por ejemplo, en reproducción asexual el replicador sería el genoma completo, e incluso, en la evolución cultural los replicadores serían las ideas. Está claro que las definiciones de replicador e interactivo se basan en el papel que dichas entidades juegan en los procesos evolutivos por selección natural. De acuerdo con esas definiciones, una misma entidad podría actuar como replicador y como interactivo (ver después).

Jerarquía de interactores y replicadores

Está claro que los genes son unos replicadores privilegiados ya que son los únicos capaces de pasar intactos de una generación a la siguiente, lo que los hace potencialmente inmortales; sin embargo, no son los únicos. Se puede considerar que existe una jerarquía de niveles tanto en la escala de replicadores como de interactores según se especifica en la Tabla 1.

Durante el periodo de evolución temprana de la vida, según el modelo sugerido por Eigen et al. (1981), los fragmentos de ARN interactaban en la “sopa primordial” formada durante el periodo del origen de la vida, y diferencias en su estructura provocaban diferencias en su capacidad de replicación. Por tanto eran interactores, pero obviamente, también eran replicadores puesto que eran capaces de reproducir su estructura eficazmente.

La selección génica (Tabla 1) provoca el aumento de la frecuencia de ciertos genes en el genoma en base exclusivamente a su capacidad de replicación, independientemente de su efecto sobre el fenotipo (Doolittle y Sapienza 1980, Orgel y Crick 1980), es lo que se conoce con el nombre de genes egoístas (ver Capítulo 27). Estos genes interactúan en el interior de la célula actuando como interactores y como replicadores. La presión meiótica (Tabla 1) también tiene lugar en el interior de la célula, y en este caso son los cromosomas, o parte de ellos, los que actúan como interactores y replicadores.

Brandon (1990) destaca también la existencia de lo que él llama selección durante el desarrollo (Tabla 1) que tendría lugar dentro de los organismos cuando se están

Tabla 1
Jerarquía de interactores y replicadores que se puede dar considerando diferentes escenarios selectivos. Modificada de Brandon 1990

ESCENARIO DE SELECCIÓN	INTERACTOR	REPLICADOR
Orígenes de la vida	Fragmentos de ARN	Fragmentos de ARN
Selección génica	Fragmentos de ADN	Fragmentos de ADN
Presión meiótica	Cromosoma o parte	Cromosoma o parte
Selección durante el desarrollo		
Gamética	espermatozoides	Genes o genoma
A nivel de embriones	embriones	Genes o genoma
Selección somática	Partes de organismos	Genes o genoma
Selección organísmica		
Asexual	Organismo	Genoma
Sexual	Organismo	Genes
Selección de grupo		
Intradémica	Grupo	Genes
Interdémica	Grupo	Grupo
Selección de avatar	Avatar	Avatar
Selección de especies	Especie	Especie
Selección de clado	Clado	Clado

reproduciendo, y distingue dos tipos, una la que tiene lugar como consecuencia de la competencia entre espermatozoides por fecundar al óvulo (selección gamética), y otra, la que ocurre cuando los embriones se ven obligados a competir entre sí fuertemente por los recursos (selección a nivel de embriones). En ambos casos los replicadores serían los genes o el genoma, pero el interactivo, en el primer caso serían los espermatozoides, mientras que en el segundo, serían los embriones. En mi opinión, estos dos tipos de procesos que tienen lugar en el interior de los individuos afectan muy directamente a la eficacia biológica de esos organismos (en cantidad y/o en calidad), por lo que no se pueden diferenciar fácilmente de la selección organísmica (ver después).

La selección somática (Tabla 1) también ocurre en el interior de los organismos, pero, a diferencia de la descrita anteriormente, ocurre como consecuencia de la interacción de parte del organismo con el medio ambiente. Este tipo de selección sólo puede ocurrir en organismos donde la función reproductora no está concentrada en un órgano concreto, sino donde diversas partes de ese organismo son capaces de dividirse (Buss 1983). Seguramente el mejor ejemplo es lo que puede ocurrir si se produce una mutación en una yema de la rama de un árbol y esa mutación se mantiene en toda la rama que se desarrolle a partir de esa yema. Llegado el momento de la floración, las flores, y posteriormente las semillas de esta rama que portan un genoma diferente competirán con el resto de las ramas del árbol por los recursos disponibles (Gill y Halverson 1984). En este tipo de selección el interactivo sería una parte del organismo y el replicador serían los genes o el genoma.

