

# Cambios y continuidades: la ecología del comportamiento y su relación con la síntesis biológica extendida

---

Nahuel Pallitto \*  
Guillermo Folguera \*

---

**Resumen:** La consolidación de la síntesis moderna en las décadas de 1930 y 1940 modificó los aspectos teóricos, metodológicos y ontológicos de la biología. A su vez, pese a que el centro teórico fue dado por la genética de poblaciones, la síntesis involucró diversas áreas del conocimiento. Sin embargo, en los últimos años, se han puesto en discusión algunos de los elementos teóricos de la síntesis. En este trabajo de investigación, se analizará particularmente si las alteraciones teóricas que se están presentando al seno de la síntesis impactan – y en tal caso de qué modo lo hacen – sobre una de las subdisciplinas que mayor atención ha tenido desde la filosofía de la biología: la ecología del comportamiento. La hipótesis general de trabajo es que pese a las modificaciones y extensiones, en términos generales, la ecología del comportamiento parece conservar los aspectos teóricos de la síntesis forjada en la primera parte del siglo XX, lo cual conlleva a interrogar y problematizar las relaciones establecidas entre la teoría evolutiva de la síntesis moderna y la ecología del comportamiento.

**Palabras clave:** ecología del comportamiento; teoría evolutiva; síntesis moderna; extensión de la síntesis

## Changes and continuities: behavioral ecology and its relationship with the extended synthesis

---

\* Grupo de Filosofía de las Ciencias, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales/ Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires. Dirección: Intendente Güiraldes 2160, C.P.:1428/ Puán 480, C.P.: 1406, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. Correos electrónicos: [nahuelpallitto@gmail.com](mailto:nahuelpallitto@gmail.com); [guillefolguera@yahoo.com.ar](mailto:guillefolguera@yahoo.com.ar)

**Abstract:** The modern evolutionary synthesis has changed biologists' theoretical, methodological and ontological assumptions since its early establishment during the mid-thirties. Although the theoretical core of the biological synthesis was mainly established by population genetics, several subject areas were involved. However, lately, some mainstays of the synthesis have been critically discussed and reconsidered. In this paper, we will analyze if the proposed theoretical modifications of the extended synthesis have any impact – and, in that case, how – on behavioral ecology, one of the subdisciplines that has been most considered by philosophers of biology. Our main hypothesis is that the subdiscipline in question, despite all the discussion surrounding the extension, retains the theoretical aspects of the original synthesis of the late thirties and early forties. This issue makes us wonder what kind of relationship has established between the synthetic theory of evolution and behavioral ecology.

**Key-words:** behavioral ecology; evolutionary theory; modern synthesis; extension of the synthesis

## 1 INTRODUCCIÓN

Al recorrer la gran cantidad de páginas y artículos que se han erigido en torno a la teoría evolutiva y su relación con el estudio del comportamiento animal, resulta inevitable cuestionarse qué tipo de reflexión y análisis puede realizarse al respecto para que lo dicho resulte en un verdadero aporte al seno de la biología. Ciertamente, a partir de la década de 1970 se había comenzado a aceptar que el fenómeno evolutivo presenta una complejidad intrínseca que impide ser abarcado sólo por los aportes teóricos de la genética clásica y la genética de poblaciones. Si bien este cuestionamiento fue perdiendo intensidad entrada la década de 1990, en los últimos años volvieron a ser cuestionados algunos de los principales elementos teóricos de la síntesis moderna tales como: el predominio de los escenarios adaptacionistas, la unicidad de las unidades de selección o la propuesta de la selección natural como el mecanismo evolutivo exclusivo (Gould, 2002). Más aún, en la actualidad, se ha consolidado la noción de generar una síntesis biológica extendida, la cual además de incorporar otras áreas de conocimiento (biología evolutiva del desarrollo o genómica, entre otras), revise algunos de los elementos básicos de la síntesis moderna, tal como la conceptualización de la relación genotipo-fenotipo.

La ecología del comportamiento se consolidó como sub-disciplina de la biología en la década de 1960, a partir de la integración entre la etología<sup>1</sup>, la ecología y la biología evolutiva (Barnard, 2004). En términos generales, esta área del conocimiento presentó como objetivos centrales la indagación de las explicaciones funcionales y evolutivas de los rasgos comportamentales. Tal como veremos, el vínculo de la ecología del comportamiento con el conjunto teórico de la síntesis moderna ha sido directo según lo juzgan sus propios protagonistas, considerando al cambio evolutivo mayoritariamente adaptativo en la medida en que es considerada como proceso evolutivo únicamente la selección natural. Este tipo de relación obliga, por un lado, a indagar las teorías evolutivas que son consideradas de manera explícita o implícita en el estudio del comportamiento de los seres vivos y, por el otro, a caracterizar cómo es dada la relación entre dicha subdisciplina y la teoría evolutiva en el marco actual de la revisión de la síntesis. Precisamente, es este vínculo con una biología evolutiva en profunda transformación lo que permite e invita a realizar un estudio de estas características.

