

## Selección Multinivel: historia, modelos, debates, y principalmente, evidencias empíricas

César Marín

Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Universidad Austral de Chile. Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Edificio Emilio Pugín, Campus Isla Teja, Valdivia 5090000, Chile

E-mail: cesar.marin@postgrado.uach.cl

### RESUMEN

Aunque por décadas la dominante posición neo-darwinista argumentaba que la selección natural actúa únicamente a nivel génico/organísmico, la evidencia empírica de los últimos cuarenta años contradice esa posición. Existe numerosa evidencia empírica de que la selección natural actúa en niveles de la jerarquía biológica por encima y por debajo del gen/organismo, desde el nivel molecular hasta el ecosistémico, lo que se denomina teoría de selección multinivel. Éste artículo da una visión general sobre la historia y modelos de selección multinivel, explica algunos de los puntos de encuentro y desencuentro con otras formas de explicar el comportamiento social y la cooperación, muestra las herramientas que se utilizan para detectar selección multinivel en la naturaleza, y principalmente hace énfasis en las evidencias empíricas que han surgido utilizando dichas herramientas. *eVOLUCIÓN 10(2): 51-70 (2015)*.

**Palabras Clave:** Altruismo, Análisis contextual, Cooperación, Egoísmo, Evidencia empírica, Jerarquía biológica, Niveles de selección, Selección parental, Selección multinivel, Teoría de juegos evolutiva.

### ABSTRACT

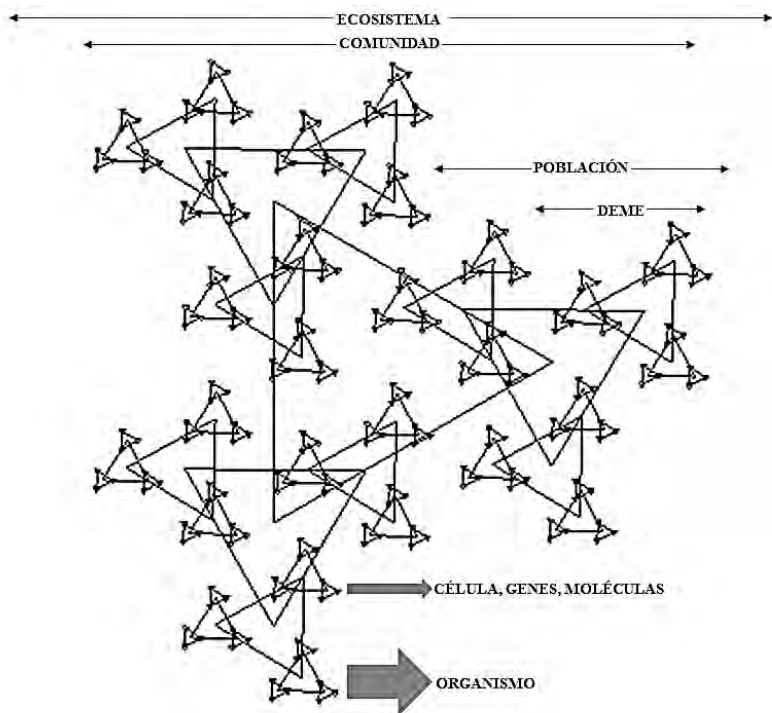
Although for decades the dominant neo-Darwinist position argued that natural selection acts only at the genic/organismic level, the empirical evidence of the last forty years contradicts that position. There is numerous empirical evidence that natural selection act on biological hierarchy levels above and below the gene/organism, from the molecular to the ecosystem level; this is called multilevel selection theory. This article gives an overview on the history and models of multilevel selection, explains some of the points of connection and divergence with other ways to explain social behavior and cooperation, shows the tools that are used to detect multilevel selection in nature, and mainly it emphasizes the empirical evidence that has emerged using these tools. *eVOLUCIÓN 10(2): 51-70 (2015)*.

**Key Words:** Altruism, Biological hierarchy, Contextual analysis, Cooperation, Empirical evidence, Evolutionary game theory, Kin selection, Levels of selection, Multilevel selection, Selfishness.

### Introducción

¿Actúa la selección natural en niveles biológicos diferentes a los del organismo o del gen?, ¿existe el altruismo, y de existir, cómo se define?, ¿es la selección multinivel una fuerza evolutiva significativa o es, por el contrario, irrelevante?, ¿existe alguna evidencia empírica de que la selección multinivel opera en la naturaleza?, ¿la cooperación y el comportamiento social en general se pueden explicar únicamente por selección de parental o reciprocidad? Estas preguntas y varias relacionadas han inquietado –y llegado a desesperar, a generaciones completas no sólo de biólogos evolutivos, pero también de ecólogos, teóricos de juegos, antropólogos, economistas, entre otros. El presente texto pretende responder o aproximarse a responder

dichas preguntas, centrándose en la teoría de selección multinivel. No se pretende hacer una revisión histórica exhaustiva (ya que existen excelentes compendios, como Wilson 1983 y Borrello 2010), ni una discusión filosófica (donde existen textos como Okasha 2006), ni tampoco una revisión de los modelos matemáticos (donde existen revisiones tan tempranas como Wade 1978); por el contrario, el enfoque es centrarse en la abundante –pero muchas veces ignorada– evidencia empírica de procesos de selección multinivel ocurriendo en la naturaleza. Se realizará una exploración general de la historia, los modelos y los álgidos debates que la discusión sobre niveles de selección ha despertado en más de siglo y medio, pero se hará un fuerte énfasis en la importancia de no ignorar la evidencia empírica que muestra que la selección natural



**Fig. 1.** La complejidad de la jerarquía biológica es evidente e ineludible en la actualidad, pero no siempre ha existido, y la selección natural debió actuar en niveles inferiores al organismo o al gen (entes ya complejos) para dar origen a los mismos.

*Niveles de la jerarquía biológica:* cada triángulo representa un nivel de la jerarquía biológica, que se compone de los triángulos (niveles) que le siguen en tamaño, representando que por ejemplo, el organismo se compone de células, o las poblaciones se componen de organismos. Las flechas indican el límite de cada nivel.

actúa en diversos niveles de la jerarquía biológica. Las preguntas enunciadas anteriormente se pueden responder en buena parte mirando dicha evidencia empírica. Desde luego hay casos en los que la evidencia empírica contraría cuerpos teóricos arduamente contruidos, pero, si esto ocurre, es la teoría la que debe ajustarse a la evidencia, y no se debe simplemente ignorar la evidencia.

El presente texto se estructura de la siguiente forma: con base en los principios para que ocurra evolución por selección natural (variación fenotípica, *fitness* diferencial y heredabilidad; Lewontin 1970), se explica el concepto de selección natural de forma abstracta y se lo relaciona con los conceptos de individualidad y de jerarquía biológica (Fig. 1), se explica el concepto y los tipos de selección multinivel y algunas temáticas a tener en cuenta como la definición de *fitness* relativo y de grupo, se explica el principal método estadístico para medir selección multinivel en la naturaleza, el análisis contextual, y se contrasta dicho método con otros métodos como la partición de Price, y se presentan los puntos de encuentro y divergencia con otras formas de explicar el comportamiento social, tales como la selección de parentesco. Se presenta una visión general de la jerarquía

biológica (Fig. 1), se menciona el concepto de transiciones mayores en evolución (Fig. 2), que ha sido fundamental para revivir el debate de niveles de selección, y se presentan otros mecanismos de cooperación además de selección multinivel, provenientes de la teoría de juegos evolutiva (Fig. 3). Se presenta una visión general de la historia de los modelos de selección multinivel (Tabla 1). Y finalmente, se presenta la evidencia empírica de selección multinivel en laboratorio y en la naturaleza (Tabla 2, Tabla 3), y se especifican los casos donde se ha utilizado el análisis contextual (Tabla 3), que permite comparar la fuerza y dirección de la selección natural sobre un carácter (y su efecto en el éxito reproductivo) en dos niveles de la jerarquía biológica,

Cuando la selección natural actúa simultáneamente por lo menos en dos niveles de la jerarquía biológica, y los entes de estos niveles cumplen los principios para que ocurra un cambio evolutivo por selección natural (variación fenotípica, *fitness* diferencial y heredabilidad; Lewontin 1970), se habla de un proceso de selección multinivel. De entrada, debe hacerse una distinción semántica que ha llevado a muchas confusiones: la selección multinivel ocurre cuando la selección natural opera simultáneamente en dos (o más) niveles de la jerarquía biológica; aunque el término 'selección de grupo', es común en la literatura, éste hace referencia a la selección natural operando en un grupo (cualquier tipo de grupo, un grupo de poblaciones conformando una meta-población, un grupo de organismos conformando un deme, un grupo de células conformando un organismo multicelular); la selección individual hace referencia a la selección natural operando en entes individuales, cualesquiera que éstos sean (poblaciones, organismos, células). Dado esto, la selección multinivel incluye, siempre, selección individual y selección de grupo. El concepto de selección multinivel fue propuesto por Darwin (1871) y ha tenido un amplio desarrollo histórico (Tabla 1), despertando uno de los debates más duraderos en biología evolutiva. Un punto clave de dicho debate se dio en los 60's, donde emergió el concepto de selección multinivel naïve, es decir, donde la selección natural actúa sólo a nivel de deme-grupo. Pero la teoría de selección multinivel es clara: siempre que se cumplan los principios para que ocurra selección natural en al menos dos niveles biológicos (desde moléculas hasta ecosistemas), se habla de selección en múltiples niveles. Se puede afirmar que los organismos individuales siempre cumplen dichos principios, por lo que decir que existe selección natural en un nivel superior o inferior al organismo de ningún modo cancela o ignora la existencia de selección a nivel organismo-individual. Esa ha sido una gran confusión tras varias décadas de debate.

TABLA 1. Hitos e historia de los modelos de selección multinivel.

Autor	Años	Hito
<b>Darwin</b>	1859, 1871	Comportamiento social en himenópteros. Moral en humanos explicada por selección multinivel.
<b>Kropotkin</b>	1890, 1896, 1902	Cooperación como fuerza evolutiva.
<b>Weismann</b>	1902, 1903	Ampliación de la selección natural a otros niveles de la jerarquía biológica.
<b>Wright</b>	1931, 1932, 1945, 1977	Paisajes adaptativos y teoría del equilibrio cambiante (fase 3). Selección interdémica.
<b>Allee et al.</b>	1949	Selección multinivel aplicada en comportamiento animal.
<b>Wynne-Edwards</b>	1962	Selección multinivel naïve.
<b>Lewontin</b>	1970	Principios para evolución por selección natural (variación fenotípica, <i>fitness</i> diferencial, heredabilidad).
<b>Price</b>	1970, 1972	Partición de selección natural en varios niveles de organización.
<b>Levin y Kilmer</b>	1974	Primer modelo computacional de selección interdémica.
<b>Hamilton</b>	1975	Hamilton cambia su modelo (Hamilton 1964a,b) y lo extiende a selección multinivel.
<b>Wilson (DS)</b>	1975	Modelo de selección multinivel altamente citado, basado en interacciones y efectos en <i>fitness</i> .
<b>Wilson (EO)</b>	1975	Publicación de <i>Sociobiología</i> . No usó formalmente selección multinivel, pero explicaba comportamiento social.
<b>Wade</b>	1976	Primera evidencia experimental de selección multinivel, utilizando escarabajos.
<b>Griffing</b>	1977	Evidencia empírica de efectos de interacciones sobre el <i>fitness</i> , utilizando plantas.
<b>Heisler y Damuth</b>	1987	Análisis contextual: método estadístico para medir selección multinivel en la naturaleza.
<b>Maynard-Smith y Szathmáry</b>	1995	Concepto de transiciones mayores en la evolución.
<b>Stevens et al.</b>	1995	Uso de análisis contextual=primera evidencia empírica de selección multinivel en la naturaleza.
<b>Okasha</b>	2006	Libro: <i>Evolution and the levels of selection</i> .
<b>Wilson y Wilson</b>	2007	Artículo seminal donde se argumenta que la selección multinivel debe guiar a la sociobiología.
<b>Nowak et al.</b>	2010	Artículo seminal y altamente controvertido, donde se crítica la teoría de <i>fitness</i> inclusivo.
<b>Pruitt y Goodnight</b>	2014	Evidencia experimental de que la selección multinivel moldea caracteres colectivos en poblaciones naturales.