La selección organísmica es la “normal”, la sugerida por Darwin, en la que el interactivo es siempre el organismo; sin embargo, el replicador varía según el tipo de reproducción: cuando es sexual son los genes, y cuando es

asexual es el genoma (Tabla 1). En lo que respecta a la selección de grupo también se pueden distinguir dos tipos, intra e interdémica, en ambas el interactor sería el grupo, pero en la primera los replicadores son los genes, mientras que en la segunda sería el grupo (Tabla 1).

En la jerarquía de replicadores e interactores considerada por Brandon (1990), también se incluye la denominada selección de avatar sugerida por Damuth (1985) al defender que la unidad de alto nivel más adecuada para que se produzca selección no sería la especie ni el clado, sino el avatar, considerando como tal a las poblaciones locales de especies que se encuentran incluidas en una misma comunidad ecológica. La selección de avatar y las otras de nivel superior como la selección de especies y de clado (ver Tabla 1), tienen en común con la selección de grupo interdémica que el propio grupo actúa como interactor y como replicador.

Situación actual

De lo comentado en el apartado “Perspectiva histórica” sobre la selección de grupo, se concluye que si se considera selección de grupo, tal y como se planteaba en la versión ingenua de Wynne-Edwards, frente a selección individual, la selección individual siempre va a ser más fuerte. Sin embargo, asumiendo que, teóricamente, cualquier entidad que cumpla las tres características necesarias para que se produzca evolución adaptativa (variabilidad, reproducción y herencia) responderá a la selección natural, han ido surgiendo otros modelos de selección de grupo con mayores probabilidades de funcionar.

La selección de grupo, por analogía con la selección individual, se podría definir como la reproducción diferencial de grupos biológicos que es debida a la adaptación diferencial de esos grupos a un medio ambiente común. La selección de grupo sólo será eficaz si (1) la emigración de individuos entre grupos es mínima, (2) los grupos se mantienen durante poco tiempo y (3) se reproducen dando lugar a otros grupos. De hecho, los grupos que no intercambian emigrantes y que se reproducen dividiéndose en dos podrían ser considerados como unidades de herencia, y por tanto, de selección (Leigh 1991; se correspondería con la selección de grupo interdémica (ver Tabla 1)).

Normalmente se aceptaba que los potenciales niveles de selección por encima del individuo no presentaban variabilidad heredable (Maynard Smith 1976). Sin embargo, algunos estudios recientes han mostrado, no sólo que sí pueden existir características heredables a nivel de grupo, sino que además, en algunos casos, la selección de grupo resulta en una respuesta a la selección mucho más rápida de lo que se predecía teóricamente (Goodnight 1990a, 1990b, Craig 1982). Incluso, recientemente se ha demostrado, de manera experimental, que “microecosistemas” iniciados en el laboratorio compuestos por miles de especies y millones de individuos presentaban variación fenotípica y que parte de esta variación era heredable, lo que permitía que las propiedades de ecosistemas

completos pueden ser cambiadas mediante selección artificial (Swenson et al. 2000). Para que exista selección a nivel de comunidad tendría que actuar sobre propiedades que sólo tuvieran incidencia a nivel de comunidad y que provocaran distintos niveles de reproducción y supervivencia de las distintas subcomunidades de un ecosistema (Johnson y Boerlijst 2002).

Actualmente, uno de los modelos de selección de grupo más prometedor es el modelo “intradémico” de David S. Wilson (1980), según el cual, selección individual y selección de grupo podrían considerarse como los dos extremos de un continuo. Este modelo se basa en la selección que tiene lugar cuando una población reproductora es temporalmente dividida en varias subpoblaciones. Por ejemplo, consideremos que hay dos tipos de individuos en la población, el tipo 1 no influye sobre el éxito reproductor de sus vecinos mientras que el tipo 2 sí influye. Los individuos forman al azar pequeños grupos y se producen interacciones que afectan a la eficacia biológica dentro de cada uno de los grupos. Los procesos de selección natural actúan dentro de los grupos, después los supervivientes se mezclan en grupos y el ciclo comienza de nuevo. Este tipo de modelos permiten hacer predicciones de las circunstancias que favorecen la evolución de los caracteres que afectan tanto al éxito reproductor dentro de un grupo como entre grupos, sin embargo, se ha sugerido que estos modelos (selección de grupo intradémica, ver Tabla 1), son matemáticamente equivalentes a los de selección a nivel de individuo (teniendo en cuenta la eficacia biológica inclusiva), por tanto no se puede considerar como un tipo distinto de evolución (Dugatkin y Reeve 1994). No obstante, no hay unanimidad, hay autores que piensan que los procesos modelados por la selección intradémica constituyen casos reales de selección de grupo (Brandon 1990).

