

ARTÍCULO

RELACIONES ENTRE PARIENTES: ¿A QUIÉN AMAS Y A QUIÉN ODIAS?

Daniel Torres-Orozco y Sandra Petrone

Relaciones entre parientes: ¿a quién amas y a quién odias?

Resumen

A partir de los trabajos de Hamilton en la década de los sesenta, se considera al parentesco como una fuerza evolutiva que ha moldeado el comportamiento animal. Hamilton observó que el comportamiento puede ser estudiado a partir de la evaluación entre los costos y beneficios de ayudarse según el grado de parentesco. Un comportamiento altruista es esperado cuando los individuos están fuertemente emparentados, y los beneficios obtenidos por el ayudado son mayores que los costos por ayudar. En cambio, el comportamiento egoísta se espera cuando los costos por ayudar sobrepasan los beneficios del ayudado o el vínculo de parentesco. Durante estas páginas mostramos cómo es posible calcular la regla de Hamilton y la ejemplificamos con diversos comportamientos animales.

Palabras clave: regla de Hamilton, comportamiento animal, altruismo, parentesco

Kinship: Love or hate relationships?

Abstract

Kinship makes the world go around. While this might not be entirely true, it at least helps to explain how the living organisms interact with each other. Kinship is considered an important evolutionary force since Hamilton's work. Hamilton states that a certain behavior is the result of a cost-efficient evaluation between the degree of relatedness, the benefit for the helped, and the costs for the helper. Thereafter, scientists have used Hamilton's rule to predict animal behavior. An altruistic behavior is expected when the cost of helping is less than the benefits gained by a close relative, otherwise an agonistic behavior is predictable. Throughout the following pages we demonstrate how Hamilton's rule is calculated and its implications in the evolution of a variety of animals' behavior.

Keywords: Hamilton's rule, animal behavior, altruism, kinship

Introducción

Alguna vez alguien preguntó al genetista y biólogo evolutivo J. B. S. Haldane si arriesgaría su vida para salvar a un hermano de ahogarse. Haldane, quien era versado en las matemáticas, contestó: "No, pero sí lo consideraría por dos hermanos u ocho primos (McElreath *et al.*, 2007)". Esta singular respuesta no es trivial; sin embargo, para entenderla es necesario comprender las relaciones de parentesco.

¿Sabes qué es el parentesco? La respuesta seguramente dependerá de con quién estés hablando. Un abogado contestaría que es el nexo jurídico existente entre los descendientes de un progenitor común. Un sacerdote respondería que es el vínculo que contraen en el bautismo, los padrinos con el bautizado. Mientras que otros más laxos dirían que es el vínculo que tienen las cosas por afinidad o relación afectiva. No obstante, si le preguntáramos a un biólogo evolutivo, señalaría que el parentesco es el vínculo por consanguinidad que presentan los individuos que pertenecen a la misma familia o población y que se relacionan por su ancestría común.

Actualmente, el parentesco se considera una fuerza evolutiva importante, pero no siempre fue así. No fue sino hasta la década de los sesenta cuando W. D. Hamilton presentó sus trabajos sobre el parentesco, que se entendieron sus implicaciones en la evolución del comportamiento social y se revolucionó la Biología. Mediante una observación tan simple, como identificar qué individuos de una población son parientes de sangre, es posible realizar predicciones importantes sobre el comportamiento de los individuos.

Sin embargo, en poblaciones animales no siempre resulta fácil identificar a la unidad familiar y sus integrantes, por lo que es necesario recurrir a las herramientas genéticas. Genéticamente, el parentesco se mide como la probabilidad de que dos individuos compartan variantes de un gen heredado de un mismo ancestro (*v. gr.* padres, abuelos); es decir, la probabilidad de que compartan alelos idénticos por descendencia (IBD por sus siglas en inglés). Para determinar matemáticamente el grado de parentesco entre dos individuos, se usa el coeficiente de relación (r), también conocido como coeficiente de parentesco o simplemente parentesco. El coeficiente r es la fracción de alelos IBD que dos individuos comparten. Cuando calculamos este coeficiente para un par de individuos, se usan los coeficientes IBD k_0 , k_1 y k_2 , donde k_2 es la proporción de veces en que los dos individuos comparten dos alelos IBD, k_1 es la proporción en la que comparten un alelo IBD, y k_0 es la proporción de veces en la que no comparten alelos IBD (Hedrick, 2010).