Tres son los argumentos que hacen ineludible pensar en la existencia de selección multinivel en la naturaleza (Okasha 2006): i), la naturaleza abstracta del concepto de selección natural (Okasha 2006, p. 18; en abstracto, habrá evolución por selección natural en todos los entes que presenten variación fenotípica, *fitness* diferencial y heredabilidad), ii), la existencia de la jerarquía biológica y el hecho de que para alcanzar la complejidad de un gen o un organismo individual, una transición mayor (Fig. 2) debió ocurrir, y por lo tanto la selección natural operó en niveles inferiores al gen o al organismo, y iii), la abundante evidencia empírica (Tabla 2, Tabla 3) que muestra casos en los que la selección natural opera en niveles diferentes al organismico. Habiendo señalado lo anterior, ¿Cómo de fuerte es la selección en un nivel superior (de grupo), comparada con un nivel inferior (individual)? Pese a que en los 60's se argumentó que la selección multinivel era teóricamente posible, pero que su fuerza sería irrelevante y finalmente suprimida por la fuerza de la selección organismica-individual (Williams 1966), lo cierto es que la evidencia empírica, derivada de métodos de genética cuantitativa como el análisis contextual, parece indicar que ese no siempre es el caso en la naturaleza (Tabla 3). En muchos casos, la fuerza de la selección natural a nivel de grupo es superior que a nivel individual. También, los experimentos manipulativos que han impuesto artificialmente selección multinivel, indican que su fuerza es mucho mayor de lo esperada (Goodnight y Stevens 1997).

El objetivo del presente texto es dar una visión general sobre la historia y modelos surgidos del debate de niveles de selección en biología evolutiva, explicar algunos de los puntos de encuentro y desencuentro con otras formas de explicar el comportamiento social y la cooperación, y mostrar las herramientas que se utilizan para detectar selección multinivel en la naturaleza, así como las evidencias empíricas que han surgido utilizando dichas herramientas.

### Selección natural en abstracto, jerarquía biológica e individualidad

Darwin (1859) estableció que cuando una población de organismos varía en algunos caracteres (variación fenotípica), y si dicha variación lleva a que algunos individuos dejen más descendencia que otros (*fitness* diferencial), y si la descendencia tiende a parecerse a los padres en dichos caracteres (heredabilidad), entonces la composición de la población cambiará en el tiempo -los organismos que tengan caracteres que representen ventajas reproductivas se volverán más comunes. Los organismos más aptos gradualmente reemplazarán a los menos aptos. Esto es la Selección Natural. Sin embargo, la selección natural no tiene por qué restringirse a

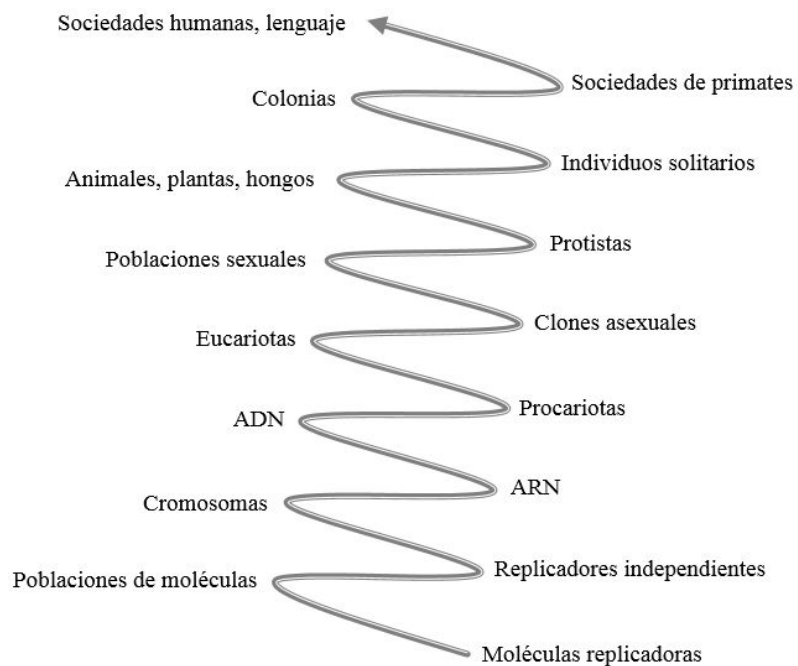


Fig. 2. Mayores transiciones en la evolución (adaptado de Maynard Smith y Szathmáry 1995).

organismos individuales. Cualquier ente que varíe, se reproduzca diferencialmente como consecuencia y presente similitud entre padres e hijos, puede ser sujeto de selección natural.

Ahora bien, ¿qué entes, además de los organismos individuales, cumplen los principios para que ocurra evolución por selección natural (variación fenotípica, *fitness* diferencial y heredabilidad; Lewontin 1970)? La estructura de la jerarquía biológica (desde el nivel molecular hasta el comunitario/ecosistémico) es obvia actualmente, pero la complejidad estructural que hoy vemos no siempre ha existido (Fig. 1). La complejidad jerárquica no siempre estuvo presente, y no se puede argumentar que la selección natural lleva a cambios evolutivos *únicamente* en niveles jerárquicos altamente complejos como el gen o el organismo (Dawkins 1976, 1983). La selección natural debió operar al menos en niveles de menor complejidad que el gen y el organismo, para dar origen a los mismos.

Dicho lo anterior, el concepto de individualidad debe ampliarse: un individuo será todo ente ubicado en un nivel de la jerarquía biológica (desde moléculas hasta ecosistemas), que cumpla los principios para que ocurra evolución por selección natural (variación fenotípica, *fitness* diferencial y heredabilidad; Lewontin 1970). Dichos individuos forman grupos, siendo el individuo el *nivel inferior*, y siendo el grupo el *nivel superior*. El *fitness* relativo se mide generalmente en el nivel inferior, y se miden los efectos que tiene pertenecer a un grupo determinado (nivel superior). Pero el *fitness* relativo también se puede asignar el nivel superior. Se puede decir, sencillamente, que el

**TABLA 2.** Ejemplos empíricos representativos de selección multinivel en varios niveles biológicos y taxones de organismos.

Nivel/Organismo	Microorganismos	Plantas	Invertebrados	Vertebrados
<b>Ecosistemas</b>	<u>Swenson et al. 2000a, b</u>			
<b>Comunidades</b>	<i>Brookfield 1998; Xavier y Foster 2007; Nadell et al. 2008, 2009, 2015; Xavier et al. 2009; Mitri et al. 2011; Cornforth y Foster 2013</i>	<i>Pfister y Hay 1988; Hjältén et al. 1993; <b>Campbell et al. 1997</b>; Danell et al. 1999</i>	<u>Goodnight 1990a, b</u>	<i>Vedder et al. 2014; <b>Campobello et al. 2015</b></i>
<b>Meta- Poblaciones</b>		<i>Acosta et al. 1993; <b>Solis et al. 2002</b>; McIntre y Fajardo 2011; <u>Driscoll et al. 2013</u></i>	<i>Korb y Foster 2010</i>	
<b>Demes, grupos</b>	<i>De Vargas Roditi et al. 2013</i>	<u>Goodnight 1985; Stevens et al. 1995; Kelly 1996; McCauley y Taylor 1997; McCauley et al. 2000; <b>Aspi et al. 2003; Donohue 2003, 2004; Weinig et al. 2007; Weiner et al. 2010; López Bernal et al. 2012; Marín y Weiner 2014</b></u>	<u>Wade 1976, 1977, 1980, 1982, 1987; Wade y McCauley 1980; McCauley y Wade 1980; Craig 1982; Breden y Wade 1989; Wade y Goodnight 1991; <b>Tsuji 1995; Banschbach y Herbers 1996, 1999; Schamber y Muir 2001; Eldakar et al. 2010; Formica et al. 2011; Pruitt y Goodnight 2014</b></u>	<u>McClintock 1984; Muir 1996; Craig y Muir 1996a, b; Hester et al. 1996a, b, c; Cheng et al. 2001a, b; Foster y Ratnieks 2005; <b>Laiolo y Obseo 2012; Moorad 2013a, b; Muir et al. 2013; Searcy et al. 2014</b></u>
<b>Organismos, clones</b>		<i>Alpert 1991, 1996, 1999; Cheplick 1997; Holzapfel y Alpert 2003</i>		
<b>Células</b>	<i>Foster et al. 2002; Queller et al. 2003; Castillo et al. 2005; Gilbert et al. 2007, 2009; Kuzdzal-Fick et al. 2007; Koschwanez et al. 2011, 2013; Ratcliff et al. 2012, 2013a, b</i>	<i>Nedelcu y Michod 2006; Michod 2007; Herron y Michod 2008; Herron et al. 2009</i>		

\*Ejemplos putativos de selección multinivel (en cursiva): modelos experimentales, teóricos o naturales donde los autores pueden o no describir o mencionar un proceso de selección multinivel, pero que cumplen con todas las características para serlo; Ejemplos experimentales de selección multinivel (subrayados): experimentos manipulativos con el objetivo específico de demostrar selección multinivel; **Ejemplos de selección multinivel en la naturaleza** (en negrita): medición directa y sin intervención de procesos de selección multinivel ocurriendo en la naturaleza, por medio de análisis contextual (se amplía en la Tabla 3). \*\*Selección a nivel de Especies: Rankin et al. 2007 y Simpson 2013. \*\*\*Fenómenos de selección a niveles inferiores al celular, como conflicto intergénico, hipótesis del mundo ARN y otros, no se abordan. El conflicto intergénico es un ejemplo de selección a nivel génico bastante conocido (ver por ejemplo Burt y Trivers 2006), mientras que la hipótesis del mundo ARN (Gilbert 1986; Orgel 2003), donde la selección operaría en un nivel molecular, es altamente especulativa y no se puede considerar como evidencia empírica de selección multinivel.

individuo es el ente en el que se decida medir el *fitness* y el grupo es el nivel biológico inmediatamente superior.

Existen, desde luego, numerosos casos en los que se demuestra empíricamente que la selección natural puede actuar en más de un nivel de organización biológica (Tabla 2, Tabla 3). Se puede pensar en el cáncer como un caso emblemático de selección celular, donde algunas células (variación fenotípica) tienden a reproducirse más (*fitness* diferencial) y a parecerse a las células hijas (heredabilidad). En el caso del cáncer, el nivel inferior es el de las células individuales y el nivel superior es el del organismo, pero asignar *fitness* relativo a cada célula individual es una tarea poco realista. En todo caso, es un claro ejemplo de cómo la selección puede tener tanta fuerza en un nivel diferente al orgánico (un nivel inferior, como lo es el celular), que la selección a nivel orgánico es totalmente suprimida (con la eventual muerte del organismo). Al preguntar en qué nivel de organización actúa la selección natural, se debe tener en cuenta la naturaleza abstracta de dicho concepto, la estructura de la jerarquía biológica y la existencia de eventos en los que la selección actúa en niveles diferentes al orgánico.

Okasha (2006, p. 18), define de forma abstracta la Selección Natural:

*“Una población de entes evoluciona por selección natural cuando diferencias heredables entre los entes llevan a diferencias en su desempeño reproductivo; la reproducción es entendida como dejar entes descendientes en el mismo nivel jerárquico que los padres (a menos que se fije de otro modo). Los entes que cumplen estas condiciones son las unidades de selección; el nivel en la jerarquía que es ocupado por los entes, es el nivel de selección”.*

### Concepto de Selección Multinivel

Un proceso de Selección Multinivel ocurre cuando la selección natural actúa simultáneamente en dos o más niveles de la jerarquía biológica (Heisler y Damuth 1987). Así, desde el nivel molecular, pasando por genes, células, organismos, familias, demes, grupos, subpoblaciones, poblaciones e incluso hasta comunidades y ecosistemas, pueden ser sujetos de selección natural, desde que cumplan los principios para que ocurra evolución por selección natural (variación fenotípica, *fitness* diferencial y heredabilidad; Lewontin 1970). La fuerza y dirección con los que actúe la selección en cada nivel pueden ser las mismas o pueden ser diferentes (Goodnight et al. 1992).

