

TRANSICIONES EVOLUTIVAS:
EL CASO DE LAS SOCIEDADES DE INSECTOS

Irma Catherine Bernal Castro, Ph.D.

CopIt-arXives
Publishing Open Access
with an Open Mind
2021

Este libro contiene material protegido por leyes de autor

Todos los derechos reservados © 2021

Publicado electrónicamente en México, por CopIt-arXives

Obra editada por Edwar F. Panqueba y Octavio Miramontes.

Diseño de portada OM con fotografía de @photochem_PA from State College, PA, USA (wiki-media)

Transiciones evolutivas: el caso de las sociedades de insectos

[Autor] C. Bernal C. — México CDMX: CopIt-arXives, 2021

Incluye bibliografías e índice

ISBN: 978-1-938128-23-3 ebook

Derechos y permisos

Todo el contenido de este libro es propiedad intelectual de sus autores quienes, sin embargo, otorgan permiso al lector para copiar, distribuir e imprimir sus textos libremente, siempre y cuando se cumpla con lo siguiente: (i) el material no debe ser modificado ni alterado, (ii) la fuente debe ser citada siempre y los derechos intelectuales deben ser atribuidos a sus respectivos autores, (iii) estrictamente prohibido su uso con fines comerciales.

El contenido y puntos de vista planteados en cada capítulo es responsabilidad exclusiva de los autores y no corresponden necesariamente a los de los editores o a los de ninguna institución, incluidas CopIt-arXives o la UNAM.

Producido con software libre incluyendo L^AT_EX. Indexado en el catálogo de publicaciones electrónicas de la UNAM y en Google Books.

Todas las figuras e imágenes son cortesía de www.wikimedia.org o bien de los autores, a menos que se señale lo contrario explícitamente.

Los editores agradecen el apoyo de DGAPA-UNAM a través del proyecto PAPIIT IN-105015.

ISBN: 978-1-938128-23-3 ebook

<http://scifunam.fisica.unam.mx/mir/copit/TS0021ES/TS0021ES.html>

Este libro ha pasado por revisión de pares

CopIt-arXives

Cd. de México - Cuernavaca - Madrid - Curitiba

Viçosa - Washington DC - London - Oxford

Con el apoyo de la

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Instituto de Física

ÍNDICE

PREÁMBULO	1
INTRODUCCIÓN	4
PRINCIPALES TRANSICIONES EVOLUTIVAS	11
Del origen de la vida al surgimiento del lenguaje	11
Entidad y replicación	16
El problema de la cooperación y las transiciones evolutivas	20
Impacto de las transiciones evolución	25
TRANSICIONES EVOLUTIVAS: RETOS EXPLICATIVOS	30
Retos explicativos	31
Jerarquía y complejidad evolutiva	41
El problema	45
INDIVIDUALIDAD COLONIA	49
Individualidad y transiciones evolutivas	49
La colonia como individualidad	53
Críticas a la propuesta tradicional	56
Discusión	62
EL ESTUDIO DE LAS TAREAS	70
Tipos de tareas	70
Organización del trabajo en insectos sociales	75
Ergonomía en las castas de los insectos sociales	76
Función y adaptaciones en las tareas	79
Tareas en insectos sociales	83
La asignación de tarea	85
Estructura de tareas	91
Discusión	93

LA CONSTRUCCIÓN DE NIDOS EN INSECTOS SOCIALES	99
La arquitectura del nido	100
La estructura de los nidos y el ambiente	103
Estimergia: un mecanismo de coordinación	104
Estimergia y otros aspectos de las tareas	109
Teoría de construcción de nicho	111
El caso de las termitas	113
Discusión	115
COORDINACIÓN Y CONFIGURACIÓN DE TAREAS	120
Coordinación y sociedades	122
<i>Entrainments</i> y estimergia	127
¿Crean las tareas coordinación?	132
Configuración de tareas y coordinación	139
Tareas e individualidad	142
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	145
Estudios sobre transiciones evolutivas e individualidad	145
Tareas y el mantenimiento de las sociedades	147
Cooperación y Coordinación	150
Genocentrismo y el comportamiento social	151
BIBLIOGRAFÍA	153

⊙ *Esta es una página en blanco.* ⊙

PREÁMBULO

EN BÚSQUEDA DE UN ENFOQUE INTERDISCIPLINAR

ESTE libro surge del interés por profundizar en el tema de la evolución del comportamiento social; diversas tradiciones investigativas (tanto empíricas como teóricas) buscan explicar los mecanismos evolutivos que subyacen a la evolución social, lo que ha generado múltiples controversias que dejan entrever no sólo la pertinencia y vigencia del tema, sino la necesidad de un enfoque interdisciplinar que favorezca una mejor comprensión del fenómeno. No obstante, es importante aclarar que esta investigación se aleja de las aproximaciones clásicas de la Sociobiología (E. O. Wilson, 1975) que intentaban justificar el comportamiento social humano reduciéndolo al comportamiento de los insectos sociales (especialmente de las hormigas) argumentando que al igual que en otros animales, el comportamiento social en los humanos está sujeto únicamente a la selección natural y a la herencia biológica.

A diferencia de los trabajos clásicos en Sociobiología, las investigaciones actuales sobre evolución del comportamiento social permiten apreciar la relevancia de estudios comparativos. Por ejemplo al hablar del problema del origen y naturaleza de la cooperación, que ha sido de vital importancia en las discusiones sobre el proceso de hominización, autores como Sterelny (2012b) (2014), Laland (2017), Fuentes (2016) argumentan que los homínidos evolucionaron a través de interacciones coevolutivas entre un conjunto de capacidades cognitivas, conductuales y sociales, y divergieron cada vez más de sus parientes simios dadas sus capacidades de cooperación, transmisión de información para el forrajeo y construcción de nicho. En este sentido, es improbable pensar que la evolución del comportamiento social surgió de *nuevo* en el linaje humano, sin continuidad evolutiva con otros linajes. Lo anterior sin desconocer que hay aspectos particulares de la socialidad humana relacionados por ejemplo con la cognición.

La evidencia muestra, como bien lo expresa Sussman y Cloninger (Sussman y Cloninger, 2011) (p. viii), que los comportamientos sociales no son únicamente subproductos de la competencia, sino que son ingredientes esenciales en la evolución, la ecología y el desarrollo, y son el “pegamento” que subyace a la capacidad de los organismos

para vivir juntos en grupo. Call (2009) propone una estrategia para intentar explicar la diferencia entre actividades conjuntas humanas y no humanas que consiste en investigar cómo se logra la coordinación en varias especies, la coordinación entendida como el mecanismo responsable de la cooperación, que entre otros mecanismos hace posible la regulación de actividades conjuntas en diferentes especies. De acuerdo con esto, el caso de las sociedades de insectos que, aunque no son conscientes de ningún “significado compartido” en su actividad, realizan tareas altamente coordinadas. Las actividades de los animales sociales y las de los humanos comparten algunas similitudes con respecto a la cooperación y la realización de tareas. Como bien lo plantea Susi (2016), a pesar de la diferencia tajante en complejidad entre el hombre y el insecto, los principios de coordinación en una sociedad podrían aplicarse a ambos para explicar y comprender la paradoja de la coordinación.

Por otro lado, se sugiere que hay algunas homologías en los mecanismos subyacentes y en las representaciones en cuanto a los comportamientos sociales (Cheney y Seyfarth, 2008) (Fitch, Huber, y Bugnyar, 2010) (MacLean y cols., 2012). Con lo anterior no se está afirmando que fenómenos como cooperación o coordinación en humanos sean idénticos a los que exhiben los insectos sociales, sino como bien lo expresa Ingold y Palsson (2013), es esencial entender que las personas viven en paisajes compartidos colectivamente, al igual que muchos otros animales (tal es el caso de las hormigas) situación que favorece una perspectiva comparativa. En este sentido, los estudios comparativos arrojan luz sobre la evolución y el desarrollo de los mecanismos sociales y nos permiten relacionar rasgos o elementos que comparten los humanos con otros grupos filogenéticos, en dirección a reflejar un conjunto de discontinuidades evolutivas específicas de los homínidos con los demás primates, y de estos con otros linajes.

En consecuencia, es importante mencionar que para el desarrollo de esta investigación se consultó literatura procedente no solamente de las ciencias naturales, sino también de las ciencias humanas y sociales que aportó diversidad y riqueza conceptual, lo que permitió dinamizar y complejizar las discusiones sobre la evolución del comportamiento social.

El lector de este libro tendrá la oportunidad de acercarse a diferentes conceptualizaciones sobre cooperación, individualidad, tarea, *entrainments*, coordinación, entre otros. La intención de esta investigación no es favorecer un significado sobre otro, sino aprovechar dicha diversidad para proveer una heurística que contribuya a una discusión conceptual desde disciplinas distantes entre sí, que en este documento se vinculan para aproximarse al problema del mantenimiento del nivel superior de una transición. El debate de estos temas desde diferentes campos es propicio para involucrar a la comunidad científica en un vasto esfuerzo interdisciplinario que ayude a profundizar y

mejorar la comprensión del comportamiento social y su evolución.

AGRADECIMIENTOS:

Con la publicación de este libro, quiero extender un agradecimiento al Doctor Sergio Martínez Muñoz por sus asesorías y valiosos aportes a esta investigación. Agradezco la confianza que depositó en mi trabajo; la motivación e interés que siempre demostró hacia el tema de las transiciones evolutivas, las tareas en insectos sociales, la cooperación y la coordinación. Gracias por mostrarme un camino hacia la filosofía de la ciencia iluminado por las discusiones de autores como William Wimsatt, Linnda Caporael, Michael Tomasello, Kim Sterelny, Brett Calcott entre otros muchos exponentes de la filosofía de la biología.

Asimismo, agradezco al Doctor Octavio Miramontes por sus aportes a este documento, por su amistad incondicional a lo largo de mi tránsito por México, por su apoyo con la edición de este libro digital y las revisiones constantes a su contenido. Agradezco los espacios de discusión sobre interacciones en hormigas y comportamiento colectivo. Con este libro es evidente la relación entre complejidad y comportamiento social; espero que éste sea el inicio de múltiples discusiones que contribuyan al entendimiento de la evolución del comportamiento social.

Catherine Bernal C.

INTRODUCCIÓN

EN el horizonte contemporáneo de la biología evolutiva, el concepto de Principales Transiciones Evolutivas (PTEs) es considerado un desarrollo importante. La propuesta de Maynard-Smith y Szathmáry (1995) describe ocho eventos claves en la historia evolutiva que permitieron una organización biológica cada vez más compleja. Cada estructura jerárquica tiene una historia que cuenta cómo las totalidades y partes que hoy damos por sentado simplemente no existían antes.

Son varios los aportes para el entendimiento de la evolución, que se han obtenido de la reflexión sobre las PTEs. Por ejemplo: i) Los arquitectos de la síntesis moderna imaginaron que toda la evolución era el resultado de pequeños pasos mutacionales: individuos a individuos. Sin embargo, el concepto de transiciones identifica una vía completamente nueva: individuos a grupos (D. S. Wilson y Wilson, 2009) (Sober y Wilson, 1999). ii) La propuesta de PTEs ha introducido distinciones conceptuales que permiten dejar de ver a la cooperación exclusivamente como un rasgo biológico, susceptible de ser propagado por selección natural, y comenzar a comprenderla como un fenómeno clave de la evolución biológica, presente a lo largo de la historia de la vida y central para el aumento de la complejidad en el mundo orgánico (Weiss y Buchanan, 2009) (Michod y Herron, 2006) (Dupré, 2012) (P. Corning, 2005) (P. A. Corning, 2011). Maynard Smith y Szathmáry (1995), argumentan que durante los grandes cambios evolutivos las antiguas entidades de vida libre renuncian a su propia individualidad para convertirse en un individuo evolutivo por derecho propio; este proceso requiere que los miembros del grupo cooperen para contribuir al éxito de la unidad de alto nivel, en lugar de buscar intereses independientes y competitivos. iii) El concepto de transiciones evolutivas reconoce que no debemos presuponer la existencia de organismos de nivel superior (J. Griesemer, 2000b) (Okasha, 2006), por consiguiente, se requiere explicar su aparición en lugar de admitirlos como objetivos en las explicaciones. En otras palabras, para no aceptar de manera *a priori* la existencia de organismos agregados de nivel superior, se debe tener la capacidad de explicar qué causa una transición evolutiva y/o cuáles serían los constreñimientos vinculados a este proceso.

A pesar de los aportes de las PTEs, aún continúan muchos interrogantes a la pro-

puesta de Maynard-Smith y Szathmáry, lo que ha dado paso a proyectos que subrayan la importancia del tema. Se podría afirmar que dichos avances conceptuales representan tan sólo la punta del iceberg, que sugiere rutas para continuar investigando los procesos, mecanismos y dinámicas vinculadas a los principales cambios evolutivos. En consecuencia esta investigación se centra en las explicaciones que se han ofrecido para dar cuenta del origen y mantenimiento de nuevos niveles de organización biológica, y defiende que para comprender las transiciones evolutivas no es suficiente crear estructuras jerárquicas. Ya que la jerarquía resultante no es sólo una simple agregación de partes, sino que cada nivel está organizado en sí de alguna manera, y esto debe ser considerado un hecho importante y relevante de investigar (Calcott, 2006). Por lo tanto, a lo largo de este texto se argumentan las condiciones que posibilitan la formación y mantenimiento de una individualidad, a través del reconocimiento de la complejidad horizontal del nivel de organización colonia.

De las diversas transiciones evolutivas que proponen Maynard-Smith y Szathmáry (1995), este libro se centra en la transición de individuos solitarios a colonias, y en particular en el caso de las colonias de insectos sociales. En *El origen de las especies* Darwin hace referencia en varias oportunidades a que los insectos sociales despiertan gran interés dada su alta organización, sus castas estériles y la presencia de individuos que defienden su colmena incluso con la vida, fenómenos que continúan siendo motivo de investigación. Asimismo, Maynard-Smith y Szathmáry (1995), ven en las colonias de hormigas un modelo accesible para comprender cómo se han logrado las grandes transiciones evolutivas; la transición de un nivel inferior (individuos solitarios) a un nivel superior (colonias- casta no reproductivas). Es así que los insectos sociales permiten entender el patrón de “entidades que eran capaces de replicarse independiente antes de la transición y después de ella sólo lo pueden hacer como parte de un todo más grande” (p. 6). Además, como se sugiere en el desarrollo de esta investigación un mejor entendimiento de las colonias de insectos brinda elementos que prometen ser útiles para explicar el origen de las sociedades animales, incluidos los humanos.

Los problemas alrededor de la evolución de las diversas formas de sociabilidad de los animales se encuentran entre los más importantes y fascinantes de la biología evolutiva. Especialmente desde la sociobiología, estos estudios se centraron en determinar las condiciones suficientes y necesarias que han dado origen a la verdadera sociabilidad; entendida como individuos que reducen su propio potencial de reproducción para aumentar la descendencia de otros, siendo ésta una de las formas más avanzadas de organización social. Para Maynard Smith y Szathmáry (1995), comprender el origen de las sociedades animales involucra entender por qué hay individuos que, aunque presentan la capacidad de reproducirse, dejan de hacerlo para favorecer al grupo o colectivo.

Los mecanismos que se han propuesto para explicar el origen y mantenimiento de las sociedades de insectos son el parentesco, la dominación y la reciprocidad. Estos modelos están esencialmente basados desde el punto de vista del gen (Sober y Lewontin, 1982) (Jablonka y Lamb, 2006) (Calcott, 2008) (Gordon, 2013) (Hurford, 2007) para un mayor desarrollo ver (C. Bernal y Abrantes, 2018) y (I. Bernal, 2014), y predomina un enfoque a nivel del organismo “individual” como la unidad primaria de análisis (Wimsatt y Wimsatt, 2007) (Damuth y Heisler, 1988); desde este punto de vista, que es el usual, los individuos entran y se mantienen dentro de los sistemas sociales gracias a la ventaja en adecuación que reciben del grupo, en consecuencia, dentro de los grupos sociales, el interés individual promueve conflictos y la evolución de estrategias de engaño (Maynard Smith y Price, 1973) (Axelrod y Hamilton, 1981).

En este sentido, se considera que las colonias de insectos sociales se mantienen como nivel superior gracias al alto grado de relación entre los miembros del grupo y a sus contribuciones a partir de la alineación de sus intereses (W. D. Hamilton, 1964). Sin embargo, el anterior marco no ha sido una explicación universalmente aceptada para muchos fenómenos sociales, como la persistencia de grupos sociales que no son parientes y la evolución del apareamiento múltiple dentro de algunos insectos altamente sociales. El debate actual sobre individualidad direcciona una crítica sólida que apunta a la insuficiencia del enfoque de genética de poblaciones. Tanto biólogos como filósofos de la biología están cuestionando la idea tradicional de que los organismos son poblaciones genéticamente uniformes de células con cuerpos fronterizos físicos definidos. Este punto de vista se ha nutrido de la reciente explosión de conocimientos tecnológicos sobre el mundo microbiano, y por la influencia que ha tenido proyectos como el de “la síntesis evolutiva extendida”, entre otros, que apuntan a que una característica de la multicelularidad es que los límites generalmente no están claros (Godfrey-Smith, 2002) (Godfrey-Smith, 2016) (Gilbert, 2014) (Dupré y O’Malley, 2009).

En consecuencia, para abordar el problema del origen y mantenimiento de los colectivos, en específico de las sociedades de insectos, esta investigación aparta su atención de los modelos centrados en la identidad genética. Las explicaciones tradicionales han empleado conceptos y modelos matemáticos de la genética de poblaciones y la teoría evolutiva de juegos, que llegan a ser insuficientes para entender cómo las interacciones simples producen el comportamiento en un nivel más alto de organización.

Para entender cómo se producen las transiciones en la organización biológica, no basta con explicar el desacoplamiento de *fitness*¹ que sufren las entidades de nivel inferior y el colectivo de nivel superior, y tampoco basta con crear estructuras jerárquicas.

¹De aquí en adelante se emplearán los términos *adecuación* y *aptitud* como traducción al español de la palabra *fitness*.

Consecuentemente, se explica cómo algunos niveles de la jerarquía se formaron por la agregación de unidades previamente separadas y otros niveles de la jerarquía aparecen como producto de la organización interna de agregaciones de partes (de nivel inferior ya existentes) y en medio de esto reconocer la relevancia de entender la organización y dinámica particular de cada nivel. Es importante mencionar que esta discusión guarda relación con la idea de complejidad horizontal que hace referencia a la diversidad y al grado de diferenciación que exhibe un nivel (Sterelny, 1999) (McShea, 1996) (McShea, 2001) (Calcott, 2006) (Calcott, 2008), a diferencia de la propuesta de Maynard-Smith y Szathmáry (1995) que asume la idea de una complejidad vertical a lo largo de la organización biológica, medida a través del número de capas o anidamientos dentro de un sistema.

En la lógica de entender la organización particular de los niveles superiores de la jerarquía biológica, esta investigación considera que la noción de *tarea* es un factor clave para continuar avanzando en los retos explicativos de las transiciones evolutivas, específicamente de individuos solitarios a colonias. Por lo tanto, se propone que las tareas coordinadas en las colonias de insectos son una condición importante que asegura la formación y mantenimiento de un grupo para no ser invadido por agentes egoístas. Para ello, es necesario una conceptualización de tarea amplia no centrada en adecuación, se argumenta que la relevancia de las tareas desde la perspectiva evolutiva no es la actividad *per se*, sino más bien el conjunto de procesos sociales que posibilita la actividad, siendo fundamental reconocer que las tareas se definen en la interacción del organismo con el medio, y posibilitan interacciones coordinadas estables que son las que permiten al colectivo mantenerse como unidad.

Al ahondar en la discusión sobre la realización de tareas, el concepto de *coordinación* toma un papel relevante en la discusión. Es interesante apreciar que este tema se ha descuidado en la literatura, pues se ha dado mayor importancia al problema de cómo las sociedades impiden la proliferación de individuos *free rider*². No obstante, el problema de la evolución de la coordinación es igualmente desafiante, por ejemplo, preguntarse cómo los individuos trabajan o actúan juntos para generar beneficio o solución a problemas, requiere de un trabajo centrado en los mecanismos de coordinación, que les permiten a los organismos mantener la cohesión del grupo.

Por último, se plantea que la organización de las tareas en las sociedades de insectos genera configuraciones caracterizadas por problemas de coordinación (diada, grupo y equipo), y se justifica a través de algunos ejemplos cómo dichas configuraciones permiten la supresión del conflicto a nivel inferior y facilitan la cooperación. Esta

²A lo largo de este libro se emplearán los términos de engañador o tramposo como traducción al español de la palabra *free rider*.

dinámica constituye un proceso de *andamiaje* que favorece el mantenimiento del colectivo.

Estructura del libro:

El primer capítulo introduce al lector en las discusiones, debates y consensos sobre las PTEs, haciendo evidente que el problema de la cooperación es transversal a la estructura y organización de las transiciones. Se da a conocer el impacto de este tema en las ciencias biológicas, y cómo las investigaciones contemporáneas contemplan otros mecanismos evolutivos, diferentes a la selección natural. Además, se señalan algunos *referentes epistémicos* de la propuesta de Maynard-Smith y Szathmáry (1995) como Entidad y Replicación, estos elementos juegan un papel importante en el giro hacia la estructura composicional que ha dado el estudio de las transiciones evolutivas, cambio que ha permitido centrar la atención en el problema de la cooperación, y a su vez ha propiciado un marco referencial para continuar avanzando en el tema de la evolución del comportamiento social.

En el segundo capítulo se destacan los retos explicativos de las transiciones, se enfatiza que esta investigación se centra en el reto de entender cómo se mantiene el nivel superior de una transición, problema que ha sido abordado bajo la pregunta ¿por qué la selección natural entre entidades en el nivel más bajo no desorganiza la integración del nivel superior? Además, se exponen las líneas de trabajo de esta investigación.

En el tercer capítulo se presenta el debate actual en torno a los criterios que definen a una individualidad, específicamente para el caso de las colonias de hormigas, donde se apela a la teoría de *aptitud inclusiva* como explicación abanderada para entender el mantenimiento y cohesión del grupo, se presentan tres investigaciones que demuestran por qué esta explicación no es suficiente. Se expone la relación entre animales y su microbiota como un aspecto evolutivo y del desarrollo que no puede ser desconocido si se habla de individualidad y de múltiples interacciones entre especies, este caso pone en tela de juicio uno de los marcadores de individualidad ampliamente aceptados en la literatura: la homogeneidad genética, evidenciando que los límites de los organismos (y los linajes de los que forman parte) son más permeables de lo que a menudo se supone. Esta idea es ampliamente discutida por Godfrey-Smith (2002) (2016), Gilbert (2014) Dupré y OMalley (2007) (2009), y Bouchard (2013).

En el cuarto capítulo, teniendo en cuenta las anteriores críticas de deslindarse de la importancia tradicional que se le ha dado a la homogeneidad genética-coeficiente de relación genética-, se justifica el giro explicativo hacia la organización del trabajo, específicamente la idea de tarea, como elemento clave para entender el mantenimiento

del nivel superior (colonia). Siguiendo el argumento de Calcott (2006) (p.152) de que la forma en que evoluciona un nuevo nivel de organización biológica está estrechamente relacionada con el tipo de organización entre niveles “lo que hace que valga la pena estar en un grupo dependerá a menudo de la organización compleja del mismo”. La plasticidad de los individuos, la división del trabajo y la regulación interna, en parte permiten explicar cómo un grupo es más eficiente y puede realizar tareas que un individuo solitario no podría. De esta manera, el aumento de la complejidad interna dentro de un grupo es parte de la razón por la cual un nivel puede ser estable.

En este capítulo además se cuestiona la definición clásica de tareas en insectos sociales, y se discute la pertinencia de seguir abordando las tareas desde un enfoque adaptacionista y funcionalista. Se presenta una propuesta para caracterizar a las tareas en insectos sociales que reconoce elementos cognitivos de este grupo de animales y su relación recíproca con el medio en el que se realiza la tarea. Se explora cómo las tareas en las sociedades de insectos posibilitan estructuras o configuraciones nucleares caracterizadas por problemas de coordinación que dan paso a la supresión del conflicto a nivel inferior y facilitan la cooperación al colectivo.

En el quinto capítulo se presenta un ejemplo de tarea en insectos sociales; la construcción de estructuras mediante *estimergia*³, mecanismo clave para entender la organización y coordinación de una colonia. El concepto de estimergia permite analizar y evaluar entornos que facilitan el éxito de las tareas y el procesamiento de información tanto a nivel del individuo como de la colonia. A través de este ejemplo se argumenta cómo al descentralizar los estudios sobre tareas en hormigas del concepto de adecuación, se reconocen otros elementos como procesos cognitivos y la importancia de la relación de reciprocidad del grupo con su medio. Además, se argumenta en favor de la reciprocidad entre las estructuras de los insectos sociales y el comportamiento colectivo.

Finalmente, después de la discusión sobre tarea, en el sexto capítulo se presenta una propuesta de configuración de tareas en insectos sociales, y se establecen algunas relaciones entre tarea y coordinación. Se justifica cómo las diferentes organizaciones de las tareas son producto de la interacción del organismo con su medio, donde es posible observar que los requisitos de coordinación aumentan con la complejidad de la tarea, y a su vez la complejidad de una tarea se correlaciona con el requerimiento de coordinación. Cada configuración de las tareas constituye en sí misma interacciones estables, que proporcionan andamios (*scaffolding*) y hacen posible el mantenimiento de la individualidad colonia, sin dar oportunidad a agentes egoístas o intereses individuales, ya

³El término “*stigmergy*” se traduce al español como *estigmergia*; aunque también se suele usar el término *estimergia*, que será el utilizado en este libro.

que las tareas implican un grado de interdependencia que de alguna manera coarte el actuar de los individuos.

PRINCIPALES TRANSICIONES EVOLUTIVAS

EL estudio de las transiciones evolutivas ha ocupado un espacio significativo en la agenda de la biología evolutiva destinado a identificar patrones a gran escala en la historia de la vida y relacionarlos con mecanismos evolutivos que pueden ser estudiados empíricamente (Calcott y Sterelny, 2011). Este tema no sólo ha despertado el interés de muchos científicos (específicamente biólogos y químicos) sino que, en las últimas décadas, historiadores y filósofos de la biología han realizado aportes significativos en este campo. Los primeros investigadores que abordan el tema de transiciones evolutivas son Tyler Bonner (1974) Leo Buss (1987), el debate moderno fue dado por Maynard-Smith y Szathmáry (1995) y retomado posteriormente por Elliot Sober y David Sloan Wilson (1989), Rick Michod (1999), David Queller (2000), McShea (1992), Samir Okasha (2005)(2006), Peter Godfrey-Smith (2009) y Andrew Bourke (2011), Clarke (2014), entre otros.

DEL ORIGEN DE LA VIDA AL SURGIMIENTO DEL LENGUAJE

El objetivo general que llevó a Maynard-Smith y Szathmáry (en adelante MSyS) a desarrollar su propuesta era entender cómo y por qué la complejidad ha aumentado en el curso de la evolución, e indagar de dónde procede la variación que ha hecho posible la evolución de dicha complejidad; plantean que el paso esencial para responder a esta pregunta es comprender el mecanismo de herencia, dado que todo el proceso de selección natural depende de él.

Cuando MSyS evalúan qué es lo que se transmite de una generación a la siguiente, reconocen que no es la estructura del adulto, sino una “lista de instrucciones” para construirlo; cuando los peces evolucionaron a anfibios, o los reptiles a aves y mamíferos, las “instrucciones” cambiaron esencialmente por mutación aleatoria y selección. Sin embargo, desde la visión estándar de la biología, el soporte en el que se escribían las instrucciones y la forma en la que se traducen sigue siendo la misma. Frente a esto MSyS (1999) plantean una forma distinta de abordar el problema: “a medida que la vida se ha ido complejizando, los medios por los cuales la información se almacena y se transmite han cambiado: nuevos métodos de codificación han hecho posible la existencia de organismos más complejos, y en última instancia fueron estos cambios los que hicieron posible la evolución de la complejidad a ello nos referimos cuando hablamos

de transiciones principales” (p.3). En otras palabras, la evolución de la complejidad se entiende si se conoce la forma como se almacena, transmite y traduce la información genética; en consecuencia, una transición evolutiva es cambio en la forma y tipo de información genética que se transmite entre generaciones ⁴.

Las Principales Transiciones Evolutivas propuesta por MSyS son las siguientes:

Moléculas replicadoras	⇒	Poblaciones de moléculas en compartimientos
Replicadores independientes	⇒	Cromosomas
ARN como genes y enzima	⇒	ADN*Proteínas (código genético)
Procariotas	⇒	Eucariotas
Clones asexuales	⇒	Poblaciones sexuales
Protistas	⇒	Hongos, plantas y animales (diferenciación celular)
Individuos solitarios	⇒	Colonias (castas no reproductivas)
Sociedades primates	⇒	Sociedades humanas y el origen del lenguaje.

1. Moléculas replicadoras – Poblaciones de moléculas en compartimientos

La primera transición corresponde al origen de la vida; un tema que por obvias razones continúa siendo caso de estudio. La vida se origina cuando las primeras moléculas auto-replicantes surgieron. Las primeras moléculas replicantes eran similares al ARN pero más sencillas, para su evolución fue necesario que los diferentes tipos de moléculas replicadoras cooperaran, produciendo cada una, efectos que ayudaran a la replicación de otras, siendo necesario que las moléculas estuvieran encerradas dentro de algún tipo de membrana o compartimento.

⁴El concepto de transición evolutiva de MSyS difiere del enfoque de Gould y Eldredge, quienes asocian el término transición como un cambio evolutivo que es determinado por un episodio de extinción o de diversificación.

2. Replicadores independientes a Cromosomas

Las moléculas de replicación o genes están unidas entre sí, extremo con extremo, para formar cromosomas (un solo cromosoma por célula en organismos más simples). Esto presenta dos ventajas: i) asegura que cuando un gen se replica lo hagan todos, ii) facilita que cuando una célula se divida una copia de cada gen pase a cada célula hija. Esta replicación coordinada impide la competencia entre genes de un mismo compartimento, y les obliga a cooperar.

3. ARN como genes y enzima a ADN y Proteínas

Esta transición va de la herencia de moléculas replicadoras a las células sencillas. Las características físico-químicas del ARN permiten afirmar que esta molécula era capaz de servir tanto de transmisor y almacén de información como de catalizador. Claramente la síntesis de los ribonucleótidos precedió a la de los desoxirribonucleótidos, la síntesis de proteínas no puede ocurrir sin ARN, y muchos cofactores enzimáticos tienen origen ribonucleico. Estos elementos dieron fuerza a la hipótesis de que el ARN constituye el puente entre el mundo prebiótico y el mundo vivo. En otras palabras, que el ARN es una molécula primordial para la evolución de la vida. Por lo tanto, la transición desde un "mundo de ARN" hasta un mundo de ADN y proteínas requirió la evolución del código genético, a través del cual la secuencia de bases determinó la estructura de las proteínas.

4. Procariotas a Eucariotas

Esta transición implica la formación de eucariotas unicelulares a través de la fusión simbiótica de células. Los procariotas carecen de núcleo y generalmente tienen un único cromosoma circular. Las eucariotas son más grandes, poseen un núcleo, citoesqueleto interno y organelos. La investigación en este campo propone que la ancestralidad de las mitocondrias son proteobacterias simbióticas y la de los cloroplastos son cianobacterias simbióticas que a través de un proceso de endosimbiosis dieron origen a las primeras células eucariotas ([Margulis, 1967](#)).

5. Clones asexuales a poblaciones sexuales

En los procariotas y en algunos eucariotas los nuevos individuos surgen a partir de la división de una única célula en dos. Las primeras células eucariotas pudieron, presumiblemente, reproducirse asexualmente, pero hoy la mayoría de los eucariotas pueden replicarse sólo como parte de una población sexual. Pero en la mayoría de eucariotas, el proceso de reproducción requiere de dos células sexuales o gametos producidos por individuos diferentes.

6. *Protistas a hongos, plantas y animales (diferenciación celular)*

Los animales, las plantas y los hongos están conformados por diferentes tipos de células, cada individuo porta no una copia de información genética sino miles de copias. El problema es cómo una célula que contiene la misma información puede ser tan diferente en cuanto forma, composición y función. Con esta transición se responde la pregunta de cómo se diferencian las células que contienen la misma información genética.

7. *Individuos solitarios a colonias*

Hay sociedades de animales con división compleja del trabajo tanto en vertebrados e invertebrados (e.g insectos, invertebrados marinos y humanos), estas sociedades tienen en común que todos los distintos tipos de individuos son genéticamente similares. “Lo que un biólogo debe explicar es cómo puede evolucionar un genotipo que responde de maneras distintas a influencias ambientales (Maynard Smith y Szathmáry, 1999) (p. 125)”. Dada la gran variabilidad de socialidad es posible situarla en una escala. No obstante, estos estudios se han centrado en la Eusocialidad “socialidad auténtica” definida en función de la división reproductiva del trabajo, cuidado cooperativo de las crías y superposición de generaciones.

8. *Sociedades primates a sociedades humanas y el origen del lenguaje.*

La última transición resalta el origen del lenguaje como rasgo decisivo que permitió el paso de las sociedades de simios a las sociedades humanas. El lenguaje humano y el código genético guardan semejanzas dado que son sistemas naturales que proporcionan una herencia ilimitada.

Tabla 1. Principales Transiciones Evolutivas según Maynard-Smith y Szathmáry

Para entender cómo se produce una transición, se retomará el siguiente ejemplo de Clarke (2014):

Hay dos estados cualitativamente distinguibles llamados Estado 1 y Estado 2, en cada estado la población se divide en objetos que están conformados por dos propiedades: están vivos y presentan variación heredable. A cada población se asignan objetos con valor de rasgo y valor de adecuación (cada objeto se le asigna un valor z -variación fenotípica-, la variación en z debe correlacionar con la variación en la adecuación $-w-$) la población debe reunir las siguientes tres condiciones, definidas por Lewontin en su artículo de “The units of selection” (Lewontin, 1970)(p.1):

- Los diferentes individuos en una población tienen diferentes morfologías, fisiologías y comportamientos (variación fenotípica $-z-$).

- Los diferentes fenotipos tienen diferentes tasas de supervivencia y reproducción en diferentes entornos (aptitud diferencial $-w-$).
- Existe una correlación entre los padres y la descendencia en la contribución de cada uno a las generaciones futuras (La aptitud es heredable $-W-$).