La importancia de la selección de grupo en la evolución de los comportamientos altruistas en humanos se merece un comentario aparte. Darwin (1871), ya sugirió que durante la prehistoria, aquellas tribus con individuos dispuestos a sacrificarse por el bien del grupo podrían salir victoriosas sobre otras tribus con individuos menos altruistas. En este mismo sentido Sober y Wilson (1998) muestran un ejemplo de cómo una tribu africana con una gran predisposición a la asistencia mutua puede reemplazar o absorber a otras. Actualmente, por regla general, se acepta que los comportamientos altruistas en humanos han evolucionado porque durante la mayor parte de su historia evolutiva era crucial para los individuos ayudar a los otros miembros de la tribu puesto que su propia supervivencia dependía de la del resto de los miembros. En lo que no hay unanimidad es en la interpretación de este hecho, por ejemplo, Sober y Wilson (1998) defienden que se trata de selección de grupo mientras que otros autores como Ridley (1998) opinan que se trata de cooperación entre individuos que conlleva el interés propio de cada uno de ellos, y por tanto, no se puede considerar selección de grupo. Según Ridley, para que se pudiera concluir que se trata de selección de grupo tendría que ocurrir que los individuos cooperaran por el bien del grupo en contra de sus propios intereses.

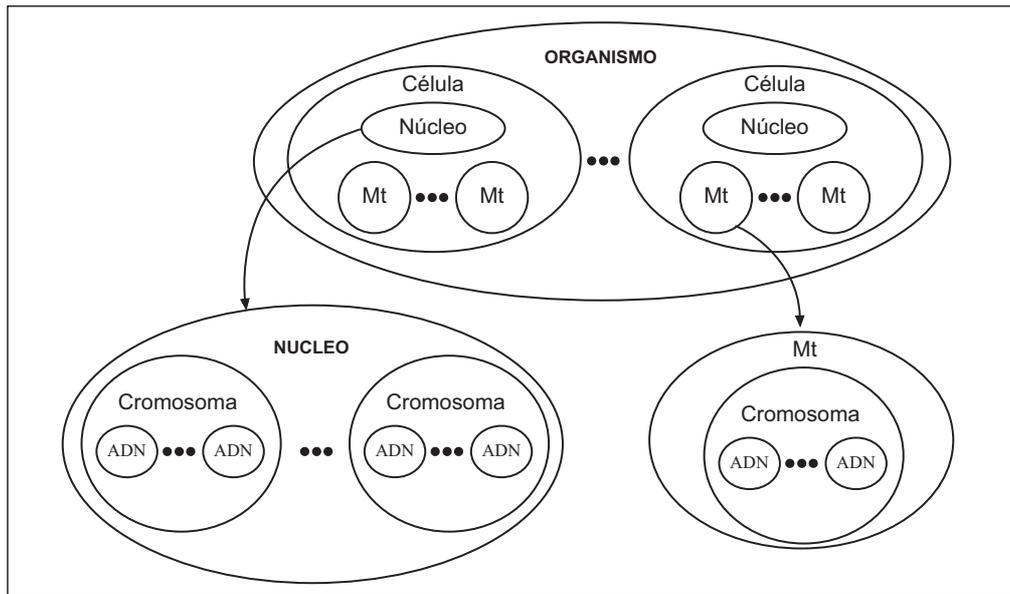


Figura 1. Un organismo visto como una jerarquía de distintos niveles de replicadores. Dibujada a partir de Stearns y Hoekstra (2000).