De este modo, el objetivo principal del trabajo es reconocer y problematizar los marcos teóricos evolutivos y su relación con la ecología del comportamiento en el marco de la extensión de la síntesis moderna. Nuestra tesis principal es que el estado teórico de dicha subdisciplina no se ha visto modificado pese a la fuerte reestructuración que ha sufrido el pensamiento evolutivo, continuando así con los “cimientos” de la síntesis moderna clásica. Para nuestro análisis nos focalizaremos en cuatro conjuntos teóricos propios de la síntesis biológica y que han sido considerados desde la ecología del comportamiento: los niveles de selección involucrados, la relación genotipo-fenotipo, los mecanismos de herencia propuestos y el rol que tiene el ambiente en el mecanismo de cambio. En la elaboración del trabajo, se ha recurrido tanto a los libros de los investigadores del área más influyentes, así como también a algunos de los principales *reviews* que analizan desde una perspectiva histórica las transformaciones que ha presentado la ecología del comportamiento en el tiempo. A su vez,

---

<sup>1</sup> Ciencia que estudia los patrones de conducta de los organismos en condiciones naturales.

cabe señalar que no se busca aquí exhaustividad en cuanto a los trabajos y enfoques analizados, considerando para nuestro análisis aquellos que son considerados más relevantes en el contexto de la ecología del comportamiento de la actualidad. Con este fin, el trabajo presenta el siguiente esquema argumentativo. En primer lugar, se realizará una revisión del estado teórico actual de la ecología del comportamiento, tratando de reconocer los puntos de continuidad y los de discontinuidad con la versión de la teoría evolutiva dada por la síntesis moderna. En segundo lugar, se presentarán algunas de las principales modificaciones teóricas que han conducido a una extensión de la teoría evolutiva respecto a la versión clásica de la síntesis. Finalmente, a partir de todo el recorrido realizado, se reflexionará acerca de cómo la ecología del comportamiento podría verse afectada por las modificaciones de la teoría evolutiva de los últimos años, a la vez que se realizarán algunas consideraciones generales acerca del tipo de relación establecida entre la teoría evolutiva de la síntesis moderna y la ecología del comportamiento.

## **2 HISTORIA DE UNA INTEGRACIÓN: LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO Y LA SÍNTESIS MODERNA**

Tal como adelantamos en la sección anterior, en esta sección analizaremos la conformación teórica de la ecología del comportamiento y su relación con el *corpus* teórico de la síntesis biológica. Recordemos que la etología surge formalmente a mediados del siglo XX, tras los desarrollos realizados, entre otros, por Konrad Lorenz y Niko Tinbergen. Desde entonces, sin embargo, se ha asistido a una declinación de los tradicionales estudios etológicos del comportamiento animal, en paralelo a una prominencia de la ecología del comportamiento (Alcock, 2003). En 1963, Tinbergen propuso que para lograr un conocimiento completo de los rasgos comportamentales era necesario responder a cuatro preguntas complementarias relativas a la función, mecanismo, desarrollo y evolución de los caracteres conductuales (Tinbergen, 1963; Barnard, 2004). El énfasis de las primeras investigaciones recayó, fundamentalmente, sobre las denominadas “causas próximas” de los rasgos conductuales, estas son, las concernientes a los mecanismos fisiológicos de control del comportamiento y al mo-

do en que éstos se desarrollan. Aproximadamente, en la década de 1970, fueron reivindicadas las denominadas “causas últimas” que establecen cuál es el valor adaptativo de un determinado comportamiento y cómo éste ha surgido a través de la historia evolutiva de la especie en cuestión. De este modo, la etología fue “cediendo terreno” frente a la nueva área de la ecología del comportamiento que vinculó de manera directa el estudio de la conducta de los organismos con la teoría evolutiva contemporánea. Así, hubo por entonces un cambio en las prioridades de la biología del comportamiento como área del conocimiento, abandonándose en gran medida el estudio de los mecanismos subyacentes y de los procesos ontogenéticos de los rasgos comportamentales (Bateson, 2003). En este sentido, el “ascenso” de la ecología del comportamiento pareció responder, en gran medida, a un desplazamiento del enfoque respecto al estudio de las causas propuestas por Tinbergen. Así, para responder a los nuevos interrogantes relativos a los comportamientos (mecanismos evolutivos considerados y su función adaptativa), hubo que establecer vínculos con la teoría evolutiva en su versión de la síntesis moderna clásica. De esta manera, desde la ecología del comportamiento se consideraría como el mecanismo evolutivo principal a la selección natural. Esto puede verse expresado en aquellas palabras de Krebs, Davies y West:

Durante la evolución, la selección natural favorecerá a los individuos que adopten las estrategias de vida que maximicen su contribución genética a futuras generaciones [...] debido a que el éxito de un individuo en sobrevivir y reproducirse depende críticamente de su comportamiento, la selección tenderá a diseñar individuos que sean eficientes en las tareas de forrajeo, evitación de predadores, búsqueda de parejas, cuidado parental y demás. (Krebs, Davies & West [1981], 2012, p. 21)