Lewontin (1970) sostiene que para que exista evolución por selección natural debe cumplirse estos requisitos, además resalta que cualquier tipo de entidad que cumpla con estos requisitos puede ser denominada “unidad de selección”. De lo anterior, se sigue que los requisitos pueden ser cumplidos por entidades de cualquier nivel, desde genes hasta grupos de organismos (Sterelny y Griffiths, 1999). Dichas condiciones garantizan el sustrato para que la selección natural actúe; en este sentido, los objetos de la población en el Estado 1 compiten entre sí en un proceso de selección estándar de un nivel.

Una población en el Estado 2 es semejante a la del Estado 1, pues son agregados de los objetos del Estado 1, se diferencia en los objetos en los que se divide, y en la variación heredable en adecuación. Por lo tanto, Clarke (2014) define una transición evolutiva individual como la transformación de una población en un Estado 1 a una población en un Estado 2. Una transición en la evolución hace referencia a diferentes eventos que ocurrieron en diferentes momentos de la historia evolutiva, durante los cuales la selección natural transformó organismos libres en individualidades nuevas de mayor nivel.

Acorde con lo anterior, es importante enfatizar que en la actualidad no se tiene acceso a linajes existentes que representen ambos estados de una transición, tanto el estado inicial como el final, lo más cercano que se puede hacer es comparar el Estado 2 con lo que se sabe de sus antepasados. El caso más desarrollado en la literatura es *Volvox carteri* considerado como Estado 2, en contraste con *Chlamydomonas reinhardtii* una especie cercana unicelular (Kirk y Harper, 1986) (cerca a Estado 1), con ello no se está afirmando que *V. carteri* haya hecho una transición de *C. reinhardtii*, pero si es posible que *V. carteri* haya hecho una transición de un antepasado similar unicelular, a *C. reinhardtii*.

MSyS (1995), (1995b) aclaran que algunas de estas transiciones han sido únicas como el origen del código genético, la complejidad eucariótica o el sexo meiótico y otras han ocurrido más de una vez como la pluricelularidad y las sociedades animales. Estos autores plantean que no hay razón para considerar las transiciones únicas como el resultado inevitable de alguna ley general. En este sentido, introdujeron el término de irreversibilidad contingente: “si una entidad se ha replicado como parte de un todo más grande desde hace mucho tiempo, es posible que haya perdido la capacidad de repli-

cación independiente que alguna vez tuvo, por razones accidentales que tienen poco que ver con las fuerzas selectivas que llevaron a la evolución a esos niveles” (1995b) (p. 228). Por ejemplo, las mitocondrias no pueden reanudar una existencia independiente, aunque sólo sea porque la mayor parte de sus genes han sido transferidos al núcleo; las células cancerosas pueden escapar al control del crecimiento, pero no tienen ningún futuro independiente como protistas.

ENTIDAD Y REPLICACIÓN

En palabras de MSyS existen semejanzas entre las diversas transiciones; por lo tanto, comprender una de ellas arroja luz sobre las otras: Las transiciones se caracterizan porque “entidades que eran capaces de replicación independiente antes de la transición, después de ella sólo podrían replicarse como parte de un todo mayor” (Maynard Smith y Szathmary, 1999) (p.19). Esta caracterización obliga a realizar algunas precisiones semánticas que permitan entender a qué se refieren los autores con conceptos como entidad y replicación.

MSyS no dan una definición de Entidad, a pesar de ser un concepto importante en su propuesta. Este concepto es decisivo para las investigaciones actuales y venideras que focalizan su atención en la idea de individualidad. En el libro de *The Major Transitions in Evolution* los autores dan algunas pistas de este concepto cuando exponen el por qué no incluyeron el origen de los ecosistemas en su lista de transiciones, asumen que un ecosistema no es la etapa final de una serie, a pesar de ser tan antiguos como la replicación de moléculas, no son considerados individuos, separados de otros, mientras que las otras etapas (incluidas las especies sexuales y las colonias de insectos) tienen un grado de individualidad y separación de otras entidades del mismo tipo. Por esta razón, los ecosistemas no pueden ser unidades de selección (Maynard Smith y Szathmáry, 1995) (p.7).

Se puede inferir que para MSyS las entidades son producto de etapas donde es posible establecer el inicio y el final de las mismas, además las entidades serían individuos (entendidos como indivisibles) que por derecho serían considerados unidades de selección. Lo anterior permite evidenciar que los autores asumen que hay diferentes niveles de selección (cromosomas, las células, colonias y sociedades etc.) que están en conflicto y su reto es explicar cómo evolucionaron las entidades complejas, a pesar de que sus componentes favorecen el comportamiento egoísta, en esta dirección, algunas de las soluciones que llevan a la supresión del conflicto son: la similitud genética, la sinergia, y el control central (se volverá a este punto en el capítulo 3 Individualidad).

Como bien lo presenta Godfrey-Smith (2009) una entidad corresponde a un tipo

de individualidad darwiniana, en consecuencia, una transición corresponde a eventos en los cuales surgen nuevos tipos de individuos darwinianos a partir de algunos que ya existen. En este sentido, cada transición supone la aparición de un nuevo tipo de población darwiniana definida como “una colección de cosas particulares que tiene la capacidad de experimentar la evolución por selección natural” (p. 6); este concepto mínimo presenta tres ingredientes que son familiares desde el enfoque clásico: variación en el carácter individual, afectación del rendimiento reproductivo, y herencia.

Godfrey-Smith (2009) propone el término de población de-darwinizada que corresponde a la población original de nivel inferior que tiende a ser empujada lejos del estado de paradigma, lo que permite el mantenimiento con éxito de la organización de nivel superior siendo necesario que la competencia entre las entidades de menor nivel sea suprimida, dicha supresión funciona mediante la restricción de las actividades evolutivas independientes de las entidades de nivel más bajo.

Por otro lado, MSyS (1995) emplean en su caracterización de transiciones evolutivas el término de *replicación*, dada su afinidad con la propuesta de la síntesis evolutiva. Su enfoque de replicación deriva del trabajo de Dawkins (1976), pero desarrollado originalmente por David Hull (1980), donde un replicador es, de manera muy general, cualquier cosa que haga copias de sí mismo o induzca copias a realizar: los primeros replicadores surgieron en el origen de la vida misma, como moléculas individuales que compiten evolutivamente entre replicadores simples; aquellos que se replican más rápido y con mayor precisión, y permanecen intactos por más tiempo, se vuelven más comunes. Pero eventualmente se involucran en actividades de cooperación a gran escala, cuando les resulta ventajoso, lo que incluye la construcción de “vehículos” o “interactores”.

Se puede sugerir que el tratamiento que se le da a la idea de replicación es cercano a una visión genocentrista donde los genes son tratados de una manera materialista, como pequeñas partes de organismos con propiedades causales especiales y capacidad de replicarse de forma fiable. La idea de que los genes son las unidades básicas de la evolución darwiniana y que se replican fielmente (proceso de semiconservación del ADN) sugiere una postura muy rígida y problemática. En este sentido, Griesemer considera que un concepto más adecuado para las transiciones evolutivas no sería replicación sino reproducción: “La reproducción en general es la multiplicación de entidades con una superposición material de partes entre los padres y la descendencia, es decir, cuando las partes de los padres se convierten en parte de la descendencia ya sea directamente o a través de cadenas de continuidad material” (J. Griesemer, 2000b)(p.6).

Para Griesemer (2000b) (2005) la reproducción implica no sólo transmisión de forma sino de un flujo de materia que puede actuar para dar mayor robustez a la transmisión, en este sentido, al menos algunas partes que fluyen de padres a hijos deben ser organizadas como mecanismos de desarrollo. Un mecanismo de desarrollo confiere la capacidad de adquirir la propiedad de reproducirse. La reproducción se entrega a la descendencia mediante “superposición material” -por la continuidad (material) de las partes materiales organizadas, transferidas o entregadas en contextos de andamiaje por los padres a la descendencia- más que por “impresión” de forma o información sobre la materia receptora desinformada (p. 26).

Por otro lado, es importante mencionar que actualmente se ha producido un cambio en la forma en la que es empleado el término transición evolutiva. A pesar de que la transmisión de información es la característica central de la propuesta de Maynard-Smith y Szathmáry, donde las transiciones son invenciones de nuevas formas de transmitir información a través de las generaciones, actualmente esta idea ha sido ignorada en los trabajos posteriores a MSyS. La atención actualmente recae en el patrón común a diversos eventos: “Entidades que eran capaces de replicarse individualmente antes de la transición después de ella sólo pueden hacerlo como parte de un todo” (1995) (p.6). Por ejemplo, las mitocondrias (organelo celular) sólo pueden replicarse como parte de una célula eucariota, pero evolucionaron de ancestros que eran capaces de replicarse independientemente. Cuando la discusión se orienta bajo el anterior patrón, la investigación se dirige hacia las nociones de individualidad, selección de grupo y selección multinivel (de aquí en adelante, SMN) (Buss, 1987) (Michod, 1999) (Bourke, 2011) y (West, Fisher, Gardner, y Kiers, 2015). En definitiva, es a partir de la propuesta MSyS que se empiezan a conformar variantes que proponen diferentes maneras de entender lo que es una transición, y esto pasa por un cambio en el planteamiento del problema, que ya no se propone en términos de información sino que se centra en el problema de la individualidad.

En este sentido, las discusiones sobre individualidad han vuelto a estar en la agenda de la biología evolutiva, dado que las transiciones son entendidas como eventos en los cuales surgen nuevos tipos de individuos darwinianos. “Los nuevos tipos de objetos se vuelven capaces de reproducirse, formar linajes entre padres e hijos y experimentar la evolución por derecho propio son “transiciones en la individualidad” (Michod, 1999) .

En palabras de Clarke (2014), los estudios actuales sobre las transiciones evolutivos están en términos de una estructura composicional: “desde el punto de vista de la composición lo que unifica las diferentes transiciones es el proceso de convertirse en partes totalitarias que están anidadas físicamente dentro de nuevos conjuntos de nivel

superior. Una importante transición es un proceso en el que las partes separadas se vuelven agrupadas” (p. 304). La estructura composicional hace referencia a la forma en la que los patrones de organización se disponen en una unidad; y cómo se disponen las unidades simples para expresar una totalidad. Dicha noción ha estado fuertemente marcada por la noción de individualidad, pues finalmente lo que unifica las diversas transiciones es el proceso de convertirse en totalidades.

Se considera que este cambio en el enfoque de transiciones evolutivas ha desviado en parte la solución al problema inicial de MSyS (1995), ahora el estudio de la evolución de la complejidad de la organización biológica se centra en entender cómo se originan las individualidades, y para ello es importante conocer cómo se estabilizan las interacciones de cooperación y el papel que desempeña la selección multinivel, dado que los eventos ocurren a nivel de grupo como unidades de selección. Como bien lo presenta Buss (1987) en su libro *“The evolution of individuality”*: “La historia de la vida es una historia de transiciones entre diferentes unidades de selección... cuando ocurre una transición en las unidades de selección, los sinergismos entre la unidad superior e inferior actúan para crear una nueva organización que puede permitir que la unidad superior interactúe efectivamente en el entorno externo” (p. 171). “La vida está organizada jerárquicamente porque una unidad de selección, una vez establecida, puede seguir la misma progresión de la elaboración de una organización aún más alta, seguida de la estabilización de la organización novedosa” (p. 172). Para Buss una transición evolutiva es un cambio en el nivel de jerarquía en el que la varianza de la adecuación se expresa en una población. Él no pretende defender que una selección haga posible una transición, sino que un cambio en el nivel de la selección es lo que constituye una transición. Para este autor la evolución de la individualidad se refiere a la evolución de los individuos, en el sentido de colectivos estables e integrados, a través de la agrupación de unidades anteriormente independientes.

Al margen del énfasis que se le ha dado a la individualidad, las transiciones son entendidas como cambios a nivel de la estructura, organización y propiedades de los objetos que conforman las poblaciones. No obstante, los cuestionamientos a partir de esta definición continúan, por ejemplo, ¿por qué una población cambia de un Estado 1 a un Estado 2? ¿Qué clases de beneficios a nivel de adecuación se ponen a disposición para trasladarse a un nivel más alto de organización? ¿Cuáles serían los criterios y/o condiciones empíricas que hacen que un grupo no se disuelva? ¿Cómo y por qué se agregan los individuos? ¿Qué hace que la nueva entidad sea robusta? Actualmente, se han desarrollado varios criterios y propiedades asociadas con el surgimiento de una individualidad, encaminadas a responder estos interrogantes (D. T. Campbell, 1958) (Hull, 1980) (Sober y Wilson, 1994) (Gould y Lloyd, 1999) (McShea y Venit, 2001) (Wimsatt, 1994). Estos interrogantes serán retomados en el siguiente capítulo.

EL PROBLEMA DE LA COOPERACIÓN Y LAS TRANSICIONES EVOLUTIVAS

Como se puede observar todas las propuestas asumen a la cooperación como un común denominador de las transiciones evolutivas, siendo importante entender dicho problema.

El planteamiento tradicional de la cooperación puede ser expresado de la siguiente manera: se acepta que la cooperación ocurre cuando un individuo incurre en un costo para proveer un beneficio a otros individuos; generalmente, los costos están relacionados con adecuación, recursos, alimento y dinero (Boyd y Richerson, 2008) (Henrich y Henrich, 2006) (Boyd, Gintis, Bowles, y Richerson, 2003). En este sentido, si todos los individuos cooperan, cada uno podría estar mejor cambiando individualmente su comportamiento a no cooperar, ya que tendría asegurado que los demás individuos asumirán el costo y el esfuerzo para producir el beneficio, lo que se conoce como el problema del *free rider* -individuos que optan por usar el beneficio generado por otros sin pagar ningún costo-.

Lo anterior en un marco evolutivo se agudiza, pues desde la síntesis moderna la “evolución se basa en una feroz competencia entre individuos y por lo tanto debe recompensar únicamente la conducta egoísta. Cada gen, cada célula, y cada organismo están diseñados para promover su propio éxito evolutivo a expensas de sus competidores” (Nowak y R., 2013) (p. 21). En este sentido, cualquier tendencia a comportarse de manera cooperativa será eliminada rápidamente por la selección natural. Por lo tanto, los estudios evolutivos se han centrado en entender cómo la cooperación y el altruismo contribuyen a la maximización en adecuación de los individuos; para lo cual se han empleado potentes marcos matemáticos como la teoría de juegos (específicamente, el dilema del prisionero) que modelan el problema de la cooperación en búsqueda de su explicación (Hammerstein, 2003) (Stevens y Hauser, 2004)

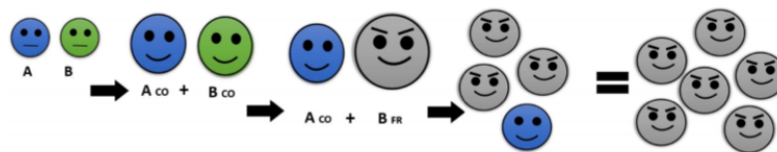


Figura 1. El dilema evolutivo de la cooperación.

Siguiendo la Figura 1, para que la cooperación evolucione cada cooperador (indicado por las letras co) debe tener mayor adecuación (indicado por el tamaño del círculo) que un individuo egoísta. Sin embargo, esto no es suficiente, si surge un “mutante”

tramposo (*free rider* FR), que invierte menos en la cooperación, pero recibe el beneficio de la cooperación (círculo gris), este “mutante” será favorecido evolutivamente obteniendo mayor adecuación. Es decir, si surge un tramposo entre los cooperadores que invierta menos en cooperar, pero que reciba beneficios de la cooperación, sin pagar el costo, a largo plazo invadiría la población e induciría la desaparición de los cooperadores. Por lo tanto, para que la cooperación pueda evolucionar, deben existir mecanismos que impidan el origen y la propagación de los tramposos. A partir de este problema se ha propuesto mecanismos que contrarrestan a los tramposos, y permiten el establecimiento o mantenimiento de la cooperación.

En consecuencia, entender cómo se estabiliza la cooperación ha sido un foco importante en los trabajos sobre la evolución del comportamiento social, lo que ha dado lugar a interrogantes encaminados a establecer cómo y por qué los individuos engañan, y a determinar cuáles son los mecanismos de detección de engaño, implica un reto para la biología tener que explicar cómo evolucionaron los mecanismos de engaño o de detección del mismo. Una cantidad considerable de estudios se han centrado en estos puntos y han dado como resultado discusiones en torno a la reciprocidad directa, reciprocidad indirecta (reputación, prestigio), selección de parentesco, selección de grupo, entre otros (W. D. Hamilton, 1963) (Trivers, 1971) (Boyd y Richerson, 1985) (Hammerstein, 1998) (Henrich y Henrich, 2006).

Entre las explicaciones pioneras más destacadas se encuentran la propuesta de Hamilton (1963) (1964), Trivers (1971) y Axelrod y Hamilton (1981), quienes presentan modelos formales cimentados en la maximización de la adecuación, y abordan el problema de la evolución de la cooperación y altruismos desde una noción de pagos, de tal modo que, la viabilidad de un comportamiento se evalúa dependiendo la relación costo/beneficio que implica para un individuo tenerlo. Además, impera la lógica de que en aquellas situaciones donde los beneficios superan el costo, los rasgos serán exitosos. Son varios los supuestos que subyacen a estas propuestas entre los que se destacan aquellos que consideran al individuo como genes que sólo tienen el interés de replicarse, y aquellos que se centran en análisis cuantitativo de la relación costo-beneficio de las interacciones altruistas vistas desde el nivel genético.

Sin duda, MSyS (1995) ofrecen un nuevo escenario para continuar discutiendo el problema de la evolución social, especialmente de la cooperación. Su trabajo dejó abierta una serie de interrogantes, que aún hoy, más de veinte años después de su publicación, continúan siendo tema de arduos debates. Al parecer MSyS (1995) no contemplaron el alcance revolucionario de su trabajo, específicamente en lo concerniente a la evolución de la cooperación, pues inicialmente éste no era el problema central en su propuesta. No obstante, la mayoría de los trabajos actuales sobre transiciones

evolutivas se desarrollan bajo la noción de transición evolutiva individual, y tiene como principal *explanandum* el éxito de la agregación cooperativa de cara al problema del tramposo.

Los autores argumentan que la cooperación no es una función periférica de la historia de la vida ni una forma de comportamiento que se encuentra sólo en unas pocas especies de animales sociales, sino que está presente a lo largo de los diferentes procesos evolutivos y se hace evidente en al menos ocho “grandes transiciones” en la evolución de la complejidad de los seres vivos, las cuales transformaron de forma radical los contextos sobre los que opera la evolución. Por ejemplo, la pluricelularidad o el origen de la eusocialidad, son eventos cooperativos de individuos anteriormente solitarios.

El problema de la cooperación es que, si los individuos de los grupos pueden (en general) funcionar mejor siendo tramposo, esto eventualmente socavará la cooperación, y posteriormente evitará una transición a un nuevo nivel de organización (Figura 1), lo que lleva a la pregunta ¿Por qué deberían las unidades de bajo nivel que compiten entre sí por la reproducción invertir en otros individuos, sobre todo cuando se pone en peligro su propia reproducción? o ¿Cómo es exactamente que las entidades de nivel inferior trabajan juntas para formar una entidad de alto nivel? A primera vista, parece que tales comportamientos se traducirían en una reducción del paso de genes a las siguientes generaciones en una reducción de la adecuación. Sin embargo, en cada caso las unidades individuales se perfeccionaron por la selección natural para ser exitosas, las entidades independientes, debieron de alguna manera comenzar a interactuar de forma cooperativa, y con el tiempo evolucionaron en una unidad mayor, completamente integrada compuesta de partes interdependientes. Para que la cooperación evolucionara fue necesario que los beneficios del grupo fueran mayores que los costos pagados por sus miembros. La cooperación debe aumentar la adecuación de sus integrantes más que la de los organismos egoístas solitarios. De fondo, se asume que si se superan los intereses egoístas del nivel inferior se dará paso a la formación de grupos cooperantes porque hay un beneficio selectivo para la formación de grupos y para el aumento de su tamaño. En otras palabras, los beneficios tendrán que ser mayores que los costos incurridos.

Hasta aquí se ha presentado el escenario en el cual se han desarrollado las discusiones sobre la evolución de la cooperación y cómo esto ha determinado la manera en la que se entiende y se estudia la cooperación. Se hace evidente que los estudios clásicos del comportamiento social (tanto en las ciencias sociales y biológicas) han tendido a modelar el papel de la competencia y la aparición de la agresión, tratando de explicar por qué los organismos se comportan de manera competitiva (siendo el caso de *free rider*). Pero, también se ha visto que hay una basta literatura que indica que la

cooperación dentro de los grupos ha sido, y sigue siendo un aspecto central del comportamiento social, que está presente a lo largo de la complejidad de la vida, por lo menos en cada una de las grandes transiciones evolutivas (Maynard Smith y Szathmáry, 1995); lo que abre la posibilidad de ver otros aspectos que no han recibido gran relevancia en la discusión como las sinergias cooperativas, las interacciones dinámicas organismo-medio ambiente, y cómo dichas interacciones generan beneficio, tales elementos permiten pensar en que es posible establecer uno o varios problemas de la cooperación diferentes al del engañador.

Es fundamental enfatizar que la perspectiva sobre evolución de la cooperación, actualmente viene siendo nutrida por propuestas que entienden que el fenómeno de la cooperación debe ser integrado en un análisis más amplio y no sólo como un fenómeno contrario de competencia⁵; es posible analizar la cooperación desde otros marcos que permitan comprender cómo se establecen las acciones colectivas que producen beneficio mutuo, y explicar por qué estar en grupo genera mayor beneficio que actuar solo (Weiss y Buchanan, 2009). Calcott (2006) llama la atención sobre algunos elementos que permiten a los individuos generar beneficio de manera colectiva, como la diferenciación interna, la división del trabajo, la plasticidad comportamental y la sensibilidad a las señales locales procedentes de otros miembros del grupo. Estas cuestiones son claramente relevantes para la comprensión de la cooperación en una amplia gama de interacciones en los diferentes niveles de organización biológica:

- La vida en todos los niveles, desde los genes hasta los ecosistemas está más cerca de la cooperación que de la competencia. Incluso se podría poner de cabeza la opinión común y así preguntarse si la función de la cooperación en la vida es mejorar la ventaja competitiva, o la función de la competencia es permitir la cooperación. Una imagen más adecuada sería aquella en la que las entidades básicas de la vida estén esencialmente entrelazadas y tengan éxito al unirse en las

⁵La competencia ha tenido un papel relevante a lo largo del estudio de la evolución biológica, recuérdese en este punto que desde una perspectiva neodarwiniana la “la evolución se basa en una feroz competencia entre individuos y, por lo tanto, debería recompensar únicamente el comportamiento egoísta. Cada gen, cada célula y cada organismo deben diseñarse para promover su propio éxito evolutivo a expensas de sus competidores” (Nowak y R., 2013) (p. 21). Esta perspectiva se debe en parte al desarrollo que representó la teoría Darwiniana en la década de 1870; la asimetría Maltusiana entre el crecimiento poblacional y la producción de alimento da como resultado la competencia por los recursos escasos, lo que fue central para formación de la teoría de selección natural; la idea de que los organismos compiten por los recursos, y aquellos que tienen una ventaja prosperan y transmiten esa ventaja a su descendencia. “Todas las especies producen más descendencia de la que puede sobrevivir; dado que los recursos alimenticios son limitados, se genera una competencia por ellos; así, sólo unos cuantos sobreviven y estos son los que se reproducen. De esta manera, al regularse el tamaño de las poblaciones, se evita la sobrepoblación”, lo anterior representa uno de los pilares más divulgados por el darwinismo social de Spencer.

sociedades celulares comúnmente denominadas organismos, donde pasan su vida juntas. (Weiss y Buchanan, 2009) (p. 753)

- Lo que comenzó como el estudio del comportamiento social animal hace unos cuarenta años, ahora abarca el estudio de las interacciones sociales en todos los niveles de la jerarquía de la vida. En lugar de ser vista como una característica especial agrupada en ciertos linajes de animales sociales, la cooperación ahora es vista como la fuerza creativa primaria detrás de niveles cada vez más complejos que crean nuevos tipos de individuos. (Michod y Herron, 2006) (p. 1406).
- Pensar en la vida como el resultado de la intersección de formas de linajes - materia colaborativa metabólica, organizada en diferentes niveles de interacción, permite una fluida transición de la materia viva más antigua a los ejemplos estándar de la vida y más allá de ellos hasta los ecosistemas contemporáneos. Una consideración general como la nuestra no es, y no necesita ser, una definición. Sin embargo, es suficiente para abarcar lo que se conoce sobre una variedad cada vez más sorprendente de entidades biológicas y sus historias evolutivas, y para reorientar los enfoques de la vida en torno a una interpretación biológicamente realista de la cooperación. (Dupré, 2012) (p. 229).

Si bien, la cooperación es un paso necesario a lo largo del camino hacia el surgimiento de individualidades, ésta no es suficiente para explicar el alto grado de interacción entre los componentes que alguna vez fueron individuos pero que aprendieron a trabajar juntos. Por lo tanto, esta investigación señala que para avanzar en la comprensión del problema de la cooperación es necesario volver la vista a la coordinación, aspecto que ha sido descuidado en la literatura. El desafío de la coordinación es igual de relevante al de la cooperación, y permite entender de mejor manera por qué y cómo es que los individuos trabajan juntos para generar mayores beneficios o simplemente salidas rentables. Como bien lo reconoce Smaldino (2014), la cooperación y la coordinación son componentes necesarios de los rasgos de grupo y saltan como dimensiones centrales en las discusiones sobre socialidad.

De esta idea incipiente surgen interrogantes, como: ¿Cuál es la relación evolutiva entre estos dos fenómenos? ¿Qué papel juega la coordinación en las grandes transiciones evolutivas? ¿cómo se puede caracterizar la coordinación en las transiciones evolutivas? ¿Cómo opera la coordinación en las diversas transiciones evolutivas? ¿Cuáles son los dispositivos de coordinación social, construidos por la selección natural, que han permitido hacer la transición de organismos independientes a sociedad integrada? Estos cuestionamientos, permiten considerar la posibilidad de que si se entiende el fenómeno de la coordinación se podría comprender de mejor manera la cooperación en la evolución de las formas vivientes. En este sentido, a lo largo de este documento,

y a pesar de que los modelos tradiciones de cooperación no toman en cuenta la importancia de la coordinación en la evolución del comportamiento social, se intentará mostrar la importancia de centrar las investigaciones futuras en la coordinación de los individuos y de los colectivos.

IMPACTO DE LAS TRANSICIONES EVOLUCIÓN

La propuesta de MSyS (1995), iniciadores modernos del tema de las transiciones evolutivas, ha tenido un alcance e impacto significativo en las ciencias, como bien lo expone Griesemer (1999), es una obra maestra producto de la trayectoria de Maynard Smith a quien considera como un experto cultivador de grandes problemas de la biología, problemas que ha presentado de forma simple y elegante para que tanto expertos como novatos puedan apreciarlos: “El libro es una obra maestra de corte artístico que abona el terreno” (p.131). Por su parte, David Sloan Wilson (2010) considera: “El concepto de las principales transiciones evolutivas es uno de los desarrollos más importantes en la biología evolutiva. Los arquitectos de la Síntesis Moderna imaginaron que toda evolución era el resultado de pequeños pasos de mutación: individuos de individuos. El concepto de transiciones principales identifica una ruta completamente nueva: individuos de grupos” (p.89).

A lo largo de su obra MSyS (1995) (1999) dejan entrever las bases epistémicas que fundamentan su propuesta, por ejemplo, los autores asumen que las poblaciones evolucionan porque poseen las propiedades de multiplicación, variación y herencia para que la selección natural actúe. No obstante, ellos reconocen que estas propiedades no son suficientes en sí mismas para garantizar la evolución de organismos complejos, se requiere de entornos propicios y de manera general de las leyes de la física y de la química. Por consiguiente, las transiciones deben explicarse en términos de una ventaja selectiva inmediata para los replicadores individuales: “we are committed to the gene-centred approach outlined by Williams (1966), and made still more explicit by Dawkins (1976)” (Maynard Smith y Szathmáry, 1995) (p.8).

A pesar de que los autores presentan y reiteran un compromiso con una visión centrada en el gen desde Dawkins y Williams, y en el papel de cuellos de botella genéticos analizados por Hamilton (1964) y expresados diversamente por Bonner (1974), Dawkins (1976) (1982) y Harper (1977), la obra de MSyS (1995) es novedosa no sólo por el problema que plantea, sino por el desarrollo que propone, además abona el terreno para discusiones fundamentales de la biología, su historia y filosofía, como es el tema de las unidades en la evolución, en donde es preciso recordar que Lewontin ya había dado algunos elementos sobre las unidades de selección, al mostrar cómo cruzar “líneas de demarcación”, y al discutir cómo la genética de poblaciones podría integrar el estu-

dio evolutivo de células, organismos y grupos. Posteriormente, Buss, Maynard Smith, Szathmáry y Margulis entre otros continuaron innovando en este campo. En este punto Griesemer señala que las unidades de Maynard Smith y Szathmáry se interpretan mejor como unidades de reproducción (o reproductores) en vez de replicadores. Dado que incorporan el desarrollo explícitamente, porque las transiciones requieren del desarrollo en la evolución para la replicación en el nivel inferior y la posterior emergencia del nuevo nivel (J. R. Griesemer, 1999) (J. Griesemer, 2000b).

La propuesta de MSyS (1995) señala la importancia de la función sinérgica en los distintos niveles de organización biológica, las diversas transiciones involucran nuevas e importantes formas de cooperación sinérgica, junto con nuevas formas de almacenar, transmitir y utilizar la información. Siendo la cooperación un concepto funcional que se encuentra en todos los niveles de los sistemas vivos. Comenzando con los mismos orígenes de la vida hasta la transición a grandes sociedades siendo común denominador de la diversidad biológica. Por lo tanto, las interacciones de cooperación entre diversas partes juegan un papel central en la catálisis de los sistemas vivos. Una idea similar es promovida por Corning (1983) (2005) (2011) con la “hipótesis del sinergismo” que propone que las sinergias de diversas índoles han desempeñado un papel significativo en la evolución creativa, siendo ésta una fuente prodigiosa de novedad evolutiva, actualmente su idea está ganando apoyo entre los biólogos y científicos sociales y a lo largo de esta investigación se retomarán algunas de estas ideas. Corning propone cambiar la perspectiva tradicional y observar la evolución como un proceso que hace parte de una empresa ecológica y económica de supervivencia en la que los sistemas vivos y sus replicadores están incrustados, y el éxito diferencial reproductivo puede considerarse como el resultado de una compleja interacción entre dinámicas competitivas y cooperativas que son interdependientes de factores ecológicos.

El libro de MSyS genera varias líneas de investigación y es importante resaltar algunas líneas de trabajo que distan de la perspectiva clásica de la síntesis evolutiva, como es el trabajo de Jablonka y Lamb (2005) (2006), Blute (2014), y Fleming y Brandon (2015), entre otros, quienes han hecho contribuciones al entendimiento de las transiciones evolutivas desde otras perspectivas evolutivas, he aquí algunas breves referencias a sus trabajos:

Jablonka y Lamb son enfáticas en argumentar que no hay necesidad de suponer que todas las variaciones hereditarias y toda la evolución dependen de los cambios en el ADN, en otras palabras, hay información transmitida por medios no genéticos que ha desempeñado un rol fundamental en las PTEs, de las que se derivaron nuevas y modificadas formas de transmitir información no relacionada con el ADN⁶. Defien-

⁶Jablonka y Lamb (2005) (2006) consideran que su enfoque evolutivo es similar al de MSyS, en lo

den que para que todos los grandes cambios en la evolución tengan lugar, es necesario pensar en, al menos, dos dimensiones de la herencia: la genética y la epigenética presentes a lo largo de toda la organización biológica, sumado a estas dos vías, hay una tercera dimensión que presentan los animales, que involucra información transmitida conductualmente, y una cuarta dimensión presente en los humanos que involucra un sistema simbólico: “Las cuatro formas de transmitir información introducen, en diferentes grados y de diferentes maneras, mecanismos instructivos en la evolución (p. 344).

Por su parte, Blute (2014) sugiere, basado en las transiciones evolutivas, que es muy probable que la mayoría de las diferencias heredables en los grupos celulares y sus linajes sean epigenéticas en lugar de genéticas, y aun así se puede demostrar experimentalmente que la competencia entre las células tiene lugar. Propone que gran parte del cambio hereditario puede ser internamente “dirigido” en el desarrollo (Blute, 2014), señalando que la definición tradicional de evolución reconoce el papel de la herencia genética, pero ignora la influencia del desarrollo y la ecología, y de procesos como la exaptación.

Fleming y Brandon (2015) argumentan que la discontinuidad de adecuación durante las transiciones evolutivas y el consiguiente potencial para el conflicto de intereses en todas las transiciones evolutivas necesariamente implican exaptación (Gould y Vrba, 1982). Teniendo en cuenta la discontinuidad funcional interpelan, hasta qué punto, lo que es bueno para el individuo es exactamente lo que es bueno para el grupo, consideran que hay razones empíricas y conceptuales para rechazar esto, dado que las características iniciales del grupo, esenciales para el inicio de una transición y que representan beneficio en el nivel superior, son puramente fortuitas, siendo eventos altamente contingentes que requieren de explicaciones que puedan reflejar dicho grado de contingencia. Según las PTEs las entidades independientes renunciaron a los beneficios reproductivos para convertirse en partes de otra entidad, implícita en esta noción están las ideas de discontinuidad de la aptitud y la exaptación. Fleming y Brandon asumen que la selección no puede explicar una transición evolutiva en su totalidad, en especial los primeros pasos de las transiciones. Dado que la búsqueda de ventajas adaptativas que condujeron a las primeras etapas iniciales de una transición evolutiva

concernientes a centrarse en la transmisión de información. Pero proponen, a diferencia de MSyS, a la epigenética hereditaria como un factor crucial en la evolución de nuevos niveles de organización. Es propicio aclarar que MSyS sí mencionan la importancia de un tipo de herencia epigenética para el desarrollo de los organismos multicelulares. Sin embargo, no queda claro a qué tipo de información se refieren con epigenética ni como este tipo de sistema puede afectar directamente la evolución. Para MSyS (1995) la información que se transmite de generación en generación conductualmente no tiene un papel directo en sus escenarios de evolución. En este sentido la herencia epigenética y la transmisión de comportamiento son vistos por MSyS como resultados más que como agentes directos de la evolución.

puede ser contradictoria con las ventajas adaptativas presentes al final en la formación del colectivo. A lo que proponen que, para explicar la discontinuidad de la aptitud en las transiciones evolutivas, se requiere de una explicación no selectiva basada en el azar.