Con respecto a la selección a nivel de genes, se sugirió que una forma de confirmar que la evolución puede ser dirigida a este nivel sería demostrar que ciertos elementos genéticos (llamados egoístas (Doolittle y Sapienza 1980)) son capaces de expandirse incluso, en contra de los intereses del organismo. Se han descrito numerosos casos donde esto ocurre (ver la revisión de Hatcher (2000)). Por ejemplo, la acumulación y mantenimiento de transposones en las poblaciones de *Drosophila* (Charlesworth 1987), los denominados alelos *t* en ratones, cuyo mantenimiento supone un gran problema ya que provocan que muchos de los descendientes sean estériles (Lacy 1978), y los denominados cromosomas egoístas que se han descrito en una especie de avispa, *Nasonia vitripennis* (Nur et al. 1988) y en algunas especies de saltamontes (Camacho et al. 2000). Sin embargo, en estos casos también se puede distinguir entre replicador que es el trozo de información genética, y el interactivo, que es el trozo de ADN que contiene esa información genética. Por tanto, incluso en estos casos, la selección estaría actuando también sobre el interactivo (Reeve y Keller 1999).

Como conclusión se puede decir que el gen (o más concretamente la información contenida en él) es la unidad de replicación, mientras que los individuos y posiblemente otras unidades, serían los interactivos sobre los que actúa la selección, pero no sobre los genes (Sober 1984). Los genes cambian su frecuencia en la población de generación en generación como resultado (salvo en la selección génica) de la actuación de la selección natural, pero la selección natural no “ve” genes, no puede actuar directamente sobre ellos, y éste es el motivo de que existan tantos tipos de genes parásitos.

Lo más interesante de la situación actual del polémico tema del nivel de actuación de la selección natural, es que paulatinamente va ganando adeptos (y apoyo) la teoría de la selección multinivel que tiene varias ventajas importantes. Por ejemplo, evita la pérdida de tiempo en polémicas

estériles, puesto que parte de la base de que la selección puede actuar a varios niveles, y está favoreciendo el avance de la biología evolutiva. Merece ser tratada independientemente en el siguiente apartado.

Teoría de la selección multinivel

Según lo explicado en el apartado “Jerarquía de interactores y replicadores”, hay varios niveles a los cuales puede actuar la selección natural (Tabla 1): entre los fragmentos de ARN en la “sopa primordial” durante la etapa del inicio de la vida, entre los fragmentos de ADN y entre los cromosomas dentro de las células, entre las partes de los organismos dentro de los organismos, entre los organismos dentro de poblaciones, entre grupos de organismos dentro de poblaciones, entre poblaciones dentro de comunidades, entre especies dentro de grupos de especies competidoras, y finalmente entre clados. En la Figura 1 se representa cómo un organismo eucariota multicelular está formado por células que a su vez contienen núcleos y mitocondrias. Los núcleos tienen cromosomas que están constituidos por secuencias de ADN (genes) y las mitocondrias también tienen ADN aunque dispuesto en forma circular. Igualmente, también se puede considerar que una especie está formada por diferentes poblaciones que a su vez están constituidas por individuos (Fig. 2). Muchas de estas entidades tienen las tres características necesarias para que se produzca evolución adaptativa (variación, heredabilidad y capacidad reproductiva), por tanto, se puede decir que un organismo multicelular está constituido por una jerarquía de replicadores que se continúa a niveles superiores, esto es selección multinivel, que también se puede hacer extensiva a los niveles superiores.

Selección adaptativa ocurre a un nivel determinado si, y sólo si, (1) existe reproducción diferencial entre las entidades en ese nivel, y (2), las características fenotípicas de las entidades a ese nivel son tan importantes en el éxi-

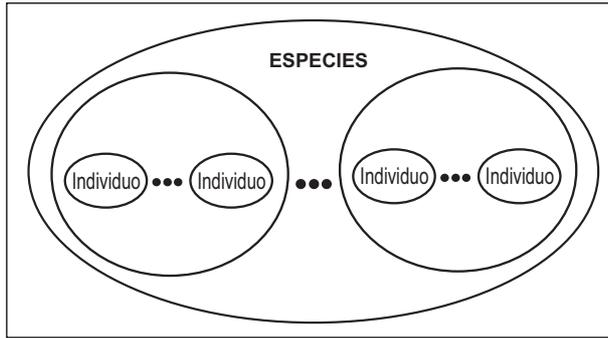


Figura 2. Representación de una jerarquía creciente de replicadores desde el individuo hasta la especie. Dibujada a partir de Stearns y Hoekstra (2000).

to reproductor a ese nivel que consiguen que el efecto de otras características en cualquier otro nivel sea irrelevante (Brandon 1990). El bien del grupo podría prevalecer sobre el bien del individuo cuando la característica fenotípica que está siendo seleccionada afecta el destino de los grupos desproporcionadamente más que a la ventaja de los individuos, o cuando la variabilidad heredable entre grupos excede la variación heredable dentro de los grupos, siempre y cuando la media de vida de los grupos sea similar a la duración de una generación de individuos (Leigh 1983).