Uno de los tópicos de debate fue qué entidad biológica es objeto de la selección natural. De hecho, esta problemática ha ocupado una parte importante de las investigaciones realizadas en el ámbito de la filosofía de la biología. Así, por ejemplo, Lloyd (1992) presenta cientos de referencias de trabajos, provenientes tanto de la biología evolutiva como de la filosofía de la biología, que abordan dicha problemática. Más aún, tal como menciona Mayr (1997), este listado incluso representa sólo una pequeña parte de lo que se ha discutido en torno

de esta problemática. Ahora bien, ¿cuáles son las entidades biológicas que pueden ser consideradas propiamente unidades de selección? Ciertamente es que, en términos muy generales, dentro del ámbito de biólogos evolutivos han prevalecido dos posturas: una que elige al individuo, y la otra al gen. En el caso de la ecología del comportamiento, ha prevalecido la consideración de presentar a ambas como compatibles, siendo simplemente “dos formas de mirar lo mismo”. En este sentido, leemos en el prefacio de *El gen egoísta* de Dawkins:

Mi punto de vista fue que existen dos caminos de considerar la selección natural, la aproximación desde el punto de vista del gen y la aproximación desde el individuo. Entendidos apropiadamente son equivalentes, son dos visiones de la misma verdad. Podemos saltar de uno al otro y será todavía el mismo neo-darwinismo. (Dawkins [1976], 2006, pp. xv-xvi)

Recordemos que dicho libro de divulgación es una aproximación al estudio del comportamiento animal que pone el centro del análisis en el gen. De la misma forma, Barnard, manifiesta su postura respecto a las unidades de selección diciendo:

Como vimos al comienzo de la sección, la selección natural puede ser considerada a distintos niveles. Podemos describirla en términos de cambios en las características de los individuos y las poblaciones, o podemos describirla en términos de cambios en las frecuencias alélicas. (Barnard, 2004, p. 63)

Si bien la selección de genes estaría mediada por el fenotipo, este tipo de razonamiento presupone una relación lineal genotipo-fenotipo, ignorando, entre otros elementos, al rol central del ambiente en la expresión de un determinado genotipo (Pigliucci & Kaplan, 2000).

En suma: a partir de su relación con la teoría sintética de la evolución, la ecología del comportamiento considerará a los organismos o a los genes como las unidades de selección, a la evolución como el producto de la acción diferencial de la selección natural en el cambio de las frecuencias alélicas de las poblaciones y, finalmente, al gen como entidad heredable responsable de las semejanzas y diferencias entre las generaciones. En la próxima sección, veremos cómo las teorías propias de la ecología del comportamiento han asumido algu-

nos de las propuestas de la síntesis biológica en su forma de concebir el fenómeno evolutivo.

### **3 LAS TEORÍAS FUNDAMENTALES DE LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO Y SU “DEUDA” CON LA SÍNTESIS MODERNA**

Tres conjuntos teóricos fueron fundamentales en la consolidación de la ecología del comportamiento durante las décadas de 1960 y 1970 (Barnard, 2004): la noción de Hamilton (1964) de *fitness* inclusivo, el desarrollo de modelos económicos de toma de decisiones que utilizan la teoría de optimalidad como marco explicatorio-predictivo y el concepto de estrategias evolutivamente estables (EEE) de Maynard Smith (1972) (se sugiere la lectura de las contribuciones que Trivers (2002) ha realizado al respecto). El concepto de *fitness* inclusivo surgió en respuesta a uno de los interrogantes históricos de la biología del comportamiento: el referido a cómo explicar el altruismo. En términos generales, el *fitness* fue considerado una medida de supervivencia y éxito reproductivo individual, es decir, un indicador de la cantidad de descendientes de un individuo a través de su vida. Sin embargo, desde la genética de poblaciones el *fitness* era entendido como la contribución diferencial de alelos en el pool génico de la población. De esta manera, Hamilton propuso que un gen puede propagarse a expensas de su portador si éste contribuye a dar suficientes y sobrecompensantes ventajas a sus parientes u otros individuos portadores del mismo gen (Hamilton, 1964). A partir de este desplazamiento, el *fitness* dejaba de ser únicamente una propiedad del organismo biológico, para pasar a ser, alternativamente, una propiedad de los genes (Barnard, 2004; Alcock [1975], 2005). El altruismo y el comportamiento social, entonces, pudieron ser explicados mediante la referencia a la selección natural. Así, la noción de *fitness* inclusivo fue entendida como una extensión del concepto original de *fitness* y utilizada como un modo de dar cuenta de la evolución de rasgos comportamentales que atentan contra el propio éxito reproductivo individual. En el escenario de dicha discusión, el desarrollo de este concepto significó abandonar las pretensiones de que pudiera existir algún agente causal de cambio a un nivel extra-organísmico o extra-genético, ya que contribuyó al abandono de la teoría de la selección de grupos propuesta por Wyn-

ne-Edwards en el contexto de las explicaciones del comportamiento animal.