Estas son algunas de las líneas de trabajo que se podrían adoptar para responder los interrogantes que suscita la obra *Principales transiciones evolutivas* de MSyS. Claramente, existe todo un campo interdisciplinar de investigación que permite continuar entendiendo desde diferentes perspectivas la evolución de las diversas formas biológicas. Para el desarrollo de esta investigación se privilegió la perspectiva evolutiva de andamiaje que reconoce que las investigaciones clásicas sobre evolución del comportamiento social estuvieron centradas en el problema del altruismo (W. D. Hamilton, 1964) (Trivers, 1971) (Axelrod y Hamilton, 1981), con preguntas como, ¿por qué y hasta qué punto un organismo disminuye su aptitud para aumentar la de otro?, ¿cómo los organismos maximizan su adecuación al presentar comportamientos cooperativos o altruistas?, interrogantes que han recibido respuesta a nivel de genética de poblaciones. No obstante, en los últimos años estas explicaciones se han diversificado y han dado paso al estudio de otros elementos como las interacciones colectivas *e.g* (Calcott, 2008) (Gordon, 2014) (Gordon, 2013) (MacKinnon y Fuentes, 2012). En palabras de Caporael, Griesemer, y Wimsatt (2014a): “Dados estos supuestos iniciales, el “problema central” de la sociobiología era la evolución del altruismo. Aunque es un problema interesante y generativo para los genetistas de poblaciones, podría decirse que era el equivocado. El “problema central” en la vida social es la coordinación”(Caporael, Dawes, Orbell, y Van de Kragt, 1989) (Caporael y Baron, 1997) (Sterelny, 2012b) (p.12).

De otro lado, un punto importante que se quiere hacer evidente con esta investigación es que la forma de encarar los problemas biológicos repercute sobre la discusión clásica de la unidad de selección (gen, individuo, grupo, comunidad) bajo la cual se ha pretendido explicar la evolución del comportamiento social. Por ejemplo, Hamilton (1963) (1964) considera como unidad de selección al gen, a diferencia de otros autores que actualmente apelan a una selección multinivel.

En este sentido, para comprender la emergencia de nuevas formas orgánicas y de comportamiento, es necesario entender no sólo la estructura genética o la bioquímica celular, sino también las relaciones a los contextos que se establecen entre organismo y el medio en cada uno de los niveles de organización biológica. Con esto se hace evidente que la pregunta por la unidad de selección sigue siendo, aún hoy en día, una de las cuestiones centrales en la filosofía de la biología. Para ello se destaca que la explicación que se ha presentado está en términos de genética de poblaciones, pero se puede enriquecer esta propuesta si se entiende la acción del organismo con su medio y cómo ésta

le permite mantener su nivel de jerarquía biológico. En este sentido la propuesta de Caporael (2014a) representa una forma diferente de encarar los problemas evolutivos⁷:

Me he centrado en un marco de referencia conceptual, o paisaje, basado en coordinación, recurrencia, corporización, y actividad situada, en lugar de costo y beneficio genéticos. Muchos modelos de evolución humana son explicativos (Smith 2000). Rasgos como la guerra, la pérdida de estrol, la unión de parejas o la cooperación se eligen, sus beneficios se describen y se ofrece un escenario para su evolución. Como Lloyd and Feldman (2002) han señalado, la mayoría de las explicaciones evolutivas son incapaces de soportar las cargas de la prueba desde una consideración neo-darwiniana. Aceptar esta limitación significa abrir otro camino. (p.73)

Caporael propone un camino más modesto en sus objetivos que el neo-darwiniano, y es un modelo de configuración nuclear para explicar la evolución humana, que, a diferencia de los modelos explicativos, este modelo de configuración es un andamio conceptual generativo que ofrece un punto de vista diferente a los de la psicología tradicional, ya no centrado en el gen. Este nuevo camino es muy llamativo para esta investigación dado que la mayoría de las investigaciones sobre comportamiento social en animales están basadas en un punto de vista del gen, por lo tanto, se adoptarán algunos aspectos de la propuesta epistémica de Caporael los cuales se irán desarrollado a lo largo del documento.

⁷Esta investigación simpatiza con el enfoque evolutivo de L. Caporael, quien propone un modelo de configuraciones núcleo para explicar la evolución cultural y cognitiva de las sociedades humanas, este enfoque y los lineamientos de su propuesta en general pueden iluminar la discusión sobre la evolución de la sociabilidad. Es necesario aclarar que en ningún momento a lo largo de este documento se intenta acomodar o adaptar el modelo sobre evolución humana que propone L. Caporael para explicar la individualidad colonia. De la propuesta de esta autora se destaca lo concerniente al rol de los grupos en la evolución de las sociedades; el distanciamiento que toma con la visión genocentrista invitando a contemplar otros aspectos y niveles de organización biológica; las explicaciones entre la interfase organismo-ambiente, la importancia de las tareas modales, y la idea de escalas de coordinación.

TRANSICIONES EVOLUTIVAS: RETOS EXPLICATIVOS

ENTENDER la estructura y evolución de la organización biológica ha sido tema de interés para los científicos por décadas, desencadenando arduos debates que dejan entrever la pertinencia del tema (Bourke, 2011) (West y cols., 2015) (Calcott y Sterelny, 2011). La propuesta de MSyS (1995), ofrece un marco conceptual para continuar discutiendo el problema de la evolución de la organización biológica desde un enfoque integracionista que vincula todos los niveles de organización -genético, celular, organizacional (unicelular–multicelulares), hasta los grupos sociales. Para estos autores, una tendencia general en la historia de la vida es el aumento de la complejidad que se puede explicar a partir de unas pocas transiciones evolutivas que comparten dos aspectos en común: en primer lugar, “Entidades que eran capaces de replicarse independiente antes de la transición, después de ella sólo pueden hacerlo como parte de un todo más grande” (p. 6). En otras palabras, cada “transición importante” parece producir (o ser producida) por una nueva forma de cooperación. En segundo lugar, estas transiciones descansan en un “cambio en el método de transmisión de información” (p. 6) que conduce a un nivel de organización orgánica superior.

MSyS (1995) explican la organización jerárquica del mundo biológico postulando ocho PTEs para dar cuenta de la evolución y formación de nuevas entidades o unidades totalitarias, que surgieron de la agregación de partes de niveles inferiores; la formación de estos nuevos niveles descansa en procesos similares a lo largo del mundo biológico; aquí se asume que las nuevas entidades son empresas cooperativas que en un nivel inicial inferior suprimieron el conflicto.

Entender cómo se logró cada una de las transiciones hacia un nivel de organización mayor, en otras palabras, entender cómo esas entidades inicialmente independientes comenzaron a interactuar de manera cooperativa y con el tiempo se convirtieron en una unidad mayor (una individualidad) constituye todo un reto para la ciencia. Este problema presenta muchas aristas, y para entenderlo en su justa medida, y siguiendo a McShea y Anderson (2005), Clarke (2014), Calcott (2006) y Calcott y Sterelny (2011), se considera que es posible delimitar el estudio de la evolución de las transiciones evolutivas en tres grandes aspectos que indisputablemente guardan amplia relación: 1) entender cómo se producen las Transiciones Evolutivas, 2) entender por qué se produ-

cen las Transiciones Evolutivas, 3) entender cómo se mantiene la organización de los niveles superiores. Esta investigación se centrará en responder al tercer reto, a través de la transición de individuos solitarios a colonias.

RETOS EXPLICATIVOS

1^{er} Reto: *Entender cómo se producen las transiciones evolutivas*

Este aspecto implica identificar una serie de características estructurales y organizativas que permiten a los organismos asociarse y reorganizarse para expresar un nuevo nivel. Clarke (2014) considera que esta cuestión se resuelve si conocemos las mutaciones o cambios que se adquirieron para el inicio del proceso de una transición: “nos gustaría ser capaces de enumerar una serie de pasos mutacionales o de desarrollos por los cuales las propiedades que asociamos con organismalidad se pueden reorganizar para que se expresen en un nuevo nivel” (p.308).

Algunos investigadores consideran que las transiciones importantes conllevan una serie de cambios genéticos y genómicos para satisfacer las exigencias de la vida en el siguiente nivel jerárquico. Cambios que incluyen el tamaño del genoma y la regulación de la expresión génica (Ridley, 1999) (West-Eberhard, 2003)(Lynch, 2007). Por ejemplo, Bourker (2011) destaca que la pluricelularidad requirió de la evolución de nuevos genes y proteínas que promovieron la regulación de la expresión de genes y permitieron el desarrollo del organismo de un cigoto a un cuerpo adulto para generar polimorfismo entre las células y tejidos (Carroll, 2001) (Kaiser, 2001) (Szathmáry y Wolpert, 2003). Con relación a las sociedades considera que a nivel de las sociedades, a medida que los avances moleculares, genéticos y genómicos progresan en el poder de sus técnicas (por ejemplo, Honeybee Genome Sequencing Consortium 2006), los investigadores también están avanzando rápidamente en el descubrimiento de las bases moleculares y genéticas de la socialidad. (G. E. Robinson, Fernald, y Clayton, 2008) (p.26).

A pesar de que este tema requiere de un desarrollo a profundidad, por el momento sólo es necesario apuntar que el debate no debería centrarse únicamente en determinar el complejo de genes que participan en los cambios estructurales de las transiciones, o que están asociados con acciones sociales como lo expresa Bourke (2011), sino que el debate estaría en justificar hasta qué punto todos los cambios estructurales y organizativos son producto de mutaciones genéticas. Esta forma de proceder en las investigaciones sobre transiciones deja entrever que los intereses en este aspecto están cercanos a un punto de vista del gen.

2^{do} Reto: *Entender por qué se producen las transiciones evolutivas*

Esto implica entender por qué y cómo se generan los cambios estructurales y organiza-

tivos de un nivel inferior a un nivel superior, esta pregunta involucra explicar qué clase de beneficios en adecuación se ponen a disposición al trasladarse de un nivel inferior a un nivel más alto de organización, de tal forma que los beneficios forjados en el nivel superior tendrán que ser mayores a los costos incurridos en el nivel inferior.

Para responder estos dos primeros aspectos de las transiciones evolutivas, es necesario disponer de varios elementos conceptuales, de recursos empíricos y de algunas reconstrucciones filogenéticas particulares de cada grupo directamente implicado en cada transición. El caso más desarrollado en la literatura es la evolución de la multicelularidad, esto a través de la especie *Volvox carteri*; entender los cambios a niveles estructurales y organizativos del nivel inferior y el nivel superior que dio origen a la entidad multicelular *Volvox* implica conocer las especies unicelulares emparentadas filogenéticamente que no realizaron esta transición. Como no se cuenta con las especies antecesoras, la reconstrucción se realiza a partir de *Chlamydomonas reinhardtii* (especie unicelular cercana) (Kirk, 1998), aunque con esto no se está afirmando que *V. carteri* haya hecho una transición a partir de *C. reinhardtii*, sino sólo que *V. carteri* hizo una transición de un antepasado unicelular similar a *C. reinhardtii*.

3^{er} Reto: *Entender cómo se mantiene la organización de los niveles superiores*

Este aspecto deriva de los dos anteriores, y refiere al por qué las interacciones cooperativas en el nuevo nivel no son invadidas por tramposos, y permiten el surgimiento y propagación de nuevos rasgos robustos sujetos a selección. Esta cuestión fue prevista por MSyS (1995) como un problema común a todas las transiciones y apunta a la pregunta de “¿Por qué la selección natural, que actúa sobre las entidades en el nivel inferior (moléculas replicantes, procariotas de vida libre, protistas asexuales, células individuales, los organismos individuales), no interrumpe la integración en el nivel superior (cromosomas, células eucariotas, las especies sexuales, los organismos multicelulares, sociedades)?” (p.7).

Al intentar dar una respuesta a este problema, MSyS (1995) saben que no es suficiente señalar las ventajas que posee la entidad de nivel superior. Por ejemplo, una colonia de hormigas puede ser muy eficiente a la hora de explotar el ambiente, pero ello no explica por qué un individuo habría de sacrificar sus posibilidades de reproducción para ayudar a la colonia. Una descripción adecuada requiere una explicación de las entidades de nivel superior en términos de selección natural que actúa sobre las entidades de nivel inferior. En el caso de los insectos sociales se emplea el razonamiento propuesto por Hamilton (1964) para dar cuenta de la evolución de la cooperación entre individuos que no son idénticos pero que están genéticamente emparentados; en este sentido, la identidad genética de las células de un organismo hace más probable que la selección natural favorezca a los genes que promueven el comportamiento cooperativo

antes que el “egoísta”. Por lo tanto, la primera condición que facilita la evolución de la cooperación entre replicadores inicialmente independientes es el parentesco.

El tercer reto enfatiza que la generación de una nueva vida colectiva (individualidad) implica un costo para las entidades de nivel inferior (la pérdida de la libertad, la producción de un bien común), pero reditúa en un beneficio mayor a nivel del colectivo, en este sentido, surge de nuevo la pregunta de por qué no tienden a surgir “mutaciones egoístas” que permitan a cierto grupo o entidades de nivel inferior sacar provecho de los beneficios de la organización del nivel superior, pero sin pagar los costos implicados en su generación colectiva (Clarke, 2014). En otras palabras, se pone de presente el clásico y ampliamente discutido problema del *free rider* o tramposo en teoría evolutiva de juegos.

En este sentido, si los individuos de los grupos pueden (en general) funcionar mejor siendo tramposos, esto eventualmente socavará la cooperación, y posteriormente evitará una transición a un nuevo nivel de organización, lo que lleva a la pregunta de ¿Por qué deberían las unidades de bajo nivel que compiten entre sí por la reproducción invertir en otros individuos, sobre todo cuando se pone en peligro su propia reproducción? A primera vista, parece que tales comportamientos se traducirían en una reducción del paso de genes a las siguientes generaciones en una reducción de la adecuación. Sin embargo, y siguiendo la explicación de MSyS, en cada caso las unidades individuales se perfeccionaron por la selección natural para ser exitosas, las entidades independientes, debieron de alguna manera comenzar a interactuar de forma cooperativa y con el tiempo evolucionaron en una unidad mayor, completamente integrada compuesta de partes interdependientes. Para que la cooperación evolucionara fue necesario que los beneficios del grupo fueran mayores que los costos pagados por sus miembros. Por lo tanto, la cooperación debe aumentar la adecuación de sus integrantes más que el de los organismos egoístas solitarios. Para entender completamente cada transición se deben resolver dos enigmas generales: el primero trata de la causalidad última ¿por qué hay una fuerte cooperación entre las entidades de nivel inferior? y el segundo se encuentra en el ámbito de la causalidad próxima ¿cómo las entidades de nivel inferior trabajan juntas para formar una entidad de alto nivel?.

La propuesta de MSyS (1995) y las subsiguientes asumen que la cooperación entre las unidades de nivel inferior y la supresión del conflicto al interior del grupo son elementos importantes en todas las transiciones, sin estos elementos las unidades de mayor nivel no pueden evolucionar, lo que se explica por la presencia de mecanismos que promueven la cooperación como el parentesco, la estructura de la población, las interacciones sinérgicas, y la reciprocidad; y por aquellos que inhiben la competencia que incluyen la división del trabajo, la vigilancia al interior del grupo, y la transmisión

vertical, muchos de estos temas fueron desarrollados originalmente en la literatura sociobiológica entre los años 1970 y 1980 con relación a los insectos sociales y el comportamiento animal; sin embargo, su aplicabilidad ha sido más general.

En esta misma línea, Okasha (2006) subraya que el desafío de las transiciones evolutivas en términos darwinianos implica entender por qué era ventajoso para las unidades de nivel inferior sacrificar su individualidad y constituir una nueva individualidad. La respuesta que ofrecen Okasha (2005) (2006) y Michod (1999) a este problema pasa por entender la asignación de adecuación tanto a nivel de las entidades de nivel inferior cómo el de la colectividad, de manera simultánea.

Okasha (2006) acepta que la SMN está basada en la existencia de unidades biológicas que se organizan jerárquicamente en varios niveles, donde los niveles bajos particulares anidan colectivos. Para este autor, los niveles de selección al igual que la selección natural requieren de variaciones de carácter y diferenciación asociadas en adecuación y en herencia.

En una transición evolutiva, nuevos colectivos empiezan a existir de un estado ancestral del que no existían. Desde el punto de vista habitual, esto requiere adaptaciones evolutivas colectivas para reducir el conflicto entre sus partes constituyentes, por ejemplo, la segregación de la línea germinal. Estas adaptaciones son propiedades de los colectivos en sí mismos, no de sus partes constituyentes. Entonces los colectivos en sí mismos son seguramente la unidad focal. Por lo tanto, la selección en el nivel colectivo debe significar selección entre colectivos basados en resultados diferenciales de descendencias colectivas, no de sus partes. (p.229).

En este sentido, si el conflicto interno es muy grande, el surgimiento y mantenimiento del nivel más alto de organización estaría en riesgo, o se tornaría inestable y podría colapsar. Por lo tanto, el reto es entender qué procesos contribuyen a la evolución estable de cada nivel de la jerarquía de las PTEs. A lo que Michod y colaboradores (1999) (2011) proponen que la base para continuar comprendiendo el origen de la jerarquía es entender por qué los grupos de individuos evolucionan hacia nuevos tipos de individualidades, lo que abordan desde SMN pues consideran que este enfoque permite entender cómo un grupo de individuos preexistentes pueden convertirse en un nuevo individuo de la evolución, que posee una variación en adecuación heredable a nivel de grupo. De acuerdo con su hipótesis, una transición a un nivel más alto es impulsada por las interacciones entre las unidades de nivel inferior.

Al igual que MSyS (1995), Michod (2003) asume que la cooperación es fundamental para el surgimiento de nuevas unidades. No obstante, la cooperación presenta otra cara que es la deserción que eventualmente lleva a conflictos entre las unidades de

nivel inferior; conflictos que deben ser mediados por la nueva unidad para poder convertirse en un verdadero individuo. Se parte de la premisa básica de que todos los tipos de interacciones cooperativas crean la oportunidad para la propagación de deserción que lleva al conflicto. De cara a esta situación la mediación de conflictos es fundamental para el surgimiento y la estabilidad de la individualidad en el nivel superior (ver Figura 2).

Para que el organismo emerja como un individuo o unidad evolutiva, es necesario una regulación de las tendencias egoístas de las células, y al mismo tiempo la promoción de sus interacciones cooperativas en beneficio del organismo. Sumado a ello, se debe encontrar la manera de garantizar la herencia de las propiedades de estos conjuntos de células, de modo que el organismo pueda seguir evolucionando como una unidad evolutiva.

Por consiguiente, los pasos básicos para las transiciones evolutivas individuales (TEIs)⁸ son: (i) la formación de grupos, (ii) aumento de la cooperación dentro de los grupos, (iii) trampa y conflicto, (iv) la mediación del conflicto que lleva a una mayor cooperación, (v) la división del trabajo en los componentes básicos de la forma física que conduce a (vi) la disociación y la individualidad del grupo a nivel de la adecuación (Figura 2). Para entender el origen de la individualidad, por lo tanto, es necesario entender cómo las propiedades de la herencia y la variación de la aptitud emergen a un nuevo y más alto nivel de la organización de las unidades de nivel inferior, estas unidades de nivel inferior que constituyen unidades de selección en su propio derecho inicialmente.

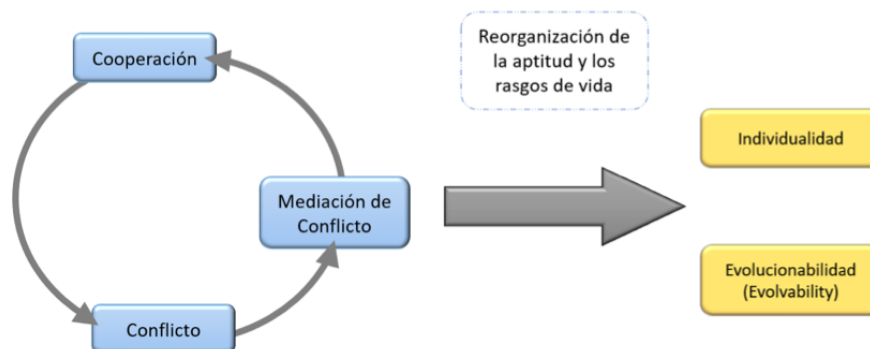


Figura 2. Conflicto y mediación del conflicto en las transiciones evolutivas. Tomada y adaptada de Michod (2003).

En este sentido, el problema de la evolución de la cooperación adquiere especial significación durante las TEIs. Dado que, gracias a la cooperación, los grupos pueden

⁸En inglés Evolutionary Transitions in Individuality (ETIs).

funcionar de manera que sus miembros individualmente no pueden. Por ejemplo, una célula puede no ser capaz de nadar y dividirse al mismo tiempo, pero un grupo que contiene células especializadas en nadar o dividirse puede realizar ambas funciones al mismo tiempo. De esta manera, los grupos de células cooperantes pueden romper las limitaciones de la historia de vida que rigen su existencia como una sola célula. Cuando las células empiezan a formar grupos, la selección opera tanto en el nivel de la célula y el nivel de grupo y puede dar lugar a la evolución de la cooperación entre las células en el grupo. La cooperación a su vez proporciona la oportunidad de hacer trampa y el conflicto entre las unidades de nivel inferior debe ser mediado.

Desde esta perspectiva, la individualidad que emerge en cada transición evolutiva es un estado contingente. En concreto, está supeditada a la ausencia o supresión del conflicto intraindividual (West-Eberhard, 1989) (Cosmides y Tooby, 1981) (Dawkins, 1982) (Buss, 1987) (Maynard Smith y Szathmáry, 1995). En efecto, si el nivel de conflicto interno es demasiado grande, el nivel más alto de organización puede ser que no surja, o sea inestable y colapse. El reto ha sido el comprender qué tipo de proceso contribuye a la evolución estable de cada nuevo nivel en la jerarquía de las principales transiciones.

Por su parte, McShea (2001) propone que lo más importante en esta discusión es dar cuenta de la aparición sucesiva de cambios progresivos en la organización de la jerarquía, muestra que el camino hacia la individualidad comienza con un solo individuo hacia el progreso de un agregado monomórfico de estos individuos⁹, a través de procesos como conectividad, anidamiento, diferenciación y partes intermedias (Ver McShea, (2001)).

La conectividad refleja el grado por el cual las entidades de nivel inferior pueden compartir recursos y funciones de manera coordinada y, por lo tanto, el grado en que la colonia opera como un todo unificado. La diferenciación corresponde al grado de individuación de una colonia que aumenta a medida que se da una diferenciación morfológica, fisiológica o conductual entre sus componentes. Una de las razones sería que una mayor diferenciación significa una mayor especialización y división del trabajo, lo que a su vez significa una mayor dependencia de los tipos diferenciados en general y las partes intermedias son estructuras más grandes que una entidad única típica de nivel inferior, pero aún son un subconjunto del organismo o individualidad en su conjunto (McShea, 2001) (McShea, 2015) (McShea y Changizi, 2003).

Un sistema anidado es aquel en el que las entidades en un solo nivel se compo-

⁹En el esquema de McShea (2001) un nivel jerárquico no es una designación taxonómica, es una función puramente de anidamiento y de individuación.

nen de dos o más entidades del nivel inmediatamente inferior. Un requisito para la anidación es que las partes que interactúan estén conectadas de alguna manera, y sus comportamientos se correlacionen (D. T. Campbell, 1958) (McShea y Venit, 2001). Las entidades de nivel inferior están conectadas si interactúan de una manera estable; en este sentido, la asociación con la individuación surge del supuesto de que la conectividad entre las entidades de menor nivel permite que estas operen o se comporten de una manera coordinada.

Sumado a la conexión entre partes, una individualidad es también, por un lado, una función del grado de diferenciación fisiológica, comportamental o morfológica entre los componentes de entidades de nivel inferior (McShea y Anderson, 2005) y, de otro lado, una función del número de tipos de piezas (o partes) que contienen un nivel intermedio. Finalmente, una individualidad debe contar con partes intermedias que son estructuras más grandes que una entidad típica de un nivel inferior pero que aún son un subconjunto del organismo como un todo (McShea, 2001) (C. Anderson y McShea, 2001). Por ejemplo, la mayoría de los tejidos y órganos metazoos califican como partes de nivel intermedio. En la figura 3 McShea ejemplifica el proceso de anidación que permite el surgimiento de la individualidad, a través de tres procesos fundamentales: conexión, diferenciación y partes intermedias.

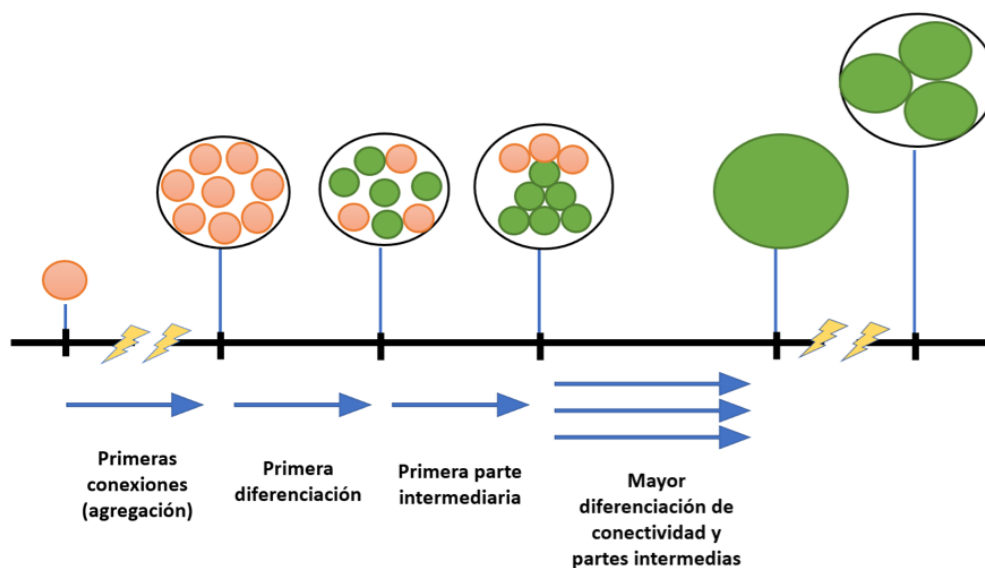


Figura 3. Cambios progresivos en la organización biológica. Tomada y adaptada de McShea (2001).

Nótese que McShea (2001) no utiliza el término de formación de grupo, emplea el término de anidación y agregación monomórfico para describir la aparición de nuevas entidades, siendo un elemento importante para definir una individualidad como el grado en el que una entidad constituye una unidad, o conjunto, en oposición a una

colección de unidades de nivel inferior independiente (McShea, 2001).

Por su parte, Bourke (2011) esquematiza en tres etapas el proceso hacia la individualidad: i) formación de grupos, ii) mantenimiento de grupos y iii) transformación de grupos sociales (ver Figura 4).

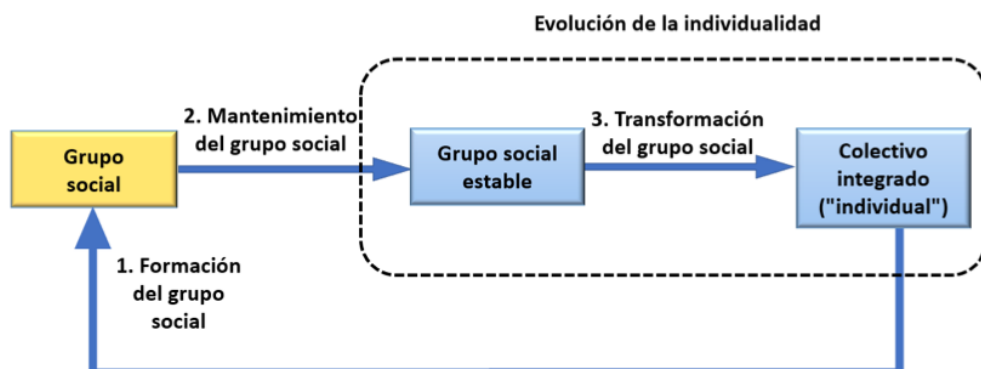


Figura 4. Etapas que participan en una transición evolutiva. Tomada y adaptada de Bourke (2011).

La primera etapa refiere a la propagación inicial de la conducta social, la segunda al reajuste al ámbito social, y finalmente, el proceso de transformación de un grupo social estable en un individuo que es candidato para participar en la próxima transición importante.

La transformación -como su nombre lo indica- corresponde a un conjunto de procesos que transforman un grupo social estable en un colectivo obligado con un alto grado de interdependencia entre sus partes y suficiente integración global para ser considerado un individuo y candidato a participar como una subunidad en la siguiente transición de nivel jerárquico. Aunque la etapa de transformación de grupos sociales ha sido trabajada en propuestas como la de McShea (2001) y Michod (1999) (2003) no ha recibido gran importancia dado que la mayoría de los trabajos se abocan a la etapa de formación y mantenimiento de la cooperación.

Bourke (2011), desde un enfoque más ambicioso, defiende que los principios comunes de la evolución social se aplican a cada paso en la evolución de la individualidad, independientemente de los taxones involucrados y con independencia del nivel dentro de la jerarquía de la organización, en otras palabras, todas las transiciones pueden ser unificadas bajo la bandera de la evolución social: no sólo la evolución y el comportamiento de sociedades animales, sino que el mismo marco conceptual puede utilizarse para dar cabida a los fenómenos intracelulares. Aunque generalmente el estudio de la evolución social ha estado centrado en unos pocos grupos (como himenópteros y

primates), la propuesta de hacer ver las transiciones evolutivas como un marco que permita abrazar toda la complejidad de las formas de agrupación biológica estable, a partir de genomas eucariotas unicelulares y pluricelulares, pasando por las sociedades animales hasta las organizaciones humanas (siguiendo la idea de MSyS (1995)) justifican cómo la cooperación, el conflicto y la mediación del mismo están presentes en todos los niveles.

West *et al.* (2015), basado en el trabajo de Bourke (2011), asumen que las principales transiciones individuales pueden ser desglosadas no en tres etapas sino en dos: la formación de un grupo cooperativo, y la transformación de ese grupo en una entidad integrada. No está incluida explícitamente la etapa de mantenimiento pues consideran que se solapa con la transformación de los grupos y algunos de los factores que ayudan al mantenimiento del grupo también están presentes en la transformación de éstos. Destacan que ambos pasos requieren de cooperación, división del trabajo, comunicación, la dependencia mutua, e insignificantes conflictos dentro del grupo.

En palabras de Bourke (2011)(p.4), el problema de cómo surge y se mantiene la individualidad es el problema de la evolución de la cooperación. Los genes deben cooperar para formar un genoma dentro de una célula, las células deben cooperar para formar un organismo multicelular y los organismos multicelulares deben cooperar para formar una sociedad. Citando a Lachmann *et al.* (2003), cada nivel de jerarquía está “*compuesto de capas sobre capas de cooperación*”. Por lo tanto, si los intereses particulares de las unidades que antes eran independientes no pueden estar subordinados al interés colectivo de la entidad de nivel superior, dicha entidad será inestable y la transición a un nuevo nivel de individualidad fracasará.

En este sentido, el reto tres de las transiciones hace evidente una fuerte conexión entre la organización jerárquica de la vida y el comportamiento cooperativo. Sin embargo, no es fácil delimitar la relación ni establecer las conexiones que se presentan. De otro lado, en los últimos años el reto de entender el mantenimiento de las entidades ha direccionado la discusión hacia la comprensión de las condiciones “necesarias” que permiten estabilizar la cooperación para que se produzca una transición. Si los individuos de un grupo pueden (en general) funcionar mejor siendo tramposos, esto eventualmente socavaría la cooperación, y posteriormente evitaría una transición a un nuevo nivel de organización. Por lo tanto, ahora el problema se concentra en las condiciones que permiten a un proceso particular tener lugar, lo que lleva a establecer nuevos cuestionamientos como, por ejemplo, ¿Qué condiciones favorecen la formación de grupos cooperativos? ¿Qué condiciones mantienen la cooperación durante la transformación de grupos? ¿Qué condiciones favorecen la división del trabajo? ¿Qué condiciones favorecen la coordinación a nivel de grupo? ¿Qué condiciones favorecen

la dependencia mutua, y la anidación? (West y cols., 2015)¹⁰, estos cuestionamientos motivan en parte el desarrollo de esta investigación, y si se recuerda el enfoque que propone Caporael (2014b) de dar cuenta de la evolución del comportamiento humano desde un modelo no centrado en una perspectiva del gen, se verá que estas preguntas están orientadas desde un enfoque más integral.

Por su parte, Calcott (2008) reconoce que el foco de la mayoría de los trabajos sobre evolución de la cooperación está dirigido al problema de su estabilización, siendo el problema fundamental la prevención de la desertión y la reducción del conflicto. Pero este autor plantea que lo más importante que subyace al problema de la cooperación es cómo se genera el beneficio en las interacciones colectivas de los individuos, dado que los individuos que viven en grupo les van mejor que a los solitarios. Esto lo lleva a plantear una pregunta diferente acerca de la sinergia de la cooperación: ¿Cómo el comportamiento del grupo puede generar beneficios?, esta pregunta hace necesario explicar cómo los agentes que interactúan entre sí se ajustan para generar un beneficio neto. Por lo tanto, se concentra en las condiciones habilitantes (*enabling conditions*) que permiten a un proceso particular tener lugar -el proceso de interacción cooperativa-, para ello se deben estudiar dos condiciones:

- Condiciones de inicio: ¿Bajo qué condiciones una interacción beneficiará a todos los individuos que participan?
- Condiciones de mantenimiento: ¿Qué condiciones aseguran que las interacciones continúen ocurriendo entre los cooperadores, para que los desertores no puedan invadir (es decir, ¿qué garantiza que las condiciones de iniciación continúen siendo válidas?)