El valor de r para organismos diploides es entonces

$$r = k_1/2 + k_2$$

Por ejemplo, calculemos r para la pareja de hermanos Pepe y Toño. Cada uno de ellos tiene dos alelos o formas de un mismo gen. Si escogemos un alelo de Toño, la probabilidad de que éste sea IBD con uno de los alelos de Pepe es de $k_1 = 1/2 = 0.5$. Ahora sigamos la historia del alelo restante de Toño: como necesariamente viene del otro padre, la probabilidad de tener un alelo IBD en Pepe es independiente de la historia del primer alelo y también es de $k_1 = 1/2 = 0.5$. Al ser eventos independientes, se multiplican las probabilidades y por lo tanto la proporción de veces que los hermanos comparten dos alelos IBD es igual a $k_2 = 1/2 \times 1/2 = 1/4 = 0.25$. Al contrario, la probabilidad de no compartir alelos es $k_0 = 1/4 = 0.25$. Por lo tanto, Pepe y Toño tienen un coeficiente de

parentesco $r = 0.5/2 + 0.25 = 0.5$; es decir, comparten el 50% de sus alelos. Siguiendo esta misma lógica podemos calcular r para cualquier pareja de individuos, donde $r = 0$ muestra que los dos individuos no están emparentados, y $r = 1$ indica que presentan el mismo genotipo (v.gr. gemelos idénticos, clones o alta endogamia).

Antes de los trabajos de Hamilton se pensaba que la selección natural actuaba únicamente sobre los individuos, es decir que su adecuación (w) dependía exclusivamente del éxito reproductivo de cada individuo (v.gr. número de descendientes) durante su vida. Desde un punto de vista genético, la adecuación de un gen se mide en el número de copias que deja en el acervo genético de la siguiente generación. Ahora bien, si consideramos que los parientes comparten cierto alelo, dicho alelo tiene una mayor probabilidad de pasar a la siguiente generación que un alelo que se encuentra en un individuo sin familiares. Es así como surgió el término “adecuación inclusiva” para explicar que la selección natural no sólo actúa sobre el éxito reproductivo a nivel individual, sino también sobre aquellos parientes con los que se comparten genes idénticos por descendencia.

Con base en la adecuación inclusiva, Hamilton desarrolló la base conceptual para entender la relación entre los costos y beneficios del comportamiento entre parientes en la llamada regla de Hamilton: $rb - c > 0$, donde r es el coeficiente de parentesco entre los individuos, b es el beneficio que reciben los otros por la expresión de ese gen y c es el costo individual de expresar el gen (Hedrick, 2010). De esta forma, la decisión de ayudar a otro individuo es directamente proporcional al parentesco que los une. Es decir, la selección natural favorecerá las acciones con muy alto beneficio entre parientes si los costos son bajos y purgará (eliminará) aquellas que sean costosas y entre desconocidos.

¿Qué pasa cuando los beneficios son grandes?

La regla de Hamilton implica que cierta conducta puede aumentar su frecuencia, debido a que favorece la adecuación de los genes per se, sin importar que los genes estén en el individuo o en un pariente cercano, permitiendo así el desarrollo de conductas altruistas en donde los individuos donadores sacrifican algo de su adecuación para aumentar la adecuación de otro individuo. Además ayuda a explicar un sinnúmero de comportamientos sociales como la dinámica familiar y la formación de dinastías.