Veamos ahora brevemente otros dos conjuntos teóricos de la ecología del comportamiento: la teoría de optimalidad y el concepto de EEE. Ciertamente, la forma más utilizada en ecología de comportamiento para poner a prueba las distintas hipótesis ha sido la comparación en términos de costos y beneficios entre los comportamientos de clases de individuos de una misma especie. Con esta aproximación, se espera que si la selección natural efectivamente ha actuado, prevalezcan en la población individuos cuyos comportamientos observados maximicen su *fitness* (McNamara, Houston & Collins, 2001). En la aplicación de estos modelos, se realiza una serie de suposiciones básicas, tanto acerca de las restricciones que operan, del criterio optimizador como del tipo herencia de los rasgos comportamentales (Maynard Smith, 1978). En cuanto a la herencia, se asume que los rasgos y sus características son el resultado de la transmisión y variabilidad del material genético. En referencia a esto, Owens menciona:

Los ecólogos del comportamiento generalmente asumen, por un lado, que los patrones comportamentales observados reflejan de forma precisa los patrones genéticos subyacentes y, por el otro, que los detalles de la estructura genética no influenciarán seriamente la evolución de esos caracteres. (Owens, 2007, p. 358)

Sin embargo, en la mayoría de los casos poco o nada se conoce acerca de la genética de los rasgos bajo estudio (Barnard, 2004; Owens, 2007). Al respecto, Grafen (1984) introduce la noción de *phenotypic gambit* para explicar el proceder de los ecólogos del comportamiento. El autor nos dice que estos investigadores modelan la evolución de los comportamientos como si estuviesen controlados por el más simple de los sistemas genéticos, es decir, como si cada estrategia comportamental estuviera representada por un alelo en un locus haploide (reproducción asexual). De este modo, el resultado del análisis de costo-beneficio se traduciría directamente en la propagación de copias alélicas en próximas generaciones, suponiendo que suficientes mutaciones ocurrieron a lo largo de la evolución para que cada estrategia tuviera la oportunidad de invadir (Grafen, 1984; Barnard, 2004; Owens, 2007). Cabe reconocer que en los análisis mencionados los aspectos cognitivos o de aprendizaje no son incorporados, siendo



precisamente éstos los aspectos del comportamiento que lo vuelven sumamente plástico.

Con respecto al concepto de EEE, éste es utilizado en casos en los cuales los comportamientos dependen de la frecuencia con que se encuentran en las poblaciones. Esto significa que la estrategia a seguir por un individuo dependerá de lo que el resto de la población “elija”. En este sentido, el análisis de costos y beneficios visto anteriormente incorpora información acerca de las estrategias seguidas por otros. Tal es así, que una EEE es un resultado óptimo en un contexto de estrategias determinado. En el fondo, entonces, el análisis mediante EEE es un caso particular de la teoría de optimalidad y, por lo tanto, realiza las mismas suposiciones.

Cabe señalar algunas cuestiones interesantes que se desprenden de lo desarrollado. En primer lugar, tal como anticipamos, la evolución del comportamiento se presenta mediada por la competencia entre comportamientos individuales alternativos. Las teorías muestran que el agente causal de cambio y la unidad de selección coinciden con aquellas propuestas por la síntesis moderna: es la selección natural actuando a nivel orgánico la “responsable” de la evolución del comportamiento. En segundo lugar, el gen presenta un rol fundamental en este tipo de explicaciones, en la medida en que determina las distintas estrategias y restringe el modo de herencia a un único mecanismo. Ahora bien, aquellas bases teóricas de la síntesis biológica que fueron consideradas en la ecología del comportamiento han sido cuestionadas profundamente en los últimos años. Justamente, en la siguiente sección analizaremos algunos de dichos cambios.

## **4 LA SÍNTESIS BIOLÓGICA MODIFICA SUS PILARES**

Tal como adelantamos, en los últimos años se han originado versiones de la síntesis que realizan significativos cambios en algunos elementos teóricos de la síntesis biológica. A continuación, mencionaremos algunos de ellos, elegidos a partir su relevancia en relación con el conjunto teórico propio de la ecología del comportamiento.

### **4.1 Jerarquías selectivas**

Desde la década de 1970, a partir de los trabajos de paleontólogos tales como Gould, Eldredge y Tattersall, entre otros, se da origen a

un escenario teórico interpretativo como el de los equilibrios puntuados. Desde esta perspectiva, se postula que los cambios macroevolutivos no pueden explicarse (al menos en su totalidad) a partir de los procesos microevolutivos. Entre las principales teorías de este grupo de investigadores aparece la idea de una estructura jerárquica que postula “individuos” en diferentes niveles de las jerarquías genealógicas, a la vez que la búsqueda de mecanismos actuantes en diferentes niveles, tal como el de una reproducción diferencial de entidades (Vrba & Gould, 1986; Lieberman & Vrba, 1995). En este mismo sentido, las versiones actuales de la extensión de la síntesis biológica continúan dichos lineamientos sosteniendo tanto la aceptación de patrones discontinuos del registro fósil como la teoría de la “selección multi-nivel” (Wilson, 2010). Sin embargo, más allá de estos acuerdos generales respecto a la extensión de la síntesis biológica, aún se presentan importantes diferencias respecto a cuáles serían los niveles involucrados en la jerarquía genealógica correspondiente.