Una de los principales resultados de la selección multinivel es que individuos (*nivel inferior*) egoístas vencen en competencia a individuos altruistas dentro del grupo (*nivel*

*superior*), pero grupos altruistas vencen a grupos egoístas (Darwin 1871; Wilson y Wilson 2007). Cuando la fuerza de selección en un nivel superior es lo suficientemente fuerte como para que la selección individual sea irrelevante, una transición mayor ocurre (Fig. 2; Michod y Roze 2001; Okasha 2006, cap. 8; Szathmáry 2015).

### La importancia del *fitness* relativo

El concepto de selección multinivel (Heisler y Damuth 1987) se basa en el *fitness* relativo (el *fitness* de cada individuo dividido por el promedio del deme), de la misma forma que las mediciones de selección natural, que son la base de la genética cuantitativa actual, al estilo Lande y Arnold (1983). Medir la fuerza de selección natural sin tener en cuenta las características ambientales específicas de cada grupo o deme, sería caer en la ‘falacia del promedio’ (Sober y Wilson 1998), donde el *fitness* se promedia sin tener en cuenta dichas características. Para la genética cuantitativa es claro que el *fitness* relativo es una base central para calcular selección natural en la naturaleza, sin embargo, muchos críticos de la selección multinivel parecen olvidar dicha base (Sober y Wilson 1998).

### ¿Existen grupos en la naturaleza?

Además del *fitness* relativo, otro aspecto a tener en cuenta es la definición de grupo. Wilson (1975) y Okasha (2006) han discutido sobre la definición de grupo. Un punto en común, tras varias décadas de discusión, parece ser que la definición de grupo se puede ampliar hasta por lo menos a todos los individuos que afecten el *fitness* de un individuo, más el individuo focal estudiado. El trabajo pionero de Griffing (1977, 1989), demostró que las interacciones sociales en plantas son heredables y tienen efectos claros en el *fitness* de un individuo. Goodnight (1990a, b) incluso demostró que las interacciones epistáticas entre diferentes especies, a nivel de comunidad (en dos especies de escarabajos), también son heredables y tienen efectos en el *fitness*. Conceptos como interacción epistática, *fitness* relativo, paisajes adaptativos y la teoría del equilibrio cambiante (Wright 1931) son fundamentales para entender los procesos de selección multinivel.

Heisler y Damuth (1987) describieron dos **tipos de selección multinivel**:

**Selección multinivel tipo I:** se refiere a los efectos de la pertenencia a un grupo en el *fitness* individual, es decir, que el *fitness* de un individuo depende de sus características y de las características del grupo a las que pertenece. Así, el *fitness* es una propiedad del individuo, y en este tipo de selección multinivel interesa evaluar el cambio de frecuencias de fenotipos individuales

como consecuencia tanto de características individuales como grupales.

**Selección multinivel tipo II:** se refiere al cambio en la frecuencia de diferentes tipos de grupos. El *fitness* y los caracteres son propiedades de los grupos y por ende en la población se evalúa el cambio en la frecuencia de grupos, compuestos de individuos.

Pese a que esta clasificación ha sido ampliamente utilizada, Goodnight (2013a) ha criticado su uso, argumentando que el nivel de selección es sencillamente donde se decida medir el *fitness*.

### Historia de los modelos de Selección Multinivel

Los principales autores e hitos de los modelos de selección multinivel se presentan en la Tabla 1. Los primeros modelos de Selección Multinivel se pueden rastrear hasta Darwin, cuando examinaba los mecanismos sociales en himenópteros (Darwin 1859) y cuando intentaba explicar la moral en humanos (Darwin 1871). Para Darwin, la existencia de castas estériles en avispas y abejas desafiaba su propia teoría (Darwin 1859). La base firme de la teoría de Selección Multinivel se estableció en *El Origen del Hombre* (Darwin 1871), donde se argumenta que un alto grado de moralidad representa pocas o nulas ventajas para un individuo, pero que tribus compuestas de individuos con un alto grado de moralidad vencen a tribus poco morales; esta es la base de la selección multinivel actual (Wilson y Wilson 2007). El trabajo de Pyotr Kropotkin, contemporáneo de Darwin y quien en la década de 1860 exploró regiones de la Siberia rusa y publicó artículos al respecto entre 1890 y 1896, se sintetizó en la obra *El Apoyo Mutuo: un Factor en la Evolución* (Kropotkin 1902), donde destacaba el papel que la cooperación –además del azar y la competencia, tiene en el cambio evolutivo. Kropotkin estableció que esos tres factores, conjuntamente, son responsables del cambio evolutivo, ideas que serían retomadas más de un siglo después (Nowak y Highfield 2011). Por la misma época de Kropotkin, Weismann (1903) escribía que “*la extensión del principio de selección natural a todos los grados de unidades vitales, es un rasgo característico de mis teorías*” (citado por Gould 2002, p. 223).

Wright (1931, 1932, 1945, 1977), en uno de los pasos de su ‘teoría del equilibrio cambiante’, propuso la selección inter-démica como un proceso evolutivo importante. La teoría de Wright además de introducir el concepto de paisaje adaptativo y selección inter-démica, ha levantado fuertes controversias (Coyne et al. 1997; Wade y Goodnight 1998; Coyne et al. 2000; Goodnight y Wade 2000). Pese a las críticas de Coyne et al. (1997, 2000), la evidencia empírica obtenida y reseñada por Wade y Goodnight (1991, 1998) y obtenida también por

otros autores (i.e. Mallet 2010) parece resolver el debate de más de siete décadas. Se debe clarificar que el modelo evolutivo de Wright es altamente opuesto, o ‘compite’ con la visión de Fisher (1930). Sin ahondar en una revisión histórica, los supuestos del modelo de Fisher son: poblaciones con poca estructura y de tamaño poblacional cercano al infinito, donde las interacciones tanto poblacionales como epistáticas son poco importantes; mientras que para Wright, las poblaciones son pequeñas y están altamente estructuradas, la epístatis es importante, y las interacciones no son al azar. A la luz de la evidencia actual, Wright tenía razón.

Allee et al. (1949) utilizó conceptos cercanos a la selección multinivel para explicar aspectos de ecología animal. En los años 60’s –y desde entonces– la controversia por la teoría de selección multinivel ha sido especialmente fuerte, casi que reviviendo el choque entre Fisher y Wright. Con la publicación de *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior* (Wynne-Edwards 1962), se expone una visión *naïve* de la selección multinivel: donde la selección natural actúa por “el bien del grupo”, es decir, donde la selección natural sólo opera en un nivel superior (el grupo). La selección multinivel, como su nombre implica, opera en por lo menos dos niveles de la jerarquía biológica. Por supuesto, el trabajo de Wynne-Edwards (1962) fue inmediata y famosamente criticado (Hamilton 1963, 1964a, b; Maynard-Smith 1964, 1976; Williams 1966; Dawkins 1976). Durante los 70’s también florecieron varios trabajos seminales referentes a la cooperación y al comportamiento social (*Sociobiología* de Wilson (EO) 1975; Wilson (DS) 1975; Dawkins 1976). También en los 70’s, Wade (1976, 1977) proveyó la primera evidencia experimental de selección multinivel en laboratorio, evidencia que se extendería con numerosos estudios más (Tabla 2, Tabla 3). Levin y Kilmer (1974) construyeron un primer modelo computacional de selección inter-démica, y Griffing (1977) demostró empíricamente que las interacciones epistáticas entre individuos deben ser tenidas en cuenta al calcular el éxito reproductivo. El trabajo de Price (1970, 1972; Hamilton 1975) constituyó una primera herramienta estadística para la partición de la selección natural en varios niveles jerárquicos.

Pese a la gran cantidad de modelos antiguos y recientes (Traulsen y Nowak 2006; Simon et al. 2013), en el debate de niveles de selección, la numerosa evidencia empírica (Tabla 2, Tabla 3) parece haber sido largamente ignorada (Wilson y Wilson 2007; Eldakar y Wilson 2011). Tan temprano como en los 70’s, Wade (1978) argumentaba que muchos de los inconvenientes de los modelos teóricos podían resolverse mirando los resultados empíricos de selección multinivel. En los 80’s, Heisler y Damuth (1987) proveyeron una herramienta estadística más

sólida que la partición de Price (1970, 1972) para medir selección multinivel en la naturaleza, el análisis contextual. Stevens et al. (1995) utilizaron por primera vez el análisis contextual, y desde entonces se ha usado en repetidas ocasiones (Tabla 3). En los 90's, los trabajos de Maynard-Smith y Szathmáry (1995) sobre transiciones mayores (Fig. 2) y de Michod (1999), han sido seminales en el resurgimiento de la selección multinivel como un proceso evolutivo significativo (Okasha 2006); recientemente, Szathmáry (2015) ha llamado la atención sobre la necesidad de incorporar realmente el concepto de transición mayor en la teoría evolutiva y en sus resultados empíricos, recalando la necesidad de una teoría evolutiva completa que explique el origen mismo de entes altamente complejos (como el gen o el organismo), y no simplemente los de por dados. Recientemente se ha demostrado experimentalmente que la selección multinivel, a nivel de grupo, incluso moldea caracteres colectivos en poblaciones naturales (Pruitt y Goodnight 2014).

### Formas de medir selección multinivel en la naturaleza: análisis contextual

El análisis contextual (Heisler y Damuth 1987; Goodnight et al. 1992) es una regresión múltiple de caracteres fenotípicos sobre el *fitness* relativo, en la que se tienen en cuenta caracteres individuales, caracteres agregados o medios del grupo (la media grupal, excluyendo el individuo focal) y caracteres emergentes o contextuales (que sólo se pueden medir en el contexto del grupo, como la densidad). Dicha regresión es similar a la de Lande y Arnold (1983), pero se extiende a caracteres agregados y emergentes. Por medio de métodos como análisis de vías, el análisis contextual (Stevens et al. 1995; Weinig et al. 2007) ha mostrado medir correctamente los procesos de selección multinivel ocurriendo en la naturaleza.

La formulación original (Heisler y Damuth 1987) del análisis contextual es la siguiente:

$$W_{ij} - W = \beta_{I1}(z_{1ij} - z_{1..}) + \beta_{I2}(z_{2ij} - z_{2..}) + \dots + \beta_{In}(z_{nij} - z_{n..}) \\ + \beta_{C1}(z_{1ij} - z_{1..}) + \beta_{C2}(z_{2ij} - z_{2..}) + \dots + \beta_{Cn}(z_{nij} - z_{n..}) \\ + \beta_{Cn+1}(y_{1i} - y_{1..}) + \beta_{Cn+2}(y_{2i} - y_{2..}) + \dots + \beta_{Cn+m}(y_{mi} - y_{m..}) + \epsilon_{ij}$$

Donde el *fitness* relativo ( $W$ ) del individuo  $i$  perteneciente al grupo  $j$ , depende de los coeficientes de regresión individuales ( $\beta_I$ ) sobre caracteres individuales ( $z_1, z_2, \dots, z_n$ ), los coeficientes de regresión agregados ( $\beta_C$ ) sobre caracteres agregados (el promedio del deme, excluyendo el individuo focal) y de los coeficientes de regresión emergentes ( $\beta_{Cn+1}, \beta_{Cn+2}, \dots, \beta_{Cn+m}$ ) sobre caracteres emergentes ( $y_1, y_2, \dots, y_m$ ). Se debe tener precaución con la denominación de caracteres 'agregados' y 'emergentes' (o 'medios' y 'contextuales', respectivamente), ya que como indica Goodnight (2015), ésta distinción se vuelve poco clara en el análisis contextual, pues tanto caracteres agregados y emergentes son 'caracteres a los que un individuo se ve sometido'. Así, por ejemplo, cada individuo focal de estudio experimenta una media poblacional de altura (un carácter agregado), y una densidad poblacional (un carácter emergente), única.

El valor y signo de cada coeficiente de selección indican, respectivamente, la fuerza y dirección de la selección natural en cada carácter (individual, medios o contextuales) sobre el *fitness* relativo. Cuando se evalúa un mismo carácter en su forma individual y media, por medio de los coeficientes de regresión del análisis contextual se puede comparar la fuerza y dirección de la selección natural en dos niveles de la jerarquía biológica.