Calcott (2008)¹¹ hace evidente que la desertión no es el único problema a resolver; y que se debe tener en cuenta un conjunto más amplio de condiciones habilitantes que favorezcan la evolución de la organización biológica. Caporael (2014b) presenta una postura similar al asumir que los estudios del comportamiento social están centrados en el problema del *free-riders* desconociendo otros elementos de la discusión: la mayoría de los enfoques de la evolución de la socialidad están sobrecargados al problema de

¹⁰West *et al.* (2015) proponen una pregunta enfocada a identificar las condiciones o factores ecológicos que afectan la formación de grupos evolutivos, este cuestionamiento es interesante si se está pensando únicamente que las condiciones ambientales pueden afectar a los individuos, sin comprometerse con la idea de que los organismos -en este caso la individualidad- no son agentes pasivos y podrían ejercer influencia en las condiciones ecológicas que los afectan. Sin embargo, existe un inconveniente en su propuesta y es que no se definen cuáles serían los requisitos para considerar algo como condición ecológica, ya que es difícil establecer límites de lo que se puede llamar, dentro del proceso de las transiciones en general, una condición ecológica.

¹¹Es importante mencionar que el análisis que plantea Calcott (2008) va más allá del planteamiento neodarwiniano.

los desertores, los oportunistas o los tramposos; por lo tanto, la mayoría de los teóricos evolutivos consideran que la evolución del altruismo es el problema central desde un punto de vista de socialidad basado en individuos atomistas (p. 67).

De manera paralela, las preguntas en torno a las condiciones habilitantes y/o de posibilidad están direccionadas a comprender los constreñimientos que posibilitan el surgimiento y mantenimiento del nivel superior, y para ello se asume que es necesario obtener más información de los mecanismos físicos que están en juego en el proceso y que generan una estructura fenotípica final. En palabras de Calcott (2006) "... De manera más general, necesitamos una teoría que nos diga cómo se deben construir los sistemas para que puedan (a) producir nuevos rasgos, (b) redistribuir las partes funcionales de nuevas maneras, y (c) cambiar independientemente partes del sistema" (p. 15). Este autor, al igual que otros investigadores citados en este texto, ven en las diversas propuestas contemporáneas que amplían las aportaciones darwinianas como (Jablonka y Lamb, 2005) (Jablonka, 2017) (Pigliucci, 2007) (Pigliucci, 2009) (Pigliucci y Müller, 2010) (F. J. Odling-Smee, Laland, y Feldman, 2003), entre otros, una literatura apropiada que apunta a enriquecer y evaluar la pertinencia de los desafíos que demandan las transiciones evolutivas.

JERARQUÍA Y COMPLEJIDAD EVOLUTIVA

La historia de la vida muestra una tendencia a una jerarquía estructural, evidente en la aparición sucesiva de organismos cada vez con un número mayor de grados de anidamiento e individuación (McShea, 2015).

La idea de que la naturaleza está organizada por diferentes niveles es un principio ontológico de las ciencias de la vida, como bien lo expresa William y Wimsatt: "Los niveles de organización son una característica profunda, no arbitraria y extremadamente importante de la arquitectura ontológica del mundo natural" (2007) (p. 203). Es esta una de las razones por las cuales la idea de jerarquía toma un lugar fundamental en los problemas actuales de la filosofía de la ciencia tales como el reduccionismo, emergentismo, causalidad descendente, unidades de selección e individualidad.

A lo largo de la discusión sobre jerarquías biológicas, se ha llegado a asumir que las jerarquías composicionales son una muestra de una organización vertical discontinua y de niveles con fronteras claras, donde las partes y todos están funcionalmente individualizados y localizados (Barnard y Burk, 1979) (Grene, 1987). Sin embargo, recientemente, hay un debate en curso de cómo entender las jerarquías, varios filósofos han expresado su escepticismo acerca de las representaciones jerárquicas de la naturaleza, y particularmente sobre los niveles clásicos de concepto de organización (Craver

y Bechtel, 2007) (Bechtel, 2011) (Rueger y McGivern, 2010)(Baedke y Mc Manus, 2018).

Aunque los debates sobre jerarquías merecen la atención, esta investigación re-toma la idea de jerarquía desde la perspectiva de transiciones evolutivas (Maynard Smith y Szathmáry, 1995) se considera que se crean nuevos niveles jerárquicos cuando las unidades biológicas de vida libre, capaces de sobrevivir solas, se integran en un colectivo más grande. Esta jerarquía es entendida a nivel estructural, pues considera que las entidades de cualquier nivel están parcialmente constituidas por algún tipo de agrupamiento o asociación de unidades del nivel previo (partes)¹².

Un aspecto filosófico esencial de la propuesta de MSyS es su énfasis en explicar el origen evolutivo de la jerarquía, ya no presuponiendo *a priori* la presencia de jerarquía, en lugar de una jerarquía de funciones motivada conceptualmente *proponen que la jerarquía de procesos de los niveles de las transiciones es generada por el mismo proceso evolutivo*. Tan sólo este aspecto hace que su obra merezca ser revisada con detenimiento y represente gran valor epistémico para la biología (vale la pena mencionar que algunas de estas ideas sobre jerarquías ya se estaban gestando en el libro de Buss, (1987)).

El objetivo de MSyS (1995), como se expuso en el capítulo uno, es entender cómo y por qué la complejidad ha aumentado en el curso de la evolución: “Nuestra tesis es que el aumento [de la complejidad] ha dependido de un pequeño número de transiciones importantes en la forma en que la información genética se transmite entre generaciones” (1995) (p.3). Su propuesta expone un tipo de complejidad vertical a lo

¹²No hay que olvidar que el concepto de jerarquía además de emplearse en el estudio de las transiciones evolutivas y en las discusiones de la selección multinivel, se emplea en otras áreas de la biología como en la sistemática filogenética, donde se crean nuevos niveles jerárquicos a través de la división de los linajes, lo que conduce a una jerarquía anidada de grupos monofiléticos. Eldredge (1996) y Vrba y Eldredge (1984) diferencian entre “jerarquías ecológicas” y “jerarquías evolucionistas”. Las primeras se relacionan con patrones de transferencia de materia y energía, valga decir con las maneras en que las entidades interactúan, mientras que las segundas están fincadas en la información genética y la evolución, por lo que incluyen replicadores (Dawkin, 1976) (Dawkins, 1982). Cabe señalar que la diferencia entre estas jerarquías está dada por la naturaleza de los distintos niveles que incluyen, y no por el tipo de relaciones que establecen entre sus niveles. Es necesario destacar que desde la jerarquía ecológica en las interacciones entre las unidades más pequeñas está la fuente de la estructura de parte y todo, es decir, la interacción ecológica es la relación biológica que une a las unidades más pequeñas en un gran componente, típicamente incluye proteínas, organismos, avatares (poblaciones), ecosistemas locales y ecosistemas regionales.

La idea de “jerarquía ecológica” de Edredge guarda relación con la idea de complejidad, que reconoce que el mundo biológico contiene muchos tipos de interacciones importantes que no siempre son verticales. Una forma de identificar nuevos niveles de organización es mediante fuertes interacciones dentro de un subconjunto de entidades de nivel inferior, y solamente interacciones más débiles con cualquier entidad fuera de ese subconjunto.

largo de la organización biológica, que ésta mediada por el número de capas o anidamientos dentro de un sistema, ilustrado por ejemplo en la idea de colonias compuestas por organismos, organismos compuestos por órganos, órganos compuestos por células, células compuestas por biomoléculas. No obstante, de la mano de la complejidad vertical también podemos rastrear y distinguir un tipo de complejidad horizontal. Los primeros en referirse a este término fueron Sterelny (1999), McShea (1996) (2001), McShea y Brando (2010) y en los últimos años Calcott (2006) (2008). Vale la pena señalar que en general el tema de complejidad en la evolución es, en el mejor de los escenarios, incipiente.

De acuerdo con Baedke y Mc Manus (2018), el gran desafío de la jerarquía es poder captar las dinámicas internivel que subyacen al origen de los nuevos niveles. Consideran que las relaciones verticales tradicionalmente se han conceptualizado como relaciones sincrónicas, constitutivas entre partes y conjuntos, y se ha descuidado un aspecto fundamental como lo es el *desarrollo*. Su propuesta pretende vincular el enfoque de biología evolutiva del desarrollo (*Evo-Devo*) para entender la producción de nuevos niveles a lo largo del tiempo: los niveles (y las entidades ubicadas en ellos) muestran dinámicas verticales: *Los niveles inferiores no constituyen niveles superiores, pero causalmente los producen con el tiempo.* (p. 3).

En medio de los debates sobre jerarquía es relevante discutir no sólo una dinámica vertical, sino una dinámica horizontal, esta última reconoce el papel fundamental del *desarrollo* en la formación y mantenimiento de nuevas entidades. Quizás una forma de estudiar la complejidad horizontal es entender los procesos que llevan a la formación de individualidades, en vez de asumir la individualidad como instancia de algo (Baedke y Mc Manus, 2018).

Sterelny (1999) explica la importancia de la complejidad vertical y la complejidad horizontal a través de la paradoja de los relojeros de Simon (1991)¹³: según la paradoja, los relojes de Hora representan la complejidad vertical pues consistían en subconjun-

¹³Se conocían dos relojeros Hora y Tempus, ambos eran bastante apreciados, sus teléfonos sonaban con frecuencia, los clientes los llamaban constantemente para hacer sus pedidos. Cada reloj que elaboraban estaba compuesto por más de mil partes aproximadamente. Sin embargo, Hora prosperó, mientras que Tempus se hizo cada vez más pobre y finalmente perdió su tienda- ¿Cuál fue la razón? Tempus había construido su versión de tal manera que, si él tenía uno parcialmente ensamblado y tenía que dejarlo, para contestar el teléfono, inmediatamente se le desmontaba, con lo que se veía en la necesidad de comenzar desde el principio para reunir todos los elementos. A los clientes les gustaban sus relojes, cuanto más lo llamaban por teléfono, más difícil le resultaba encontrar tiempo suficiente para terminar un reloj. Por lo tanto, los relojes que hizo Hora no eran menos complejos que los de Tempus. Pero los había diseñado de forma que agrupaba subconjuntos formados por diez elementos cada uno, y estos subconjuntos se podrían incorporar en uno más grande. De esta forma cuando Hora tenía que abandonar un reloj para contestar no perdía más que una pequeña parte del trabajo, por lo que montaba sus relojes en una sola fracción de tiempo que invertía Tempus. (Simon, 1991).

tos estables, mientras que los relojes de Tempus representan la complejidad horizontal. En este sentido la complejidad vertical está vinculada a la organización modular de un sistema, y la complejidad horizontal da cuenta de dicha organización que exhibe un comportamiento flexible, complejo y sofisticado. Por lo tanto, si se piensa que la vida se vuelve más compleja con el tiempo, se debe tener en mente tanto la complejidad vertical como la complejidad horizontal: “El tiempo exigido para la evolución de una forma compleja a partir de unos elementos simples depende exactamente de los números y distribución de formas potenciales intermedias estables” (p. 471).

Por su parte, McShea (1992) (1996) relaciona complejidad horizontal (que también denomina complejidad pura) con la idea de diferenciación y número de partes distintas en un sistema. En este sentido, la complejidad horizontal se mide por la cantidad de diferenciación en una capa: “La complejidad de un organismo es la cantidad de diferenciación entre sus partes o, cuando la variación es discontinua, el número de tipos de partes.” (McShea y Brandon, 2010) (p. 45).

Una forma de acercarnos a la complejidad horizontal es a partir de la identificación de partes intermedias del nivel, entendidas como niveles adicionales de anidamiento que pueden ocurrir sin que dicha parte haya tenido una existencia independiente. Un ejemplo de esto podría ser los pulmones u otros órganos, que son niveles intermedios de organización de tejidos que nunca vivieron una vida independiente como las células que los formaron. En el caso de los animales, el grado de diferenciación aumento entre las partes dentro de un nuevo nivel y esas partes perdieron parte de su autonomía. Sin embargo, estas tendencias aún no se han estudiado sistemáticamente en otros grupos multicelulares (plantas u hongos) o en la aparición de otros niveles jerárquicos (como las colonias). Además, se sabe muy poco acerca de sus causas.

Como se vio anteriormente, uno de los retos de las transiciones evolutivas es entender cómo se dieron esos grandes cambios estructurales y funcionales vinculados a las transiciones, un camino interesante para explorar las transiciones evolutivas es señalar por un lado el aumento en la jerarquía en la organización biológica y al mismo tiempo un aumento en la complejidad horizontal.

La discusión sobre transiciones evolutivas no se puede desligar de la idea de jerarquía, ni de complejidad horizontal, McShea (2015) nos ofrece un esquema en el que vincula la complejidad vertical y horizontal: la transición de una entidad de nivel inferior de vida libre (círculo de la izquierda) a una entidad de nivel superior pobremente individualizada (agregado del centro, un colectivo indiferenciado que consta de siete entidades idénticas de nivel inferior), y luego en una entidad de alto nivel altamente individualizada (círculo de la derecha, con siete entidades anteriores de nivel inferior

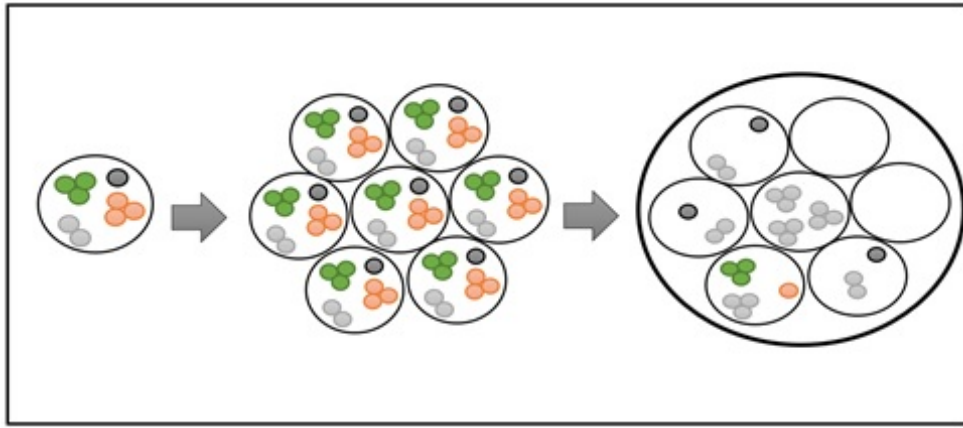


Figura 5. Tendencias en la evolución. Adaptado de McShea (2015)

como partes) (ver Figura, 5). También se representa la complejidad horizontal a lo largo de la transición, que se manifiesta a través de diferentes tipos de círculo medianos, se aumenta de una forma a cuatro. Se observa que la entidad de nivel inferior de la vida libre (círculo de la izquierda) tiene cuatro tipos de subparte, los grupos de pequeños círculos dentro de ella, y partir de estos tipos se distinguen otros cuatro grupos. Finalmente, y con estas nociones incipientes sobre complejidad horizontal, se presenta a continuación un panorama general de la complejidad horizontal al nivel colonia.

EL PROBLEMA

Después de presentar los retos que demanda el estudio de las PTEs, esta investigación se centra en el estudio de la organización biológica desde el reto tres: los procesos que sustentan el surgimiento y mantenimiento del nivel superior específicamente en la transición de individuos solitarios hacia la formación de colonias.

Dicho reto ha sido abordado a través de la pregunta ¿por qué la selección natural entre entidades en el nivel más bajo no desorganiza la integración del nivel superior? Para responder a esta cuestión se recurre a entender cómo opera la cooperación y la supresión del conflicto en las transiciones evolutivas. MSyS (1995) asumen que la cooperación es fundamental para el surgimiento de nuevas unidades de nivel mayor. No obstante, la cooperación presenta otra cara que es la deserción que eventualmente lleva a conflictos entre las unidades de nivel inferior; conflictos que deben ser mediados por la nueva unidad de nivel para poder convertirse en un verdadero individuo. De cara a esta situación la mediación de conflictos es necesaria para el surgimiento y la estabilidad de la individualidad en el nivel superior (Michod, 1999).

Definitivamente, para que una entidad emerja y se mantenga es necesaria una regulación de las tendencias egoístas de las entidades de nivel inferior, y al mismo tiempo

la promoción de sus interacciones cooperativas en beneficio del organismo. Sumado a ello, se debe encontrar la manera de garantizar la herencia de las propiedades de estos conjuntos, de modo que la individualidad pueda seguir evolucionando como una unidad.

Sin embargo, es fundamental tener presente que para comprender las transiciones en la organización biológica no basta con crear estructuras jerárquicas (Calcott, 2008), ya que la jerarquía resultante no es sólo una simple agregación de partes, si no que cada nivel está organizado en sí de alguna manera, y esto debe ser considerado un hecho importante y relevante de investigar. Es en este marco conceptual la complejidad horizontal o diversidad particular de cada nivel, permiten entender las condiciones habilitantes (*enabling conditions*) que han posibilitado las transiciones en la organización biológica. **Desde este marco conceptual se desarrolla una propuesta para entender las condiciones que posibilitan la formación y mantenimiento de la colonia como entidad de nivel superior a través del reconocimiento de la complejidad horizontal particular de dicho nivel.**

Para empezar a tejer el argumento en esta dirección, es importante caracterizar ontológica y epistémicamente lo que en adelante se entenderá por nivel superior (individualidad), en el caso específico de la discusión de la colonia como individuo. Las explicaciones tradicionales sobre el surgimiento y mantenimiento de las colonias de insectos sociales han estado centradas en entender la dinámica entre cooperación y supresión del conflicto, dando gran importancia al análisis de la variación de la aptitud entre niveles de organización.

Para comprender la individualidad -colonia- no es suficiente dar cuenta de una alta identidad genética como factor de cohesión social. En este sentido la dinámica de la organización del trabajo en las colonias posibilita otro tipo de apreciaciones sobre la evolución de esta individualidad. Es por ello que, teniendo en mente el objetivo de explorar la complejidad horizontal en un nivel de organización, el tema de tarea recobra sentido en esta discusión. Es la organización del trabajo visto a través de la tarea la que nos ayuda entender la dinámica organismo-medio. El concepto de tarea en la literatura biológica goza de un consenso como unidad de trabajo que aporta a la aptitud inclusiva. No obstante, más allá de evaluar una tarea por la contribución que ésta pueda hacer a la adecuación del grupo, se puede caracterizar tarea centrando la atención en la influencia de las habilidades necesarias para completar una tarea en la organización de la colonia, siguiendo la interface entre organismo y su ambiente. Por lo tanto, se considera que la noción de tarea descentralizada de la adecuación (*fitness*) es fundamental para responder a los diversos retos que demandan las transiciones evolutivas, en especial la transición a sociedades de insectos (aspectos que será desarrollado a lo

largo del libro).

Esta investigación plantea que las tareas en las sociedades de insectos posibilitan estructuras o configuraciones nucleares caracterizadas por diferentes grados de coordinación, son estas configuraciones las que dan paso a la supresión del conflicto y estructuran andamios¹⁴ en la colonia como una entidad de nivel superior. Lo anterior teniendo como antecedente la novedosa propuesta de escalas de coordinación a nivel de grupos humanos de Caporael (2014b)¹⁵ quien tiene como objetivo explicar la mente y el comportamiento humanos sin apelar directamente a los costos y beneficios genéticos; su trabajo pretende conducir a nuevas direcciones en la investigación empírica sobre cognición y cultura, que contribuyan al análisis de la evolución cultural en términos de Evo-Devo. Para ello propone un modelo narrativo de configuración central sobre la dinámica estructural de la evolución cultural de nuestra especie, donde postula que la ecología y la morfología han obligado a los seres humanos a vivir en grupos:

En consecuencia, los grupos se han convertido en una importante interfaz entre el individuo y el hábitat. Las configuraciones nucleares son una conjunción de forma, tamaño y tarea incorporadas al interior de los grupos. La ventaja general selectiva de la evolución para la socialidad es la coordinación de la actividad y la adquisición, reproducción y el mantenimiento de los recursos, incluida la información, el conocimiento y las prácticas dentro y entre las generaciones. La hipótesis general del modelo es que los sistemas mentales humanos deberían haber evolucionado con configuraciones centrales, que a su vez se basan en las interrelaciones de cuerpo, tareas, ecología y cultura de los humanos en evolución. (p.12).

Como bien lo plantea Caporael (2014 p. 65), los grupos juegan un papel determinante en la evolución de la especie humana, ya que funcionaron y continúan funcionando como una interfaz entre el individuo y el hábitat. Los grupos (humanos) desarrollaron y establecieron andamios mediante interacciones con el ambiente, del mismo modo, esto impulsa otras demandas sobre los individuos para desarrollar y mantener la pertinencia de los grupos, y sugiere que los grupos posibilitan diferentes *escalas de coordinación* que coordinan personas y cosas: “Las configuraciones proporcionan un contexto o nicho para tareas o actividades que son específicas de ese nivel de organización; cada configuración de grupo ofrece posibilidades funcionales y problemas de

¹⁴La idea de andamiaje refiere a la facilitación de un proceso que de otro modo sería más difícil o costoso sin él, que tiende a ser temporal entendido como un elemento que se desvanece, se elimina o se vuelve “invisible” pues puede ser asimilado y permanece estructuralmente integrado al producto. Caporael, Griesemer, Wimsatt (2014b).

¹⁵Vale la pena recalcar que la propuesta de Caporael está dirigida a explicar la evolución cultural, desde un enfoque de psicología evolutiva y una perspectiva particular de evo-devo. Claramente, esta investigación no está abocada al estudio de los seres humanos, pero ello no quiere decir que no se pueda recurrir a trabajos con línea de investigación en homínidos.

coordinación que no existen en otros niveles. Las configuraciones son “nucleares” porque se repiten ontogenéticamente como un sistema de desarrollo, en los compromisos y hábitos de la vida cotidiana, y presumiblemente en la historia evolutiva humana” (p. 12). A partir de la argumentación de que las tareas en las sociedades de insectos generan contextos de interacciones estables que pueden ser entendidos como prerrequisito de las presiones selectivas que en un escenario evolutivo llevaron a la aparición de la individualidad –colonia- ya sea como una unidad de selección o quizás como un subproducto de mecanismos más generales que sustentan la entidad total. A lo largo de esta investigación se propone que los niveles superiores en las transiciones evolutivas, en particular en el caso de las colonias de insectos sociales, se materializan a través de diferentes formas de coordinación que constituyen los andamios para nuevas formas de organización. En otras palabras, diferentes formas de coordinación estarían asociadas con diferentes maneras de individualización. En este sentido, la complejidad horizontal del nivel colonia incrementa dependiendo de la coordinación que se propicia entre las tareas entre los individuos que conforman la colonia.

INDIVIDUALIDAD COLONIA

EL tema de las transiciones evolutivas se viene estudiando en los últimos años desde una perspectiva composicional (ver sección 1.2), en la que la idea de entidad de nivel superior ha estado en el centro de las discusiones, se ha llegado a caracterizar a las nuevas entidades como individualidades, teniendo en cuenta no sólo los procesos que permiten su surgimiento, sino el patrón (“entidades que eran capaces de replicarse individualmente antes de la transición después de ella sólo pueden hacerlo como parte de un todo” (Maynard Smith y Szathmáry, 1995) (p.6) que caracteriza a las nuevas entidades como unidades. A continuación, se presentarán algunos aspectos relevantes de la discusión acotadas a la transición de interés: de individuos a colonias, se pretende mostrar que la caracterización tradicional de colonia está siendo escrutada a la luz de la evidencia actual.

INDIVIDUALIDAD Y TRANSICIONES EVOLUTIVAS

La individualidad es un problema con amplia trayectoria no sólo en filosofía, sino en numerosas áreas de las ciencias, especialmente en la biología del desarrollo. Esta trayectoria se debe al trabajo, algunas veces de manera independiente otras en conjunto, de biólogos (*e.g.* Ghiselin (1974); Buss (1987); Maynard Smith and Szathmáry (1995); Michod (1999); Gould y Lloyd (1999); Pepper y Herron (2008); Queller y Strassmann (2009); West y Kiers, (2009); Herron *et al.* (2013); West *et al.* (2015), historiadores y filósofos de la biología (*e.g.* Hull (1978)-(1980); Wilson DS (1997); Okasha (2006); Clarke (2010); Pradeu (2011); Bouchard y Huneman (2013); Clarke (2014); Godfrey-Smith (2013b)) que han abierto debates desde varias perspectivas configurando un amplio paisaje de individualidad biológica.

El término *individuo* tiene diferentes acepciones, por ejemplo, de inicio significa indivisible: “que no puede ser dividido en partes más pequeñas”. En filosofía, el término individuo refiere a entidades que existen de forma continua en el espacio y en el tiempo (Ver Leibniz, “*Monadologie*” 1720 y Leibniz “*Über das Individuationsprinzip*” (1974)), en biología evolutiva el término individuo, se utiliza también para referirse a un nivel o unidad de selección (Hull, 1980) (Okasha, 2006). Para Dawkins (1982) y Queller (1997), individuo refiere a una entidad estable, físicamente discreta que se compone de partes interdependientes que actúan de forma coordinada para lograr objetivos comunes y se

caracteriza porque carecen de un alto grado de conflicto intraindividual.

Una discusión rigurosa sobre individualidad implicaría revisar a profundidad las diversas caracterizaciones que se han presentado sobre individuo en los últimos dos siglos, lo que demandaría un trabajo historiográfico particular en este campo, que está fuera del propósito de esta investigación. Sin embargo, y dadas las múltiples definiciones algunas superpuestas, otras no equivalentes, ha sido posible establecer algunas propiedades relativamente constantes que vienen siendo sugeridas como determinantes de lo que podría ser considerada una individualidad biológica. Siguiendo el trabajo de Clarke (2010) y Lidgard y Nyhart (2017) se presentarán algunos de los criterios definitorios para demarcar una individualidad y los respectivos autores que los defienden.

Tabla 2. Criterios de individualidad

	Criterio definitorio	Autores
1	Reproducción	Van Valen 1989; Gould y Lloyd (1999); Griesemer (2000a); Godfrey-Smith 2009.
2	Ciclo de vida	T. H. Huxley 1852; Bonner 1979; Dawkins (1982); Donoghue 1985; Hull 2001; R. Wilson 2007.
3	Factores genéticos	Harper 1977, 1985; Janzen 1977; Dawkins 1982; Smith et al. 1992; Maynard Smith y Szathmary 1995; Santelices 1999.
4	Sexo	H. Huxley 1852; Braun y Stone 1853; Janzen 1977; Cook 1979.
5	Cuello de Botella	Dawkins 1982; Maynard Smith y Szathmáry 1995; Godfrey-Smith 2009.
6	Separación Germa-Soma	Weismann 1885; Buss 1983, 1987; Fagerstrom 1992; Michod and Nedelcu 2003; Michod y Herron 2006; Godfrey-Smith 2009; Folse y Roughgarden 2010.
7	Mecanismos de control	Boyd and Richerson 1992; Frank 1995, 2003; Maynard Smith and Szathmary 1995; Michod 1999; Okasha 2006
8	Límites espaciales / contigüidad	J. S. Huxley 1912; Hull 1978, 1980; Buss 1987; Gould 1991; Brasier 1992; Sterelny y Griffiths 1999; Leigh 2010
9	Histocompatibilidad	Metchnikoff 1907; Loeb 1921, 1937; Medawar 1957; Burnet 1969; Tauber 2009; Pradeu 2010
10	Maximización de Fitness	Janzen, 1977, Grafen 2006, 2008; Gardner 2009; Gardner y Grafen 2009; West y Kiers 2009; Leigh 2010

11	Cooperación y conflicto	Wilson and Sober 1989; Queller and Strassmann 2009; West and Kiers 2009; Strassmann y Queller 2010
12	Codispersión	Margulis 1970; Frank 1997; Folse y Roughgarden 2010; Leigh 2010
13	Adaptaciones	Fisher 1930; Williams 1966; Vrba 1984; D. S. Wilson 2003; Folse y Roughgarden 2010; Strassmann y Queller 2010).
14	Persistencia	Thomson 1920; Van Valen 1989; Bouchard 2008, 2013; Haber 2013; Turner 2013.
15	Cognición o autoconciencia	Turner 2013
16	Puntos de fuertes interacciones entre grupos de entidades vivas (como en comunidades ecológicas)	Huneman 2014
17	Inmunología y autoreconocimiento de un sistema integrado.	Ehrlich y Morgenroth 1900; Todd y Rayner, 1980; Gilbert et al. 2012; Pradeu 2012, 2013; Anderson y McKay 2014.
18	Unidad de selección, o la capacidad para someterse a selección.	Wilson y Sober, 1989; Gould y Lloyd 1999; Michod y Roze 2001; Michod 2007, 2011; Clarke, 2014; Gilbert 2014.
19	Integración causal, cohesión, colaboración o agencia de partes (a menudo funcionales, a veces metabólicas, o relacionadas con la división del trabajo).	Bergson 1911, W. Wheeler 1911; Huxley 1912, 1949; Wilson y Sober 1989; Margulis y Guerrero, 1991; Sober 1991; Bum 1998; Korn 2002; R. Wilson 2005; Dupré yOMalley, 2012; Hamilton y Fellew 201,3; Gilbert, 2014; Godfrey-Smith 2009, 2011, 2013.

Los diversos conceptos de individualidad biológica presentan múltiples propósitos; sirven para definir, clasificar, explicar la estructura, función, interacciones, persistencia o evolución de los organismos. Estas nociones de individualidad son imprescindibles para abordar cuestiones teóricas sobre la selección natural multinivel y la aptitud darwiniana; además ayudan a iluminar preguntas empíricas sobre ontogenia, filogenie y ecología. A su vez permiten hacer interrogantes filosóficos sobre la naturaleza de los organismos y la causalidad; y sondear las circunstancias históricas y culturales relacionadas con la naturaleza de la individualidad (Lidgard y Nyhart, 2017).

En medio de esta plétora de propiedades definitorias de individualidad, el tema de las transiciones es de gran relevancia, dado que se ha establecido que el estado superior de una transición evolutiva es el surgimiento de una nueva entidad biológica que muchos suelen caracterizar como una individualidad (Buss, 1987) (Maynard Smith y Szathmáry, 1995) (Michod, 1999) (Michod, 2006). Buss (1987) fue el primero en ofrecer un tratamiento a la noción de individualidad desde la visión jerárquica moderna, enfatizando que los individuos son colectivos estables e integrados de agrupaciones constituidas por unidades anteriormente independientes; utiliza el término en el sentido de “organismo fisiológico discreto”: “Físicamente discreto” aquí significa que las partes del individuo están unidas físicamente entre sí o tienden a permanecer en estrecha proximidad. En este sentido, un individuo podría ser el producto de la evolución de la individualidad en cualquiera de los niveles jerárquicos de la vida. Por ejemplo, podría ser una sola célula, un organismo multicelular o una sociedad eusocial. (p. 8). La individualidad que emerge de cada transición sería un estado contingente, en el sentido que está supeditada a la supresión o ausencia del conflicto intraindividual. Por su parte, Michod (1999) propone que los individuos son en sí mismos grupos de células que cooperan y su cohesión es el resultado de adaptaciones que suprimen la competencia dentro del grupo, acorde con una visión de genética de poblaciones (Dawkins, 1982) (Maynard Smith y Szathmáry, 1995).

La cuestión de la individualidad desde el enfoque explicativo de las transiciones evolutivas se ha centrado en la selección natural, la adecuación y la cooperación: en el caso del debate sobre unidades de selección (véase, entre otros, Williams (1966); Lewontin (1970) básicamente se cuestiona sobre cuál es el nivel de individualidad en el que la selección opera: genes, organismos, grupos, especies, etc. Esta controversia también arroja luz sobre el problema de la evolución de la individualidad, de forma particular en lo que respecta al cómo los individuos en los diversos niveles de organización pueden formar conjuntos coherentes que se reproducen y se seleccionan como conjuntos; los niveles de organización (las “partes” del individuo) sufren presiones de selección para abandonar la asociación (Okasha, 2006), lo que nuevamente remite al reto tres de las transiciones: entender cuáles son las condiciones que posibilitan el mantenimiento del nivel superior; en este sentido, se ha prestado particular atención al problema del engañador, siendo la pregunta, y quizás la respuesta a este problema, entender cómo la selección individual no desajusta el nivel superior.

Generalmente, se entiende que el reto principal que enfrenta un grupo cuando se somete a una transición radical es la aparición de adecuación a un nuevo nivel (Michod, 1999) (Okasha, 2006). Tradicionalmente, la adecuación en este contexto se toma como el resultado reproductivo medible por el número de descendientes producidos. Si la adecuación en un nuevo nivel es el número de grupos de descendientes

producidos por un grupo, se hace manifiesto lo difícil que sería operar para la selección entre grupos: el número de grupos descendientes sería diminuto en comparación con el número de descendientes producidos por los organismos constituyentes. Esto parece limitar la adecuación de los altos niveles de selección a circunstancias muy particulares, siendo más importante una disminución del esfuerzo reproductivo en el nivel inferior. Sin embargo, a esta perspectiva la han criticado duramente (ver, Sober y Wilson (1989); Sterner, (2017)) y no constituye el único enfoque desde el cual se puedan abordar estos temas.

A continuación, se restringirá la discusión a la pregunta *¿qué tipo de individualidad es una colonia?* Indudablemente la respuesta a esta cuestión pasará por discutir algunas de las propiedades presentes en la tabla anterior, al imbricar esas discusiones en el marco de las transiciones evolutivas, como en el caso de las colonias de hormigas se delinearán una propuesta para entender cómo un determinado nivel jerárquico de organización desarrolla una integración tan alta que las agregaciones eventualmente se convierten en individuos de un nivel superior.

LA COLONIA COMO INDIVIDUALIDAD

La colonia como nivel superior se mantiene gracias a las contribuciones de los individuos que alinean sus intereses, junto con el grado de relación entre los miembros del grupo (de acuerdo con la regla de Hamilton (1964)). Desde este punto de vista, que es el usual, los individuos hacen parte o se mantienen dentro de los sistemas sociales como resultado de la ventaja en adecuación (*fitness*) que reciben del grupo, y dentro de los grupos sociales, el interés individual promueve conflictos y la evolución de las estrategias de engaño (Maynard Smith y Price, 1973) (Axelrod y Hamilton, 1981).