La selección multinivel implica la posibilidad de que un rasgo sea favorecido a un nivel pero seleccionado en contra en otro, o que diferentes genes que afectan a una característica concreta reciban presiones selectivas contradictorias como consecuencia de que se están transmitiendo en distintos niveles; esto es lo que se conoce con el nombre de conflicto genómico. Un ejemplo bastante claro de conflicto genómico es el que se ha estudiado en los conejos (*Oryctolagus cuniculus*) infectados por el virus de la myxomatosis. Principalmente cuando la variabilidad genética en los virus es elevada, es decir, cuando cada hospedador es infestado por varias cepas distintas de virus, la selección natural va a favorecer a los virus que sean capaces de reproducirse más rápidamente. Una rápida proliferación de los virus implica una mayor utilización de los recursos del hospedador, lo que provoca un efecto negativo más rápido y directo sobre el conejo, es decir, esta competencia entre virus dentro de un mismo hospedador selecciona una mayor virulencia. Sin embargo, si el hospedador muere prematuramente y los virus no disponen del tiempo necesario para transmitirse a otros hospedadores, mueren la mayoría y no sirve para nada la alta tasa reproductora que hayan conseguido. Por tanto, la selección natural va a favorecer niveles de virulencia más bajos que permitan una transmisión eficaz de los virus a otros hospedadores. Es decir, la selección a nivel de individuo favorece a los que consiguen maximizar su tasa reproductora; sin embargo, existiría una selección a nivel de grupo que favorecería una disminución de la tasa de replicación ya que esto permitiría una dispersión más eficaz a otros hospedadores. El final de este conflicto genómico es una estabilización a un nivel medio de virulencia.

La teoría de la selección multinivel está recibiendo importantes apoyos. Recientemente tuvo lugar un symposium organizado por David S. Wilson, y un total de ocho trabajos fueron publicados en 1997 en un fascículo especial de la prestigiosa revista *American Naturalist*. En la introducción, Wilson (1997) hace una vehemente defensa de que la selección actúa a múltiples niveles, y en los siguientes artículos se presentan ejemplos que parecen apoyar dicha afirmación. Así, Seeley (1997), defiende que en insectos sociales los grupos pueden desarrollar un nivel de organización más alto debido a que la selección entre grupos predomina sobre la selección dentro del grupo. Hace una revisión de los estudios realizados sobre las colonias de abejas en los que, según él, se han puesto de manifiesto adaptaciones al nivel de grupo que mejoran la eficacia de búsqueda de alimento de las colonias (Seeley 1997). En otro interesante artículo del mencionado fascículo de *American Naturalist*, Goodnight y Stevens (1997) hacen una revisión de los estudios experimentales que se han realizado sobre la selección de grupo y destacan que en la mayor parte de ellos se demuestra que la selección de grupo puede ser muy efectiva.

Particularmente pienso que la selección orgánica es la más importante con diferencia, sin embargo, está claro que la selección multinivel puede representar un papel relevante en algunas ocasiones, principalmente en la creación de unidades superiores de organización a partir de otras menores (Maynard Smith y Szathmáry 1995); por ejemplo, para explicar la aparición de seres pluricelulares a partir de los unicelulares, o las sociedades a partir de individuos solitarios. La investigación sobre la actuación de la selección a múltiples niveles debe continuar, y hay que reconocerle la ventaja de que permite considerar simultáneamente la fuerza selectiva existente entre grupos y dentro de cada grupo. Sin embargo, siempre hay que partir de la base de que aunque la selección puede tener lugar a otros niveles, lo más general es que sea bastante débil comparada con la que existe a nivel de organismo (Reeve y Keller 1999).