### Selección multinivel y la partición de Price

La partición multinivel de Price (Price 1970, 1972; retomada por Hamilton 1975) ha sido contrastada ampliamente con el análisis contextual como método de medición de selección multinivel en la naturaleza (Okasha 2004, 2006; Frank 2012; Okasha y Paternotte 2012; Earnshaw 2015). Goodnight (2015) nota que aunque algunos modelos teóricos utilizan la partición de Price para procesos de selección multinivel (Gardner 2015), el método utilizado en estudios empíricos ha sido siempre el análisis contextual (Tabla 3; Stevens et al. 1995; Tsuji 1995; Banschbach y Herbers 1996; Campbell et al. 1997; Solis et al. 2002; Aspi et al. 2003; Donohue 2003, 2004; Weinig et al. 2007; Eldakar et al. 2010; Formica et al. 2011; Laiolo y Obeso 2012; Moorad 2013a; Pruitt y Goodnight 2014; Searcy et al. 2014; Campobello et al. 2015). Esto se debe a que la regresión múltiple del análisis contextual de hecho involucra un análisis de vías (Stevens et al. 1995; Frank 2012; Goodnight 2015), siendo el análisis de vías una explicación causal de la selección (Wright 1968; Li 1975), mientras que la partición de Price no implica una única vía causal de explicación, por lo que no se puede asumir que la partición a nivel de grupo equivale a la fuerza de la selección en un nivel superior (el grupo; Goodnight et al. 1992).



**TABLA 3.** Fuerza y dirección de la selección natural actuando en dos niveles de la jerarquía biológica, sobre diferentes caracteres y tipos de organismos, utilizando análisis contextual.

Organismo	Selección	Referencia
Planta	<b>I+&lt;G-</b> (6), I+ (1), <b>G+</b> (1)	Stevens et al. 1995
Hormiga	I+ (1), <b>G-</b> (2), <b>G+</b> (1)	Tsuji 1995
Hormiga	I+ (1), <b>G+</b> (2)	Banschbach y Herbers 1996
Plantas	<b>I+&lt;G+</b> (1), <b>G+</b> (1)	Campbell et al. 1997
Planta	<b>I+&lt;G-</b> (5), I+>G- (5), I+ (10), <b>G-</b> (2)	Solis et al. 2002
Planta	I+>G+ (1), I+>G- (1), <b>G+</b> (1)	Aspi et al. 2003
Planta	I+>G+ (1), <b>G-</b> (1)	Donohue 2003
Planta	<b>I-&lt;G+</b> (1), I+>G- (1)	Donohue 2004
Planta	I+>G- (3), I+>G+ (1), <b>G-</b> (3)	Weinig et al. 2007
Chinche acuático	I+>G- (1)	Eldakar et al. 2010
Escarabajos	I+>G- (5)	Formica et al. 2011
Aves	I->G+ (1), I+>G- (1)	Laiolo y Obeso 2012
Humanos	I+>G+ (1), <b>I+&lt;G+</b> (1)	Moorad 2013b
Arañas	<b>I+&lt;G-</b> (1)	Pruitt y Goodnight 2014
Salamandras	<b>I-&lt;G+</b> (1)	Searcy et al. 2014
Aves	<b>G+</b> (1), <b>G-</b> (1)	Campobello et al. 2015

\*Para un mismo carácter, 'I' representa el coeficiente de regresión para el nivel individual (inferior), 'G' representa el coeficiente de regresión para el nivel grupal (superior, excluyendo el individuo focal). \*\*Se representa con '+' y '-' el signo del coeficiente, y con '<' y '>' se representa, respectivamente, si el coeficiente de regresión para el nivel individual fue menor o mayor que el coeficiente de regresión para el nivel grupal. \*\*\*Entre paréntesis se representa el número de caracteres que comparten una condición similar, respecto al valor y signo de los coeficientes. \*\*\*\* Se resaltan los casos en los que la selección en el nivel grupal tuvo mayor fuerza que en el nivel individual.

### Modelos teóricos muy debatidos, evidencia empírica abundante muy ignorada

Una diferenciación básica debe hacerse al hablar de selección multinivel: los modelos teóricos y los métodos estadísticos para medir selección multinivel en la naturaleza. Un corpus importante de modelos se ha establecido en el contexto de selección multinivel *náíve*, principalmente el modelo de Wynne-Edwards (1962), que ha llevado a enormes confusiones (Maynard-Smith 1964, 1976; West et al. 2007); como se ha mencionado, la selección multinivel no implica que la selección natural actúa *únicamente* a un nivel superior (el grupo). Otro corpus de modelos (Wade 1985; Gardner 2015) tiene su base en la partición de Price (1970, 1972), la que, cómo se ha demostrado (Goodnight et al. 1992; Goodnight 2015) no está dando cuenta de procesos de selección multinivel ni estableciendo vías causales de selección. Algunos modelos (Wilson

1975; Traulsen y Nowak 2006; Simon et al. 2013) capturan de una u otra forma la esencia (Darwin 1871; Wilson y Wilson 2007) de la selección multinivel: selección natural ocurriendo mutuamente en al menos dos niveles de la jerarquía biológica llevando a que individuos egoístas venzan a individuos altruistas y grupos altruistas venzan a grupos egoístas, interacciones poblacionales no azarosas y epistáticas de gran importancia en poblaciones pequeñas y grandes estructuradas, y efectos de las características del grupo sobre el *fitness* relativo de un individuo focal.

Muchos modelos de selección multinivel y las críticas a los mismos, o bien no han tenido en cuenta el concepto de selección multinivel y su esencia, o bien argumentan que los modelos de selección multinivel no son compatibles, por ejemplo, con los modelos de *fitness* inclusivo. Lo cual es como decir que el ruso no es un idioma compatible con el inglés: desde luego suenan

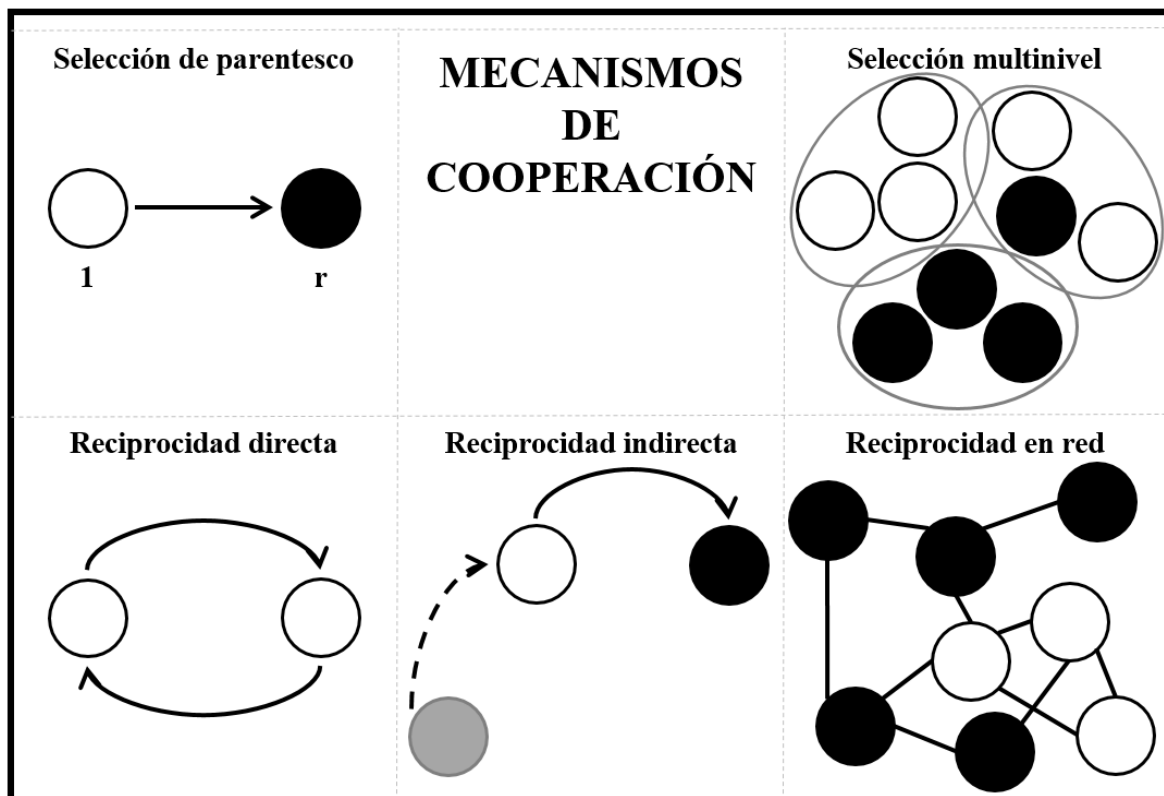
diferente y se expresan diferente, pero puede haber traducción entre los mismos (la equivalencia y diferencias entre éstos modelos se desarrolla en Taylor et al. 2007 y Goodnight 2013b, 2015). Otras críticas a los modelos de selección multinivel se orientan a cosas a las que en primer lugar la selección multinivel no está *necesariamente* orientada: coeficientes de relación genética, óptimos de *fitness*, cambios alélicos en la población por cuenta de selección multinivel y altruismo (se discutirá más adelante con más detalle). Goodnight y Stevens (1997) identificaron dos enfoques con los que en general se estudia el comportamiento social, y específicamente la selección multinivel: el enfoque adaptacionista, que busca entender la evolución de caracteres existentes examinando mecanismos plausibles para su evolución y persistencia, y el enfoque genético, que busca establecer cómo la selección natural y/o artificial actuales cambian los caracteres en las poblaciones, estableciendo el cambio evolutivo en proceso. Éste segundo enfoque está mucho más relacionado con la tradición de la genética cuantitativa, que empezó a desarrollarse en los 80's, mientras que el primer enfoque proviene de la genética de poblaciones clásica, que tiene más de un siglo de desarrollo. Muchas de las críticas a los modelos de selección multinivel provienen de un enfoque adaptacionista, donde preguntas como el altruismo, los óptimos poblacionales y el cambio en las frecuencias alélicas (en contraste a cambios y paisajes fenotípicos) son centrales; dichas preguntas son elementos derivados o secundarios en un enfoque de genética cuantitativa.

Dejando de lado los modelos teóricos, es claro que los métodos estadísticos (análisis contextual; Heisler y Damuth 1987; Goodnight et al. 1992) para determinar empíricamente procesos de selección multinivel en la naturaleza, derivan directamente o son una extensión de los modelos de regresión de genética cuantitativa ampliamente utilizados para medir selección natural (Lande y Arnold 1983; Arnold y Wade 1984). No debe sorprender que la primera evidencia experimental de selección multinivel (Wade 1976) está dada por uno de los mismos autores fundacionales de dichos métodos de regresión (Arnold y Wade 1984). La evidencia empírica que soporta la existencia de procesos de selección multinivel se puede agrupar por el nivel de la jerarquía biológica en la que se ha detectado, el tipo de organismos y el tipo de evidencia (putativa, experimental -manipulativa o empírica- en la naturaleza, Tabla 2). Así pues, la Tabla 2 muestra que aunque hay una gran cantidad de ejemplos putativos, la evidencia experimental-manipulativa ha sido también muy importante, y la evidencia empírica no se queda atrás. Existen relativamente pocos trabajos en niveles muy por encima o muy por debajo del organismo y grupos de organismos, pues es natural que la mayor cantidad de

trabajos se hayan concentrado en comprobar selección natural en grupos de organismos. Existe en general una buena proporción de evidencia empírica-en la naturaleza en grupos de plantas, lo que contrasta con una buena cantidad de estudios experimentales-manipulativos tanto en invertebrados como en vertebrados.