Según MSyS (1995) para comprender el origen de las sociedades animales, hay que entender cómo los individuos capaces de reproducirse llegaron a cooperar en la medida en que la mayoría de ellos perdió la capacidad de reproducirse, de igual forma para comprender su mantenimiento, se debe explicar por qué no se ven afectados por los tramposos, lo anterior se responde a luz de tres procesos principales que favorecen la cooperación¹⁶ : La dominación cuando hay alguna exigencia o reforzamiento a

¹⁶Vale la pena aclarar que MSyS (1995) (p 270) reconocen que explicar la predisposición de los Hymenoptera a la sociabilidad es un tema difícil, y que la haplodiploidía no puede ser una causa suficiente, dado que muchos himenópteros son solitarios, y apelan a que los factores ecológicos fueron presumiblemente cruciales entre estos la existencia de un nido, en el que los jóvenes están aprovisionados y protegidos, la presencia de parasitoides son una causa importante de muerte en insectos juveniles: si dos hembras cooperan, una puede proteger el nido mientras el otra recolecta alimento. Un segundo factor es la existencia de un recurso concentrado y defendible, ya sea preexistente (por ejemplo, un tronco de madera en descomposición) o construido (e.g. la red comunal masiva de arañas sociales). Pero

cooperar. Algunos comportamientos sociales pueden ser explicados porque los padres obligan a sus hijos a cooperar; el beneficio mutuo, desde la perspectiva de los efectos sinérgicos producto de la interacción de dos o más individuos; y altruismo por selección de parentesco, la idea básica de selección por parentesco es que, al ayudar a un familiar, un individuo está propagando sus propios genes, o, más precisamente, copias de esos genes.

La principal formalización a este último punto es la teoría de *aptitud inclusiva*, propuesta por Hamilton (1964) quien asume que la selección natural no sólo actúa maximizando el éxito reproductivo individual, sino que llega más lejos tratando de extender el máximo número de copias de genes de un individuo en generaciones futuras, ampliando de esta manera el concepto de adecuación darwiniana al añadir un componente indirecto debido al éxito obtenido a través de las interacciones con parientes. Su propuesta se resume en una famosa regla que define 3 elementos: la relación genética entre los individuos (r), el costo que entraña el comportamiento altruista para quien lo emite (c) y la ventaja que representa un acto altruista para el beneficiado (b). La ecuación de Hamilton establece que $r*b > c$, y propone que el altruismo evoluciona cuando r veces b es superior a c . Dicha fórmula permite prever si la selección natural favorece la aparición del altruismo al conocer los costos y beneficios asociados a un acto altruista y el coeficiente de relación genética entre emisor y beneficiario. En este sentido, vale la pena ayudar a los parientes en proporción directa a su relación genética, calculada según la magnitud del beneficio que recibirán. En otras palabras, un gen altruista puede propagarse en una población si contribuye suficientemente a la transmisión de copias de sí mismo entre los parientes consanguíneos.

La regla de Hamilton permite explicar el comportamiento de algunos himenópteros (hormigas, avispas, abejas) debido a la determinación del sexo por haplodiploidia. En estos casos, la descendencia femenina se desarrolla a partir de huevos fertilizados diploides (que presentan dos conjuntos de cromosomas), mientras que los machos se desarrollan a partir de huevos no fertilizados haploides (que sólo contienen un conjunto de cromosomas). La haplodiploidía acarrea una consecuencia genética importante: en virtud de la ausencia de meiosis en la producción de los espermatozoides (espermatogénesis), cuando los gametos son haploides, no poseen más que la mitad de los cromosomas de la célula de la cual descienden, al unirse a células reproductoras del sexo opuesto se recupera el número inicial de cromosomas. En los himenópteros, la meiosis se realiza en las hembras, las cuales poseen $2n$ cromosomas, pero no tiene lugar en los machos ya haploides (esta ausencia de meiosis trae consigo, a su vez, la identidad genética entre todos los espermatozoides de un mismo macho). Teniendo en

por el momento no es posible especificar con precisión las condiciones necesarias y suficientes para la evolución de la sociabilidad.

cuenta dicho proceso, las hermanas obreras tienen en común todo el genoma de su padre (es decir, el 50 % del total de su material genético), además, en promedio, la mitad del genoma de su madre, dando como resultado un coeficiente de relación de 0.75 entre cada una de ellas. De este modo, las hembras de la colonia están más relacionadas entre sí de lo que están con su progenitora ($R = 0,5$) y, lo que es más importante aún, de lo que estarían con su descendencia¹⁷.

La teoría de la aptitud inclusiva ha sido objeto de fuertes críticas en la última década, la más polémica la realizaron Nowak, Tarnita y Wilson (2010) en su texto "The evolution of eusociality". Estos enfoques plantean que el modelo de Hamilton (1964) no ha permitido el avance investigativo de la eusociabilidad, y proponen que la teoría de juegos, la selección de grupos y la genética de poblaciones serían las mejores opciones para comprender el problema de la eusociabilidad. Sin entrar al detalle de los argumentos presentados por Nowak *et al.* (2010), hay que prestar singular atención a la discusión masiva que se desata después de la publicación de este artículo; innumerables publicaciones con la participación de más de 140 investigadores que defendían el alcance explicativo de la teoría de la aptitud inclusiva y ratificaban la importancia de la teoría como una herramienta clave en el análisis matemático de los procesos evolutivos. Sin embargo, este álgido debate hace evidente que la comunidad científica aún no ha generado un consenso sobre el fenómeno de la eusociabilidad. Esta situación motiva a continuar explorando otros elementos y perspectivas teóricas que iluminen el debate sobre eusociabilidad. A pesar de las críticas que realizan Nowak *et al.* (2010) a la teoría de aptitud inclusiva, ellos proponen que la selección de parentesco (siempre y cuando quede definida adecuadamente) es un mecanismo o forma de evolución de la cooperación, y reconocen que ha sido probada en numerosos estudios experimentales. De hecho, muchos actos de cooperación entre los animales se producen entre parientes cercanos (W. D. Hamilton, 1964).

¹⁷A pesar de que la explicación de Hamilton fue aceptada por otros investigadores, hay otras propuestas para explicar el origen de la eusocialidad en insectos sociales. Por ejemplo, Queller (1989) propone la hipótesis de la ventaja inicial (head-start) que es una variante de la teoría de aptitud inclusivo. Por su parte, Reeve (1993) propone la hipótesis de la invasión protegida que es una alternativa distinta a la aptitud inclusiva, para explicar la evolución de eusocialidad y la falta de cuidado parental masculino en los himenópteros, en donde los alelos de cuidado parental femeninos en poblaciones haplodiploides finitas son más resistentes a la pérdida de deriva génica que los alelos paternos masculinos. En este sentido, los genes de "ayuda" son más susceptibles de perderse en los machos haploides que en las hembras diploides, que en extremo pueden conducir a las formas de cooperación vista entre los insectos sociales femeninos. Por último, Lyn y Michener (1972) proponen la hipótesis mutualista, argumentado que el parentesco es tan sólo un factor del comportamiento social, y que se deben considerar otros elementos como el mutualismo y la división del trabajo. Proponen que, a partir del establecimiento de las relaciones entre los individuos de un grupo, se generan sinergias benéficas como el mutualismo y la división del trabajo, elementos que podrían compensar la reducción en la reproducción de algunos miembros del grupo.

A continuación, se presentarán tres investigaciones que permiten dinamizar e interpelar la propuesta tradicional de la discusión de la individualidad colonia.

CRÍTICAS A LA PROPUESTA TRADICIONAL

■ La emergencia de la división del trabajo

“La Regla de Hamilton [...] es tan fundamental para la biología evolutiva como las leyes del movimiento de Newton para la física” (Dugatkin, 2006). A pesar de la importancia del trabajo de Hamilton, ésta no ha sido una explicación universalmente aceptada para muchos fenómenos sociales, como la persistencia de grupos sociales que no son parientes, y la evolución del apareamiento múltiple dentro de algunos insectos altamente sociales. Por lo tanto, Hamilton y Fewell (2013) proponen apoyados en su trabajo empírico con zonas de nidificación de abejas (género *Lasioglossum*) y hormigas cosechadoras de semilla (género *Pogonomyrmex*) que los individuos normalmente solitarios pueden formar asociaciones cooperativas con otros individuos no parientes, asociaciones que se logran a través de la emergencia de la división del trabajo asumida como la fuerza impulsora de la transición a la sociabilidad.

Teniendo en cuenta la importancia de la división del trabajo, Hamilton y Fewell (2013) muestran cómo las hembras reproductoras normalmente solitarias se pueden unir en un contexto social artificial, en el cual es posible que la división del trabajo emerja. Cuando las reinas de las hormigas cosechadoras solitarias son forzadas a estar juntas, muestran altos niveles de división del trabajo: una reina se hace cargo de la tarea de excavación, mientras que la otra realiza cuidado de las crías. La reina con la mayor propensión a excavar cuando está sola se convierte en especialista de la excavación. Los autores reconocen que la división del trabajo es un rasgo intrínseco de nivel de grupo, y señalan su importancia para comprender la transición de la vida solitaria a la vida social en insectos sociales. En este sentido, algunas reinas asumen más de una tarea que tiene importantes costos, lo que indica un beneficio grupal para cofundarse, en lugar de fundar sola. Esto sugiere que el cambio en el grado de especialización es un caso de selección multinivel, afirmando que el enfoque de selección a nivel de gen tiene grandes deficiencias en el tratamiento de interacción de comportamiento que observamos en asociaciones forzadas de fundadoras, así como en el tratamiento de fenotipos socialmente dinámicos y efectos no genéticos.

Para el caso de las hormigas cosechadoras, se argumenta a favor de la emergencia de la división del trabajo como un mecanismo para provocar fenómenos de nivel de grupo (grupos considerados como entidades dinámicas). Su investigación tiene entre sus objetivos reestructurar la forma de pensar los fenotipos individuo y grupo como formas dentro de un contexto social, en dirección a un acercamiento a la selección mul-

tinivel en el que lo importante no es un aumento de aptitud media para los miembros individuales del grupo, pero sí un aumento en el número esperado de grupos de descendencia.

En definitiva, su trabajo empírico refuerza la crítica a la identidad genética asumiendo que éste no es el único marcador para formar y mantener grupos (individuos). Se concluye que, a pesar de la heterogeneidad genética, los organismos se pueden agrupar y de allí emerger la división del trabajo, siendo éste un factor que ayuda a mantener estable al grupo.

■ Interacciones colectivas

Una posición similar a la Hamilton y Fewell (2013) la presenta Gordon (2013), quien argumenta que para entender un nivel superior en la jerarquía se requiere prestar atención a la formación de los grupos a través de conocer las interacciones colectivas y la organización del trabajo entre los miembros de una colonia, esto no implica incluir la discusión sobre parentesco:

La discusión sobre la selección de parentesco y la evolución de la esterilidad de las obreras impide hacer preguntas más amplias sobre la evolución de la cooperación en insectos sociales. No poner huevos no es equivalente a la cooperación. Las obreras a veces ponen huevos y siguen trabajando, y a menudo no trabajan incluso cuando no ponen huevos. Esto significa que identificar quién pone los huevos no es suficiente para producir un recuento preciso de los beneficios de la cooperación. Para explicar cómo evolucionó la cooperación en insectos sociales, también tenemos que contar los beneficios del trabajo de una obrera. Por lo tanto, debemos entender qué es lo que hacen las obreras y luego descubrir cómo calcular la medida en que las acciones de cada obrera contribuyen a la capacidad de la colonia para prosperar y reproducirse. (P.197).

Gordon (2013) señala que la esterilidad de las castas obreras ha sido abordada como un problema cuantitativo; los modelos tradicionales se han dedicado a medir los beneficios (ya sea en el número de crías o la cantidad de genes que pueden ser legados a las siguientes generaciones) en términos de éxito reproductivo. Sin embargo, la identificación del progenitor de los huevos no es suficiente para producir un recuento exacto de los beneficios de la cooperación, como ha sido supuesto en los modelos de selección de parentesco.

Gordon, especialista en hormigas cosechadoras del género *Pogonomyrmex*, hace una crítica a los modelos clásicos evolutivos que explican el comportamiento social aseverando que dichos modelos asumen la cooperación como un problema cuantitativo, en el que los intereses de los actores cooperantes deben ser medidos por la moneda

de éxito reproductivo. Lo que se busca con estos modelos es establecer una manera de sumar los beneficios de la cooperación, de tal manera que actuar cooperativamente sirva a los intereses del actor; el problema es encontrar un balance que dé un beneficio neto, en éxito reproductivo, a un individuo que coopera.

Claramente, este tipo de afirmaciones representa un desafío a la escuela clásica de biología evolutiva, donde se asume que las interacciones entre individuos afectan el éxito reproductivo de los mismos, siendo lo más importante entender cómo las interacciones ayudan a los individuos a maximizar su adecuación. Sin embargo, el panorama resulta más complejo de lo que esta crítica sugiere, Gordon propone que los estudios de cooperación se deben centrar en la organización de los grupos en vez de medir el beneficio; lo que implica entender la ecología, el desarrollo y la historia de los grupos. El punto fundamental de la discusión no es la suma de los beneficios para ver cómo la evolución procederá, éste sería un ejercicio meramente teórico a menos que se pueda relacionar con el comportamiento real de los resultados ecológicos. Para medir los beneficios de la cooperación, es necesario saber cómo determinados tipos de comportamientos cooperativos funcionan, y por qué actuar cooperativamente importa a los individuos implicados, y cuáles son sus relaciones con el resto de su entorno. Entender cómo la conducta cooperativa beneficia a los individuos es una cuestión empírica, con respuestas relacionadas con la ecología de cualquier sistema social particular. También agrega que cualquier intento de averiguar cómo los individuos se benefician de participar en una sociedad cooperativa lleva directamente al problema conceptual de cómo integrar el estudio de la organización individual a nivel de grupo:

... La forma en la que se relaciona el comportamiento individual con el comportamiento grupal es un enfoque sobre la mejor manera de contar los beneficios de la cooperación. Principalmente, cómo los individuos construyen grupos es lo que es la cooperación. Primero debemos preguntar cómo las acciones de los individuos afectan a los demás y cómo esto produce el desarrollo, la ecología y la historia del grupo. Los modelos evolutivos de cooperación sólo pueden ser tan sofisticados como las medidas de sus beneficios. El reto es entender la organización del grupo y las relaciones ecológicas que generan esos beneficios (p. 201).

Sin duda alguna, Gordon (2013) menciona elementos importantes sobre la evolución de la cooperación. Sin embargo, hay afirmaciones de sus textos que son muy generales y dan lugar a la especulación; por ejemplo, no es claro si para esta autora la esterilidad de las castas obreras es un problema independiente de cooperación; cuándo se refiere a los “modelos clásicos” se está refiriendo únicamente al modelo de Hamilton; cómo emplear la noción de generación de beneficio a las hormigas u otros organismos;

cuál sería el tratamiento adecuado para medir beneficios.

A pesar de que Gordon no presenta un desarrollo a profundidad de estas cuestiones, si visualiza y señala puntos cruciales para continuar entendiendo la idea de individualidad, entre ellas la idea de que las colonias de hormigas actúan como unidades ecológicas cohesivas, y abre la discusión sobre la selección de la cooperación como un rasgo de la colonia. Ella parte de la premisa de que, si los individuos de un grupo actúan productivamente juntos, se genera mayor beneficio que si actuaran de manera individual. Asume que el beneficio de la cooperación como las sinergias colectivas, derivan del trabajo en equipo, la división de labores y la cantidad de individuos que participan de un grupo.

Finalmente, para conocer la organización del grupo y las relaciones ecológicas que generan beneficio, es necesario preguntarse cómo las acciones de los individuos afectan a los demás, y cómo esto produce el desarrollo, la ecología e historia del grupo. La evolución ha dado forma a una enorme diversidad de matices de interacciones en grupo, cada uno surge a través de historias y condiciones particulares. En consecuencia, conocer cómo interactúan y funcionan los individuos dentro de un grupo, ayudará a formular una evaluación realista acerca de cómo los individuos se benefician de la convivencia y la cooperación implica entender como el beneficio individual se relaciona con el beneficio grupal.

■ El caso del holobionte

Dupré y O'Malley (2009), entre otros, proponen que la individualidad recoge múltiples interacciones entre especies; por lo tanto, si varias especies interactúan para dar forma a lo que denominamos individuo, sería muy difícil dar cuenta de un individuo a través de un marcador como la homogeneidad genética. Al reconocer que múltiples interacciones entre especies hacen parte de una individualidad se hace evidente que los límites de los organismos (y los linajes de los que forman parte) son más permeables de lo que a menudo se supone. Gilbert (2014) por su parte ha impulsado la idea de que organismos de diferentes especies unidos en asociaciones simbióticas pueden ser considerados individuos (el holobionte).

Gilbert sugiere varias hipótesis sorprendentes que no habían sido contempladas como parte de la descripción tradicional de individuo. Plantea que los animales no pueden considerarse individuos por criterios anatómicos o fisiológicos debido a que una diversidad de simbiontes está presente y son funcionales para completar las rutas metabólicas y servir a otras funciones fisiológicas; los estudios han demostrado que el desarrollo animal es incompleto sin simbiontes. Los simbiontes también constituyen

un segundo modo de herencia genética, proporcionando variación genética seleccionable. El sistema inmune también se desarrolla, en parte, en diálogo con simbioses y por lo tanto funciona como un mecanismo para integrar microbios en la comunidad animal-célula (Gilbert, Sapp, y Tauber, 2012).

En los últimos años, las investigaciones han avanzado en la determinación y papel que desempeñan los microorganismos en un organismo multicelular complejo; tarea que no ha sido para nada fácil; hasta ahora se empiezan a entender las relaciones con el microbioma humano (conjunto de genomas de los microorganismos que cohabitan nuestro cuerpo):

[...] Un mamífero preñado es en sí mismo una comunidad simbiótica, un holobionte, compuesto por numerosas especies, la mayoría de ellas bacterianas (Rosenberg et al., 2007) (Gilbert y cols., 2012). Nueve de cada diez células de la madre son microbianas (Bäckhed et al., 2005; Ley et al., 2006) y la secuenciación metagenómica ha demostrado que cada ser humano se ha asociado con más de 150 especies de bacterias (Qin et al., 2010). Estas bacterias metabolizan activamente los nutrientes, y la sangre que recibe el feto ha sido alterada sustancialmente por los microbios de la madre. Alrededor del 30–35 % de los metabolitos en la sangre de los mamíferos tiene un origen bacteriano (Wikoff et al., 2009; McFall-Ngai et al., 2013). Diferentes microbios metabolizan los productos dietéticos de manera diferente, y diferentes dietas promueven la población de diferentes comunidades microbianas dentro de la madre (Turnbaugh et al., 2006, 2008; Frankenfeld et al., 2014) (Gilbert y cols., 2012) (p. 1)

En esta investigación, Gilbert (2014) explica como las bacterias ayudan a la regulación del embarazo, las bacterias pueden ingresar al feto (antes de que se rompa el amnios) y activar patrones receptores de reconocimiento para mediar simbiosis y ataques al sistema inmune. En consecuencia, parte de la leche materna también es aprovechada por las bacterias.

El caso de simbiosis con microorganismos también está presente en plantas e insectos, en este último se destacan los macrotermes cuya alimentación requiere de cultivos de hongos que han coevolucionado con ellas, creando una unidad simbiótica; en estos casos resulta muy difícil disociar las dos entidades involucradas (Turner, 2002). La mosca tse-tse y más de 30 especies de moscas presentan asociaciones simbióticas con bacterias; y el escarabajo descortezador *Scolytus* y otros escarabajos presentan microbiota, filamentos y levadura (Valdespino, Ibarra, Valdespino, y L., 2014). Uno de los casos más estudiados es el de los gusanos tubo de riftia (O'Malley, 2014), en estos anélidos de aguas profundas, el tracto digestivo que está presente en etapas tempranas se pierde durante el desarrollo y es reemplazado por una colonia de bacterias simbióticas

adquiridas por su interacción con el medio ambiente.

En una dirección similar a la de Gilbert, Godfrey-Smith señala que el paso de individuos unicelulares a multicelulares hace evidente que los organismos multicelulares tienen límites vagos con respecto a qué células son partes del organismo y cuáles no. Dadas las múltiples relaciones eucariotas-simbiontes Godfrey-Smith propone aceptar que es característico de los organismos multicelulares que sus límites sean algo indefinidos, debido a la variedad de estas colaboraciones. Él propone que, en vez de buscar nuevos límites, basados en diversas consideraciones (inmunológicas, interacciones cooperativas o una concepción más amplia de un “todo metabólico”) se debería aceptar que una característica de la multicelularidad es que los límites generalmente no están claros, esto apoyado en la idea de que no hay una escala simple entre las propiedades relevantes de las células y las propiedades relevantes de los colectivos multicelulares.

Godfrey-Smith (2016) hace una comparación muy útil entre los organismos multicelulares ordinarios y las biopelículas microbianas, que se expondrá a continuación: Las biopelículas muestran integración y división del trabajo, y son colectivos de origen múltiple, no tienen fronteras (aunque puede haber estructuras especializadas expuestas al entorno externo), además pueden mezclarse con otras biopelículas. Pero no son individuos de la misma manera que, por ejemplo, lo es un gato. Esta no sólo es una discusión sobre el nivel de cooperación dentro de ellos, sino sobre qué tipo de cosas son. A pesar de que las biopelículas pueden exhibir coordinación y señalización entre sus partes, esas partes no forman individuos determinados. A diferencia del caso de los animales, donde también hay fronteras algo vagas, debido a simbiosis, dichas fronteras vagas están “centradas” en algo; por lo tanto, se puede decir que hay una cantidad más o menos definida de seres humanos en el mundo en un momento determinado. A diferencia de las células en una biopelícula que interactúan extensamente con sus vecinos, y algunas veces con células más distantes, estas no forman una unidad de la misma manera que lo hace un animal.

El punto de Godfrey-Smith (2016) que se quiere destacar es que en el caso de un organismo (un animal), existen relaciones entre sus partes que las unen, hablando en términos generales, en una sola unidad, separada de su entorno, siendo una relación relevante para el organismo entre las partes que se aproxima a una “relación de equivalencia” (reflexiva, simétrica y transitiva p. 782). A diferencia de las biopelículas, que son asociaciones de micorrizas planta-hongo y otras colaboraciones abiertas hay un rol en las relaciones transitivas que no se ve en los otros casos; por ejemplo, una situación donde A tiene una relación R con su vecino B, y B tiene de R a C, sin que A tenga R a C. Las relaciones entre las células pueden o no dar lugar a una unidad no arbitraria de nivel superior, y si producen una unidad así, no es necesario que haya límites

definidos. Finalmente, con sus observaciones Godfrey-Smith destaca dos puntos: i) el papel de los gradientes en la determinación de qué sistemas son similares a los organismos, y ii) el hecho de que incluso en los casos paradigmáticos de organismos, como los homínidos y los mamíferos, los límites no se definen.

DISCUSIÓN

La mayoría de las explicaciones sobre individualidad biológica han tenido dificultades para hacer frente a entidades biológicas como colonias, comunidades y otros conjuntos de especies múltiples (simbióticas o de otro tipo), en parte por la falta de una explicación satisfactoria de adecuación en estas entidades. Mirando el caso de los insectos sociales y sus logros colectivos, se tiene la idea de que las nociones de individualidad biológica más viable se centran en la identidad genética (en algunas especies de hormigas la casta obrera comparte 0.75 % del genoma) pasando por alto otras adaptaciones importantes, lo que genera una imagen incompleta de los individuos involucrados. En los últimos años estas nociones han ido movilizándose de manera gradual, haciendo evidente que explicar la individualización de la colonia no es tan fácil.

Autores como Queller y Strassmann (2009), Strassmann y Queller, (2010) apelan a la noción “organismalidad” para caracterizar a la colonia. Estos autores entienden a la individualidad como un rasgo evolucionado que depende de la cooperación y la ausencia de conflictos entre grupos de unidades más simples. Para ellos, los individuos biológicos son sólo cooperadores que se han vuelto tan íntimos que desdibujan sus fronteras. Estos autores quieren subrayar la indivisibilidad física del individuo para incluir fenómenos como las colonias de insectos sociales.

McShea y Venit (2001) sugieren tres criterios para la individualidad colonia: i) Grado de conexión entre las entidades de nivel inferior, ii) Grado de diferencia entre las entidades de nivel inferior, iii) Número de partes de nivel intermedio (ver segundo capítulo). Varios de estos criterios han sido desarrollados de manera independiente en la literatura de individualidad (ver tabla 2.1), también se han figurado en los estudios clásicos de colonias (Beklemishev, 1969) (Boardman y Cheetham, 1973) (Cowen y RIDER, 1972). Estos criterios fueron seleccionados porque se manifiestan con frecuencia en la morfología de un nivel estructural general, y también porque pueden evaluarse en una amplia gama de taxones coloniales (Briozoos, insectos, cnidarios etc.). De igual forma, estos tres pueden ser utilizados para evaluar el grado de estructura jerárquica en organismos de todos los niveles, desde procariotas hasta colonias integradas. La conexión puede medirse como una función del número de individuos que interactúan en relación con el número de posibles interacciones; la diferenciación se puede medir como número de castas morfológicas; y las partes de nivel intermedio como el número

de tipos de grupos o equipos en el que múltiples individuos cooperan en el desempeño de tareas.

Por su parte, D.S. Wilson y E. Sober (1989), en su artículo “Reviving the Superorganism”, proponen que la *organización funcional* es un concepto central para entender la noción de individuo; estos autores utilizan dicho término en lugar de la cohesión física, que ha sido la norma en las discusiones acerca de la individualidad biológica. Definen un superorganismo como: “Una colección de criaturas individuales que juntas poseen la organización funcional implícita en la definición formal del organismo. Así como los genes y órganos no califican como organismos, las criaturas individuales que forman un superorganismo tampoco califican como organismos en el sentido formal de la palabra” (p. 339).

De manera que la propiedad clave no es la especialización reproductiva, ni la identidad genética, sino la *organización funcional* que se establece entre las entidades particulares, la cual habría de surgir y mantenerse en respuesta a las presiones ecológicas impuestas por la selección natural sobre la colectividad: “Sólo así pueden todos los marcos converger en una conciencia común de que las propiedades del organismo no se limitan a criaturas individuales, mucho menos a los genes, sino que pueden distribuirse en una jerarquía de unidades desde elementos genéticos dentro de criaturas individuales a comunidades multiespecíficas” (p. 354).

Brigandt (2017) aporta a esta discusión clarificando que un uso de la palabra función puede ser entendida como actividad que tiene lugar internamente en un organismo. Defiende que, en algunos casos, las funciones (como actividades) son partes corporales al igual que las estructuras, su propuesta va más allá de la idea tradicional de función como mero atributo de la estructura. Pues las estructuras se individualizan utilizando consideraciones funcionales, por lo tanto, las estructuras y funciones están a la par.

Como bien lo plantea Bouchard (2009) (2013), el estudio de los sistemas biológicos, tales como las colonias de insectos y sus simbiotes, revelan que la mayoría de las definiciones actuales de lo que es un individuo son demasiado restrictivas, dado que se centran en los colectivos de una sola especie y, por definición, excluyen los casos que implican la colaboración de múltiples especies. Propone que quizás no sólo sea necesario abandonar la continuidad física, sino que también se tendría que renunciar a la homogeneidad genética como criterio de identificación de lo que constituye una individualidad biológica.

Una razón que ha obstaculizado la importancia de los procesos simbióticos den-

tro de la biología evolutiva, es la excesiva importancia que se le ha dado al éxito reproductivo en las diversas definiciones de adecuación¹⁸ (ver Sterelny (2012b) y Calcott (2008) para discusiones filosóficas acerca de estos temas); en palabras de Bouchard (2013) (p. 247): "... el argumento muestra que para comprender la evolución de estos sistemas y cómo logran la integración funcional necesaria para convertirse en un individuo, se debe entender la adecuación de una manera que no exija una reproducción diferencial, ya que estos sistemas no parecen reproducirse *per se*". En este punto es preciso recordar el argumento de Deborah Gordon (2013) (2014) en torno a las limitaciones de evaluar ciertos fenómenos bajo la noción de éxito reproductivo (véase sección 3.3).

El argumento de Bouchard y de Gordon, entre otros, apunta en gran medida a interpelar los estudios clásicos de individualidad planteando que el concepto de adecuación debe ser más amplio y no limitado únicamente a diferenciación reproductiva. En este sentido, la identidad genética (Dupré y O'Malley, 2007) no sería el único criterio ni "EL" criterio para evaluar el mantenimiento de una individualidad. Parece ser que es necesario evaluar casos particulares. Entre líneas también se puede extraer que hay limitaciones en el tipo de métodos que se emplean para medir la adecuación en los proyectos actuales (al respecto bien la pena una revisión a futuro con literatura sobre filosofía del *fitness*).

En una línea similar, Sterner (2017) señala que en el caso de las transiciones evolutivas se descuida la idea de estructura material y causal de la individualidad, lo que ayudaría entender cómo y por qué sucedieron las transiciones, por qué el individuo de nivel superior persiste o cambia, y cómo determinar si una entidad es un individuo o en qué grado lo es, aspectos que también son discutidos en el reto tres de las transicio-

¹⁸El concepto de *fitness* es central para la teoría evolutiva. Sin embargo, presenta muchas disputas, a continuación se mostrarán tres debates actuales: el primer debate es expuesto por E. Sober (2013), quien argumenta que el *fitness* evolutivo es una propiedad de las poblaciones y no de los organismos individuales (genes, individuos, población) que las poseen, en su opinión los valores de *fitness* individuales son, empíricamente inaccesible y predictivamente inútiles. Esta postura ha sido rebatida por Pence y Ramsey (2013), quienes consideran imprescindible el concepto de *fitness* individual. Esta discusión entre *fitness* poblacional e individual lleva a pensar que el *fitness* es a su vez algo más que la diferencia en promedios individuales o poblacionales. Desde la postura de *fitness* como rasgo, se asume que esto es una característica de las poblaciones y en parte de su estructura, es decir, de la forma en que se distribuyen los rasgos en una población. El segundo debate es de orden metodológico e implica determinar en qué nivel de organización se manifiesta (gen, genotipo, individuo, rasgo) y cómo se cuantifica el *fitness*. El tercer debate, es el papel explicativo del *fitness* en la teoría de la selección natural. Entre aquellos que apoyan el *fitness* rasgo (y no *fitness* individual) como un factor explicativo fundamental en la selección natural, en el sentido de que si su papel explicativo refleja su fuerza causal, o si el *fitness* rasgo es un concepto puramente estadístico empleado en la teoría de la selección natural para hacer predicciones demográficas acerca de la futura distribución de caracteres, sin entrar en ninguna relación de causalidad entre los objetos (ver Rosenberg A y Bouchard (2015) Stanford Encyclopedia of Philosophy).

nes.

El enfoque dominante para entender las transiciones ha sido la SMN (Okasha, 2006) que explica los cambios a través de modelos matemáticos basados en genética de poblaciones, este modelo ha suministrado un camino para determinar la existencia de la individualidad en término de si podemos adscribir adecuación a grupos en ese nivel. Sterner afirma que la teoría de selección multinivel es una explicación inadecuada por sí misma para presentarse como una teoría explicativa completa, inicialmente, no puede elegir unidades evolutivas candidatas, ni ofrecer criterios para decidir cómo en un ciclo de vida complejo el conflicto y la cooperación afectan una transición, sumado a ello SMN presupone, pero no direcciona, la idea de estructura material de una población.

Siguiendo el modelo de Michod (1999), el cual asume la SMN y presupone una estructura de ciclo de vida, Sterner arguye que esto no dice nada acerca del rango de posibilidades de características cooperativas que deben jugar un rol en las transiciones o las condiciones externas o internas bajo las cuales los mecanismos para generar beneficio están disponibles (idea similar a Calcott (2008)), llegando a la conclusión que la idea de SMN no es suficiente. La SMN puede decir en qué grado una unidad de adecuación ha sido trasferida de un nivel a otro, pero, por ejemplo, no dice a qué unidad elegir en primer lugar: “Tenga en cuenta que la ecuación [Price] en sí misma no nos dice nada sobre cómo elegir estos grupos; deben definirse antes de que se pueda aplicar el análisis multinivel” (Clarke, 2014) (p.6).

Sterner propone una teoría alterna sobre la individualidad no basada en adecuación, pero sí en otras capacidades inherentes, basadas en la idea de un “demarcador”, el demarcador puede ser el desarrollo o bien el ambiente, ya sea un objeto material sustantivo o un evento de secuencias procesual. Este abordaje permitiría, entre otros aspectos, prestar mayor atención a la estructura causal y material responsables del control de un ciclo de vida de los individuos, para ejemplificar su propuesta retoma la transición a la multicelularidad y aplica los conceptos de superposición de materia y andamiaje (Wimsatt y Griesemer, 2007) y analiza los affordances y los constreñimientos ofrecidos para la evolución de diferentes patrones de la evolución de la individualidad.

Es viable una postural pluralista

Teniendo en cuenta todo lo anterior se hace evidente que algunos trabajos sobre individualidad dirigen la atención hacia los aspectos estructurales de la individualidad como la jerarquía o la delimitación, y otros abordan la individualidad en términos de procesos dinámicos como interacciones entre las partes y continuidad, conciliar estos dos aspectos es en sí un problema de vieja data en biología.

Es importante centrar la atención en otro conjunto de aspectos que han estado cercanos a las propiedades funcionales y es la idea de agencia como un delimitador de individualidad. Este aspecto es entendido como una capacidad funcional mediada por estados, se estudia de la mano de otras propiedades como autonomía, dependencia de las entidades, metabolismos, homeostasis. Este tema tiene un amplio recorrido en los estudios sobre cognición (ver Di Paolo *et al.* (2017)), y en el campo de la filosofía de la biología en últimos años se ha vuelto objeto de estudio (ver Barandiaran y Moreno, (2006); Arnellos y Moreno (2016); Godfrey-Smith, (2016) (2017); Bich y Moreno (2016)). Puntualmente, Godfrey-Smith (2016) nombra algunos de los productos de las transiciones, en particular la multicelularidad, como un sujeto con unidad psicológica, donde las partes que componen el sistema tienen características propias de los sujetos.

A lo largo de este capítulo se muestra un cuerpo extenso de literatura, que permite afirmar que el problema de la individualidad es un problema fundamental que se ramifica en una infinidad de problemas en las ciencias. En conclusión, y para los propósitos de esta investigación se considera que un camino para continuar caracterizando la individualidad colonia pasa por entender el desarrollo y las intenciones ecológicas del colectivo, para ello es necesario, quizás no suficiente, conocer la organización funcional (en términos de Sober y Wilson, (1989) y Brigandt (2017)) y atendiendo a la recomendación de Sterner explorar la estructura de dicha individualidad, finalmente lo que se tiene que entender no es sólo cómo las partes físicas componen un colectivo unificado, sino cómo esto resulta de la interacción entre las partes.