Planteamientos para el futuro

Comparto la opinión de Reeve y Keller (1999) de que hay que olvidarse de los debates estériles y centrarse en dos cuestiones principales: primera, de qué manera la selección natural entre unidades biológicas (interactores) de bajo nivel (por ejemplo, los individuos), crean unidades de más alto nivel (por ejemplo, sociedades); y segunda, partiendo de la base de que la selección actúa a múltiples niveles, cómo la selección natural que está actuando a un nivel afecta a la selección natural que actúa a otros niveles (conflicto genómico). Estas dos cuestiones constituyen lo que Leigh (1999) denomina “el problema fundamental de la Etología”. Incluso, si los genes y los individuos también se consideran como niveles adyacentes en la jerarquía biológica, esos dos problemas podrían constituir “el problema fundamental en biología” (Leigh 1999). Reeve y Keller (1999) desarrollaron una figura en la que

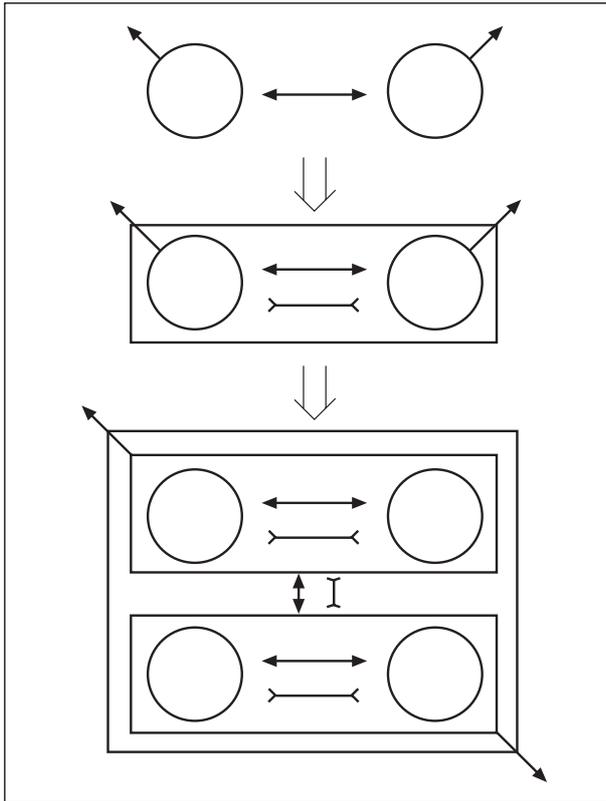


Figura 3. Formación de interactores de elevado nivel a partir de interactores de bajo nivel. Dibujada a partir de Reeve y Keller (1999).

muestran claramente cómo las fuerzas selectivas actúan simultáneamente en los diferentes niveles de la organización biológica (Figura 3). Utilizando una analogía con la física de partículas muestran cómo los interactores de más alto nivel pueden interpretarse como compuestos de interactores de más bajo nivel, estando cada uno de ellos sujeto a fuerzas evolutivas bipolares, tanto de atracción ($\Rightarrow \Leftarrow$) como de repulsión ($\Leftarrow \Rightarrow$) respecto a otras unidades del mismo nivel (Fig. 3). Las fuerzas unipolares por separado pueden ser interpretadas como de igual magnitud que la eficacia biológica inclusiva resultante de una cooperación con una unidad compañera del mismo nivel ($-<$) o que la destrucción competitiva (muerte) de la misma unidad compañera ($->$). La flecha en diagonal se refiere a la eficacia biológica inclusiva de un interactor que deja el grupo. Por tanto, ésta representa una segunda fuerza evolutiva que Reeve y Keller (1999) denominaron “fuer-

za centrífuga” que tiende a separar el grupo. En este esquema, un grupo cooperativo de unidades de bajo nivel será estable sólo si la fuerza de atracción para cada unidad supera la máxima fuerza de repulsión y centrífuga que estén actuando sobre la misma unidad (Reeve y Keller 1999).