## **4.2 Genotipo y fenotipo**

Durante varias décadas, la síntesis biológica postuló una relación lineal entre el genotipo y el fenotipo. En los últimos años se ha complejizado esta relación, por lo que se ha sugerido una relación no lineal entre genotipo y fenotipo, donde la evolución fenotípica ya no es una mera deudora de la evolución genotípica (ver por ejemplo Culp, 1997; Weber, 2011). A partir de estas alteraciones, dado un escenario particular, la correlación entre el genotipo y el fenotipo debe necesariamente ser verificada (Jablonka, 2006). Desde esta reciente perspectiva, incluso la propia noción de cambio evolutivo sufre modificaciones. Esto está dado porque mientras que en la síntesis biológica el propio criterio de evolución fue el de cambios en las frecuencias alélicas de las poblaciones, desde la perspectiva de la extensión actual de la síntesis biológica, necesariamente deben ser incorporados aspectos fenotípicos de la evolución orgánica (West-Eberhard, 2007).

## **4.3 Epigénesis y los nuevos sistemas de herencia**

Una de las nociones que han alterado el esquema teórico de la síntesis biológica es la de “epigénesis”. Ciertamente, el término epigéne-

sis ha sido utilizado en sentidos diversos (Jablonka & Lamb, 2007). En palabras de Müller (2007), el estudio de la epigénesis es un programa experimental de gran actualidad:

Este programa examina cómo las dinámicas de las interacciones moleculares, celulares y tisulares afectan los cambios evolutivos. Se fija en las propiedades del desarrollo que no están directamente determinadas genéticamente, tal como la auto-organización o los factores físicos y geométricos. Perturbaciones del número celular, el ciclo celular, el tiempo de desarrollo o las interacciones inductivas han mostrado producir fenocopias de caracteres derivados o ancestrales, ocasionalmente ascendiendo a transformaciones homeóticas. La aproximación epigenética también prueba las influencias del ambiente en el desarrollo, demostrando que el mismo genotipo puede producir fenotipos notablemente diferentes en respuesta a condiciones externas alteradas. (Müller, 2007, p. 943)

Ahora bien: ¿cuál es la función de los genes en los fenómenos epigenéticos? En primer lugar, debemos reconocer al menos dos de los sentidos diferentes de epigénesis que se suelen mencionar en la bibliografía específica. El primero es entendido como (el estudio de) los mecanismos responsables del desarrollo ontogenético. El segundo se centra en las interacciones causales entre los genes y sus productos. Si bien durante la década de 1990 se intentó conservar a los genes como los elementos fundamentales a los fines de dar cuenta del desarrollo de los organismos, esta posición comenzó a “resquebrajarse”. Quizás uno de los aspectos que haya contribuido fuertemente a ello, haya sido el reconocimiento que en algunos casos estas variaciones epigenéticas podrían pasar de una generación a otra, dando origen a la denominada herencia epigenética (Jablonka, Lamb & Avital, 1998). Surge, entonces, un nuevo interrogante: ¿cuán excepcionales son estos mecanismos de herencia? Según Jablonka y Lamb, la herencia epigenética no es “[...] simplemente una curiosidad marginal e interesante: se ha vuelto claro que una cantidad sustancial de variación hereditaria no tiene las propiedades que fueron asumidas en la Síntesis Moderna” (Jablonka & Lamb, 2007, p. 464). Sin embargo, cabe reconocer que pese a las evidencias empíricas, su aceptación es aún terreno de debates y disensos (Griesemer, 1998). La ampliación de los mecanismos de herencia se ha dado, entonces, a partir de la incorporación de nuevos niveles y una determinada estructuración jerárquica.

Así, el análisis de los sistemas de herencia epigenético ofrece una conceptualización de diferentes niveles quitándole la exclusividad al gen, no sólo como la única unidad de información, sino también respecto a su rol central de ser considerado el “responsable” de las semejanzas y diferencias a través de las generaciones.

#### **4.4 El rol “extendido” del ambiente**

Otro de los aspectos revisados, tiene que ver con la ampliación del rol del ambiente en los procesos evolutivos. Desde estas nuevas posiciones, el ambiente no sólo es conceptualizado como un “filtro” de la diversidad de lo viviente, sino también capaz de generar estímulos que contribuyan a su propio origen, uno de los puntos principales sistemáticamente negados por las diferentes versiones de la síntesis biológica en décadas pasadas. Este nuevo rol del ambiente, que lo involucra también en el origen de la variación heredable, ha sido denominado “inducción ambiental”. Entre los efectos que conlleva la aceptación de la inducción ambiental, Jablonka señala:

La mayor ventaja de la inducción ambiental es que puede ser muy persistente y puede afectar a todos (o la mayoría) de los miembros de una población, disminuyendo la probabilidad de que sea eliminada del modo en que la mayoría de las nuevas mutaciones génicas lo son. De hecho, debido a este amplio efecto poblacional, una modificación generada por inducción ambiental puede persistir incluso si inicialmente no es beneficiosa. Sin embargo, ya que por definición las modificaciones debidas a inducción ambiental están correlacionadas con el ambiente, y puesto que capitalizan cierta plasticidad u organización pre-existente sensible a las condiciones, son más probables de ser beneficiosas que las mutaciones génicas. (Jablonka, 2006, p. 153)