El ejemplo más impactante de selección de parentesco es el que se observa en insectos sociales, que producen individuos estériles que permiten que su hermana, la reina, se encargue de toda la reproducción. Tal es el caso de himenópteros sociales como las hormigas, abejas y avispas, en los que dicha organización social se ha originado independientemente en varias ocasiones (Wilson, 2005). La tendencia hacia conductas altruistas, observada en insectos sociales, puede deberse a su elevado coeficiente de parentesco relacionado con su forma de determinación

sexual. En himenópteros, el sexo está determinado por la ploidía de los huevos (n ó $2n$), en donde los huevos que son fertilizados se desarrollan en hembras ($2n$), mientras que los que no son fertilizados se desarrollan en machos (n). Esto significa que los machos reciben el 100% de su material genético de su madre, y entonces producen espermias idénticos. Si la reina de un panal o colonia es fertilizada por un único macho, las hijas de dicha unión compartirán el 0.75 de sus genes en promedio, lo cual es considerablemente mayor que el típico valor $r = 0.50$ observado entre hermanos (Sinervo, 1997). Por lo tanto, la condición para que un alelo altruista se incremente en frecuencia en una población, es que los costos (c) sean menores a ($0.75 * b$), por lo cual los costos tolerados por los himenópteros coloniales son superiores a los tolerados por muchos otros organismos. Hamilton sugiere esto como la razón por la cual la organización colonial ha surgido y evolucionado en diferentes ocasiones dentro de los Hymenoptera (figura 1) (Hedrick, 2010).

Otro ejemplo de selección por parentesco es el cortejo cooperativo observado en machos de pavos salvajes, *Meleagris gallopavo* (figura 2). En este caso, los machos subordinados no se reproducen, sino que colaboran en la reproducción de otros, pero poseen un valor de adecuación inclusiva o indirecta mayor a la que lograrían de forma directa con su propia descendencia. Usando marcadores moleculares, Krakauer (2005) estimó que el parentesco en las coaliciones de pavos machos es de 0.42. También calculó que el beneficio (b) para machos dominantes fue 6.1 más hijos que un macho solitario, y el costo de ayudar para un macho subordinado, fue de 0.9 hijos. Por lo tanto,

$$rb - c = (0.42) (6.1) - 0.9 = 1.7$$

demostrando en este caso que el incremento en la adecuación indirecta para los machos que ayudan excede el costo de ayudar.

Otra conducta altruista que ha sido reportada en por lo menos 62 especies de mamíferos es la adopción, o sea el acto de cuidar por completo de los hijos de otra hembra como si fueran propios hasta el destete. La mayoría de estos casos ocurren en especies altamente sociales, en las que los grupos están conformados por parientes. Sin embargo, Gorrell y colaboradores (2010) reportan un caso de evolución de adopción en una especie asocial: la ardilla roja (*Tamiasciurus hudsonicus*) y calculan todos los componentes de la regla de Hamilton. Los huérfanos siempre fueron adoptados por parientes cercanos, y las hembras que adoptaron a las crías aumentaron su adecuación inclusiva, porque los beneficios ganados por adoptar a un huérfano cercanamente relacionado, sobrepasaron los costos de agregar a un individuo a la camada. Además, se observan casos en los que los jóvenes huérfanos no son adoptados, debido a que las madres adoptivas potenciales no son tan cercanas a los huérfanos como para exceder los costos de la adopción. La adopción en especies asociales pone a prueba la regla de Hamilton, que explica la persistencia

de altruismo ocasional en una población natural de mamíferos (figura 3).

¿Qué pasa cuando los costos son excesivos?

La regla de Hamilton nos explica porqué los parientes cooperan entre sí, y por qué usualmente no colaboran con aquellos que no lo son. Pero también nos ayuda a entender qué pasa si los beneficios no son mayores que los costos, ocasionando conductas como el conflicto padre-hijo, el canibalismo y el infanticidio.

El cuidado parental es un buen ejemplo para ilustrarlo. En teoría un padre podría invertir todos sus recursos en el cuidado de un único hijo, sin embargo, ésta sería una estrategia inadecuada para el padre, debido a que una excesiva inversión de energía por parte del padre, evitaría su futura reproducción. Un padre comparte la mitad de sus genes ($r = 0.5$) con cada hijo y por lo tanto al producir más descendientes incrementa su adecuación. En cambio, cada hijo buscará maximizar su beneficio sin importar el costo que le represente al padre, ya que posee consigo mismo el mayor coeficiente de parentesco posible ($r = 1$). Es aquí cuando surge el conflicto padre-hijo, es decir el conflicto entre lo que el hijo desea que el padre le brinde y lo que el padre está decidido a invertir.