Con lo anterior no se pretende continuar reproduciendo la dicotomía entre estructura-función, al contrario, se pretenden mostrar cómo estos aspectos están tan imbricados que no tiene gran sentido un estudio que los disocie. Como bien lo propone Brigandt (2017), “las estructuras y funciones pueden estar en relaciones jerárquicas entre partes y todo, lo que permite la explicación multinivel de la organización del organismo y su formación evolutiva”. Una individualidad, como una sociedad de insectos, manifiesta tareas (actividades) que están organizadas al mismo tiempo en estructuras (configuraciones de tareas). Dicha organización cuenta con una dimensión espacial y temporal en el sentido de que los procesos y estructuras tienen una temporalidad y una ubicación espacial, esto dentro de contextos social, como bien lo presenta las diferentes propuestas de transiciones evolutivas, caracterizado por la supresión del conflicto y la presencia de cooperación y de coordinación (aunque éste último aspecto no ha sido mencionado en la literatura de transiciones).

Por lo tanto y teniendo en cuenta el criterio de partes intermedias de McShea y Venit (2001), se considera valioso para esta investigación estudiar la organización funcional-estructural de las colonias de insectos a través de la idea de tareas en socie-

dades de insectos. Lo que nos permitirá reconocer las habilidades y configuraciones necesarias para lograr que las entidades de nivel inferior (las hormigas) constituyan una unidad. Lo anterior da cuenta, por un lado de un colectivo formado por diversas interacciones o por interacciones con otras especies o agentes ambientales, lo que pondría en evidencia que los límites de una individualidad son permeables y, por el otro, permite dar cuenta de la complejidad horizontal del nivel colonia (ver capítulo 2).

Con esta caracterización no se está resolviendo el problema de la individualidad, sólo se propone contemplar otros aspectos que no han tenido relevancia en la discusión. La idea no es suponer que todas las taxas (de colonias) muestran los mismos patrones evolutivos o que los constreñimientos evolutivos son los mismos en hormigas y briozoos, al contrario, lo que se intentan justificar es que los mismos criterios (*e.g* conectividad, diferenciación, partes intermedias) desempeñan roles similares en las diversas organizaciones coloniales y que estos roles comunes pueden capturarse con un carácter diferente.

Para finalizar este apartado y a modo de conclusión se plantea que la discusión no se debe centrar en buscar un único y/o verdadero criterio de individualidad, un posible camino estaría orientado a aprovechar la diversidad de marcos conceptuales que se están desarrollando en biología sobre estos temas. Sin embargo, esta diversidad sólo puede resultar provechosa en la medida en que exista una comunicación genuina entre los diversos proyectos de investigación, situación que, lamentablemente, está muy lejos del escenario actual, donde prevalece un fuerte aislamiento entre las diversas formas de encarar el estudio de colectivos como es el caso de los insectos sociales o las sociedades humanas. Como bien alude Bourke (2011), no tiene que ser una preocupación si la definición de individuo es precisa o no, es decir, si en un caso dado, es difícil decidir si una entidad sea un individuo o no, basta con recordar que la evolución es un proceso de cambio continuo, por lo que no es sorprendente que sus productos tengan bordes borrosos o un mosaico de características. “El mundo natural es desordenado y a la selección natural no le importa si está seleccionando organismos o conjuntos complejos. No debemos sorprendernos si nuestra noción de individualidad biológica tiene que ser más incluyente de lo que se reconoció anteriormente.” (Bouchard, 2013) (p. 262).

En esta investigación se considera un error abordar la individualidad únicamente a través de una teorización fundamental (por ejemplo, la homogeneidad genética). Pero sería igualmente erróneo argumentar que todas las concepciones de la individualidad están a la par. Se simpatiza con la propuesta de Love y Brigandt (2017), quienes abogan por un pluralismo no sólo epistemológico, sino también metafísico: “Que haya más de una forma correcta de explicar la individualidad significa que hay más de una ma-

nera de ser un individuo” (p.36). En este sentido, una concepción de individualidad puede ser acorde para un objeto epistémico, o sencillamente múltiples concepciones de individualidad son necesarias para abordar un objeto epistémico. Por ejemplo, conceptualizar individuos evolutivos en términos de consideraciones de adecuación es pertinente si el objetivo epistémico de explicar los cambios en las frecuencias relativas de individuos que exhiben diferentes rasgos en las poblaciones a lo largo del tiempo. Igualmente, si se busca una explicación mecanicista de la reproducción y la persistencia diferencial de los individuos, quizás un estudio centrado en el ciclo de vida puede resultar apropiado para este objetivo.

Claramente, la práctica científica que se moviliza a través del establecimiento de objetivos epistémicos, ha permitido reconocer individuos en innumerables niveles de organización, desde genes hasta organismos y sistemas simbióticos; y es el éxito de estas prácticas el que expresa algo acerca de cómo es el mundo, los diversos fines investigativos y explicativos de los biólogos son, en este sentido, un indicador de la estructura de la realidad en cuanto individuos biológicos (ver Dupré (1993)). En dirección a un pluralismo S. Mitchell (2003) reconoce que la existencia de muchos tipos de individuos biológicos es algo que hemos descubierto empíricamente sobre el mundo biológico; y esta complejidad no es susceptible de una caracterización unificada de individualidad. La garantía para justificar un pluralismo es empírica y se deriva de las prácticas exitosas de individuación y descomposición observada en la investigación científica real (Kellert, Longino, y Waters, 2006).

Es importante poner de manifiesto que la caracterización que se ha hecho de la individualidad colonia no ha sido pluralista, al contrario, con el paso de los años la postura de Hamilton se atrincheró, coartado de alguna manera el desarrollo de otras propuestas (ver, C. Bernal y Abrantes (2018)), Sober y Wilson (1999) consideran que la teoría de *aptitud inclusiva* condujo a nuevos e importantes descubrimientos. Pero asumen que por más de tres décadas esta teoría monopolizó las explicaciones sobre el comportamiento social evitando que explicaciones como la selección de grupo se desarrollara y tomara fuerza.

De igual forma, es evidente que el debate actual sobre individualidad direcciona una crítica sólida que apunta a la insuficiencia del enfoque de genética de poblaciones, por ejemplo, para dar respuesta a los diversos retos de las transiciones evolutivas. Tanto biólogos como filósofos de la biología están cuestionando la idea tradicional de que los organismos son poblaciones genéticamente uniformes de células con cuerpos fronterizos físicos definidos, ésta reconsideración se ha visto nutrida por la reciente explosión de conocimientos tecnológicos sobre el mundo microbiano, y por la influencia que han tenido proyectos como el de la síntesis extendida, entre otros.

Con esto no se está desconociendo que la alineación de la adecuación es el resultado esencial de cualquier mecanismo de agrupación, sino que no es la única vía para estudiar las colonias de insectos sociales. Si se piensa que las individualidades son generadas, en parte, por configuraciones de tareas ancladas espacio temporalmente, que constituyen los andamios para el desarrollo de las sociedades, de esta manera se está abriendo otro camino para entender las interacciones comportamentales en los insectos sociales y su incidencia como condiciones habilitantes en la evolución de dichos grupos. En el siguiente capítulo se desarrollarán algunos elementos sobre la división del trabajo en colonia de insectos sociales, en dirección a caracterizar la entidad colonia, destacando que dichos estudios han sido funcionalistas, dando como resultado una definición de tareas centra en adecuación, y se presentará otra manera de caracterizar tareas en sociedades de insectos, siendo ésta la clave para comprender la organización funcional-estructura de las colonias y poder dar cuenta de cómo se mantiene el nivel superior.

EL ESTUDIO DE LAS TAREAS

LA organización de las tareas ha jugado un papel importante en el éxito evolutivo de los organismos. En el caso de los insectos sociales la discusión clásica sobre división del trabajo se centró en la adaptabilidad de los individuos frente a las tareas y/o demanda del ambiente. No obstante, las investigaciones contemporáneas en este tema se han concentrado en la estructura y complejidad de las tareas en las colonias de insectos sociales, lo que permite abordar la idea de tareas desde otros aspectos. En este orden de ideas, el objetivo del presente capítulo es proporcionar un panorama sobre el tema de tarea en varias áreas como psicología, ciencias organizacionales y la entomología, para dar paso a una propuesta que pretende asumir las tarea no desde un ámbito funcional, sino desde los procesos evolutivos que éstas posibilitan.

TIPOS DE TAREAS

En el contexto de las ciencias organizacionales las tareas se definen como actividades que los individuos deben realizar para avanzar en su trabajo y/o vida (Liu y Li, 2012). En las investigaciones sobre desempeño y comportamiento humano las tareas son consideradas un componente crucial, por ejemplo, se ha encontrado que la complejidad de la tarea es un determinante en los procesos de toma de decisión y estrategia de las personas (Tversky y Kahneman, 1981) (Payne, 1976). Además, se ha demostrado que las características y diferencias de las tareas median en el comportamiento individual y social. En la literatura de ciencias sociales y comportamiento existe un consenso limitado sobre la comprensión de una tarea y sus características (Hackman, 1969) (Wood, 1986).

Hackman (1969) identificó cuatro marcos teóricos distintos utilizados en el estudio de las tareas:

1. *Tarea qua task*. Las tareas se definen como un patrón de estímulos que afectan a los individuos. Las características de la tarea son dimensiones del “mundo real” que se refieren a la naturaleza física de los estímulos o el material de estímulo.
2. *Tarea como requisito de comportamiento*. Las tareas se definen en términos de las respuestas de comportamiento que una persona debe emitir para alcanzar cierto nivel de rendimiento especificado o algún criterio de éxito.

3. *Tarea como descripción del comportamiento.* Las tareas se describen y se agrupan en términos de los tipos de comportamientos que las personas exhiben al realizar la tarea. Las tareas se describen de las respuestas conductuales modales de los individuos al realizar la tarea.
4. *Tarea como requisito de habilidad.* Las tareas implican la especificación de los patrones de habilidades personales o características que son requeridas para completar una tarea de manera exitosa.

Teniendo como base el trabajo de Hackman (1969), *Toward understanding the role of tasks in behavioral research*, se han desarrollado varios modelos sobre tarea y su complejidad, se destaca el trabajo de Wood (1986), Campbell (1988), Bonner (1994) y Ham *et al.* (2012). No obstante, el modelo de Wood (1986) es uno de los más empleados en la literatura y manifiesta tres componentes esenciales: 1) Los productos son conjuntos de atributos ensamblados de forma identificable, que incluyen objetos (un informe o un armario) o eventos (atender o asesorar a alguien). 2) Los actos son los patrones de comportamientos con algún propósito o dirección identificables para lograr un producto definido. 3) La información corresponde a las claves o señales informativas sobre los atributos de los objetos de estímulo en las que un individuo puede basar sus juicios para la ejecución de una tarea.

Según el estado del arte presentado por Liu y Li (2012) sobre los modelos de tareas y tareas complejas se aprecia que hay elementos recurrentes en estos modelos, como la entrada, procesamiento y salida de información, la presencia de comportamiento o acciones, los diversos modelos apuntan aspectos estructurales, funcionales o semánticos que ayudan a caracterizar qué es una tarea, los modelos varían en las relaciones que se establecen entre estos componentes.

Las investigaciones sobre tareas en el campo organizacional suelen asociarse con:

- i) Rutinas: tanto los grupos como los individuos, desarrollan rutinas habituales para abordar las tareas y necesidades de la vida diaria. Específicamente, el trabajo organizacional requiere de rutinas que son ejecutadas en realidad por equipos que interactúan (Gersick y Hackman, 1990). De hecho, parece que los sistemas sociales organizados requieren alguna rutinización del comportamiento para conseguir que el trabajo sea realizado. Los miembros de los grupos deben ser capaces de predecir las respuestas de otras personas para que la acción coordinada sea posible, y la rutinización contribuye a la previsibilidad. Lo mismo ocurre con los sistemas sociales más amplios: los grupos dentro de las organizaciones deben normalizar al menos algunos aspectos de su comportamiento para poder actuar interdependientemente con otros grupos en la consecución de objetivos colectivos (Gersick y Hackman, 1990)
- ii) Las investigaciones sobre tareas se asocian con incentivos y motivaciones, se ha determinado que los siste-

mas de recompensa inciden en la elección y en el rendimiento y desarrollo de las tareas (Tversky y Kahneman, 1981).

De otro lado, vale la pena mencionar que la literatura de tareas en animales no humanos es mínima, las investigaciones están enmarcadas en el campo de la psicología y etología y hacen referencia a estudios con mamíferos en especial primates, y el caso de organismos invertebrados la mayoría de investigación aluden a los insectos sociales, a continuación se expondrán algunas de estas ideas.

Tareas en psicología. En el campo de la psicología la realización de una tarea por parte de un individuo supone el empleo de habilidades o competencias específicas con el fin de llevar a cabo una serie de acciones en un contexto (ambiente) concreto con un objetivo claramente definido y un resultado específico. Generalmente, dentro de las investigaciones en psicología se establecen y se diseñan tareas con el objetivo de indagar o evaluar alguna habilidad o forma de proceder de los individuos.

Las tareas suelen clasificarse en dos grupos: cognitivas y físicas. Por ejemplo, una tarea cognitiva es la elección de objetos que en primates no humanos implica que el animal elija correctamente el objeto en el cual se encuentra el alimento. Con este tipo de tarea se busca evaluar la capacidad de atención en monos, el reconocimiento de señales y su actuar en consecuencias. A continuación se describirá brevemente una de las tareas que se emplea para evaluar la atención en monos: para esta tarea se utilizan tres recipientes (cubos); una persona (el ocultador) esconde alimento en uno de los cubos y la otra persona (el colaborador) ayudaba a los monos a encontrarlos. Por experiencia los monos saben que sólo hay comida en un cubo y que tienen una oportunidad, la persona colaboradora señala el cubo correcto donde se encuentra la comida. Como resultado de esta tarea se ha determinado que a pesar de que algunos monos prestan atención a la mirada y gesto del colaborador, eligen finalmente el cubo al azar. Los investigadores concluyen que en los monos la respuesta a esta tarea no radica en el hecho de prestar atención a la dirección señalada, sino que los monos parecen no comprender el significado de ese gesto y su pertinencia para encontrar el alimento (ejemplo extraído de los trabajos de Hare y Tomasello (2004); Call, *et al.* (1998)).

En este sentido, la noción de tarea juega un papel importante en el campo de la experimentación. Especialmente en psicología la tarea constituye una situación de trabajo, que demanda de habilidades cognitivas. En algunos casos se busca establecer equivalencia de tareas cognitivas en diferentes grupos (primates, córvidos, canes), lo que hace posible, por ejemplo, evaluar el rol de los factores ecológicos y sociales que están relacionados con los procesos cognitivos. En estudios comparativos se pretende establecer las diferencias y similitudes de la cognición en diferentes especies, lo que

contribuye a las explicaciones sobre la evolución de la cognición. Por lo tanto, la tarea juega un papel indispensable en la experimentación, especialmente en el campo de la cognición, para entender su evolución.

En cuanto a las tareas físicas, se evalúan habilidades “físicas” generalmente vinculadas con desplazamiento, movimiento de los individuos y el uso de herramientas (Emery y Clayton, 2009) (Boesch y Boesch, 1990). Por ejemplo, la tarea trampa-tubo, en la que un animal tiene que utilizar una herramienta para extraer una recompensa de comida de un tubo horizontal, que tiene una “trampa” a lo largo de su longitud en la que caerá la comida si se tira o empuja sobre el mismo. Esta prueba es considerada referencia para el entendimiento causal en el dominio físico, y se ha utilizado para probar la utilización de herramientas en otras especies.

La distinción entre tarea cognitiva y tarea física es usual en la literatura de psicología, sin embargo, no hay una demarcación conceptual sobre la diferencia y límites entre tareas cognitivas y físicas. Claramente, todas las tareas demandan de alguna actividad cognitiva, que a su vez requiere de un esfuerzo físico, aunque éste no implique necesariamente el desplazamiento de los individuos o la utilización de herramientas. Esta clasificación de tareas podría derivar en una disertación entre cuerpo/mente, situación que es de pleno conocimiento de los investigadores, quienes parecen utilizar la distinción por efectos prácticos. Lo que se pretende destacar es que tanto una tarea cognitiva como una tarea física constituyen una unidad de trabajo que requiere de una cantidad determinada de esfuerzo (Blanch, 1996), lo que guarda cierta relación con la noción de tarea en insectos sociales a diferencia que en éste último caso la unidad de trabajo está relacionada con la supervivencia y reproducción de la especie, y en psicología se emplean para medir o evaluar algunas habilidades de los individuos. Se puede establecer que la noción de tarea en insectos está comprometida más con el resultado final de la tarea en miras a una contribución positiva a la adecuación de los individuos, que con su desarrollo.

Quizás la noción restringida (contribución a la adecuación) de tarea en insectos sociales esté relacionada con las pocas investigaciones sobre cognición en otros grupos que no sean mamíferos y aves. Como bien lo expresa Bekoff *et al.* (2002), los trabajos en etología, por mucho tiempo, cayeron bajo la influencia del conductismo e ignoraron las implicaciones cognitivas de los logros flexibles y diversos de los animales. Para Griffin (1976) (2013), la etología cognitiva no es sólo el estudio de los comportamientos naturales complejos de especies distintas, también tiene que involucrar el estudio de temas tabú como la conciencia en otras especies. Una etología cognitiva que ignore la conciencia, la elección, la deliberación, la planificación, las intenciones y otros procesos mentales no es posible para Griffin. Ahora bien, la pregunta es, ¿éste tipo de cuestiones

llevadas al campo de los insectos sociales ayudaría a enriquecer la noción de tarea?

Sumado a lo anterior, es de notar que las investigaciones tradicionales sobre comportamiento social están íntimamente ligadas con los modelos de teoría de juegos (Maynard Smith, 1982), centrados en estrategias evolutivas y matrices de pago (Hammerstein, 1998), estos modelos predicen qué tipo de estrategia de comportamiento puede evolucionar en un entorno social particular sin tener en cuenta los requisitos cognitivos. Esto no quiere decir que dichos modelos no contribuyan al entendimiento del fenómeno, sino que faltan estudios detallados en aspectos como reconocimiento, memoria y coordinación. Dependiendo del tipo de comportamiento social, la demografía y estructura específica de la población a investigar, se requieren habilidades cognitivas muy diferentes para que un comportamiento social, como por ejemplo la cooperación, sea posible (Dugatkin y Alfieri, 2003).

Desde la psicología evolutiva, Linda Caporael (2014a) propone un modelo narrativo de la dinámica estructural de la evolución de nuestra especie desde un enfoque evolutivo del desarrollo consistente con el darwinismo. Su modelo postula que la ecología y la morfología han obligado a los seres humanos a vivir en grupos y a comprometerse en varias tareas para su automantenimiento, argumentado que la estructura de los grupos depende de las configuraciones básicas que son la conjunción de forma, tamaño y tarea encarnados dentro de los grupos. La ventaja selectiva para la evolución de la sociabilidad está representada en la coordinación de la actividad, la adquisición, reproducción y mantenimiento de los recursos, incluyendo información, conocimiento y prácticas dentro y entre generaciones.

Para la autora los sistemas mentales humanos debieron haber evolucionado basados en las interrelaciones del cuerpo, las tareas, la ecología y la cultura de la evolución de los seres humanos. El establecimiento de una tarea modal (como forrajear, cazar, desplazarse en grupo de un lugar a otro etc.) implica según su modelo el desarrollo de ciertas *affordancias* particulares de cada configuración e imponen ciertas demandas sobre los individuos para desarrollar y mantener la pertinencia de los grupos. En este orden, claramente la configuración de las tareas juega un papel importante en la evolución y desarrollo de las capacidades cognitivas de los grupos. Siguiendo su propuesta evolutiva es plausible explorar algunas analogías entre la configuración de tareas modales, el desarrollo y el establecimiento de hábitos que han estimulado y permitido la evolución y mantenimiento de los grupos sociales.

La propuesta de Caporael (2014a) de configuraciones nucleares (dyadas, grupos, bandas y macrodemes) a través de tareas modales; guarda relación con la propuesta de tipos de tareas en insectos sociales de Anderson y Frank (2001) en cuanto a la organiza-

ción de las sociedades basada en tareas donde se tiene en cuenta el número de individuos y la organización de la misma. Es importante aclarar que en ningún momento este documento intenta acomodar o adaptar el modelo sobre evolución humana que propone L. Caporael para explicar la individualidad colonia. No se puede perder de vista que la hipótesis de la autora es que los aspectos únicos de los sistemas mentales humanos habrían evolucionado en grupos y debieron corresponder a las características de las tareas modales, que se basan en las interrelaciones de cuerpo, tareas, ecología y cultura de los seres humanos en evolución (Caporael y cols., 2014b). Las configuraciones nucleares (de Caporael) proporcionan un contexto o nicho para las tareas o actividades que son específicas para ese nivel de organización; cada configuración de grupo ofrece posibilidades funcionales y problemas de coordinación que no existen en otros niveles.

Dado que el caso de estudio de esta investigación es la transición de individuos solitarios a colonias, se hace necesario presentar un panorama general del estudiado las tareas en sociedades de insectos.

ORGANIZACIÓN DEL TRABAJO EN INSECTOS SOCIALES

La división del trabajo¹⁹ es uno de los aspectos más estudiados del comportamiento de las colonias de insectos sociales (Oster y Wilson, 1978) (G. E. Robinson, 1992) (J. F. Traniello y Rosengaus, 1997) (Beshers y Fewell, 2001) (Duarte, Pen, Keller, y Weising, 2012) durante años las investigaciones se han centrado en entender la integración del comportamiento individual de las trabajadoras en la organización de las tareas y de cómo la regulación de la división del trabajo puede contribuir a la eficiencia de la colonia.

En la década de los setenta el estudio del comportamiento de las colonias de hormigas se concentró en la división del trabajo; lo que se quiere hacer notar en esta investigación es que los primeros modelos sobre organización del trabajo en insectos sociales se centraron en establecer el valor adaptativo de las funciones de las tareas, en concordancia a los programas clásicos adaptacionistas posteriormente criticados por Gould y Lewontin (1979). Las primeras investigaciones en división del trabajo mol-

¹⁹La noción de división del trabajo es introducida por Adam Smith en su libro *An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations* como un elemento para alcanzar mayores niveles de eficiencia y productividad económica; mecanismo que explica por qué le resulta favorable a una sociedad contar con personas especializadas en un trabajo. El concepto smithiano de división del trabajo refiere a la división de un proceso o tarea en partes, cada una se lleva a cabo por un individuo diferente. Las ventajas principales que genera la especialización son: 1) Aumenta la habilidad de los trabajadores, se genera en cada uno de ellos mayor destreza. 2) Ahorro de tiempo en el desarrollo de las tareas productivas, tiempo que comúnmente se pierde al pasar de una ocupación a otra. 3) Permite la invención de una gran cantidad de máquinas que facilitan y abrevian el trabajo, haciendo que un hombre haga el trabajo de muchos.

dearon una noción de tarea bajo el concepto de adecuación en los procesos biológicos. Sin embargo, los modelos actuales tratan a las colonias como sistemas descentralizados y autoorganizados en donde el comportamiento surge de las acciones independientes y las decisiones de los trabajadores (Beshers y Fewell, 2001), desplazando su atención a determinar los procesos de organización y comportamiento de las colonias, evaluando las tareas no por la repercusión en adecuación del colectivo, sino por su organización y estructura.

Ergonomía en las castas de los insectos sociales

Los estudios clásicos sobre hormigas realizados por Hölldobler, Wilson, Oster, a partir de la segunda mitad del siglo XX, muestran que las diversas especies presentan castas altamente especializadas y que en particular los trabajadores de las especies dimórficas, pueden realizar solamente una tarea o muy pocas durante toda su vida dado que poseen cuerpos y repertorios conductuales claramente modificados para ese fin, escenario que permite restringir y definir funciones y estrategias de los individuos. A partir de estas investigaciones se establecieron dos patrones generales de división del trabajo: polietismo temporal, o patrones correlacionados con la edad en la ejecución de tareas, y polietismo morfológico, en el que el tamaño y/o forma de un trabajador está relacionado con su desempeño en la tarea.

Polietismo temporal está muy extendido en los insectos sociales e invariablemente sigue el patrón de que los jóvenes trabajadores realizan tareas al interior de la colonia y los trabajadores de más edad realizan tareas externas, tales como búsqueda de alimento y defensa (G. E. Robinson, 1992). Polietismo morfológico se encuentra en termitas y en aquellas especies de hormigas con subcastas diferenciadas dentro de la casta de los trabajadores, tiene un comportamiento más especializado. Por ejemplo, para la defensa y la búsqueda de alimento. Con la especialización se da el desarrollo de patrones alométricos propios, las mayores modificaciones fenotípicas de las castas se encuentran en la cabeza y la mandíbula; los trabajadores anatómicamente diferentes en varias especies de hormigas han evolucionado únicamente como especialistas para alguna de las tres principales tareas: defensa, masticación-trituración de semillas, y recolección-almacenamiento de alimentos (Forrageo).

El polietismo temporal, en otras palabras, la división del trabajo por edad es mucho más frecuente en las hormigas que en el polietismo de casta (la división del trabajo correlacionada con las diferencias anatómicas). Sólo una especie, *Amblyopone pallipes*, es conocida que carece de polietismo temporal por completo. Todos los estudios restantes hasta la fecha muestran alguna variación en el polietismo de la edad "típica", en el cual los trabajadores jóvenes se dedican al cuidado de las crías y otras formas de trabajo dentro del nido, mientras que los trabajadores de más edad tienden a viajar

fuera del nido para la construcción del nido, defensa, y forrajeo.

Wilson (1968), en sus investigaciones sobre ergonomía, asume que los trabajadores adultos de casi todas las especies de insectos sociales cambian los roles a medida que envejecen, progresando normalmente de cuidadoras (*nursing*) a forrajeras. No obstante, reconoce que cada especie tiene su propio patrón distintivo de polietismo temporal y cambios de comportamiento acompañados de variaciones en la actividad de las glándulas exocrinas. Por ejemplo, las abejas trabajadoras presentan una serie de cambios hormonales a lo largo de su ciclo de vida que están en relación con las tareas que realizan: durante las primeras semanas las trabajadoras se desplazan del cuidado de las crías al mantenimiento de nidos hasta el forrajeo, en este proceso la actividad de las glándulas hipofaríngeas y de cera disminuye mientras aumenta la actividad de las glándulas labiales. En este sentido: “Así como una especie puede manipular su propia biología del desarrollo en el curso de la evolución para producir relaciones óptimas de castas físicas, puede ajustar el programa de cambio de roles durante la vida adulta para acercarse a proporciones óptimas de castas temporales” (E. O. Wilson, 1968).



Figura 6. Ergonomía casta obreras en hormigas (Tomada de Wilson, (1968))

En este diagrama se presentan tres subcastas trabajadoras de una especie de hormiga polimórfica generalizada, y se visualizan los principales periodos de trabajo por los que atraviesa un individuo a lo largo de su vida (los periodos de trabajo indican la frecuencia con la que una tarea se realiza), dando como resultado una correlación directa entre el tipo de castas y la frecuencia con la que realiza una tarea.

A pesar de que las investigaciones señalaban que las tareas en las hormigas estaban relacionadas con su tamaño, hay poca evidencia empírica que demuestra que las hormigas se especialicen en una tarea, los estudios han mostrado cierta superposición entre las tareas realizadas por un tamaño particular de hormiga. En consecuencia,

técnicas estadísticas fueron desarrolladas para decidir si las tareas realizadas por un tamaño de hormiga eran muy distintas de las realizadas por otro. Algunos estudios llegaron a la conclusión de una correlación entre tamaño y tarea. Sin embargo, incluso en especies con diferentes tamaños de trabajadores, el comportamiento de una hormiga cambiaba si las condiciones cambian. Se estableció que la eliminación de las hormigas de un tamaño hace que los demás cambien de tareas.

Wilson (1968) intentó medir la tasa de corte de hojas en las hormigas *Atta cephalotes* que necesitaban de hojas para mantener los cultivos de hongos, con los cuales alimentan a las larvas. Para ello, aisló grupos de hormigas por tamaño y luego midió la tasa de corte de hojas en pedazos y la cantidad de oxígeno que esto demandaba. El objetivo era identificar qué hormigas eran más eficientes para cortar la mayor cantidad de hojas con relación a la cantidad de oxígeno consumido. Había dos clases de hojas: pétalos suaves de color rosa y hojas duras. Se encontró que los tamaños de hormigas que normalmente cortan pétalos rosas no eran necesariamente las más eficientes, pero los tamaños de hormigas que por lo general cortaban hojas gruesas eran los más eficientes y cortaban más hojas según la relación peso por volumen de oxígeno consumido. Con lo anterior concluyó que las *A. cephalotes* han evolucionado para maximizar la eficiencia de corte de vegetación dura, mas no la suave. Sin embargo, este tipo de conclusión deja abiertos muchos cuestionamientos. Por ejemplo, Gordon (2010) destaca que estas investigaciones no contemplan aspectos ecológicos que varían de una colonia de laboratorio a una colonia de campo y que claramente variarían los resultados del experimento: “Quizás lo más importante para la supervivencia de la colonia no sea la velocidad o perfección de los cortes de las hojas, quizás el tamaño no tenga nada que ver con el corte de la hoja”.

Gordon ejemplifica que hay especies, en donde las hormigas hacen *hitchhike* (aven-tón o raite) montando a lo largo de otras hormigas más grandes; se observó que las hormigas pequeñas persiguen moscas parásitas que ponen sus huevos en las hormigas líderes. Más recientemente, Charles Yackulic y otros han encontrado que el *hitchhike* por parte de las hormigas pequeñas tiene otras funciones: Los *hitchhike* recogen la savia que se escapa de los bordes de las hojas mientras que los trabajadores mayores están realizando y eliminando parásitos fúngicos de las hojas antes de ser llevadas al nido. Así la evolución de diversos tamaños en los trabajadores de *Attini* podría depender menos de su eficiencia en el corte de hojas, y más en la capacidad de un determinado tamaño de hormiga para hacer frente a un cierto tamaño de parásito, o los beneficios para el hongo, el suministro de alimentos de las hormigas, y la limpieza a fondo de los fragmentos de hojas. En consecuencia, concluye que el juicio sobre lo que parece más eficiente puede no coincidir con la acción real de la evolución.

En resumen, los trabajos iniciales sobre división del trabajo en insectos sociales se

dedicaron a establecer correlaciones entre el comportamiento y la edad del trabajador o la morfología de la casta. Sin duda, este enfoque ha sido de gran valor para el estudio de la ecología de la división del trabajo. Sin embargo, Beshers y Fewell (2001) exponen tres razones por las cuales no es suficiente este enfoque para el estudio de los mecanismos de división del trabajo: en primer lugar, las investigaciones actuales permiten afirmar que la variación en el desempeño de las tareas entre los trabajadores individuales se produce independientemente de la edad o de la variación morfológica (Bourke, Franks, y Franks, 1995) (Gordon, 1989) y (Kolmes, 1986). En segundo lugar, puede ser que el tamaño y la edad sean buenos predictores de las tareas que realicen los trabajadores, sin embargo, los trabajadores a menudo responden a los cambios en el entorno social mediante la variación de la ejecución de tareas de forma independiente de las limitaciones de edad o tamaño específicos. En tercer lugar, a medida que cambian las demandas laborales de la colonia, los trabajadores muestran flexibilidad de comportamiento, ya sea realizando tareas no vistas con anterioridad en sus repertorios de tarea (Gordon, 1996) (G. E. Robinson, 1992).

Función y adaptaciones en las tareas¹⁹

La manera como se entiende la función en los estudios sobre ergonomía y optimización de las castas, encaja con la concepción etiológica en biología, es decir, entienden que la función de algo es causa de su existencia o posición: “[la función] es un efecto que algo tiene. Explica por qué está ahí” (Godfrey-Smith, 2013a) (p. 62), en otras palabras, mayor especialización produce más eficacia ergonómica, esta función ha permitido la selección de ciertas castas, de hecho, se podría afirmar, que la función de la casta vendría a ser el efecto por el cual éstas han sido adaptativas. En general, las investigaciones tradicionales en insectos sociales se han centrado en explicar cómo las funciones y la especialización de las castas constituyen el éxito adaptativo de este grupo, basados en la eficiencia que deriva de la división del trabajo al interior de las colonias, la habilidad de las obreras para distribuir eficientemente el trabajo y responder como grupo a las condiciones ambientales.

²⁰El tema Estructura-Función ha sido un debate fundamental en biología, ha estado presente a lo largo de su historia, por ejemplo, en las discusiones sobre forma y función del preformismo y epigenetismo del siglo XVI- XVII, los argumentos del diseño de W. Payle en el siglo XVIII, los debates de naturalistas como G. Cuvier y G. Saint-Hilaire en el siglo XIX, pasando por la propuesta Darwiniana y atraviesa los diversos proyectos y perspectivas evolutivas contemporáneas. Dada la complejidad y extensión del tema, el debate Estructura-Función ha estado cercano a otras discusiones importantes en biología como adaptacionismo, teleología y reduccionismo. A sabiendas de que la discusión es muy extensa, el objetivo de este texto no es ahondar en los argumentos históricos sobre Estructura y Función, sino hacer algunas precisiones alrededor del concepto de función y estructura que permita posteriormente relacionarlo y aplicarlo a la discusión actual sobre la estructura del comportamiento social, en el caso específico de las colonias de hormigas, la estructura de tareas y la complejidad que demandan las mismas.

El enfoque adaptacionista ha estado presente en muchos campos de la biología, en especial ha generado impacto en los estudios que se han hecho sobre comportamiento en general de los organismos, incluyendo las investigaciones sobre insectos sociales. Esta perspectiva fue interpelada por autores como Gould y Lewontin (1979), quienes evidenciaron dos errores en la idea de que los organismos fueran entendidos como productos de aquellos rasgos que habían sido seleccionados para dar “solución” a algún “problema” planteado en un momento por el medio ambiente del organismo: 1) Considerar a los organismos como colecciones o amalgamas de rasgos distintos. A lo que Godfrey-Smith y Wilkins (2001) denominan una visión “atomística” del organismo. 2) Asumir que el medio ambiente es una condición preexistente a la cual el organismo debe responder, idea desarrollada por Lewontin (1983) como la concepción “alienada” del organismo en relación con su entorno.