Al reproducir artificialmente microcosmos por varias generaciones, Swenson et al. (2000a, b) demostró por primera vez que ecosistemas completos (a microescala), pueden ser seleccionados inter-generacionalmente y presentar heredabilidad. Los estudios manipulativos pioneros de Goodnight (1990a, b) con una comunidad de dos especies de escarabajos (simplificando al máximo las comunidades naturales, claro), demostraron que los efectos genéticos indirectos pueden ser altamente significativos en la variación del *fitness* relativo, tal como lo predijo y describió Griffing (1977) previamente en plantas. Las comunidades microbianas han fascinado por décadas a los biólogos y representan un problema complejo multidimensional, especialmente a la hora de explicar el comportamiento social y las interacciones cooperativas en especies que viven en constante interacción. Mecanismos como el *Quorum sensing* (Brookfield 1998; Cornforth y Foster 2013), y la regulación y formación de biofilms (Xavier y Foster 2007; Nadell et al. 2008, 2009, 2015; Xavier et al. 2009; Mitri et al. 2011) han sido puestos en el contexto de múltiples niveles de selección. Así mismo, la selección multinivel se ha puesto, putativamente, en el contexto de explicar la evitación de herbivoría en comunidades de plantas (Pfister y Hay 1988; Hjältén et al. 1993; Danell et al. 1999), o se ha probado empíricamente (mediante análisis contextual) que las redes de polinización responden a mecanismos de selección multinivel (Campbell et al. 1997). Putativamente, la selección actuando a nivel comunitario ha sido propuesta como mecanismos regulatorio de interacciones depredador-presa, en comunidades de dos especies de aves (Vedder et al. 2014). Algunos ejemplos putativos de selección multinivel a escala metapoblacional se han demostrado en plantas (Acosta et al. 1993; McIntre y Fajardo 2011), en sociedades de termitas (Korb y Foster 2010) y en el incremento de la alelopatía como un bien público explotable en microalgas (Driscoll et al. 2013).

Dado que durante décadas el enfoque de investigación principal ha sido demostrar selección multinivel ocurriendo en la naturaleza, y como tradicionalmente los grupos se asumen como grupos de organismos (y no de otros entes en la jerarquía biológica, Fig. 1), casi toda la evidencia empírica de selección multinivel actuando en la naturaleza (mediante análisis contextual; Heisler y Damuth 1987; Goodnight et al. 1992) se ha producido en organismos indivi-



**Fig. 3.** Cinco mecanismos para la evolución de la cooperación (adaptado de Nowak 2006).

○ = cooperadores, ● = desertores. Selección de parentesco: opera cuando el donante y el beneficiario de un acto altruista están relacionados genéticamente. Selección multinivel: ocurre cuando la selección natural actúa simultáneamente en al menos dos niveles de la jerarquía biológica, a nivel individual los desertores vencen a los cooperadores, a nivel de grupo, los grupos de cooperadores vencen a los grupos de desertores; el límite de los grupos está dado por los individuos que tengan efectos sobre el éxito reproductivo de un individuo focal. Reciprocidad directa: requiere encuentros repetidos entre los mismos dos individuos cooperadores. Reciprocidad indirecta: está basada en la reputación, un individuo cooperador tiene mayor probabilidad de recibir cooperación de otro individuo con el cual no ha cooperado. Reciprocidad en red: redes de cooperadores superan en competencia a desertores.

duales y grupos de organismos, variando de hormigas y plantas a aves y humanos. Dos excepciones importantes a esto, se dan a nivel comunitario, donde Campbell et al. (1997) utilizan el análisis contextual para medir selección multinivel en patrones de visita de polinizadores en dos especies de *Ipomopsis*, mientras que recientemente, Campobello et al. (2015) utilizan también el análisis contextual para medir la fuerza de la selección a nivel individual y grupal en la actividad del nido y su efecto en el *fitness* relativo, en una comunidad de dos especies de aves. Sería interesante el uso del análisis contextual en otros niveles jerárquicos. Éstos trabajos se abordan más exhaustivamente en la Tabla 3, donde se muestra la fuerza y dirección de la selección natural actuando en dos niveles (*nivel inferior*=individuo, *nivel superior*=grupo), y se muestra que contrario a las predicciones teóricas (Maynard-Smith 1964, 1976), en la naturaleza, para muchos caracteres (números entre paréntesis en la Tabla 3), la fuerza de la selección natural es mayor en el nivel superior que en el inferior. Además, de la Tabla 3 se desprende que

no siempre necesariamente, la fuerza en un nivel tiene que tener una dirección contraria al otro nivel, lo que contraría algunas definiciones clásicas de altruismo (Goodnight y Stevens 1997; Okasha 2006; más adelante se discute más al respecto). Especialmente interesantes, dentro de éste corpus de trabajos, son los de Moorad (2013b), donde se demuestra selección multinivel en grupos humanos, tras seguir registros censales de más de un siglo en Iowa, EEUU, también el trabajo de Solis et al. (2002), que en plantas utiliza veinte caracteres fenotípicos, cuyo efecto en el *fitness* relativo es evaluado a nivel poblacional y meta-poblacional, y, el trabajo de Pruitt y Goodnight (2014), donde se demuestra por primera vez que la selección a un nivel superior (grupo), moldea un carácter colectivo o 'emergente' (el grado de docilidad/agresividad en grupos de arañas).

Trabajos experimentales-manipulativos de selección multinivel pioneros como el de Wade (1976) con escarabajos –y sus trabajos subsiguientes, o el de Goodnight (1985) con plantas, se han replicado exitosamente en muchos otros

organismos (Tabla 2), donde dicha evidencia se ha producido principalmente en grupos de organismos. Trabajos como el de Muir (1996) –y los que lo siguieron, donde experimentalmente se demostró que aunque las gallinas más agresivas son más productivas dentro de su galpón, los galpones más dóciles (o menos agresivos) son más productivos que los galpones más agresivos, capturan la esencia misma de la selección multinivel (Darwin 1871; Wilson y Wilson 2007), y podrían tener enormes implicaciones en la agricultura; ese mismo principio de hecho se puede aplicar en cultivos (Weiner et al. 2010; Marín y Weiner 2014). Otro corpus de trabajos importantes, aunque particularmente olvidados, hacen referencia a la selección clonal (Alpert y Stuefer 1997), partiendo de una pregunta simple: En organismos clonales, ¿es el genet (colonia clonal de individuos) o el ramet (uno de los individuos clonales de un genet) el nivel biológico en el que actúa la selección natural? La respuesta, al menos en plantas, parece indicar que en ambos niveles actúa la selección (Alpert 1991, 1996, 1999; Cheplick 1997; Holzapfel y Alpert 2003). Así mismo en plantas, la selección interdémica estaría relacionada directamente con selección sexual (McCauley y Taylor 1997; McCauley et al. 2000).

Finalmente, y a nivel celular, existen dos corpus de trabajos de gran importancia, relacionados con el origen de la multicelularidad, una de las transiciones mayores en evolución (Fig. 2), temática que ha recalado la importancia de la selección multinivel (Okasha 2006) como mecanismo explicativo de las transiciones. El primer corpus de estos trabajos se ha realizado en las Volvocales (Nedelcu y Michod 2006; Michod 2007; Herron y Michod 2008; Herron et al. 2009), un orden de algas coloniales, cuya complejidad depende tanto de su posición filogenética como de la abundancia de recursos en el ambiente. Así, tanto a través de la filogenia de las Volvocales como del ciclo de vida de una colonia específica, se puede ver una clara transición en niveles de complejidad, empezando con células individuales a colonias de más de 400 células que se unen y presentan división de trabajo (Herron et al. 2009). También con el objetivo de estudiar los posibles orígenes de la multicelularidad, se ha estudiado ampliamente la ameba social *Dictyostelium discoideum* (Foster et al. 2002; Queller et al. 2003; Castillo et al. 2005; Gilbert et al. 2007, 2009; Kuzdal-Fick et al. 2007), así como *Saccharomyces cerevisiae* (Koschwanez et al. 2011, 2013; Ratcliff et al. 2012, 2013b) y *Chlamydomonas reinhardtii* (Ratcliff et al. 2013b).

Como se puede ver, la evidencia existente de ejemplos putativos, manipulativos y empíricos de selección multinivel es bastante abundante (la revisión presentada aquí no es exhaustiva y podría ampliarse más). Ésta evidencia invalida

varios de los mitos referentes a selección multinivel (Wilson y Wilson 2007; Eldakar y Wilson 2011), como que no existe suficiente evidencia empírica de selección multinivel actuando en sistemas naturales y que de existir, ésta no tendría mayor fuerza. Si en ciencia existen diferencias marcadas entre las predicciones teóricas de cualquier modelo y las evidencias, tanto manipulativas como empíricas, es el cuerpo teórico el que debe ser revisado o mejorado, y no la evidencia empírica la que debe ser desechada.

### **Grupos: definición, heredabilidad, reproducción diferencial y variación**

Algunas de las críticas más tempranas al concepto de ‘selección de grupo’ (Maynard-Smith 1964, 1976), aunque no propiamente al concepto de selección multinivel (entre los dos hay una diferencia sutil pero vital: en el segundo, la selección opera al mismo tiempo en dos niveles *cualquiera* de la jerarquía biológica), fueron que, i. no existen grupos en la naturaleza y/o que ii. de existir grupos en la naturaleza, éstos no presentan *fitness* diferencial, variación y heredabilidad (Dawkins 1976). Si se examinan con cuidado, en el contexto de selección multinivel, dichas críticas carecen de base: la existencia de grupos en la naturaleza está más que documentada, donde incluso un organismo como el ser humano más su microbiota, o una planta con sus miles de organismos simbiotes, son considerados, de forma comunitaria, como el nivel de organización en el que opera la selección natural (Bordenstein y Theis 2015), concepto conocido como ‘holobionte’. Es decir qué, el organismo huésped más todos sus organismos simbiotes, son en conjunto (holobionte) los que se reproducen diferencialmente y tienen heredabilidades diferentes. De entrada, éste concepto que se cimienta en descubrimientos de genómica evolutiva, echa abajo el concepto clásico de selección organísmica: no se puede hablar de selección natural sin tener en cuenta todas las interacciones simbióticas de los organismos. Además, Okasha (2006, p. 51-56) especifica los casos de reproducción colectiva y de *fitness* colectivo. En conclusión, aunque la reproducción y el *fitness* colectivo de grupos de organismos no son un tema central de la selección multinivel, es claro que los grupos de organismos (sean éstos grupos de animales, o un animal y su microbiota) se reproducen colectivamente, ergo, tienen *fitness* colectivo.

### **Altruismo, selección multinivel y otras formas de explicar el comportamiento social y la cooperación**

La teoría de selección multinivel no es el único marco teórico para explicar el comportamiento social. Existen, desde luego, otros modelos y

formas de explicar la sociabilidad, que no necesariamente son contradictorios o 'compiten', aunque difieren en sus métodos y finalidades. Son principalmente tres los marcos teóricos que de alguna forma explican el comportamiento social: la teoría de selección multinivel, la teoría de juegos evolutiva y la teoría del *fitness* inclusivo. La teoría del *fitness* inclusivo y algunos modelos (pero no todos) de la teoría de juegos evolutiva, buscan establecer óptimos locales de *fitness*, es decir, buscan establecer las condiciones óptimas para que el *fitness* de una población alcance su punto máximo. La teoría de selección multinivel y algunos modelos de teoría de juegos evolutiva que lidian con la misma (Traulsen y Nowak 2006; Simon et al. 2013) se alejan de la optimización e incluyen fenómenos como interacciones epistáticas, tanto fisiológicas (en un organismo) como estadísticas (a nivel poblacional). Una diferencia fundamental entre la teoría del *fitness* inclusivo y los otros dos modelos, es que la primera tiene siempre un enfoque adaptacionista del cambio evolutivo (establecer escenarios pasados posibles para explicar un carácter presente), mientras que tanto la selección multinivel como la teoría de juegos evolutiva, pueden o no tener dicho enfoque adaptacionista, privilegiando muchas veces un enfoque genético (es decir, medir los cambios y las fuerzas evolutivas que están ocurriendo en el presente).