Existen varios ejemplos que ilustran el conflicto padre-hijo, pero quizá uno de los más estudiados es el que ocurre durante el destete de los mamíferos. Todos los mamíferos toman leche de sus madres durante las primeras etapas de su crianza. Por ejemplo, durante las primeras semanas después del nacimiento del cordero, la madre produce más leche de la que la cría puede beber. De esta forma, la hembra permite que el cordero se alimente hasta saciarse. Sin embargo, después del mes la hembra produce menos leche de la que su cría exige, limitando así el suministro. El cordero, acostumbrado a saciar su hambre, tiene que competir contra su más fuerte y experimentada madre.

El infante conoce el código de comunicación con su madre. Sabe que al llorar, su madre sabrá que tiene hambre o está en peligro. Es un sistema que ha sido seleccionado en beneficio de ambos para asegurar la sobrevivencia del infante. Sin embargo, pueden ocurrir trampas. En el conflicto del destete el costo para la madre por alimentar a su cría en edad avanzada no sobrepasa los beneficios que esta última adquiere. En cambio, la cría busca permanecer con el mayor beneficio alimenticio posible. Cuando no logra su cometido ocurren las regresiones, conocidas coloquialmente como berrinches, en donde el infante se aprovecha del lenguaje entre él y su madre para expresarle que necesita de su ayuda.

Pensemos en otro ejemplo: imaginemos una hembra juvenil que acaba de dar a luz en un ambiente de poca calidad. Esta hembra, por ser joven, tiene una probabilidad grande de tener más descendencia en el futuro, es decir, presenta un valor reproductivo residual alto. Cuando

los costos y beneficios de la descendencia futura se contraponen a los costos y beneficios de la progenie presente, es posible que la selección favorezca el infanticidio. Ahora bien, imaginemos el mismo caso pero en una hembra adulta con un valor reproductivo residual mínimo o inexistente. Los beneficios que puede tener criar a dicha progenie son mucho mayores para la hembra adulta que las que recibirá la hembra joven, y por lo tanto es más probable que los críe. Es así como bajo ciertas circunstancias, el conflicto padre-hijo puede llevar al infanticidio por parte de los padres.

El canibalismo es una condición adaptativa esperada cuando existe una alta densidad poblacional, poco alimento y una mayor competencia por los recursos, e inclusive se da entre padres e hijos cuando el costo excede por mucho a los beneficios del cuidado parental. Manica (2002) exploró cómo cambia el comportamiento caníbal en proporción al costo-beneficio del cuidado parental en peces tropicales (*Abudefduf sexfasciatus*), ya que al disminuir los costos mediante el suministro de alimento y el beneficio, aumenta la incertidumbre parental. El canibalismo se redujo considerablemente, demostrando así que el canibalismo parental responde a la evaluación de los costos-beneficios entre parientes. (figura 4)

Un caso extremo ocurre en el pez pipa (*Syngnathus typhle*). Recientemente Sagebakken y colaboradores (2007) demostraron que el pez pipa absorbe los nutrientes de los embriones para redistribuirlo en partes de su cuerpo, como el músculo y el hígado. Esta condición podría estar estrechamente relacionada con la evaluación de los costos y beneficios del cuidado parental.

No obstante, los conflictos entre parientes no se restringen a las relaciones entre padres e hijos. El conflicto entre hermanos es otro comportamiento común dentro del mundo animal. Desde el punto de vista genético los hermanos deberían estar predispuestos para cooperar, debido a que comparten genes. No obstante, imaginemos que las condiciones ambientales son desfavorables y que sólo existe alimento para uno de los hermanos. En esta situación los costos de tener hermanos sobrepasan los beneficios y puede llevar a acciones competitivas e incluso al fratricidio.

El matar a un hermano parece ser una estrategia adaptativa común entre las aves. En algunas especies el polluelo que eclosiona primero casi siempre mata a su hermano menor. Esto se conoce como “fratricidio obligado” o “cainismo”. En otras especies, las aves pasan la primera etapa de vida en el nido junto con sus hermanos. Durante esta etapa los polluelos dependen exclusivamente del alimento que sus padres les llevan. El reparto del alimento dentro de la progenie suele favorecer a los hermanos con mayor peso y/o edad. Cuando las condiciones no son las favorables, la muerte juvenil, resultado de la agresión entre hermanos o fratricidio facultativo, beneficia tanto a los padres como al resto de la progenie, ya que los padres invertirán menor energía para satisfacer el hambre de sus polluelos sobrevivientes.