Con estos dos errores, Gould y Lewontin consideraron que las posiciones dominantes deberían ser reemplazados por una visión que reconozca la naturaleza integrada de los organismos y la interacción recíproca o bidireccional de los mismos y sus entornos. El punto no era que los rasgos no fueran soluciones a los problemas ambientales en el sentido estándar, sino que muchos de los rasgos no lo son. Estos biólogos también plantean que el enfoque en la explicación adaptativa había conducido a hábitos metodológicos descuidados y sesgados en biología evolutiva (Godfrey-Smith y Wilkins, 2001); las investigaciones se centraron en algún fundamento adaptativo para cada rasgo que pudiera describirse. La propuesta alterna de Gould y de Lewontin fue los “*spandrel*” termino (derivado del léxico de arquitectura) que corresponde a las características de una estructura que no fue directamente moldeada por la selección natural o el diseño deliberado, sino que es un subproducto de la selección. No obstante, este concepto no captó la amplitud del programa que proponía. El núcleo fuerte de este programa es la idea de que los procesos evolutivos están sujetos a una larga lista de influencias, muchas de ellas aisladas, pero que interactúan de formas muy complejas. Por ejemplo, la biología evolutiva se ha centrado en gran medida en las características de los organismos adultos, desatendiendo el hecho de que los adultos son el resultado de las secuencias de desarrollo que comienzan con una sola célula, y que están en continua interacción con otros individuos de la misma especie o de otras especies durante su desarrollo, y bajo los criterios de la presente investigación se puede afirmar que también se ha desatendido a los colectivos (tipo colonia) y sus trayectoria ontogénicas y filogenéticas.

Gould y Lewontin también veían un problema en las especulaciones adaptativas que se hicieron del comportamiento, que vinculaban un análisis de optimalidad como un conjunto de herramientas formales que encarnan la suposición de que la selección generalmente producirá la mejor solución posible a un problema adaptativo (Maynard

Smith, 1982). Como respuesta se consideró que muchos factores que podrían ser llamados no selectivos ya estaban presente en la biología convencional y por lo tanto no era necesario revisarlos, en este caso específico Maynard Smith (1982) señala que en parte para el establecimiento de un análisis de optimalidad se requiere la definición de un conjunto de fenotipos alternativos con los que se va a comparar, lo que para Maynard Smith equivalía a una descripción de las restricciones de desarrollo, esto podría ser cierto, sin embargo no se ha hecho un debate extenso sobre cómo deben formularse las restricciones y los constreñimientos.

En el caso de las sociedades de insectos, las investigaciones actuales muestran la relevancia de los conocimientos de evo-devo para la comprensión de la evolución de las conductas relacionadas con la eusocialidad en especial el descubrimiento de mecanismos moleculares subyacentes al desarrollo de ciertos rasgos morfológicos y luego el uso de esa información como base para estudiar la evolución de nuevas versiones de ese rasgo, según el trabajo de Toth y Robinson (2007) y (2009) los resultados de evo-devo brindan tres ideas principales que pueden aplicarse a estudios de la evolución del comportamiento social:

- La organización modular de los planes corporales; la diversidad en la forma surge de la especialización adaptativa de segmentos o apéndices. Esta idea ha elucidado los roles de dos genes, *Amfor* y *Ammv1*, en la regulación del comportamiento social de las abejas melíferas. En *Drosophila melanogaster*, el gen de alimentación codifica una proteína quinasa dependiente de GMPc (proteína quinasa G; PKG), y la variación alélica natural en este gen da como resultado dos fenotipos, “cuidadores” y “exploradores”. Aunque *D. melanogaster* vive la mayor parte de su vida de manera solitaria, las variaciones conductuales asociadas con las diferencias alélicas sugieren un paralelo interesante con el comportamiento de recolección de alimentos de las abejas. Específicamente, las abejas melíferas que exhiben cambios de comportamiento relacionados con la edad; por ejemplo, las abejas jóvenes permanecen en la colmena (análogamente a los “cuidadores” de las moscas) pero a medida que envejecen, “huyen” fuera de la colmena en busca de comida. Se descubrió que *Amfor*, un ortólogo de la *Drosophila* para el gen regula este cambio de conducta relacionado con la edad en las abejas melíferas. Los niveles de ARNm de *Amfor* en el cerebro son mayores en las forrajeras que en las abejas que trabajan en la colmena, y la activación experimental de la PKG causa una alimentación precoz. La expresión de *Amfor* está socialmente regulada en las abejas: niveles del ARNm de *Amfor* también se encuentran elevados en los cerebros de las abejas jóvenes inducidas a forrajear temprano debido a la falta de abejas más viejas. La señalización de cGMP también afecta la excitación de alimentación en *Caenorhabditis elegans* y a la especie *Pogonomyrmex barbatus*,

lo que demuestra la “fragilidad” evolutiva de las vías que implican la señalización de PKG. Por lo tanto, los cambios evolutivos en la regulación de genes son importantes para generar variación en el comportamiento social.

- A pesar de que los cambios en las secuencias de codificación pueden ser importantes para la evolución de los nuevos rasgos, muchos rasgos surgen de los cambios en la expresión génica. Los cambios en la expresión génica, que afectan el tiempo, la ubicación o los niveles generales de abundancia de ARNm, reciben cada vez más atención para la evolución del comportamiento.
- La idea de un “kit de herramientas” genético para el desarrollo que se conserva en gran medida a nivel molecular en diversos taxones (por ejemplo, genes *hox* “homeobox” y forma corporal). El kit de herramientas genéticas para el desarrollo consiste en un conjunto de genes con funciones especializadas, especialmente factores de transcripción. Actualmente hay varios casos de genes específicos, vías o redes con roles conservados en todas las especies que son importantes en el comportamiento.

A pesar de los esfuerzos contemporáneos en este campo de Toth y Robinson (2007) y (2009) reconocen como desafortunado que, en algunos casos, los estudios evo-devo carecen de un contexto ecológico fuerte, en parte debido a un enfoque en taxones genéticamente tratables, en lugar de aquellos que están mejor posicionados taxonómicamente para abordar cuestiones evolutivas. Consideran que los estudios venideros deberían hacer un esfuerzo por integrar la perspectiva ecología del comportamiento con el conocimiento cada vez mayor sobre los genes y las vías moleculares implicadas en el desarrollo de los organismos sociales, lo que resultaría en una perspectiva más rica de la que presenta actualmente evo-devo: “A full integration of knowledge about the molecular and neural basis of behavior, in addition to its ecological context and phylogenetic history, can provide a strong framework for studying the evolution of social behavior, and the selective forces that contribute to it” (2003 p.340).

Hay otro tipo de estudios, al margen de evo-devo, sobre la evolución de comportamiento como los trabajos sobre construcción de nicho, que presuponen la idea, no nueva, de que los organismos reconfiguran sus ambientes, en lugar de simplemente adaptarse a ellos. Una renovación reciente del interés en considerar explícitamente estos procesos es el caso de Odling-Smee, Laland, y Feldman (2003), quienes emplean el término “construcción de nicho” como un esfuerzo para socavar el concepto de “nicho” como una cosa preexistente en la que un organismo debe conformarse.

Finalmente, se observa que el debate “adaptacionista” que genera, por ejemplo, la idea de ergonomía en las casta de insectos sociales, es replanteado a las luz de las

investigaciones actuales, donde la selección natural continúa desempeñando un papel explicativo privilegiado, pero ya no es considerada como la fuerza única y hegemónica que actúa en la evolución, y en especial las investigaciones sobre la organización del trabajo en insectos sociales ha desplazado su atención hacia la comprensión de los procesos de organización y evolución del comportamiento social de las colonias más que de su valor adaptativo.

TAREAS EN INSECTOS SOCIALES

En la literatura sobre insectos, hay una definición de tarea que goza de consenso. Inicialmente Oster y Wilson (1978) definieron tarea como un conjunto de comportamientos que se deben realizar para alcanzar algún fin y hacer una contribución positiva a la adecuación (*fitness*) de la colonia. En esta misma línea, tres décadas después, Anderson y Frank (2001) definen tarea como una unidad de trabajo que hace potencialmente una contribución positiva, aunque pequeña, a la aptitud inclusiva. Proponen que una tarea puede ser dividida en subtareas, entendidas como unidades de trabajo, que puede ser discreta, pero que no contribuye a la adecuación a menos que otros individuos completen sus propias unidades adicionales de trabajo (Franks, 1987) (C. Anderson y Franks, 2001).

El concepto de tarea empleado en el contexto entomológico está subordinado al resultado de ésta, en otras palabras, la contribución resultado de la realización de una tarea puede hacer a la aptitud inclusiva. En la definición de tarea de Wilson, Anderson y Frank (2001), la adecuación juega un papel central, consecuencia, en parte, de la afinidad con las teorías de la síntesis evolutiva, donde la evolución es entendida como cambio intergeneracional de frecuencias alélicas en las poblaciones (Futuyma, 2013), y la adecuación representa el éxito diferencial de los genotipos, y se mide por el número relativo de descendientes vivos que deja un individuo, indicando en qué medida sus genes estarán presentes en la siguiente generación. Sin embargo, esta discusión empieza a tener inconvenientes cuando se estudian organismos como los insectos sociales, dado que los individuos no se reproducen (casta obrera), y su aportación medida en adecuación es indirecta: cuando los genes son “idénticos” por descendencia, y se ayuda a un familiar cercano a reproducirse, el organismo favorece la transmisión de sus propios genes a la siguiente generación (W. D. Hamilton, 1964).

A continuación, se hará una breve descripción de algunas tareas prototípicas que realizan las trabajadoras al interior y exterior de la colonia:

- * Construcción y mantenimiento del nido: manipulación de piedras hacia una dirección (mover, empujar y escarbar)

- * Forrajeo: localizar un área de alimentación o un tubo de agua o vagar fuera del nido.
- * Cuidado de crías: manipular crías (alimentar, grooming, y mover)
- * Grooming: grooming así mismos, dar o recibir grooming a otras hormigas.
- * Trofilaxis: recibir y dar alimento líquido a otra hormiga adulta.
- * Deambular por el nido: por momentos una hormiga se mueve dentro de la pared del nido y no participa en ninguna tarea activa.
- * Inactivo: inmovilidad y no compromiso con alguna tarea.

Las tareas de aseo se incluyen en la tarea de mantenimiento del nido, las hormigas recogen los cuerpos de las hormigas muertas y material vegetal y los depositan en un sitio particular ([Gordon, 1999](#)) para mantener las condiciones apropiadas del nido o la colmena.

Las tareas de deambular e inactividad han recibido gran atención en los últimos años. Sin embargo, no hay claridad de su función ecológica siendo varias las explicaciones que se han planteado para estas tareas, desde pensar que los trabajadores inactivos actúan egoístamente conservando su energía y reduciendo al mínimo su exposición al riesgo, lo que les permitiría asegurar la postura de sus propios huevos, también se ha llegado a pensar que la inactividad constituye una función, que aún no ha sido identificada quizás estos individuos juegan un papel en la comunicación de la colonia o actúan como reservas de alimento. Una explicación alternativamente, muy divulgada, es que la inactividad puede ser una limitación relacionada con la edad; los trabajadores jóvenes pueden ser menos activos debido a la inexperiencia y vulnerabilidad física, y los trabajadores de mayor edad son menos inactivos, debido a la senescencia. En última instancia, la cuestión de por qué las colonias producirían tantos trabajadores inactivos, a pesar de los altos costos potenciales de producción y mantenimiento, sigue siendo en gran medida un misterio (revisión de [Charbonneau y Dornhaus \(2015\)](#)).

Una de las explicaciones más simples para la inactividad es que, debido a la necesidad fisiológica de reposo (o sueño), incluso en los insectos ([Klein, Klein, Wray, Mueller, y Seeley, 2010](#)), todos los trabajadores pueden estar gastando una cierta cantidad de tiempo en la inactividad. En tal caso, sería de esperar que todos los trabajadores tengan necesidades más o menos similares: se ha podido establecer que los trabajadores pueden variar en los niveles de actividad en el transcurso de los ritmos circadianos; y entre estaciones ([Klein y Seeley, 2011](#)). Observaciones de los patrones temporales de inactividad muestran niveles altos de inactividad durante la noche, lo que sugiere un ritmo circadiano, que está en relación con actividades extra-nido como forrajeo en las

que se pasan la mayoría del día los individuos.

Las tareas de inactividad y deambular resultan interesantes, por varias razones, en primer lugar, parece que se desmiente la idea de que las hormigas están trabajando ininterrumpidamente. Por otro lado, esta inactividad podría ser considerada como individuos gorriones o tramposos, que se benefician de acciones cooperativas sin incurrir en costo alguno, aunque son más las investigaciones que apuntan a otro tipo de explicaciones. Difícilmente estas tareas pueden ser consideradas como unidades de trabajo, como lo propone Anderson y Franks (2001) que contribuyan de manera directa o indirecta a la adecuación de los individuos. Por consiguiente, esta investigación considera que tareas como inactividad y deambular impulsan la necesidad de ampliar la noción de tarea en insectos sociales para no reducirla al aporte que éstas puedan hacer a la adecuación del individuo o del grupo, pues dichas tareas cobran sentido si son evaluadas con relación a otras tareas, siendo puentes de conexión, comunicación o acople entre tareas.

La asignación de tarea

Gordon (1996) (1999) propone cambiar la noción de división del trabajo pues resulta engañosa dado que no describe la organización de las tareas en las colonias de insectos sociales, además hay poca evidencia de una especialización individual persistente en la tarea.

El uso de división del trabajo tiende a centrar la atención en las diferencias entre los individuos a nivel de sus atributos internos, enfoque que distrae de las principales cuestiones de interés en las investigaciones actuales sobre sociedades de insectos, que pretenden comprender ¿cómo los individuos interactúan entre sí y con sus entornos; cómo se regula el comportamiento de las colonias durante su vida; cuáles son las fuentes de variación entre las colonias para la regulación del comportamiento y cómo evoluciona la regulación colectiva del comportamiento de las colonias?

Las hormigas deben cumplir con muchas tareas, es extraordinaria la forma como lo hacen, aunque no hay un control central y la reina no está enviando mensajes para organizar ni direccionar las tareas de cada uno de los miembros la colonia, la asignación de tareas ocurre a través de procesos distribuidos, por los cuales se ajusta el número de individuos a una tarea. Gordon (1996) describe la asignación de tareas en las colonias de hormigas del género *Pogonomyrmex* de la siguiente manera: inicialmente las recolectoras viajan lejos del nido aproximadamente 10 a 30 metros de distancia, y luego se abren en abanico en busca de semillas, al encontrarlas las llevan al nido para ser procesadas y almacenadas. Las patrulleras son las primeras hormigas en abandonar el nido

en la mañana para identificar y buscar zonas de recolección, eligiendo de esta manera la dirección de forrajeo del día. El regreso de las patrulleras estimula a las recolectoras a empezar su trabajo. Mientras que las trabajadoras de mantenimiento del nido retiran el suelo seco que se acumula en el interior del mismo durante la excavación y reparan las cámaras subterráneas. Finalmente, las trabajadoras de limpieza manipulan y ordenan por montículos la basura (el número de estas trabajadoras es más pequeña que el de cualquier otro grupo).

Se ha podido establecer que las hormigas pueden cambiar de tarea si se requiere mayor número de individuos para realizar una tarea en la que éste en juego la supervivencia del grupo. En este orden de ideas, si se necesitan más recolectoras las trabajadoras de mantenimiento, patrullaje o limpieza pueden cambiar su tarea para ir a forrajear. Si se necesitan más patrulleros, las trabajadoras de mantenimiento del nido cambiarán sus tareas para patrullar. Si se requieren más trabajadores de mantenimiento, deben ser reclutadas de los trabajadores más jóvenes en el interior del nido, mientras tanto las trabajadoras de limpieza traen piedras de la zona alrededor para cubrir el montículo y así refuerzan el olor de la colonia (Gordon y Mehdiabadi, 1999) (Gordon, 2010). El comportamiento de una hormiga puede cambiar si las condiciones cambian. Las hormigas pueden cambiar de tarea si se requiere mayor número de individuos para realizar otra tarea en la que esté en juego la supervivencia del grupo: “Una hormiga puede cambiar su tarea de un día para otro, si las condiciones cambian.” (p. 32).

Gordon (2010) concluye, para el caso de las hormigas cosechadoras, que la asignación de tareas se ve afectada por la frecuencia de encuentros entre los individuos que conforman la colonia; las hormigas pueden llevar un “registro” de encuentros casuales con otras hormigas (reconocimiento por feromonas): “Una hormiga recolectora puede esperar otras tres recolectoras por minuto; si encuentra más de tres puede que siga la regla de volver al hormiguero. Dado que las colonias de mayor edad y tamaño producen más forrajeras, las hormigas podrían comportarse de manera diferente en las colonias mayores porque es probable que encuentre más hormigas” (p. 48). Este tipo de comportamiento surge a partir de interacciones locales entre individuos, sin la necesidad de que haya una planeación centralizada en las colonias de los insectos sociales. Es claro que las hormigas no pueden saber con cuántas forrajeras, constructoras o recolectoras están trabajando en un momento determinado, pero sí pueden registrar (por medio de señales químicas del ambiente) con qué miembros de cada grupo se han cruzado en su trayecto diario y adecuar su conducta a las necesidades de la colonia a partir de esta información.

Por ejemplo, la tendencia de una hormiga para realizar el trabajo de limpieza, llevando objetos y ordenando los montones de basura de la colonia, se relaciona con la

historia reciente de breves contactos antenales entre las hormigas de dos maneras: en primer lugar, el tiempo que una hormiga pasa realizando trabajos de limpieza se correlaciona positivamente con el número de trabajadoras de limpieza que la hormiga había conocido mientras estaba lejos del basurero. En segundo lugar, las hormigas que se dedican a otras tareas tienen más probabilidades de empezar a hacer trabajo de limpieza cuando su tasa de encuentro por minuto con otras trabajadoras de limpieza fue alta. La de tasa de interacción (patrones de interacción) permite a las hormigas responder a cambios en el número de trabajadoras a pesar de que éstas no pueden contar o determinar el número total de individuos que se dedican a una tarea (Gordon, 1999).

Las múltiples investigaciones en los últimos años han venido enriqueciendo la importancia de los diversos factores tanto internos como externos que afectan la asignación de tareas, a continuación se expondrán algunos elementos:

- Factores internos

Tamaño y morfología de la hormiga: en todas las especies estudiadas se ha determinado que el tamaño y la morfología está correlacionado con el comportamiento de los insectos.

Variación genética: la diversidad genética en las colonias de insectos sociales se genera por múltiples apareamientos y/o reinas que promueven la especialización de tareas facilitando la división del trabajo. Se han realizado investigaciones en colonias con múltiples reinas y con líneas patriarcales diferentes estableciendo que la realización de las tareas difiere en cada grupo (Julian, 1990) (G. E. Robinson y Page, 1989). Específicamente, para el caso de abejas se ha evidenciado que la diversidad genética aumenta la resistencia a los parásitos (Tarpay, 2003). Los estudios genéticos sobre división del trabajo han llevado a evaluar el efecto de la variación genética sobre la competencia y la cooperación dentro de los grupos y los mecanismos por los cuales evoluciona la plasticidad fenotípica extrema. Investigaciones contemporáneas conjeturan que la diversidad genética, a pesar de su potencial para causar más conflicto entre los miembros de la colonia, parece mejorar su funcionamiento, y que la plasticidad fenotípica puede resultar de los cambios regulatorios en los genes relacionados con los rasgos básicos de la historia de la vida (C. R. Smith, Toth, Suarez, y Robinson, 2008).

Factores nutricionales y de desarrollo: la especialización en los insectos sociales está asociada con polietismos (C. R. Smith y cols., 2008) (E. Wilson, 1971). Por ejemplo, las abejas inicialmente se especializan en las tareas al interior de la colmena y van cambiando a una tarea externa como forrajeo, la transición de este cambio está asociada con alteraciones fisiológicas, con el aumento de la hormona juvenil y cambios en la proteína vitelogenia, todos ellos elementos correlacionados con la edad (G. E. Robin-

son, 1987). Trabajadoras de abejas melíferas se someten a una progresión característica en la ejecución de tareas. Se ocupan de las crías durante las dos primeras semanas de vida del adulto, y más tarde comienzan el forrajeo de néctar y polen. Este cambio de comportamiento es acompañado por un aumento en el título de la hormona juvenil (JH) y una disminución en el nivel de proteína vitelogenina. JH influye en el comportamiento reproductivo y la fisiología en una amplia gama de insectos y las vitelogeninas son relacionada con el depósito de grasa en el abdomen y la cabeza. Los cuerpos de grasa aparentemente actúan como un reservorio de almacenamiento de alimentos, además esta proteína funciona como antioxidante para prolongar la vida útil de las recolectoras. Las recolectoras que tienen bajos niveles de vitelogenina, siendo el polen la única fuente de proteína disponible (Guidugli y cols., 2005). Por otro lado, se ha determinado que los factores externos como temperatura, luz y humedad durante el desarrollo también pueden afectar la preferencia de las tareas. Por ejemplo, en *Camponotus rufipes* la temperatura influye en el desarrollo larvario y en la respuesta de los individuos a estímulos térmicos en la etapa adulta (Weidenmüller, Mayr, Kleineidam, y Roces, 2009).

- Factores externos

Experiencia individual: la experiencia individual influye en la preferencia de las tareas de los individuos que se producen a partir de huevos no fertilizados. En individuos de la misma cohorte de edad, la tendencia de forrajeo se correlacionó positivamente con la exposición a experiencias exitosas del pasado (Ravary, Lecoutey, Kaminski, Châline, y Jaisson, 2007).

El rol de la experiencia individual es crucial para decidir en qué tarea especializarse, por ejemplo en experimentos con hormigas (*Cerapachys biroi*) inexpertas que salen a explorar repetidamente su entorno en busca de alimento, los investigadores se encargaron de que nunca encontraran alimento, y haciendo un seguimiento a estos individuos se dieron cuenta que estas hormigas disminuyeron gradualmente sus esfuerzos, y al final, se mantuvieron principalmente en los confines del nido y se convirtieron en cuidadores especialistas en crías, mientras que sus parientes más exitosos continuaron forrajeando en el mundo exterior. En este caso, la experiencia de éxito y fracaso determinó la especialización (Chittka y Muller, 2009).

Interacciones con el ambiente: los insectos sociales responden a los cambios y fluctuaciones del ambiente. La colonia de hormigas varía el número de forrajeras dependiendo del riesgo de depredación (MacKay, 1982), o las fluctuaciones en la disponibilidad de alimento (Gordon, 1991). Algunas especies de hormigas cambian la ubicación del nido si están en peligro o han encontrado una mejor zona de recursos. En este sentido, las interacciones sociales son fundamentales para la efectividad ante los cambios

ambientales. Dependiendo de la especie las trabajadoras pueden usar señales químicas, contacto antenal, o reclutar hormigas inactivas. El contacto con las forrajeras que regresan con éxito influye en la decisión de otras hormigas a forrajear (Gordon y Mehdiabadi, 1999) (Greene y Gordon, 2007).

Tamaño y ciclo de vida de la colonia: las colonias de insectos sociales presentan tres fases en su ciclo de vida: 1) fundación, se forma un nuevo nido con el establecimiento de una reina fecundada. 2) crecimiento ergonómico, la colonia produce obreras e incrementa su tamaño, 3) reproducción de la colonia, se producen individuos sexuales (machos y gynes) (Oster y Wilson, 1978). A lo largo del ciclo de vida de una colonia, la necesidad de algunas tareas, como la construcción de nidos y el forrajeo, debe cambiar drásticamente. En las hormigas *Lasius niger*, existen diferentes proporciones de trabajadores que están dedicados a tareas particulares sobre el crecimiento de la colonia (Mailleux, Deneubourg, y Detrain, 2003). Sin embargo, Duarte (2010) argumenta que ningún estudio empírico ha medido la extensión de los cambios de tarea con el crecimiento de la colonia. Por otro lado, se ha argumentado que el tamaño de la colonia influye en la complejidad del comportamiento social y la división del trabajo; las colonias más pequeñas deberían tener trabajadores más generalistas (C. Anderson, Franks, y McShea, 2001) (Bourke, 1999) (Karsai y Wenzel, 1998).

El estudio de los factores internos y principalmente externos, permiten concluir que a medida que cambian las demandas laborales de la colonia, los trabajadores muestran flexibilidad²¹ de comportamiento, ya sea realizando tareas no vistas con anterioridad en sus repertorios o cambiando de una tarea a otra. La asignación de tareas en los insectos sociales es un proceso que implica un grado de flexibilidad del individuo, esta flexibilidad es resultado de la plasticidad comportamental. Por lo tanto, los modelos de la división del trabajo incorporan tanto la variación en el desempeño de las tareas entre los trabajadores como la flexibilidad del trabajador individual.

²¹La plasticidad se refiere a la capacidad de un genotipo de expresar características morfológicas, fisiológicas, y de comportamientos alternativos en respuesta a las condiciones ambientales (West-Eberhard, 1989). La teoría sugiere que la capacidad de un individuo para modificar su desarrollo en respuesta a las condiciones ambientales podría facilitar la evolución de nuevos rasgos. Sin embargo, comprender a cabalidad cómo esa flexibilidad en el desarrollo promueve innovaciones que persisten en el tiempo sigue siendo objeto de estudio. West-Eberhard (2003) sugiere que la plasticidad es uno de los factores clave para la comprensión de las adaptaciones evolutivas. Ella sostiene, al igual que muchos otros biólogos evolucionistas prominentes, que la reducción en los procesos de desarrollo y cambio evolutivo a niveles genómicos no siempre es posible o preferible. Por lo tanto, propone que el tema de plasticidad fenotípica y su relación con la ecología y los patrones evolutivos es de interés central en la teoría evolutiva, dado su valor potencial de adaptación, y su impacto ecológico la plasticidad fenotípica es un factor significativo para la historia evolutiva de muchos organismos, y particularmente para entender la evolución del comportamiento.

Los estudios en genética de poblaciones establecen que hay una base genética del comportamiento, sin contemplar que los pasos que median entre una secuencia de nucleótidos y un comportamiento son variados y muy complejos. En palabras de Gordon (2010) (p. 33): "... Existe una fantasía generalizada de que los genes son pequeños paquetes de instrucciones que nos dicen a nosotros y a otros animales cómo comportarse. Sin embargo, sabemos que, de hecho, lo que hacen los genes es determinar la producción de proteínas. La expresión de los genes, determina qué proteínas se producen actualmente, es transitoria y depende del contexto. Lo más importante, incluso cuando podemos rastrear qué proteínas se fabrican cuándo y por qué genes, todavía no sabemos cómo explicar el comportamiento en función de estos productos genéticos" (p. 33).

La flexibilidad de los organismos se hace evidente en la asignación de tareas en hormigas, la plasticidad fenotípica se puede expresar a través de cambios en el comportamiento, la fisiología, la morfología, el crecimiento, la historia de vida y la demografía de los individuos (West-Eberhard, 2003) (Miner, Sultan, Morgan, Padilla, y Relyea, 2005). Más importante que la definición básica, es la evidencia de que una serie de organismos expresan plasticidad fenotípica de diferentes formas y que dicha plasticidad puede ocurrir tanto en el contexto individual como en el intergeneracional (Miner y cols., 2005) (Pigliucci, 2001).

Al margen de esta discusión se reconoce que no sólo las bases genéticas y los factores ambientales juegan un papel importante en la plasticidad. En los últimos años investigaciones en hormigas, han determinado que la experiencia individual y el aprendizaje juegan un papel decisivo en la asignación de tareas. Por ejemplo, Ravary *et al.* (2007) hacen hincapié en la importancia de la experiencia y cómo ésta interviene en el rendimiento individual y colectivo de las hormigas, sugieren que la experiencia individual puede desempeñar un papel destacado en la eficiencia de la colonia a través de sus efectos sobre el sistema de atribución de tareas:

En las sociedades de insectos, se presume que un trabajador se involucra en una tarea particular tan pronto como el estímulo asociado excede su umbral de respuesta interna. La variabilidad interindividual en los umbrales de respuesta, y por lo tanto en la selección de tareas, surge a través de muchos factores (es decir, edad, tamaño, genotipo e interacciones sociales). En consecuencia, una división del trabajo flexible y autoorganizada puede surgir de una población heterogénea de trabajadores. Se ha demostrado que la experiencia individual también puede afectar la dinámica de la especialización de tareas al moldear el comportamiento de las hormigas, probablemente a través de una modificación duradera de sus umbrales de respuesta interna. La fuerza de la experiencia reside en el hecho de que los trabajadores asignan sus

esfuerzos de acuerdo con su desempeño de tareas, modulando la división del trabajo a través de simples mecanismos de refuerzo. (p.1310).

Como se ha venido justificando las colonias de hormigas se benefician de la reasignación de tareas, y las investigaciones han demostrado que la experiencia de los individuos acelera este tipo de respuestas. Los resultados de la investigación de Ravary *et al.* (2007) muestran que los trabajadores pueden utilizar su experiencia para seleccionar una tarea después de sólo unos pocos intentos. En condiciones naturales, algunas oportunidades pueden por lo tanto ser suficientes para seleccionar un nuevo conjunto de individuos especializados y contrarrestar un cambio repentino en las necesidades de la colonia o la muerte diferencial de los individuos que participan en el trabajo arriesgado. La experiencia individual parece ser un elemento estable y robusto para organizar la división del trabajo.

Estructuras de tareas

En la literatura reciente sobre tareas en hormigas se argumenta que las investigaciones tradicionales sobre división de trabajo en insectos sociales se han centrado en la función de las tareas, específicamente en la compilación de catálogos conductuales relacionados con división del trabajo y especialización de tareas. En contraposición, Anderson *et al.* (2001) proponen que la pregunta central a responder es: *¿Cómo el conjunto de habilidades necesarias para completar una tarea influye en la organización de las trabajadoras alrededor de la tarea?* Esta cuestión los lleva a proponer que la estructura de las tareas juega un papel importante en la organización y evolución del trabajo en hormigas, distinguiendo de esta manera cuatro tipos de tareas en las sociedades de insectos: individuales, de grupo, de equipo, y de fraccionamiento (subdivisión), las tres primeras fueron propuestas por Ratnieks y Anderson (1999) Anderson y Franks (2001), y el último tipo de tarea ha sido explorado por Anderson y McShea (2001). Estas nociones continúan en revisión a la luz de diversas investigaciones empíricas sobre el comportamiento de los insectos sociales.

Tipo de tarea	Número de individuos	¿Dividido en subtareas?	Organización de subtareas
Tarea individual	Uno	No	–
Tarea en grupo	Múltiple	No	–
Tarea fraccionada <i>partitioned</i>	Múltiple	Si	Secuencial
Tarea en equipo	Múltiple	Si	Concurrente

Tabla 3. Tipos de Tareas y sus características (Tomado de Anderson y Franks (2001)).

1. *Tareas Individuales*: se realizan satisfactoriamente por un individuo, por ejemplo, la alimentación a una larva dentro de una celdilla.

2. *Tarea de grupo*: se requiere la cooperación de varios trabajadores con el fin de completar con éxito la tarea. En este tipo de tareas no hay división del trabajo, y el comportamiento de los individuos es el mismo en todo el grupo. Las tareas de grupos, donde cada individuo realiza la misma tarea, se encuentran en muchas sociedades de animales (Dugatkin, 1997).

Algunos ejemplos en las sociedades de insectos son la advertencia visual, la alieneación defensiva en *Nidulans Camponotus* y *Apoica pallens* (E. O. Wilson, 1981), la formación de estructuras físicas a partir de sus cuerpos, denominadas “auto-ensamblajes” (C. Anderson, Theraulaz, y Deneubourg, 2002), se observan varios tipos de estructuras, incluyendo puentes, balsas (hormigas *Solenopsis*) o las cubiertas que hace las hormigas *Colobopsis* en la entrada del nido para evitar ser atacadas. Ser parte y/o estar en un grupo sirve para dominar presas, aumentar la densidad de presas locales, intimidar a intrusos y competidores (Holldobler, 1983), o construir estructuras (Theraulaz, Gautrais, Camazine, y Deneubourg, 2003).

3. *Tarea en equipo*: se requiere la participación de varios trabajadores con habilidades o características especiales, como el tamaño o la fuerza. Anderson y Frank (2001) señalan que las tareas de equipos no requieren que los individuos sean miembros de diferentes castas (contra Oster y Wilson (1978)). Los equipos requieren una cooperación más estructurada que los grupos. Los individuos no sólo tienen que trabajar al mismo tiempo, también deben coordinar sus diferentes contribuciones. La actividad concurrente es crucial para finalizar con éxito una tarea de equipo porque diferentes individuos abordan diferentes subtareas.

En el caso de los vertebrados los equipos tienden a estar asociados con la alimentación y la caza. En los vertebrados, los individuos generalmente coordinan los esfuerzos para que uno o más individuos persigan a la presa, o la acorralan para que no se esconda, mientras que otros evitan su escape (revisado por Dugatkin (1997)). Por ejemplo, los chimpancés en vida silvestre cazan en grupo a monos colobos en los árboles del bosque Tai, en Costa de Marfil, los chimpancés desempeñan roles complementarios durante la caza. Uno de los individuos que llamamos guía, persigue a la presa en cierta dirección mientras los otros, los bloqueadores, se trepan a los árboles e impiden que la presa cambie de dirección. Luego otro individuo que estaba emboscado se planta frente a la presa y le cierra el paso (Tomasello, 2009) otro caso son los perros salvajes de África, algunos individuos perseguirán a la presa, e incluso pueden cambiar de líder durante la persecución mientras que otros bloquean la vía de escape de la presa. Los

equipos de vertebrados han recibido una serie de diferentes nombres, tales como grupos, coaliciones y altruistas recíprocos, nombres que obedecen a los mecanismos por los cuales se forman los equipos.

Según Anderson y Frank (2001), una diferencia entre los equipos de vertebrados e invertebrados es que los equipos de vertebrados parecen estar basados en el reconocimiento individual e involucran un grado de confianza entre individuos y son potencialmente propensos a los tramposos, y suelen ser mucho más pequeños que las sociedades de insectos, mientras que los invertebrados no hay evidencia de reconocimiento individual, no obstante para el caso de las hormigas los organismos en la colonia se pueden identificar por el tipo de hidrocarburos cutáneos que presentan, esto constituiría un elemento de reconocimiento entre aquellos individuos que permanecen mayor tiempo expuestos al sol (Greene y Gordon, 2003).

En las sociedades de insectos las tareas más frecuentes son las de equipo; por ejemplos en *Pheidole pallidula* los trabajadores menores inmovilizan a los intrusos y un trabajador mayor corta su cabeza (Detrain y Pasteels, 1992), las hormigas tejedoras (*Oecophylla*) forman nidos pegando las hojas con la seda producida por sus larvas (Hölldobler y Wilson, 1990) (Hölldobler y Wilson, 1994).