Deben hacerse distinciones entre cooperación, selección multinivel, selección de parentesco y altruismo, dado que todos son conceptos diferentes, y de hecho, no todos los marcos teóricos (*fitness* inclusivo, selección multinivel y teoría de juegos evolutiva) buscan estudiar todos esos fenómenos, o bien, tienen métodos diferentes para estudiarlos. Nowak (2006), en el marco de teoría de juegos evolutiva, encapsula tanto selección de parentesco y selección multinivel, como dos, entre cinco mecanismos para la evolución de la cooperación (Fig. 3). Este hecho inmediatamente da cuenta de que la cooperación no necesariamente equivale a selección multinivel/de parentesco, y a que existen otros mecanismos de cooperación que tienen efectos en el *fitness* y por ende deben considerarse cambios evolutivos. Los modelos iniciales de selección de parentesco (Hamilton 1964a,b; Dawkins 1976), indicaban que la cooperación y el altruismo se explicaban únicamente por la cantidad de genes compartidos, o por el valor de *relatedness* (*r* de Hamilton 1964a; valor cuyo significado ha ido cambiando con el tiempo, Okasha 2006); es decir, se tenía un enfoque netamente adaptacionista, de intentar explicar un carácter (el altruismo o la cooperación, en éste caso). Las primeras respuestas a esto, con los primeros modelos de selección multinivel (Wilson 1975; Wade 1976), explicaban que esos caracteres, cooperación y altruismo, podían también aparecer en grupos de organis-

mos con una relación genética insignificante, por medio de selección multinivel; también un enfoque adaptacionista. La formalización de la teoría de juegos evolutiva (Maynard-Smith y Price 1973) argumentaba que de hecho existían mecanismos de cooperación diferentes a selección de parentesco /multinivel, pero también con un enfoque adaptacionista (que ha cambiado en las últimas décadas).

Como lo han indicado Goodnight y Stevens (1997), la selección multinivel actual, que tiene fuertes bases en la genética cuantitativa (análisis contextual, Heisler y Damuth 1987), tiene un enfoque genético –y se diferencia en gran medida de los otros dos modelos- en el que se busca medir la fuerza de la selección actual en diferentes niveles, caracteres y poblaciones. Dado esto, preguntas como '¿cuándo surge la cooperación?' y '¿cuándo surge el altruismo?', no son tan centrales en el marco de investigación de selección multinivel, como lo podrían ser '¿en qué niveles de la jerarquía, y con qué fuerza y dirección está actuando la selección natural para moldear los caracteres de la población X?'. Desde luego, la teoría de juegos evolutiva expuesta por Nowak (2006) parece encapsular de mejor forma que selección de parentesco /multinivel todos los requerimientos teóricos para la evolución de la cooperación, y todos los mecanismos de cooperación y no solo dos de ellos. Temas como el altruismo pueden ser de búsqueda central en la teoría de *fitness* inclusivo, en algunos modelos de teoría de juegos evolutiva y aun en modelos adaptacionistas de selección multinivel (ver al respecto, Sober y Wilson 1998 y Wilson 2015), pero no son el principal objetivo de la investigación empírica de selección multinivel. La selección multinivel debe estudiarse caso por caso, en tiempo real y con modelos naturales reales, y aunque no busca establecer generalidades, sí se han llegado a sugerir algunos indicios de generalidad. Por ejemplo que la ley del rendimiento final constante (Weiner y Freckleton 2010), que en plantas indica que la biomasa poblacional inicialmente aumenta proporcionalmente con la densidad, pero luego permanece constante, se ha sugerido que es explicada por selección multinivel dependiente de la densidad (Donohue 2003, 2004). O que, cuando la fuerza de la selección en un nivel superior de la jerarquía biológica es mayor a la fuerza en un nivel inferior, se está hablando de altruismo, y, cuando la fuerza en un nivel inferior es insignificante en relación a un nivel superior, ocurre una transición mayor en la evolución; individuos egoístas vencen a individuos altruistas, grupos altruistas vencen a grupos egoístas (Wilson y Wilson 2007).

## Selección Multinivel y *fitness* inclusivo

Nowak et al. (2010, 2011) y Wilson y Nowak (2014) han realizado fuertes críticas contra la teoría del *fitness* inclusivo (Hamilton 1964a, b), mostrando matemáticamente que dicha teoría aplica para casos muy restringidos. Una gran controversia se ha levantado desde entonces. Goodnight (2013b) muestra que aunque el análisis contextual y el *fitness* inclusivo vienen básicamente de la misma ecuación, el *fitness* inclusivo mide el cambio evolutivo utilizando una optimización del *fitness* (tasas evolutivas en equilibrio; Gardner et al. 2011), mientras que el análisis contextual mide el cambio evolutivo cuando las poblaciones están lejos del óptimo (fuerza de selección en una población, respuesta a una fuerza de selección aplicada y patrones de variación existentes en una población; Goodnight 2015). Éstas dos aproximaciones para explicar el comportamiento social parecieran ser equivalentes (Taylor et al. 2007) y complementarias (Goodnight 2013b, 2015).

A la luz de la evidencia empírica (interacciones epistáticas, estructuración de las poblaciones, ejemplos de selección multinivel/interdémica), pareciera que las poblaciones están siempre fuera del óptimo. Es necesario aclarar que no se está negando la importancia de la selección de parental y en general de la relación genética como mecanismo de cooperación (Fig. 3), y como fuerzas moldeadoras del comportamiento social. De hecho en algunos ejemplos empíricos de selección multinivel (Donohue 2003, 2004), a mayor relación genética de los grupos, hay mayor competencia entre éstos (=mayor selección en el *nivel superior*, el grupo). Se está argumentando (Nowak 2006; Nowak et al. 2010, 2011; Goodnight 2013b, 2015; Wilson y Nowak 2014) por el contrario, que la base teórica y matemática de la teoría de la teoría del *fitness* inclusivo (Fisher 1930, desarrollada por Hamilton 1963, 1964a,b y popularizada por Dawkins 1976) no se ajusta a las observaciones empíricas de las poblaciones naturales.

El modelo de evolución de Fisher (1930) y el núcleo central del neo-darwinismo (Haldane 1932; Hamilton 1963, 1964a,b; Dawkins 1976; Coyne et al. 1997, 2000), tienen cuatro supuestos centrales para establecer la teoría del *fitness* inclusivo:

*Poblaciones sumamente grandes; poblaciones no estructuradas; no interacciones epistáticas; interacciones poblacionales al azar*

Siempre que los cuatro supuestos centrales se cumplan, tiene sentido hablar de *fitness* inclusivo, y en general de un paisaje adaptativo con un solo *peak* o máximo, como bien lo señaló Sir Ronald Fisher, argumentando además contra los múltiples *peaks* locales de Wright (1932). Pero si uno

sólo de supuestos es violado, como en cualquier modelo científico, no tiene sentido hablar de *fitness* inclusivo. La evidencia empírica muestra que éstos supuestos se violan todo el tiempo: existen poblaciones muy pequeñas que generalmente son objetivo de conservación, la reciente evidencia de genómica evolutiva muestra que muchas poblaciones de muchos organismos presentan una gran estructuración, desde luego se han descrito una gran cantidad de interacciones epistáticas para un sinnúmero de caracteres (interacciones entre *Quantitative Trait Locus-QTL*'s, mediadas por *Indirect Genetic Effects-IGE*'s y además herencia epigenética), y ejemplos constantes de selección sexual, especiación híbrida, estructuración y jerarquías sociales, mecanismos de cooperación (Fig. 3), evolución y herencia cultural (no restringida a humanos), efectos del desarrollo, entre otros, evidencian que las interacciones poblacionales están lejos de ser al azar.

En general, todos esas violaciones a los supuestos de Fisher (1930) dan cuenta que la optimización implícita en el modelamiento del *fitness* inclusivo se queda matemática y teóricamente corta para explicar tanto el cambio evolutivo, como la cooperación y el comportamiento social, de nuevo sin desconocer la importancia que de hecho tienen la relación genética y la selección de parental como factor evolutivo (Fig. 3), y sin desconocer la vasta literatura empírica sobre selección de parental (pero argumentando que su modelización matemática es incompleta). La modelización de *fitness* inclusivo podría servir heurísticamente como un modelo cero o hipótesis nula en genética de poblaciones y en modelos de comportamiento social, a la manera del equilibrio de Hardy-Weinberg (Weinberg 1908), modelo que explica un óptimo, que no se cumple en la práctica.

Desde luego, el hecho de que la violación de los supuestos de un modelo (*fitness* inclusivo) invaliden al mismo, no hace que el modelo contrincante (selección multinivel) sea cierto; lo que hace que el modelo contrincante sea cierto es la evidencia empírica que lo soporta (Tabla 2, Tabla 3).

## Conclusión

La historia de los modelos y debates de la teoría de selección multinivel, es la historia misma –y modelos similares, de la biología evolutiva. Darwin (1871) indicó que individuos egoístas vencen a individuos altruistas, pero grupos egoístas son vencidos por grupos altruistas. Durante más de siglo y medio, se han tenido una multitud de modelos compitiendo entre sí, por un lado (selección multinivel, selección de parentesco, teoría de juegos evolutiva), para explicar en general el altruismo, la cooperación y el comportamiento social, y por

otro lado, y específicamente en cada uno de dichos modelos, se dan dos enfoques de medición del cambio evolutivo: adaptacionista y genético. Esos tres marcos teóricos para explicar el comportamiento social tienen muchos puntos en común, pero así mismo muchas diferencias conceptuales y metodológicas profundamente marcadas. La cuantiosa evidencia empírica de que la selección natural actúa simultáneamente en al menos dos niveles de la jerarquía biológica, deriva principalmente de la genética cuantitativa, y por ende tiene un enfoque genético del cambio evolutivo. Esta evidencia empírica ha sido largamente ignorada en el debate de niveles de selección en biología, pero al ser incorporada al mismo, clarifica las discusiones: la selección natural ocurre en la naturaleza en múltiples niveles de la jerarquía biológica. Esto es vital para entender que, en su mayoría, la teoría de selección multinivel busca establecer, caso por caso, la fuerza y dirección de la selección natural operando en múltiples niveles jerárquicos, en múltiples poblaciones y con esto moldeando múltiples caracteres; y que preguntas sobre cooperación, altruismo y grado de relación genética son secundarias –pero importantes, en éste marco conceptual.

### Agradecimientos

Agradezco enormemente las discusiones académicas con Charles Goodnight, David Sloan Wilson, Jacob Weiner, Kathleen Donohue y Roberto Nespolo. Agradezco la financiación recibida por: Proyecto MECESUP AUS 1203 (Ministerio de Educación de Chile y Universidad Austral de Chile) y por Beca de Doctorado Nacional CONICYT 2015, No. 21150047 (Gobierno de Chile).

### REFERENCIAS

- Acosta, F.J., Serrano, J.M., Pastor, C. y López, F. 1993. Significant potential levels of hierarchical phenotypic selection in a woody perennial plant, *Cistus ladanifer*. *Oikos* 68: 267-272.
- Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. y Schmidt, K.P. 1949. *Principles of Animal Ecology*. Saunders, Philadelphia.
- Alpert, P. 1991. Nitrogen sharing among ramets increases clonal growth in *Fragaria chiloensis*. *Ecology* 72: 69-80.
- Alpert, P. 1996. Nutrient sharing in natural clonal fragments of *Fragaria chiloensis*. *J. Ecol.* 84: 395-406.
- Alpert, P. 1999. Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations: ramets from grassland are selfish. *Oecologia* 120: 69-76.
- Alpert, P. y Stuefer, J. 1997. Division of labour in clonal plants, Pp. 137-154. *En: De Kroon H. y Van Groenendael J. (Eds.) The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys, Leiden.
- Arnold, S.J. y Wade, M.J. 1984. On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution* 38: 720-734.
- Aspi, J., Jäkäläniemi, A., Tuomi, J. y Siikamäki, P. 2003. Multilevel phenotypic selection on morphological characters in a metapopulation of *Silene tatarica*. *Evolution* 57: 509-517.
- Banschbach, V.S. y Herbers, J.M. 1996. Complex colony structure in social insects. II. Reproduction, queen-worker conflict, and levels of selection. *Evolution* 50: 298-307.
- Banschbach, V.S. y Herbers, J.M. 1999. Nest movements and population spatial structure of the forest ant *Myrmica punctiventris* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 92: 414-423.
- Bordenstein, S.R. y Theis, K.R. 2015. Host biology in light of the microbiome: ten principles of holobionts and hologenomes. *PLoS Biol.* 13: e1002226.
- Borrello, M.E. 2010. *Evolutionary Restraints: The Contentious History of Group Selection*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Breden, F. y Wade, M.J. 1989. Selection within and between kin groups of the imported willow leaf beetle. *Am. Nat.* 134: 35-50.
- Brookfield, J.F.Y. 1998. Quorum sensing and group selection. *Evolution* 52: 1263-1269.
- Burt, A. y Trivers, R.L. 2006. *Genes in Conflict*. Harvard Univ. Press, Boston.
- Campbell, D.R., Waser, N.M. y Melendez-Ackerman, E.J. 1997. Analyzing pollinator-mediated selection in a plant hybrid zone: hummingbird visitation patterns on three spatial scales. *Am. Nat.* 149: 295-315.
- Campobello, D., Hare, J.F. y Sarà, M. 2015. Social phenotype extended to communities: expanded multilevel social selection analysis reveals fitness consequences of interspecific interactions. *Evolution* 69: 916-925.
- Castillo, D., Switz, G., Foster, K.R., Strassmann, J.S. y Queller, D.C. 2005. A cost to chimerism in *Dictyostelium discoideum* on natural substrates. *Evol. Ecol. Res.* 7: 263-271.
- Cheng, H.W., Eicher, S.D., Chen, Y., Singleton, P. y Muir, W.M. 2001a. Effect of genetic selection for group productivity and longevity on immunological and hematological parameters of chickens. *Poultry Sci.* 80: 1079-1086.
- Cheng, H.W., Dillworth, G., Singleton, P., Chen, Y. y Muir, W.M. 2001b. Effect of genetic selection for productivity and longevity on blood concentrations of serotonin, catecholamine and corticosterone of chickens. *Poultry Sci.* 80: 1278-1285.