Un ejemplo de fratricidio en aves es el que se presenta en el águila negra (*Ictinaetus malayensis*) (figura 5). Esta rapaz africana pone dos huevos por nidada y tan sólo entre el 2 y el 20% de los casos sobrevive el hermano menor. La ornitóloga Leslie Brown llamó a la persistencia de las hembras en poner dos huevos “un inexplicable ejemplo de aparente desperdicio biológico”, ya que el abastecimiento de comida parece irrelevante. Sin embargo, para otros biólogos, la producción de un segundo huevo no es tan misterioso, sino que representa un seguro. Las aves que ponen un solo huevo corren un riesgo considerable: si algo le pasa a la primera cría, no habrá tiempo de reemplazarlo durante la etapa de anidación, mientras que poner un segundo huevo más pequeño que el primero ayuda a garantizar el éxito reproductivo de los padres a un costo relativamente bajo (Gibbons, 2009).

Probablemente, el caso más extremo de competencia entre hermanos se descubrió en 1948, cuando un investigador, estudiando el desarrollo del tiburón toro (*Carcharias taurus*), recibió una mordida de un embrión. Ahora se sabe que en el tiburón toro ocurre canibalismo intrauterino, es decir, el embrión que se desarrolla primero comienza a comerse el resto de los huevos y los embriones dentro del mismo saco uterino, eliminando así el costo de la competencia aún antes de nacer (Martin, 2003).

Conclusiones

El grado de parentesco es clave en la determinación de la organización social. La relación entre los costos y beneficios de las conductas entre parientes, promoverá la evolución del altruismo o el egoísmo. Las relaciones que podemos inferir a partir de la teoría de parentesco son asombrosas y, como hemos visto, nos ayudan a entender la forma en que las poblaciones y grupos familiares están organizados. Históricamente el estudio de parentesco se restringía a poblaciones de animales, incluyendo al hombre, sin embargo, estas investigaciones están ampliándose a otros taxones como las plantas y los hongos. Este fascinante tema es ampliamente estudiado por sociólogos, biólogos evolutivos y etólogos, y aún hay muchas preguntas por resolver...

Ahora bien, ¿arriesgarías tu vida por salvar a un hermano de ahogarse?

Bibliografía

- Dugatkin, L. 2009. Principles of Animal Behavior. Norton W.W. y Co. EUA
- Gorrell, J. C., A. G. McAdam, D. W. Coltman, M. M. Humphries & S. Boutin. 2010. Adopting kin enhances inclusive fitness in asocial red squirrels. *Nature communications* 1: 22.
- Hedrick P. W. 2000. *Genetics of Populations*. Jones and Bartlett Publishers, EUA.
- Krakauer, A. H. 2005. Kin selection and cooperative courtship in wild turkeys. *Nature* 434: 69-72.

Martin, R. Aidan. 2003. World Wide Web Publication, consultado el 15 de mayo de 2012 en el sitio web: www.elasmo-research.org/copyright.htm

McElreath, R., R. Boyd & R. Boyd. 2007. *Mathematical Models of Social Evolution: A Guide for the Perplexed*. EUA: University Of Chicago Press

Mock, D., H. Drummond & C. Stinson. 1990. Avian Siblicide. *American Scientist*. 78: 438-449.

Sagebakken, G., I. Ahnesjö, K. Mobley, I. Gonçalves & C. Kvarnemo. 2010. Brooding fathers, not siblings, take up nutrients from embryos. *Proc. R. Soc. B* 277: 971-977

Wilson, E. O. & B. Hölldobler. 2005. Eusociality: origin and consequences. *Proc. Nat. Acad. Sci USA* 102: 13367 – 13371.

Gibbons, W. 2009. Some birds take care of siblings. Consultado el 13 de mayo de 2012 en <http://srel.uga.edu/ecoviews/ecoview090322.htm>