La Figura 3 pone de manifiesto cuatro características de la evolución de los interactores de alto nivel a partir de los de más bajo nivel (Reeve y Keller 1999): (1) un interactor de alto nivel es creado a partir de uno de más bajo nivel cuando aparece una fuerza de atracción que supera a la máxima fuerza de repulsión y la máxima fuerza centrífuga; (2) puesto que la magnitud de cada una de las fuerzas depende de la eficacia biológica inclusiva, la cual a su vez depende de la relación genética y de los costos y beneficios que al nivel ecológico supone la cooperación y la no cooperación, esto quiere decir que para comprender la formación de interactores de más alto nivel necesitaríamos conocer los factores genéticos y ecológicos que generan las fuerzas de atracción, de repulsión y centrífugas; (3) el hecho de que la creación de interactores de más alto nivel requiere que las fuerzas de atracción superen a las fuerzas de repulsión y a las centrífugas, no implica que las dos últimas fuerzas desaparezcan cuando el interactor de más alto nivel se haya formado, sino que incluso, las fuerzas repulsivas podrían hacerse más fuertes y provocar la posterior ruptura y separación del vehículo de más alto nivel; (4) por último, el modelo presentado en la Fig. 3 predice que los grupos cooperativos de gran tamaño tienen menos posibilidades de ser estables.

Las dos cuestiones que he destacado y que se ha sugerido que constituyen el problema fundamental de la etología y la biología han comenzado a ser estudiadas sólo muy recientemente, sin embargo, es evidente que en las próximas décadas su estudio puede aportar importantes descubrimientos que supondrán enormes avances en el conocimiento de la evolución.

Agradecimientos

A Juan Pedro M. Camacho y a Juan Moreno por su detallada revisión de una versión previa de este capítulo, sus comentarios y sugerencias contribuyeron a mejorarlo considerablemente. Manuel Soler Ortiz realizó las tres figuras que se incluyen en el capítulo.

Bibliografía

BRANDON, R.N. 1990. Adaptation and environment. Princeton University Press, Princeton.
 BUSS, L.W. 1983. Evolution, development, and the units of selection. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 80: 1387-1391.
 CAMACHO, J.P.M., SHARBEL, T.F. y BEUKEBOOM, L.W. 2000. B-chromosome evolution. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 355: 163-178.
 CHARLESWORTH, B. 1987. The population biology of transposable elements. Trends Ecol. Evol. 2: 21-23.

CRAIG, D.M. 1982. Group selection versus individual selection: an experimental analysis. Evolution 36: 271-282.
 DAMUTH, J. 1985. Selection among “species”: A formulation in terms of natural functional units. Evolution 39: 1132-1146.
 DARWIN, C. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. John Murray, London.
 DAWKINS, R. 1976. The selfish gene. Oxford University Press, Oxford.
 DAWKINS, R. 1982. The extended phenotype. Freeman, Oxford.