- Cheplick, G.P. 1997. Responses to severe competitive stress in a clonal plant: differences between genotypes. *Oikos* 79: 581-591.
- Cornforth, D.M. y Foster, K.R. 2013. Competition sensing: the social side of bacterial stress responses. *Nat. Rev. Microbiol.* 4: 285-293.
- Coyne, J.A., Barton, N.H. y Turelli, M. 1997. Perspective: a critique of Sewall Wright's shifting balance theory of evolution. *Evolution* 51: 643-671.
- Coyne, J.A., Barton, N.H. y Turelli, M. 2000. Is Wright's shifting balance process important in evolution? *Evolution* 54: 306-317.
- Craig, D.M. 1982. Group selection versus individual selection: an experimental analysis. *Evolution* 36: 271-282.
- Craig, J.V. y Muir, W.M. 1996a. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: beak-related mortality, feathering, and body weight responses. *Poultry Sci.* 75:294-302.
- Craig, J.V. y Muir, W.M. 1996b. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: behavioral responses. *Poultry Sci.* 75:1145-1155.
- Danell, K., Edenius, L. y Lundberg, P. 1991. Herbivory and tree stand composition: moose patch use in winter. *Ecology* 72: 1350-1357.
- Darwin, C.R. 1859. *On the Origin of Species by means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- Darwin, C.R. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Dawkins, R. 1976. *The Selfish Gene*. Oxford Univ. Press, New York.
- Dawkins, R. 1983. *The Extended Phenotype: the long reach of the gene*. Oxford Univ. Press, New York.
- De Vargas Roditi, L., Boyle, K.E. y Xavier, J.B. 2013. Multilevel selection analysis of a microbial social trait. *Mol. Syst. Biol.* 9: 684.
- Donohue, K. 2003. The influence of neighbor relatedness on multilevel selection in the great lakes sea rocket. *Am. Nat.* 162: 77-92.
- Donohue, K. 2004. Density-dependent multilevel selection in the great lakes sea rocket. *Ecology* 85: 180-191.
- Driscoll, W.W., Espinosa, N.J., Eldakar, O.T. y Hackett, J.D. 2013. Allelopathy as an emergent, exploitable public good in the bloom-forming microalga *Prymnesium parvum*. *Evolution* 67: 1582-1590.
- Earnshaw, E. 2015. Group selection and contextual analysis. *Synthese* 192: 305-316.
- Eldakar, O.T. y Wilson, D.S. 2011. Eight criticisms not to make about group selection. *Evolution* 65: 1523-1526.
- Eldakar, O.T., Wilson, D.S., Dlugos, M.J. y Pepper, J.W. 2010. The role of multilevel selection in the evolution of sexual conflict in the water strider *Aquarius remigis*. *Evolution* 64: 3183-3189.
- Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection: A Complete Variorum Edition*. Oxford Univ. Press, New York.
- Formica, V.A., McGlothlin, J.W., Wood, C.W., Augat, M.E., Butterfield, R.E., Barnard, M.E. y Brodie III, E.D. 2011. Phenotypic assortment mediates the effect of social selection in a wild beetle population. *Evolution* 65: 2771-2781.
- Foster, K.R. y Ratnieks, F.L.W. 2005. A new eusocial vertebrate? *Trends Ecol. Evol.* 20: 363-364.
- Foster, K.R., Fortunato, A., Strassmann, J.E. y Queller, D.C. 2002. The costs and benefits of being a chimera. *P. Roy. Soc. Lond. B Biol.* 269: 2357-2362.
- Frank, S.A. Natural selection. IV. The Price equation. *J. Evol. Biol.* 25: 1002-1019.
- Gardner, A. 2015. The genetical theory of multilevel selection. *J. Evol. Biol.* 28: 305-319.
- Gardner, A., West, S.A. y Wild, G. 2011. The genetical theory of kin selection. *J. Evol. Biol.* 24: 1020-1043.
- Gilbert, O.M., Foster, K.R., Mehdiabadi, N.J., Strassmann, J.E. y Queller, D.C. 2007. High relatedness maintains multicellular cooperation in a social amoeba by controlling cheater mutants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 8913-8917.
- Gilbert, O.M., Queller, D.C. y Strassmann, J.E. 2009. Discovery of a large clonal patch of a social amoeba: implications for social evolution. *Mol. Ecol.* 18: 1273-1281.
- Gilbert, W. 1986. Origin of life: the RNA world. *Nature* 319: 618.
- Goodnight, C.J. 1985. The influence of environmental variation on group and individual selection in a cress. *Evolution* 39: 545-558.
- 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. 2013a. Defining the individual, Pp. 37-54. *En: Bouchard, F. y Huneman, P. (Eds.) From Groups to Individuals: Evolution and Emerging Individuality*. MIT Press, Cambridge.
- Goodnight, C. 2013b. On multilevel selection and kin selection: contextual analysis meets direct fitness. *Evolution* 67: 1539-1548.
- Goodnight, C.J. 2015. Multilevel selection theory and evidence: a critique of Gardner, 2015. *J. Evol. Biol.* 28: 1734-1746.
- 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.
- Goodnight, C.J. y Wade, M.J. 2000. The ongoing-synthesis: a reply to Coyne et al. (1999). *Evolution* 54: 317-324.
- Goodnight, C.J., Schwartz, J.M. y Stevens, L. 1992. Contextual analysis of models of group selection, soft selection, hard selection, and the evolution of altruism. *Am. Nat.* 140: 743-761.
- Gould, S.J. 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Griffing, B. 1977. Selection for populations of interacting genotypes, Pp. 413-434. *En: Pollak, E., Kempthorne, O. y Bailey T.B. (Eds.) Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics*. Iowa State Press, Des Moines.
- Griffing, B. 1989. Genetic analysis of plant mixtures. *Genetics* 122: 943-956.
- Haldane, J.B.S. 1932. *The causes of evolution*. New York Longmans, Green and Co., London.
- Hamilton, W.D. 1963. The evolution of altruistic behavior. *Am. Nat.* 97: 354-356.
- Hamilton, W.D. 1964a. The genetical evolution of social behavior. I. *J. Theor. Biol.* 7: 1-16.
- Hamilton, W.D. 1964b. The genetical evolution of social behavior. II. *J. Theor. Biol.* 7: 17-52.
- Hamilton, W.D. 1975. Innate social aptitudes of man: an approach from evolutionary genetics, Pp. 133-153. *En: Fox, R. (Ed.) Biosocial Anthropology*. Malaby Press, London.
- Heisler, I.L. y Damuth, J. 1987. A method for analyzing selection in hierarchically structured populations. *Am. Nat.* 130: 582-602.
- Herron, M.D. y Michod, R.E. 2008. Evolution of complexity in the volvocine algae: transitions in individuality through the Darwin's eye. *Evolution* 62: 436-451.
- Herron, M.D., Hackett, J.D., Aylward, F.O. y Michod, R.E. 2009. Triassic origin and early radiation of multicellular volvocine algae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 3254-3258.
- Hester, P.Y., Muir, W.M., Craig, J.V. y Albright, J.L. 1996a. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: Hematology and Adrenal function. *Poultry Sci.* 75: 1295-1307.
- Hester, P.Y., Muir, W.M., Craig, J.V. y Albright, J.L. 1996b. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: Production traits during heat and cold exposure. *Poultry Sci.* 75: 1308-1314.
- Hester, P.Y., Muir, W.M. y Craig, J.V. 1996c. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: Humeral Immune responses. *Poultry Sci.* 75: 1315-1320.
- Hjälten, J., Danell, K. y Lundberg, P. 1993. Herbivore avoidance by association: vole and hare utilization of woody plants. *Oikos* 68: 125-131.
- Holzapfel, C. y Alpert, P. 2003. Root cooperation in a clonal plant: connected strawberries segregate roots. *Oecologia* 134: 72-77.
- Kelly, J.K. 1996. Kin selection in the annual plant *Impatiens capensis*. *Am. Nat.* 147: 899-918.
- Korb, J. y Foster, K.R. 2010. Ecological competition favours cooperation in termite societies. *Ecol. Lett.* 13: 754-760.
- Koschwanez, J., Foster, K.R. y Murray, A.J. 2011. Sucrose utilization in budding yeast as a model for the origin of undifferentiated multicellularity. *Plos Biol.* 9: e1001122.
- Koschwanez, J., Foster, K.R. y Murray, A.J. 2013. Improved use of a public good selects for the evolution of undifferentiated multicellularity. *eLife* 2: e00367.
- Kropotkin, P. 1890. Mutual aid among animals. *The Nineteenth Century* September 1890: 337-354.
- Kropotkin, P. 1896. Mutual aid among ourselves. *The Nineteenth Century* June 1896: 914-936.
- Kropotkin, P. 1902. *Mutual Aid: A Factor of Evolution*. William Heinemann, London.
- Kuzdzal-Fick, J.J., Foster, K.R., Queller, D.C. y Strassmann, J.E. 2007. Exploiting new terrain: an advantage to sociality in the slime mold *Dictyostelium discoideum*. *Behav. Ecol.* 18: 433-437.
- Laiolo, P. y Obeso, J.R. 2012. Multilevel selection and neighbourhood effects from individual to metapopulation in a wild passerine. *PLoS ONE* 7: e38526.
- Lande, R. y Arnold, S.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- Levin, B.R. y Kilmer, W.L. 1974. Interdemic selection and the evolution of altruism: a computer simulation study. *Evolution* 28: 527-545.
- Lewontin, R.C. 1970. The units of selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1: 1-18.
- Li, C.C. 1975. *Path Analysis: A Primer*. The Boxwood Press, Pacific Grove.
- López-Bernal, P.M., Defossé, G.E., Bava, J.O. y Quinteros, P.C. 2012. *Sustainable Management of Lengua (Nothofagus pumilio) Forests Through Group Selection System*. INTECH Open Access Publisher, Rijeka.
- Mallet, J. 2010. Shift happens! Shifting balance and the evolution of diversity in warning colour and mimicry. *Ecol. Entomol.* 35(s1): 90-104.
- Marín, C. y Weiner, J. 2014. Effects of density and sowing pattern on weed suppression and grain yield in three varieties of maize under high weed pressure. *Weed Res.* 54: 467-474.
- Maynard-Smith, J.M. 1964. Group selection and kin selection. *Nature* 201: 1145-1147.
- Maynard-Smith, J.M. 1976. Group selection. *Q. Rev. Biol.* 51: 277-283.
- Maynard-Smith, J.M. y Price, G.R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246: 15-18.
- Maynard-Smith, J.M. y Szathmáry, E. 1995. *The Major Transitions in Evolution*. Freeman, Oxford.