Una de las consecuencias relevantes que presenta esta posición, es que a partir del rol “extendido” del ambiente, de una diversidad de genotipos en una determinada población pueden generarse fenotipos similares. De este modo, a partir de este recorrido hemos podido ver cuatro de los elementos teóricos de la síntesis biológica que están sufriendo modificaciones y/o extensiones en los últimos años. En la próxima sección, analizaremos si estos cambios han incidido sobre el cuerpo teórico de la ecología del comportamiento, y en el caso que no

se hayan registrado modificaciones, indagaremos qué efectos causarían sobre dicha subdisciplina.

## 5 LA EXTENSIÓN QUE PODRÍA SER EN EL MARCO TEÓRICO DE LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO

### 5.1 Reabriendo un viejo debate

Ciertamente, la aceptación de la propuesta de una jerarquía selectiva (Wilson, 2010) obligaría a repensar y actualizar el viejo debate de la selección de grupos que aún pervive en la ecología del comportamiento. En primer lugar, la discusión exigiría abandonar la fuerte asociación establecida entre la selección extra-organísmica y aquella versión de la selección a nivel grupal propuesta por Wynne-Edwards en la década de 1960. La oposición entre la ya desacreditada teoría y la clásica teoría de selección darwiniana todavía es presentada en algunos de los libros de textos más influyentes del área como si se tratara de la única alternativa posible hasta la actualidad (véanse, por ejemplo Barnard, 2004; Alcock [1975], 2005). En segundo lugar, el conjunto teórico de “la selección multi-nivel” parecería invitar a reconsiderar los posibles mecanismos evolutivos que dieron origen al comportamiento social y al altruismo, los cuales hasta el momento fueron explicados mediante la noción de *fitness* incluso que supone una selección a nivel individual. Al respecto, en un estudio histórico de las vicisitudes de la noción de selección de grupos, Borrello señala:

Tal vez, podamos acordar que las respuestas a las preguntas del altruismo y los niveles de selección son interrogantes complicados que no serán resueltos simplemente invocando a la selección natural en algún nivel particular, sino que serán entendidos como resultado de fuerzas selectivas actuando en múltiples niveles y en combinación con las fuerzas contingentes de la historia y la cultura. (Borrello, 2005, p. 47)

En tercer lugar, la inclusión de múltiples niveles selectivos exhortaría, en principio, a revisar la aproximación al estudio del comportamiento mediante el uso de modelos de optimización. Tal como mencionamos anteriormente, dicha teoría intenta modelar la evolución del

comportamiento considerando que las fuerzas selectivas sólo actúan a nivel individual, ignorando así las presiones de selección que actúan a otros niveles.

## 5.2 El “giro copernicano” del “centrismo” del gen I: genotipo-fenotipo

La complejización de la relación entre el genotipo y el fenotipo atentaría directamente contra una de las suposiciones más fuertes realizadas desde la ecología del comportamiento obligando a repensar la conveniencia de la llamada *phenotypic gambit*. Los patrones fenotípicos comportamentales no necesariamente reflejan de forma precisa la secuencia nucleotídica subyacente, por lo que su vínculo no puede suponerse, sino que, tal como dice Jablonka (2006), debe probarse. Tener en consideración la posible falta de correspondencia entre la evolución fenotípica y la genética permitiría, por un lado, evaluar la posibilidad de evolución comportamental sin necesidad de que exista evolución genética y, por otro lado, negaría la posibilidad de considerar de manera alternativa la selección a nivel individual y la selección a nivel genético, tal como vimos es sostenido hasta el día de hoy en la ecología del comportamiento. Sin dudas, estos cambios generan alteraciones en cuanto a la “pérdida del lugar privilegiado” del gen como “centro” de los sistemas biológicos.

## 5.3 El “giro copernicano” del “centrismo” del gen II: ¿el “vehículo” de genes?

Al igual que en el caso del análisis de las unidades de selección, la ampliación de los mecanismos de herencia exigiría rever el concepto de *fitness* inclusivo. Como pudimos ver, esta noción asume que determinados comportamientos ocurren porque en la población hay individuos que comparten alelos, generalmente como consecuencia de ancestralidad común. El modelado de los procesos evolutivos no podría seguir basándose en el *fitness* genético suponiendo que lo que se transmitirá de generación en generación son alelos alternativos. Por otro lado, dicha revisión no debería generar mayores cambios en los otros conjuntos teóricos de la ecología del comportamiento aceptados en la actualidad. Las explicaciones de las “causas últimas” del comportamiento en términos de costos y beneficios requieren sim-

plemente que los rasgos sean heredables, sin necesidad de atribuir la heredabilidad a entidades particulares.