- DOOLITTLE, W.F. y SAPIENZA, C. 1980. Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 284: 601-603.
- DUGATKIN, L.A. y REEVE, H.K. 1994. Behavioral ecology and level of selection: Dissolving the group selection controversy. *Adv. Stud. Behav.* 23: 101-133.
- EIGEN, M., GARDINER, W., SCHUSTER, P. y WINKLER-OSWATITSCH, R. 1981. The origin of genetic information. *Scientific American* April: 88-118.
- GILL, D.E. y HALVERSON, T.G. 1984. Fitness variation among branches within trees. En B. Shorrocks (Ed.): *Evolutionary Ecology*. Pp: 105-116. Blackwell Scientific publications, Oxford.
- GOODNIGHT, C.J. 1990a. Experimental studies of community evolution. I. The response to selection at the community level. *Evolution* 44: 1614-1624.
- GOODNIGHT, C.J. 1990b. Experimental studies of community evolution. II. The ecological basis of the response to community selection. *Evolution* 44: 1625-1636.
- GOODNIGHT, C.J. y STEVENS, L. 1997. Experimental studies of group selection: what do they tell us about group selection in nature? *Am. Nat.* 150: S59-S79.
- GOULD, S.J. 1984. Caring groups and selfish genes. En Sober, E. (Ed.) *Conceptual issues in evolutionary biology: an anthology*. Pp. 119-124. Cambridge, MIT Press.
- HATCHER, M.J. 2000. Persistence of selfish genetic elements: population structure and conflicts. *Trends Ecol. Evol.* 15: 271-277.
- HULL, D. 1980. Individuality and selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 311-332.
- JOHNSON, C.R. y BOERLINT, M.C. 2002. Selection at the level of the community: the importance of spatial structure. *Trends Ecol. Evol.* 17: 83-90.
- LACY, R.C. 1978. Dynamics of t-alleles in *Mus musculus* populations: review and speculation. *Biologist* 60: 41-67.
- LEIGH, E.G. 1983. When does the good of the group override the advantage of the individual? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 80: 2985-2989.
- LEIGH, E.G. 1991. Genes, bees, and ecosystems: the evolution of a common interest among individuals. *Trends Ecol. Evol.* 6: 257-262.
- LEIGH, E.G. 1999. Levels of selection, potential conflicts, and their resolution: the role of the "common good". En L. Keller (Ed.): *Levels of selection in evolution*. Pp. 15-30. Princeton University Press, Princeton.
- LEWONTIN, R.C. 1970. The units of selection. *Annu. Rev. Ecol. System.* 1: 1-18.
- MAYNARD SMITH, J. 1976. Group selection. *Quarterly Review of Biology* 51: 277-283.
- MAYNARD SMITH J. y SZATHMÁRY, E. 1995. *The major transitions in evolution*. W. H. Freeman Spektrum, Oxford.
- NUR, U., WERREN, J.H., EICKBUSH, D.G., BURKE, W.D., y EICKBUSH, T.H. 1988. A "selfish" B Chromosome that enhances its transmission by eliminating the paternal genome. *Science* 240:12-514.
- ORGEL, L.E. y CRICK, F.H.C. 1980. Selfish DNA: The ultimate parasite. *Nature* 284: 604-607.
- REEVE, H.K. y KELLER, L. 1999. Levels of selection: burying the units-of-selection debate and unearthing the crucial new issues. En L. Keller (Ed.): *Levels of selection in evolution*. Pp. 3-14. Princeton University Press, Princeton.
- RIDLEY, M. 1998. *The origins of virtue: Human instincts and the evolution of cooperation*. Penguin, New York.
- SEELEY, T.D. 1997. Honey bee colonies are group-level adaptive units. *Am. Nat.* 150: S22-S41.
- SOBER, E. 1984. *The nature of selection: evolutionary theory in philosophical focus*. Cambridge, MIT Press.
- SOBER, E. y WILSON, D.S. 1998. *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior*. Harvard University Press, Massachusetts.
- STANLEY, S.M. 1975. A theory of evolution above the species level. *Proc. Natl. Acad. Sc. USA* 72: 646-650.
- STEARNS, S.C. 1986. Natural selection and fitness, adaptation and constraint. En D.M. Raup y D. Jablonski (Eds.): *Patterns and processes in the history of life*. Pp. 23-44. Springer-Verlag, Berlin.
- STEARNS, S.C. y HOEKSTRA, R.F. 2000. *Evolution, an introduction*. Oxford University Press, Oxford.
- SWENSON, W., WILSON, D.S. y ELIAS, R. 2000. Artificial ecosystem selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 9110-9114.
- WILLIAMS, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- WILSON, D.S. 1980. *The Natural Selection of populations and Communities*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California.
- WILSON, D.S. 1983. The group selection controversy: history and current status. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 14: 159-187.
- WILSON, D.S. 1997. Introduction: multilevel selection theory comes of age. *Am. Nat.* 150 (Supplement): S1-S4.
- WYNNE-EDWARDS, V.C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behavior*. Oliver and Boyd, Edinburgh.

Lecturas recomendadas

- (1) BRANDON, R.N. 1990. *Adaptation and environment*. Princeton University Press, Princeton. Se trata de un buen libro sobre evolución (con un importante componente filosófico) en el que el capítulo 3, bastante extenso, está dedicado a los niveles de selección. El tema es tratado ampliamente, y además, consiguiendo evitar la polémica y centrarse en un enfoque constructivo.
- (2) KELLER, L. (Ed.) 1999. *Levels of selection in evolution*. Princeton University Press, Princeton. Incluye 12 capítulos, todos ellos enfocados desde el punto de vista del papel de los distintos niveles de selección. Especial mención merece el primero de ellos ("Levels of selection: burying the units-of-selection debate and unearthing the crucial new issues").
- (3) Suplemento especial al volumen 150 de la revista "American Naturalist" dedicado íntegramente a la selección multinivel en el que se publican artículos firmados por los autores más prestigiosos que trabajan sobre el tema.