- McCauley, D.E. y Taylor, D.R. 1997. Local population structure and sex ratio: evolution in gynodioecious plants. *Am. Nat.* 150: 406-419.
- McCauley, D.E. y Wade, M.J. 1980. Group selection: the genetic and demographic basis for the phenotypic differentiation of small populations of *Tribolium castaneum*. *Evolution* 34: 813-821.
- McCauley, D.E., Olson, M.S., Emery, S.N. y Taylor, D.R. 2000. Population structure influences sex ratio evolution in a gynodioecious plant. *Am. Nat.* 155: 814-819.
- McClintock, M.K. 1984. Group mating in the domestic rat as a context for sexual selection: Consequences for the analysis of sexual behavior and neuroendocrine responses. *Adv. Stud. Behav.* 14: 1-50.
- McIntire, E.J. y Fajardo, A. 2011. Facilitation within species: a possible origin of group-selected superorganisms. *Am. Nat.* 178: 88-97.
- Michod, R.E. 1999. *Darwinian Dynamics: Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Michod, R.E. 2007. Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 8613-8618.
- Michod, R.E. y Roze, D. 2001. Cooperation and conflict in the evolution of multicellularity. *Heredity* 86: 1-7.
- Mitri, S., Xavier, J. y Foster, K.R. 2011 Social evolution in multispecies biofilms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: S10839-S10846.
- Moorad, J.A. 2013a. A demographic transition altered the strength of selection for fitness and age-specific survival and fertility in a 19<sup>th</sup> century American population. *Evolution* 67: 1622-1634.
- Moorad, J.A. 2013b. Multi-level sexual selection: individual and family-level selection for mating success in a historical human population. *Evolution* 67: 1635-1648.
- Muir, W.M. 1996. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: selection program and direct responses. *Poultry Sci.* 75: 447-458.
- Muir, W., Bijma, P. y Schinckel, A. 2013. Multilevel selection with kin and non-kin groups, experimental results with Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Evolution* 67: 1598-1606.
- Nadell, C.D., Xavier, J., Levin, S.A. y Foster, K.R. 2008. The evolution of quorum sensing in bacterial biofilms. *Plos Biol.* 6: e14.
- Nadell, C.D., Xavier, J. y Foster, K.R. 2009. The sociobiology of biofilms. *FEMS Microbiol. Rev.* 33: 206-224.
- Nadell, C.D., Drescher, K., Wingreen, N.S. y Bassler, B.L. 2015. Extracellular matrix structure governs invasion resistance in bacterial biofilms. *ISME J.* 9: 1700-1709.
- Nedelcu, A.M. y Michod, R.E. 2006. The evolutionary origin of an altruistic gene. *Mol. Biol. Evol.* 23: 1460-1464.
- Nowak, M.A. 2006. Five rules for the evolution of cooperation. *Science* 314: 1560-1563.
- Nowak, M.A. y Highfield, R. 2011. *SuperCooperators: Why We Need Each Other to Succeed*. Free Press, New York.
- Nowak, M.A., Tarnita, C.E. y Wilson, E.O. 2010. The evolution of eusociality. *Nature* 466: 1057-1062.
- Nowak, M.A., Tarnita, C.E. y Wilson, E.O. 2011. Nowak *et al.* reply. *Nature* 471: E9-E10.
- Okasha, S. 2004. Multi-level selection, covariance and contextual analysis. *Br. J. Philos. Sci.* 55: 481-504.
- Okasha, S. 2006. *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford Univ. Press, New York.
- Okasha, S. y Paternotte. 2012. Group adaptation, formal Darwinism and contextual analysis. *J. Evol. Biol.* 25: 1127-1139.
- Orgel, L.E. 2003. Some consequences of the RNA world hypothesis. *Origins Life Evol. B.* 33: 211-218.
- Pfister, C.A. y Hay, M.E. 1988. Associational plant refuges: convergent patterns in marine and terrestrial communities result from differing mechanisms. *Oecologia* 77: 118-129.
- Price, G.R. 1970. Selection and covariance. *Nature* 227: 520-521.
- Price, G.R. 1972. Extension of covariance selection mathematics. *Annu. Hum. Genet.* 35: 485-490.
- Pruitt, J.N. y Goodnight, C.J. 2014. Site-specific group selection drives locally adapted group compositions. *Nature* 514: 359-362.
- Queller, D.C., Foster, K.R., Fortunato, A. y Strassmann, J.E. 2003. Cooperation and conflict in the social amoeba, *Dictyostelium discoideum*, Pp. 173-200. En: Kikuchi, T., Kubo, T. y Higashi, S. (Eds.) *Social Insects and Sociogenetics*. Hokkaido Univ. Press, Sapporo.
- Rankin, D.J., López-Sepulcre, A., Foster, K.R. y Kokko, H. 2007. Species-level selection reduces selfishness through competitive exclusion. *J. Evol. Biol.* 20: 1459-1468.
- Ratcliff, W.C., Denison, R.F., Borrello, M. y Travisano, M. 2012. Experimental evolution of multicellularity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109: 1595-1600.
- Ratcliff, W.C., Herron, M.D., Howell, K., Pentz, J.T., Rosenzweig, F. y Travisano, M. 2013a. Experimental evolution of an alternating uni- and multicellular life cycle in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Nature Communications* 4: 2742.
- Ratcliff, W.C., Pentz, J.T. y Travisano, M. 2013b. Tempo and mode of multicellular adaptation in experimentally evolved *Saccharomyces cerevisiae*. *Evolution* 67: 1573-1581.
- Schamber, E.M. y Muir, W.M. 2001. Wright's Shifting Balance Theory of Evolution in

- artificial breeding programs: empirical testing using the model organism *Tribolium castaneum*. *J. Anim. Breed. Genet.* 118: 181-191.
- Searcy, C.A., Gray, L.N., Trenham, P.C. y Shaffer, H.B. 2014. Delayed life history effects, multilevel selection, and evolutionary trade-offs in the California tiger salamander. *Ecology* 95: 68-77.
- Simon, B., Fletcher, J.A. y Doebeli, M. 2013. Towards a general theory of group selection. *Evolution* 67: 1561-1572.
- Simpson, C. 2013. Species selection and the macroevolution of coral coloniality and photosymbiosis. *Evolution* 67: 1607-1621.
- Sober, E. y Wilson, D.S. 1998. *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Solis, S., Mendlinger, S. y Ward, D. 2002. Differentiation along a gradient of environmental productivity and predictability in populations of *Hordeum spontaneum* Koch: multilevel selection analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* 75: 313-318.
- Stevens, L., Goodnight, C.J. y Kalisz, S. 1995. Multilevel selection in natural populations of *Impatiens capensis*. *Am. Nat.* 145: 513-526.
- Swenson, W., Wilson, D.S. y Elias, R. 2000a. Artificial ecosystem selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 9110-9114.
- Swenson, W., Arendt, J. y Wilson, D.S. 2000b. Artificial selection of microbial ecosystems for 3-chloroaniline biodegradation. *Environm. Microbiol.* 2: 564-571.
- Szathmáry, E. 2015. Toward major evolutionary transitions theory 2.0. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 112: 10104-10111.
- Taylor, P.D., Wild, G. y Gardner, A. 2007. Direct fitness or inclusive fitness: how shall we model kin selection. *J. Evol. Biol.* 20: 301-309.
- Traulsen, A. y Nowak, M.A. 2006. Evolution of cooperation by multilevel selection. *P. Natl. Acad. Sci. USA*. 103: 10952-10955.
- Tsuji, K. 1995. Reproductive conflicts and levels of selection in the ant *Pristomyrmex pungens*: contextual analysis and partitioning of covariance. *Am. Nat.* 146: 586-607.
- Vedder, O., Bouwhuis, S. y Sheldon, B.C. 2014. The contribution of an avian top predator to selection in prey species. *J. Anim. Ecol.* 83: 99-106.
- Wade, M.J. 1976. Group selections among laboratory populations of *Tribolium*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 73: 4604-4607.
- Wade, M.J. 1977. An experimental study of group selection. *Evolution* 31: 134-153.
- Wade, M.J. 1978. A critical review of the models of group selection. *Q. Rev. Biol.* 53: 101-114.
- Wade, M.J. 1980. Group selection, population growth rate, and competitive ability in the flour beetles, *Tribolium* spp. *Ecology* 61: 1056-1064.
- Wade, M.J. 1982. Group selection: migration and the differentiation of small populations. *Evolution* 36: 949-961.
- Wade, M.J. 1985. Soft selection, hard selection, kin selection, and group selection. *Am. Nat.* 125: 61-73.
- Wade, M.J. 1987. An experimental study of the effect of group size on larval growth and survivorship in the imported willow leaf beetle, *Plagioderia versicolora* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environ. Entomol.* 16: 1082-1086.
- Wade, M.J. y McCauley, D.E. 1980. Group selection: the phenotypic and genotypic differentiation of small populations. *Evolution* 34: 799-812.
- Wade, M.J. y Goodnight, C.J. 1991. Wright's shifting balance theory: an experimental study. *Science* 253: 1015-1018.
- Wade, M.J. y Goodnight, C.J. 1998. Perspective: the theories of Fisher and Wright in the context of metapopulations: when nature does many small experiments. *Evolution* 52: 1537-1553.
- Weinberg, W. 1908. Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg* 64: 368-382.
- Weiner, J. y Freckleton, R.P. 2010. Constant final yield. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 173-192.
- Weiner, J., Andersen, S.B., Wille, W.K.M., Griepentrog, H.W. y Olsen, J.M. 2010. Evolutionary agroecology: the potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. *Evol. Appl.* 3: 473-479.
- Weinig, C., Johnston, J.A., Willis, C.G. y Maloof, J.N. 2007. Antagonistic multilevel selection on size and architecture in variable density settings. *Evolution* 61: 58-67.
- Weismann, A. 1902. *Vorträge über Deszendenztheorie: Gehalten an der Universität zu Freiburg im Breisgau*. Fischer, Jena.
- Weismann, A. 1903. *The Evolution Theory*. Edward Arnold, London.
- West, S.A., Griffin, A.S. y Gardner, A. 2007. Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *J. Evol. Biol.* 20: 415-432.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Wilson, D.S. 1975. A theory of group selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 72: 143-146.
- Wilson, D.S. 1983. The group selection controversy: history and current status. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 14: 159-187.
- Wilson, D.S. 2015. *Does Altruism Exist? Culture, Genes, and the Welfare of Others*. Yale Univ. Press, New Haven.

- Wilson, D.S. y Wilson, E.O. 2007. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *Q. Rev. Biol.* 82: 327-348.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Wilson, E.O. y Nowak, M.A. 2014. Natural selection drives the evolution of ant life cycles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111: 12585-12590.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 93-159.
- Wright, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution, Pp. 356-366. *En: Proceedings of the sixth international congress of genetics*. Brooklyn Botanic Garden, New York.
- Wright, S. 1945. Tempo and mode in evolution: A critical review. *Ecology* 26: 415-419.
- Wright, S. 1968. *Evolution and the Genetics of Populations, Vol. 1: Genetic and Biometric Foundations*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Wright, S. 1977. *Evolution and the Genetics of Populations, Vol. 3: Experimental Results and Evolutionary Deductions*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Wynne-Edwards, V.C. 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*. Oliver & Boyd, London.

- Xavier, J.B. y Foster, K.R. 2007. Cooperation and conflict in microbial biofilms. *P. Natl. Acad. Sci. USA*. 104: 876-881.
- Xavier, J.B., Martinez-Garcia, E. y Foster, K.R. 2009. Social evolution of spatial patterns in bacterial biofilms: when conflict drives disorder. *Am. Nat.* 174: 1-12.

### Información del Autor

César Marín es Candidato a Doctor en el Doctorado en Ciencias mención Ecología y Evolución, de la Universidad Austral de Chile. Su tesis trata sobre los factores geológicos, biogeoquímicos, de ecología de comunidades y macro-evolutivos que gobiernan los procesos de meteorización biogénica por hongos micorrízicos en una cronosecuencia de la nor-Patagonia chilena. Así mismo, ha investigado sobre dinámicas de competencia malezas-cultivos, interacción ciencia-religión, diversidad filogenética y selección multinivel en plantas. Ha realizado sus investigaciones en la Universidad Jorge Tadeo Lozano (Colombia), Universidad Austral de Chile (Chile), Universidad de Copenhague (Dinamarca), Universidad de Hannover (Alemania) y Universidad de Tartu (Estonia).