#### **5.4 El “giro copernicano” del “centrismo” del gen III: redescubriendo al ambiente**

De igual manera, la propuesta de un rol “extendido” del ambiente parecería generar algunas modificaciones conceptuales dentro de la ecología del comportamiento en virtud de las teorías que utiliza para escrutar las consecuencias adaptativas de ciertos rasgos. Esto está dado, en principio, porque la presencia de determinados fenotipos en una población no permitiría hacer inferencias acerca de los genotipos subyacentes (debido al rol activo del ambiente en el desarrollo de los comportamientos). Desde esta nueva perspectiva, los comportamientos podrían interpretarse mediante la noción de un proceso de “inducción ambiental” y no por un mecanismo de fijación alélica. A partir de dicha conceptualización, cabe preguntarse: ¿en qué sentido puede sostenerse que ciertos alelos que afectan el comportamiento son seleccionados con respecto a otros cuando hay varios genotipos que por inducción ambiental generarían fenotipos similares? Nuevamente, sucede lo mismo que en lo dicho en relación a los mecanismos de herencia: en principio, los ecólogos del comportamiento no deberían por qué preocuparse por una reconceptualización del rol que tiene el ambiente en la ontogenia de los comportamientos. Sin dudas, lo significativo dentro de los conjuntos teóricos y del tipo de abordaje en la ecología del comportamiento es el aspecto heredable y variable del fenotipo, independientemente de cómo se desarrolle. Incluso, merece la pena recordar que debido a la plasticidad fenotípica, la heredabilidad de los caracteres también se ve influenciada por el ambiente.

Sin embargo, cabe señalar que en la actualidad dichas modificaciones no han sido aún aceptadas dentro de la ecología del comportamiento. De hecho, todavía se mantienen los conceptos y teorías que emergieron en su momento como consecuencia de la teoría sintética de la evolución, a pesar de las profundas discusiones que se están dando en relación con las modificaciones de la síntesis biológica. En la siguiente y última sección, problematizaremos el vínculo que presenta dicha subdisciplina con la teoría evolutiva, a partir del fuerte

compromiso que aún conserva la ecología del comportamiento con las teorías y conceptos que fueron criticados por la extensión de la síntesis.

## **6 RELACIONES DE AYER Y HOY: PROBLEMATIZANDO EL VÍNCULO ENTRE LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO Y LA TEORÍA EVOLUTIVA**

Luego del camino realizado, ¿cuál es el vínculo que presentaba la ecología del comportamiento con la teoría evolutiva en sus orígenes y cuál es en la actualidad? En principio, nuestro recorrido nos lleva a reconocer un importante “desacople” entre la actual versión de la teoría evolutiva (aún bajo importantes disensos) y aquella implicada en la ecología del comportamiento en su intento por dilucidar las causas “últimas” del comportamiento animal. Tal como hemos visto, el *corpus* teórico principal de la disciplina se “forjó” sobre las bases de la teoría evolutiva de la síntesis moderna. La creencia en una firme comprensión de los mecanismos de variación y de herencia llevó a considerar a dicha teoría evolutiva como el fundamento único de todo principio de cambio comportamental entre generaciones. En una primera aproximación, entonces, creemos que la ecología del comportamiento supuso el cuerpo teórico de la síntesis moderna, siendo sus teorías particulares instancias de esa teoría asumida. Más aún, el análisis realizado en torno a algunas de las teorías principales de la subdisciplina, nos lleva a sugerir que la teoría evolutiva de la síntesis moderna actuó no sólo como un supuesto, sino también como un programa de investigación que guió las investigaciones y la elaboración de teorías en la ecología del comportamiento. Sin embargo, la tensión se genera cuando desde la propia biología evolutiva comienza a cuestionarse a la síntesis. Con la revisión, desaparece la solidez atribuida a los elementos teóricos propuestos por la síntesis, obligándonos a no dar por sentado aquellas nociones evolutivas que en su momento fueron consideradas y aceptadas. Si bien la síntesis moderna ha provisto a la ecología del comportamiento de un programa para explicar los fenómenos relativos a la conducta, lo ha hecho en términos de un único mecanismo evolutivo y unas pocas entidades particulares. Aunque desde la biología evolutiva se haya com-



plejizado la propia teoría evolutiva, la ecología del comportamiento continúa con una “confianza ciega” en el programa de la síntesis. De esta forma, dicho programa es el que aún establece qué tipo de abordaje debe hacerse para analizar la conducta animal. Lo que estaría en juego con la revisión de la síntesis es precisamente el núcleo teórico del programa y, como consecuencia, cualquier aproximación de la ecología del comportamiento en el estudio y explicación de la conducta animal.

De este modo, a nuestro entender, parece estar frente a un escenario sumamente complejo en términos filosóficos y científicos que los representamos mediante la siguiente imagen: los “pilares agrietados” de la síntesis han dejado a los ecólogos comportamentales sobre un “terreno” teórico tambaleante. Sin embargo, cabe reconocer que no todo aspecto del programa ha sufrido inestabilidades y que no podemos negar el propio éxito que ha tenido y que todavía conserva en el estudio del comportamiento. Sin embargo, aún cuando esta subdisciplina presente numerosas vías heurísticas fructíferas, la falta de un sostén teórico de sus programas de investigación obliga a analizar con detenimiento los posibles efectos que se generen en la propia revisión de la síntesis biológica.

## AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Cecilia De Mársico y al Dr. Diego Tuero con quienes hemos mantenido continuo contacto en la elaboración del trabajo y cuyas sugerencias sin dudas lo han enriquecido. A su vez, agradecemos a un revisor anónimo cuyas sugerencias han mejorado la versión final del trabajo.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOCK, John. *Animal behavior: an evolutionary approach* [1975]. 8. ed. Massachusetts: Sinauer Associates, 2005.
- . A textbook history of animal behavior. *Animal Behavior*, **65**: 3-10, 2003.
- BARNARD, Chris. *Animal behavior: mechanism, development, function and evolution*. Essex: Pearson Education Limited, 2004.
- BATESON, Patrick. The promise of behavioral biology. *Animal Behavior*, **65**: 11-17, 2003.

- BORRELLO, Mark. The rise, fall and resurrection of group selection. *Endeavour*, **29** (1): 43-47, 2005.
- CULP, Sylvia. Establishing genotype/phenotype relationships: gene targeting as an experimental approach. *Philosophy of Science*, **64**: 268-278, 1997.
- DAWKINS, Richard. *The selfish gene* [1976]. 30. ed. New York: Oxford University Press, 2006.
- GOULD, Stephen Jay. *The structure of evolutionary theory*. Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press, 2002.
- GRAFEN, Alan. Natural selection, kin selection and group selection. Pp. 62-84, *in*: KREBS, John; DAVIES, Nicholas (eds). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 2. ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1984.
- GRIESEMER, James. Turning back to go forward: a review of epigenetic inheritance and evolution, the lamarckian dimension, by Eva Jablonka and Marion Lamb. *Biology and Philosophy*, **13**: 103–112, 1998.
- HAMILTON, William Donald. The genetical evolution of social behavior. *Journal of theoretical biology*, **7**: 17-52, 1964.
- JABLONKA, Eva. Genes as followers in evolution: a post-synthesis synthesis? *Biology and Philosophy*, **21**: 143-154, 2006.
- JABLONKA, Eva; LAMB, Marion. The expanded evolutionary synthesis: a response to Godfrey-Smith, Haig, and West-Eberhard. *Biology and Philosophy*, **22**: 453-472, 2007.
- JABLONKA, Eva; LAMB, Marion; AVITAL, Eytan. “Lamarckian” mechanisms in Darwinian evolution. *Trends in ecology and evolution*, **13**: 206-210, 1998.
- KREBS, John; DAVIES, Nicholas; WEST, Stuart. *An introduction to behavioral ecology* [1981]. 4. ed. London: Blackwell Scientific Publications, 2012.
- LIEBERMAN, Bruce; VRBA, Elisabeth. Hierarchy theory, selection, and sorting. *Bioscience*, **45**: 394-399, 1995.
- LLOYD, Elisabeth. Unit of selection. Pp. 334-340, *in*: FOX KELLER, Evelyn; LLOYD, Elisabeth (eds.). *Keywords in evolutionary biology*. Cambridge: Harvard University Press, 1992.
- McNAMARA John; HOUSTON Alasdair; COLLINS Edmund. Optimality models in behavioral biology. *Society for Industrial and*

- Applied Mathematics*, **43** (3): 413-466, 2001.
- MAYNARD SMITH, John. Game theory and the evolution of fighting. Pp. 8-28, in: MAYNARD SMITH, John (ed.). *On evolution*. Edinburgh: Edinburgh University Press, 1972.
- . Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **9**: 31-56, 1978.
- MAYR, Ernst. The objects of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **94**: 2091-2094, 1997.
- MÜLLER, Gerd. Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, **8**: 943-949, 2007.
- OWENS, Ian. Where is behavioral ecology going? *Trends in Ecology and Evolution*, **21** (7): 356-361, 2007.
- PIGLIUCCI, Massimo; KAPLAN, Jonathan. The fall and rise of Dr. Pangloss: adaptationism and the Spandrels paper 20 years later. *Trends in Ecology and Evolution*, **15** (2): 66-70, 2000.
- TINBERGEN, Niko. On aims and methods in ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **20**: 410-33, 1963.
- TRIVERS, Robert. *Natural selection and social theory: selected papers of Robert Trivers*. New York: Oxford University Press, 2002.
- VRBA, Elisabeth; GOULD, Stephen Jay. The hierarchical expansions of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated. *Paleobiology*, **12**: 217-228, 1986.
- WEBER, Bruce. Extending and expanding the Darwinian synthesis: the role of complex systems dynamics. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, **42**: 75-81, 2011.
- WEST-EBERHARD, Mary Jane. Dancing with DNA and flirting with the ghost of Lamarck. *Biology and Philosophy*, **22**: 439-451, 2007.
- WILSON, David Sloan. Multilevel selection and major transitions. Pp. 81-94, in: PIGLIUCCI, Massimo; MÜLLER, Gerd (eds). *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge: The MIT Press, 2010.

**Data de submissão:** 19/04/2012.

**Aprovado para publicação:** 14/06/2012.