4. *Tarea de fraccionamiento (partitioned task)*: se refiere a la división secuencial de una unidad de trabajo entre dos o más trabajadores. El ejemplo canónico es la recolección y almacenamiento de néctar por las abejas melíferas. El forrajeo en las abejas comprende el acopio del néctar directamente de las flores y su posterior almacenamiento en los panales de cera del nido, dicha tarea ha sido subdividida de tal manera que la recolección y el almacenamiento son realizadas por diferentes individuos que están conectados por una transferencia de material (este ejemplo es adecuado siempre y cuando se asuma la búsqueda de alimento o forrajeo como una sola tarea, que puede ser dividida en subtareas). En el forrajeo es claro que se presenta una secuencia de actividades, primero la colecta de néctar y posteriormente su almacenamiento, y éste último depende estrictamente de la actividad realizada por las transportadoras.

DISCUSIÓN

Maynard-Smith y Szathmáry (1995) señalan que la división del trabajo es una propiedad fundamental en la organización social de los organismos, lejos de ser un evento reciente en la historia de la vida, se presenta cuando surge la especialización de las unidades o partes, y se hace presente a lo largo de la complejidad organizacional de las formas vivientes, desde la organización celular hasta sociedades animales especializadas. Por lo tanto, se considera a la división del trabajo como una condición *sine qua non*

de la sociabilidad, dado que es ubicua en todos los sistemas sociales, desde las bacterias hasta los seres humanos: a pesar de que los sistemas de tareas varían a través de diversos taxa, el atributo fundamental de la división del trabajo que es la especialización de los individuos en diferentes tareas aparece a lo largo de los niveles de organización biológicos (A. Hamilton y cols., 2013).

En particular se piensa que la división del trabajo ha sido clave para el éxito evolutivo de los insectos sociales como las abejas, avispas, termitas y hormigas (Oster y Wilson, 1978), bajo el argumento de que dicho mecanismo tiene como consecuencia la especialización y rendimiento de las tareas. Las investigaciones en el siglo pasado abordaron este tema desde una perspectiva -adaptacionista funcionalista- siendo el centro de atención la especialización y eficiencia en las tareas. Se llegó a concluir que si las tareas son realizadas de forma simultánea por grupos de individuos especializados se logra mayor eficiencia, a diferencia de si las tareas fueran realizadas secuencialmente por individuos no especializados, este enfoque es coherente con una concepción etiológica donde “la función de X es aquella que causó su genotipo, del cual X es la expresión fenotípica que fue elegida por la selección natural” (Neander, 1991) (p 319).

En las investigaciones tradicionales se asume que las adaptaciones evolucionan por selección natural de aquellos rasgos adaptativos que aumentan la adecuación de los organismos que los poseen. Usando el lenguaje etiológico se puede decir que un rasgo es adaptativo en virtud de algunas de sus funciones causales (en el sentido que contribuyen a la adecuación) de esta manera se convirtieron en funciones seleccionadas; en el caso de las explicaciones sobre ergonómia de las castas de insectos se evalúa la distribución, rendimiento y eficiencia del trabajo al interior de las diversas castas; teniendo el supuesto de que a mayor especialización se produce más eficacia ergonómica, esta función ha permitido la selección de ciertas castas, de hecho, se llega a afirmar, que la función de la casta vendría a ser el efecto por el cual éstas han sido adaptativas. En general, las investigaciones tradicionales en insectos sociales se han centrado en explicar cómo las funciones y la especialización de las castas constituyen el éxito adaptativo de este grupo, basados en la eficiencia que deriva de la división del trabajo al interior de las colonias, la habilidad de las obreras para distribuir eficientemente el trabajo y responder como grupo a las condiciones ambientales.

En esta literatura es posible rastrear un consenso en torno a la noción de tarea como una unidad de trabajo subordinada al aporte que ésta pueda hacer a la adecuación de los individuos, definición que es coherente con el enfoque de la síntesis moderna. No obstante, en los últimos años las investigaciones en este campo han caracterizado la división del trabajo como un sistema de retroalimentación positiva que refuerza una perturbación del comportamiento en particular (Jeanson, Deneubourg, Michelena, y

Sibbald, 2010) de tal manera que la división del trabajo no es necesariamente rígida, y las tareas pueden variar de acuerdo a las condiciones cambiantes de su ambiente: demografía, clima, disponibilidad de alimento, ciclo de vida, esto ha llevado a estudiar la asignación de las tareas más allá de una perspectiva meramente ergonómica.

Lentamente el estudio de las tareas en hormigas se ha ido descentralizado de un “análisis funcional” para dar paso a atender la organización y estructuración de la tarea, y cómo esto podría jugar un papel importante en el establecimiento de las interacciones sociales, en el entendido de que se requiere de otros mecanismos como la coordinación para producir una colonia de individuos integrados, en correlación con otros aspectos de la complejidad social como la cooperación.

Como bien se sabe, el proceso de asignación de tareas en insectos sociales se realiza sin control central; los individuos responden a las señales simples y locales, en un entorno estable cada tarea puede tener un grupo de trabajadoras altamente especializadas dedicadas exclusivamente a esa tarea (C. Anderson y Franks, 2001). Sin embargo, en entornos dinámicos relativamente o parcialmente imprevisibles, es necesario tener flexibilidad en la ejecución de tareas. Por ejemplo, en las colonias de insectos sociales se ha determinado que los individuos son capaces de cambiar de tarea a lo largo del día (Mertl y Traniello, 2009) (E. J. H. Robinson, Feinerman, y Franks, 2009) (Gordon, 1996). Dicha flexibilidad resultante es benéfica para la coordinación de las acciones cooperativas en los grupos.

Teniendo en mente estas nuevas perspectivas se propone explorar una noción más amplia de tareas. Se puede ver, por ejemplo, cómo en el campo de la psicología o las ciencias organizacionales la caracterización de tarea está centrada en la forma como se realiza la tarea y los mecanismos cognitivos empleados para su desarrollo, a diferencia de la noción de tarea en insectos sociales centrada en la contribución positiva que la tarea puede hacer a la adecuación, ésta última forma de analizar los problemas niega la posibilidad de entender las tareas en relación a la dinámica propia del colectivo.

Siguiendo a Calcott (2006) (2008), quien defiende que *tarea* es un elemento importante de estudio en las ciencias biológicas, y que a pesar de su importancia este concepto representa un vacío conceptual en especial para la comprensión de las transiciones evolutivas; y sugiere que el problema de la cooperación no debería estar centrado en medir la contribución de una tarea a la adecuación de los individuos y/o del grupo, sino en entender la generación de beneficio, o sea comprender cómo y por qué se desarrolla una tarea, qué habilidades se requieren o motivan a los individuos a realizarlas, y qué estrategias se generan para mejorar su eficiencia.

Teniendo en cuenta las investigaciones actuales sobre tareas en insectos sociales, es posible pensar en una caracterización de tareas en insectos sociales más allá de su incidencia en el aumento de la descendencia o la posibilidad de que un individuo indirectamente transfiera sus genes a las generaciones siguientes, estos no serían los únicos beneficios o contribuciones que se generarían de la realización de una tarea. También se podría caracterizar a las tareas a partir del incremento en la sobrevivencia de los individuos por el fortalecimiento de los lazos y redes sociales dentro de un grupo. Por ejemplo, en poblaciones humanas, el éxito de una tarea en equipo hace que se establezcan continuas y mejores relaciones entre los individuos participantes, fortaleciendo lazos de confianza, que más adelante podrían repercutir en la formación de coaliciones para la realización de una tarea, esta situación puede ser ejemplificada en primates y estaría relacionada con la formación de coaliciones y la reciprocidad indirecta (reputación) (Henrich y Gil-White, 2001) (Henrich, 2007) (Henrich y Henrich, 2006). Como bien se propone desde las ciencias de la organización, la realización exitosa de una tarea tiene que ver con conjuntos de rutinas y prácticas de “normalización” que se requiere para que los grupos puedan coordinar sus acciones en cumplimiento de sus objetivos.

En el caso de la evolución de los humanos la confianza que se genera a partir de las tareas exitosas es fundamental; la caza y la recolección cooperativa dependen de la confianza, y esta confianza se construye a través de una historia de tareas e interacciones exitosas (Sterelny, 2012b) (Sterelny, 2014). Así mismo en el modelo evolutivo de Caporael se propone a la tarea como un elemento central en la evolución de la especie humana, dado que permite el atrincheramiento de configuraciones núcleo claves para el desarrollo evolutivo de los grupos.

Finalmente, y teniendo presente el descuido (que ya señalo Calcott (2006)) que hay en la literatura tanto del concepto de tarea como de la organización particular de los niveles superiores en la jerarquía biológica, se propone que una caracterización amplia de tarea, no centrada en adecuación, para el caso de las sociedades de insectos, sería de gran utilidad para continuar entendiendo el mantenimiento de la individualidad colonia y la organización de la misma. Lo anterior con el objetivo de justificar la tarea como un elemento robusto en el desarrollo y conformación de un grupo o colectivo, ya que juega un rol de andamio para la evolución, idea que se irá desarrollando en el transcurso de este libro.

Tareas como interacciones estables

Lo que se pretende con esta nueva manera de entender tareas en insectos sociales, es ver que las tareas son unidades importantes (en un sentido estructurante) en la construcción de nichos que juegan un papel en la evolución más allá de su contribución a la adecuación.

Se han presentado en los primeros capítulos varios de los criterios que son considerados fundamentales para la aparición sucesiva de los cambios progresivos en la organización de la jerarquía. Por ejemplo, McShea (2001) propone que la conectividad, el anidamiento, la diferenciación y las partes intermedias son procesos que permiten la transición de un nivel inferior a un nivel superior (véase sección, 2.1). Teniendo en mente estas discusiones y pensando en el caso de las colonias, se plantea que la estructura de *tareas* en las sociedades de insectos contribuye a que las entidades de nivel inferior (hormigas) estén conectadas, interactúen y se comporten de una manera coordinada. De igual forma, las tareas permiten apreciar procesos de diferenciación no sólo a nivel morfológico o fisiológico, sino también a nivel comportamental. Por último, las diferentes configuraciones de tareas pueden caracterizarse como partes intermedias de la individualidad colonia, en el sentido que son intermedias entre individuos solitarios y colonia (Véase, McShea (2015)). Por consiguiente, las tareas dan cuenta del grado en que la colonia puede operar como un todo unificado.

Esta investigación caracteriza, de manera preliminar, a una tarea como un patrón estructural (espacio-temporal) de respuesta a eventos o situaciones del medio, que posibilita procesos comportamentales, cognitivos y sociales consecuentes con la organización biológica de los individuos y del grupo. La relevancia de las tareas desde una perspectiva evolutiva no es la actividad *per se*, sino el conjunto de procesos sociales que ésta posibilita. Específicamente, esta investigación aborda los procesos de coordinación que en el caso de sociedades de insectos se dan en prácticas como estimergia. De acuerdo con lo anterior, una noción amplia de tarea no centrada en adecuación, sino en la estructura y dinámica de las tareas permite reconocer la flexibilidad de la colonia (plasticidad genotípica, fenotípica, comportamental etc.) y la importancia del surgimiento de interacciones coordinadas y cooperativas en la formación de los grupos y la adaptación del colectivo como una unidad.

Al adoptar el enfoque de Anderson y Franks (2001), Anderson *et al.* (2001), de entender *tarea* desde el conocimiento y habilidades que se requieren para su realización, es posible apreciar cómo la estructura de tareas (grupo, equipo, etc) genera interacciones estables, en el sentido de que estas interacciones se mantienen por un tiempo hasta que se cumple la tarea, además estas interacciones implican algún tipo de reconocimiento y comunicación entre ellos. No se puede desconocer que dicha dinámica está mediada por procesos de percepción-acción que pueden ser explicados por bucles sensoromotores de retroalimentación o por procesos de estimergia o *entrainments*, entre otros. Por lo tanto, a lo largo de esta investigación se propone argumentar que las tareas en insectos sociales proveen interacciones estables que pueden ser visibles, a través de configuraciones, que permiten el *desarrollo* de la colonia.

En este sentido, se considera que el estudio de las tareas desde su organización y estructura podría contribuir significativamente a la comprensión de los procesos vinculados a las PTE, que se producen cuando las unidades autónomas individuales que coexisten dentro de un grupo cambian a un estado en el que son intrínsecamente dependientes uno sobre el otro, situación que puede ser explicada a través de las interacciones estables producto de la estructura o configuraciones de tareas de las sociedades de insectos.

LA CONSTRUCCIÓN DE NIDOS EN INSECTOS SOCIALES

En las colonias de insectos sociales el comportamiento colectivo surge de las interacciones entre trabajadores. Las actividades colectivas de una colonia a menudo resultan en la formación de estructuras físicas complejas como redes de senderos (Perna y Latty, 2014), refugios (C. Anderson y McShea, 2001) y nidos (M. H. Hansell, 1984). Si se hiciera el ejercicio de ordenar animales de acuerdo con su capacidad para construir estructuras grandes y complejas, se descubriría que los insectos sociales como las hormigas y las termitas, y no nuestros parientes cercanos filogenéticos, son los seguidores más cercanos de los arquitectos humanos (M. Hansell y Ruxton, 2008).

La construcción de estas estructuras no son simplemente el subproducto de factores fisicoquímicos producidos por los organismos, sino que constituye un proceso complejo y dinámico en el que se establecen diversas relaciones entre el colectivo y su ambiente. Además, las estructuras influyen en la forma en que los individuos interactúan y, por lo tanto, conforman los comportamientos colectivos que surgen de estas interacciones (Pinter-Wollman, 2015) (Pinter-Wollman, Wollman, Guetz, Holmes, y Gordon, 2011). La tarea de construcción de nidos requiere de la intrincada participación del ambiente y flujos de información en una forma de comunicación indirecta conocida como estimergia.

El término estimergia fue introducido por Grassé (1959) a mediados del siglo pasado, para caracterizar la dinámica entre las termitas y la construcción del nido, demostrando que la información clave necesaria para asegurar la coordinación de las acciones de construcción realizadas por los insectos es proporcionada por su trabajo previamente alcanzado. En este sentido, entornos estructurados pueden funcionar como medios de conocimiento compartido y mediadores de procesos de coordinación entre individuos relacionados a través de diferentes tareas.

Las diversas estructuras construidas por los insectos sociales están asociadas con varias tareas o actividades. Siendo crucial entender la relación entre estructuras y acción colectiva, dicha relación refleja un tipo de disposición social que puede dar cuenta de un nivel superior de organización, donde los factores ecológicos y comportamentales han jugado un papel fundamental en el mantenimiento del colectivo, para entender

las transiciones a un nivel superior. En consecuencia, en este capítulo se describirá como la tarea de construcción de nidos y su producto modifican patrones de comportamiento social y que a su vez estos patrones modifican a las estructuras, esta dinámica es mediada por estimergia, generando un aumento en la flexibilidad y variedad de patrones de comportamientos sociales que presentan los organismos. Para desarrollar este punto se retomará algunos elementos de la Teoría de Constricción de Nicho (TCN) (K. N. Laland, Odling-Smee, y Feldman, 1996)(F. J. Odling-Smee y cols., 2003) en dirección a dar una explicación evolutiva de esta relación recíproca.

Con el caso de las estructuras (nidos) de las sociedades de insectos y su incidencia en el comportamiento colectivo de las hormigas, se pretende: 1) presentar al lector un estudio sobre una tarea (la construcción de nidos) descentralizado del concepto de adecuación, con la intención de reconocer otros elementos comportamentales y sociales comprometidos en esta tarea 2) este caso también permite ejemplificar varios de los referentes conceptuales que hasta aquí se han presentado como lo son los factores internos y externos en la asignación de tareas, y la importancia de ampliar la definición de tarea vinculando otros elementos a las discusiones sobre la organización del trabajo, por último 3) explorar a través de la construcción de estructuras algunas configuraciones de tareas como las tareas en equipo y en grupos.

LA ARQUITECTURA DEL NIDO

Los nidos construidos por insectos sociales (avispa, abejas y termitas) juegan un rol crucial en su crecimiento y supervivencia: la mayoría de las especies de hormigas excavan sus nidos y forman redes subterráneas de túneles que conectan varias cámaras (Délye, 1971) (Brian, 2012) (Mikheyev y Tschinkel, 2004) (Gautrais, Buhl, Valverde, Kuntz, y Theraulaz, 2014). Las cámaras son cavidades elipsoidales utilizadas para criar huevos y larvas, almacenar semillas, cultivar hongos o acumular basura y cadáveres. También pueden usarse como lugares de descanso en los que se encuentran densas agrupaciones de trabajadores. Los túneles aseguran la conexión entre las partes subterráneas del nido y la superficie del suelo (Gautrais y cols., 2014).

Los nidos son sólo un ejemplo de la compleja y diversa arquitectura de las colonias de insectos. Por ejemplo, *Apicotermes* exhiben nidos que incluyen hipogeos y estructuras construidas en los árboles o en la superficie del suelo, emplea variados materiales como arcilla, pellets fecales, papel y cera. Las formas van desde una red de galerías subterráneas hasta estructuras complejas que alternan cámaras y corredores con forma de burbujas (Perna y Theraulaz, 2017). Otras especies tropicales difieren en las estructuras y lugar de anidación, es el caso de las hormigas tejedoras que construyen sus nidos en las hojas de los árboles en lugar del suelo; tirando hojas juntas y luego uniéndolas con

seda. La fuente de seda son las larvas de las hormigas, que se utilizan como lanzaderas: mientras que otros trabajadores mantienen las hojas juntas, un adulto mueve una larva primero al borde de una hoja y luego le da vuelta, una y otra vez, la seda pega los bordes (Hölldobler y Wilson, 1990).

La investigación sobre la arquitectura de nidos se ha visto obstaculizada por la falta de herramientas técnicas que permitan la visualización de las complejas estructuras tridimensionales y la cuantificación de las propiedades de los nidos. Varias técnicas se están desarrollando en los últimos años lo que ha permitido el estudio de la organización y construcción de los nidos²² (Perna y Theraulaz, 2017).

De otro lado, las investigaciones sobre la estructura de los nidos se han centrado en explorar las funciones del nido (Hölldobler y Wilson, 1990) (Gautrais y cols., 2014) y las “reglas” de construcción que posibilitan el surgimiento de las estructuras (Theraulaz, 2014). Se han estudiado principalmente, las correlaciones entre el tamaño de la población de una colonia y la complejidad en la arquitectura del nido: se ha establecido que el tamaño de la colonia es un factor clave que determina la complejidad de la red de túneles en las colonias de hormigas; específicamente, el aumento del número de trabajadores da como resultado redes altamente entretejidas (Gautrais y cols., 2014).

Por ejemplo, los nidos construidos por hormigas *Leptothorax*, cuyo tamaño oscila entre 50 y 500 individuos, son estructuras simples de dos dimensiones: una pared circular construida con granos de arena e interrumpida por pequeños túneles utilizados por las recolectoras (Franks y Deneubourg, 1997). A diferencia, de los nidos de termitas que albergan millones de insectos, en donde se pueden identificar varios componentes, como la celda real, galerías, cámaras de diferentes tamaños y formas, estructuras de jardín para cultivo de hongos, sistema de túneles y pozos de ventilación que asegura la homeostasis del nido, es decir, la regulación de la temperatura y los niveles de oxígeno (Korb y Linsenmair, 1998) (Korb, 2003) (Korb, 2011).

Las investigaciones en insectos sociales reconocen que la estructura, tamaño y den-

²²Ninguna técnica actualmente desarrollada permite monitorear los movimientos de los insectos o la dispersión de los alimentos dentro de los nidos construidos en condiciones naturales. La única medida exacta de la distribución de individuos dentro de los nidos en el campo se puede obtener haciendo moldes de los nidos con ciertos materiales específicos, como cera o yeso dental, que permite recuperar los cadáveres de los insectos aproximadamente en la misma posición que tenían cuando se realizó la técnica (Tschinkel, 2010). Sin embargo, estos métodos son completamente destructivos y no permiten la cuantificación del flujo de insectos o alimentos en nidos activos. No obstante, la técnica de microtomografía permite una medición bastante precisa de los volúmenes internos de diferentes estructuras y el recuento del número de elementos característicos del nido, como cámaras, pozos o estructuras de crecimiento de hongos.

sidad de la colonia pueden afectar directamente el comportamiento e interacciones de los individuos. Sin embargo, y a pesar de la influencia de los contextos espaciales y ecológicos en la constitución de redes sociales, hay muy pocos estudios de cómo la arquitectura de los nidos en insectos sociales influye directamente en su comportamiento colectivo (Pinter-Wollman, 2015) (Pinter-Wollman y cols., 2011).

Los estudios actuales de Pinter-Wollman (2015) argumentan cómo las estructuras juegan un papel decisivo en la forma en que los individuos interactúan y, por lo tanto, en su comportamiento colectivo. Su trabajo experimental lo realiza con hormigas cosechadoras que se caracterizan por regular su actividad de alimentación a través de interacciones antenales entre los trabajadores que se encuentran en las cámaras de nido más cercana a la entrada del mismo, lo que comúnmente se conoce como la “cámara de entrada” (Gordon, 2010), y propone que la estructura de las cámaras determina quiénes interactúan con quiénes y la topología de la red de interacción.

A través del análisis de redes Pinter-Wollman *et al.* (2013) cuantificó la arquitectura del nido y descubrió que a medida que aumenta la conectividad entre las cámaras, también aumenta la velocidad de reclutamiento de una colonia. Es decir, cuando más de una ruta conecta dos cámaras, se genera mayor eficiencia y solidez del flujo de información. Además, una mayor conectividad entre las cámaras de nido puede aumentar la velocidad de transporte de recursos (Cook, Franks, y Robinson, 2014). Por lo tanto, las restricciones espaciales dentro del nido, que dan forma a las interacciones, pueden afectar el comportamiento colectivo de las hormigas cosechadoras.

Sus investigaciones permiten afirmar que: *i*) cuando hay más conexiones entre las cámaras de nido, la velocidad de reclutamiento y la difusión de información es más rápida, *ii*) la organización espacial de la parte superior del nido tiene un mayor impacto en el comportamiento colectivo de las hormigas más que el volumen de las cámaras o el número de trabajadores que éstas puedan contener: cuando aumenta el número de cámaras presentes en la cámara de entrada, se incrementan las múltiples ubicaciones desde donde las hormigas pueden ser reclutadas para el trabajo exterior, influyendo así en la disponibilidad de individuos para la tarea de forrajear. *iii*) al cambiar las restricciones espaciales en las interacciones sociales, los organismos pueden modificar su comportamiento lo que podría influir en su adecuación. *iv*) mayor conectividad al interior del nido proporciona rutas alternativas, que aumentan la robustez de reclutamiento de las hormigas y agilizan el proceso si hay algún evento contingente como un camino temporalmente bloqueado.

Aparte del comportamiento de forrajero, las tareas de higiene y sanidad también se ven afectados directamente por la estructura del nido, un estudio teórico de Pie *et*

al. (2004) indica que la forma del nido tiene un posible impacto en la diseminación de la enfermedad a través de una colonia. Las termitas presentan prácticas complejas de higiene, que garantizan la sociabilidad y reduce la propagación de enfermedades en la población. “Se destacan los comportamientos de auto-limpieza (“grooming” o acicalado) y de limpieza inter-individual (“allogrooming” o acicalado social) para eliminar desechos o suciedades adheridos a los cuerpos de las hormigas” (DeSouza y cols., 2017) (p. 14).

Se ha documentado que los insectos sociales tratan los cuerpos de los individuos que han muerto dentro y fuera del nido (Gordon, 1996), hay zonas determinadas dentro (cavidades) o fuera del nido para manejar los cadáveres. Además, se destaca en la construcción de paredes de los nidos una práctica de reciclado de excrementos que contienen sustancias antisépticas, prácticas observadas en *Coptotermes formosanus* termitas subterráneas, caracterizadas por su alta capacidad para consumir madera, emplean saliva y excrementos para lograr una mezcla de suelo y madera que usan en la construcción de las paredes de sus túneles. Esta mezcla tiene un alto contenido de naftalina lo que sirve para repeler artrópodos, helmintos o microorganismo diversos (Chen, Henderson, Grimm, Lloyd, y Laine, 1998). Gracias a su volatilidad, este compuesto se propaga por toda la estructura de colonia de la misma manera cómo los humanos realizan fumigaciones contra plagas (DeSouza y cols., 2017) (p. 14).

La estructura de los nidos y el ambiente

La evolución de las técnicas de construcción utilizadas por los insectos sociales ha proporcionado un conjunto de innovaciones en términos de diseños arquitectónicos que han sido eficientes para resolver problemas tales como controlar la temperatura del nido, asegurar intercambios de gases con el entorno exterior o adaptar la estructura del nido al crecimiento de la colonia. Se considera, que las heterogeneidades ambientales modulan enormemente el comportamiento individual y, en consecuencia, la forma y estructura de los nidos se pueden modificar de acuerdo con la variación de las condiciones ambientales (véase Perna y Theraulaz (2017)).

Por ejemplo, la temperatura del aire ejerce una influencia dramática en la forma en la que se construyen los techos y sus pilares en las colonias de hormigas. Según lo reportan los experimentos, cuando aumenta la temperatura hay una transición de un gran número de pilares delgados con bordes de forma globular hasta pocos pilares grandes cubiertos con tejados horizontales delgados (Theraulaz, 2014). Khuong *et al.* (2016) encontraron evidencia de dos tipos distintos de interacciones de hormigas con el sustrato: las hormigas *Lasius niger* construyen nidos sobre el suelo compuestos de múltiples pilares que se expanden progresivamente cerca de su parte superior para

formar un techo, sobre el cual las hormigas construyen capas subsiguientes de pilares y techos. Por otro lado, el caso de *Macrotermes subhyalinus* donde actúa una feromona que es añadida al material de construcción que les permite a las hormigas identificar los sitios de construcción activos.

Las simulaciones por computadora indicaron que la evaporación de esta feromona determina el espaciado de los pilares y la forma resultante del nido. Por el contrario, el mecanismo para regular la altura del techo no involucraba feromonas ni una compleja regulación colectiva. En este caso, las hormigas depositaron sus gránulos en la parte superior de los pilares siempre que la altura del pilar fuera más corta que la longitud de su propio cuerpo, luego comenzaron a depositar materiales de construcción en los lados de los pilares. Entonces, el propio cuerpo de las hormigas sirvió como plantilla para determinar la altura del techo. Podría haber una regulación funcional asociada con estos distintos mecanismos de regulación basados en feromonas y en el uso del cuerpo de la hormiga como plantilla. De hecho, cuando el ambiente está caliente o seco, la evaporación de la feromona desencadena una transición hacia la producción de refugios más grandes que probablemente sean más apropiados para la protección contra la desecación de la colonia; la altura del techo, determinado por una forma diferente de regulación, permanece constante independientemente de la temperatura ambiental. Es importante recalcar que dichas regulaciones no están codificadas en el comportamiento de las hormigas, sino que son un producto genuino de la interacción entre el proceso de construcción y las propiedades químicas de la feromona del edificio (Perna y Theraulaz, 2017).

ESTIMERGIA: UN MECANISMO DE COORDINACIÓN

Después de describir las diferentes estructuras de los nidos de insectos sociales y como estos pueden influir en sus interacciones colectivas y su comportamiento social, surgen varios interrogantes, uno de ellos es comprender los mecanismos vinculados a la construcción de estructuras. En otras palabras, entender cómo surgen estas estructuras a partir de las múltiples acciones realizadas por las hormigas.

La primera explicación a este proceso la concede Pierre-Paul Grassé a mediados del siglo pasado quien estudiando la dinámica de los termiteros observó que las termitas cooperaban en la construcción de nidos, pero al observar a cada individuo por separado, pareciera que trabajaran como si estuvieran solas y no fueran parte de un comportamiento colectivo, lo que le generó una paradoja que le permitió introducir el término de estimergia con el que mostró que la regulación de las actividades de construcción entre los insectos sociales depende de la estructura del nido y no de los propios trabajadores. Por lo tanto, el trabajo en la colonia de termitas está parcialmente coordinado

en virtud de que las termitas individuales actúan en una forma de estímulo-respuesta sobre la evidencia de trabajo realizado previamente por sí mismos u otros²³.

La idea de Grassé (1959) es que la acción de un individuo puede proporcionar un estímulo para otros individuos, quienes responden con otra acción, provocada por la acción anterior. En el caso de la construcción de nidos de termitas, la existencia de un depósito inicial de pellets de suelo estimula a los trabajadores a acumular más material a través de un mecanismo de retroalimentación positiva, y cada trabajador a su vez crea nuevos estímulos como una respuesta a la estructura estimulante. Con esto se explica cómo cada individuo, o el resultado de su trabajo, pueden actuar como una fuente directa de estímulos para otros individuos. Lo anterior llevó a Grassé a afirmar que: “La socialidad no es una consecuencia trivial que resulta de la interacción, sino una característica biológica profundamente enraizada en el patrimonio etológico de cada especie.” (Theraulaz y Bonabeau, 1999) (p. 101).

En este sentido, son varios los estímulos o formas que son utilizadas por los insectos sociales: gradientes de feromonas, estructuras materiales (impregnadas, o no, por compuestos químicos) o distribución espacial de elementos de la colonia. Un problema crucial es entonces comprender cómo se organizan todos estos estímulos en el espacio y en el tiempo para generar patrones robustos y coherentes.

... de tal manera que se crean estructuras estimulantes; estas estructuras pueden a su vez dirigir y desencadenar una acción específica en cualquier otro individuo de la misma especie que entra en contacto con ellas. Los rastros químicos producidos por algunas redes de rastreadores [...], e incluso rastros de tierra y sistemas de senderos en el hombre [...] resultan en interacciones de este tipo (Theraulaz y Bonabeau, 1999) (p. 102).

Con el objetivo de ampliar la propuesta inicial de Grassé (1959), Parunak (2006) propone la siguiente interpretación de estimergia siguiendo su etimología: *stigma* “marca” o “signo” y *ergon* “acción”, entonces estimergia es “la noción de que las acciones de un agente dejan señales en el ambiente; señales de que él y otros agentes perciben y determinan sus acciones subsiguientes”. (p.6). Heylighen (2016) entrelaza el concepto de Grassé y Parunak logrando una doble interpretación de estimergia, dando cuenta de la naturaleza bidireccional de este proceso como un circuito de retroalimentación: una acción produce una marca o rastro que a su vez estimula una acción, que produce

²³Jean-Louis Deneubourg (1997), especialista en insectos, miembro de la “Escuela de Bruselas” de sistemas complejos, encabezado por el premio Nobel de química, Ilya Prigogine, hizo evidente que estimergia era un ejemplo de ordenamiento espontáneo (Theraulaz y cols., 2003) (Franks y Deneubourg, 1997). Debido a esto la construcción de nidos en insectos sociales se ha considerado durante mucho tiempo como un ejemplo de autoorganización en la naturaleza.

otra marca, y así sucesivamente (Figura 7). En otras palabras, las acciones estimulan su propia ejecución continua por medio de las marcas que fabrican. Dicha relación lo lleva a la siguiente definición: *Estimergia es un mecanismo indirecto, mediado por la coordinación entre acciones, en el que la huella de una acción dejada en un medio estimula el desempeño de una acción posterior* (p. 6).

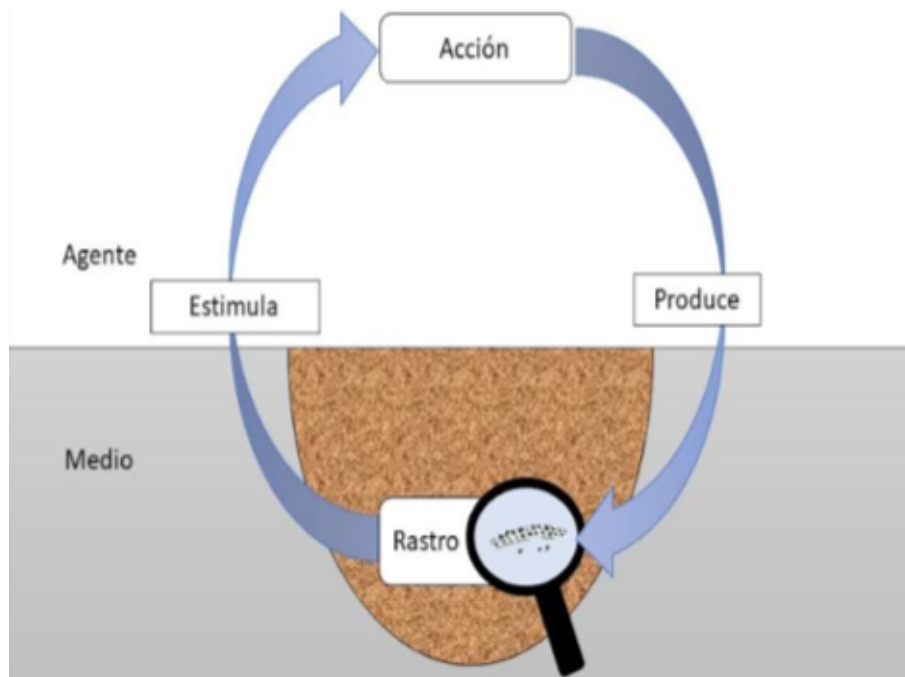


Figura 7. Buche de retroalimentación de estimergia. Tomado y modificado de Heylighen (2015).

Los elementos participantes en el proceso de estimergia son: en primer lugar, la *acción*, entendida como un proceso causal que produce un cambio en el estado del mundo, que según Heylighen (2016) (P.6) puede o no ser realizada por un *agente*, entendido como un sistema autónomo dirigido por objetivos: “otras extensiones del concepto de estimergia pueden incluso eliminar completamente la noción de agente y considerar la coordinación de acciones “sin agente” que son simplemente eventos o procesos físicos, como las reacciones químicas ($\text{NaOH} + \text{HCl} \rightarrow \text{NaCl} + \text{H}_2\text{O}$)”. Al centrarse en el proceso, el concepto de agente deja de ser central, dado que, como procesos causales, las acciones tienen un antecedente o causa, y una consecuencia o efecto, que desde un modelo de inteligencia artificial esta relación es asumida como condición-acción (ver Figura 7).

Por otro lado, se comprende el *medio* como un componente central de la actividad de estimergia, esto como parte del mundo que sufre cambios a través de las acciones y cuyos estados se perciben como condiciones para futuras acciones. El medio se puede ver afectado o no por una acción, también puede o no ser perceptibles como

condiciones para nuevas acciones, en este sentido todos los fenómenos perceptibles o controlables por un agente son igualmente perceptibles y controlables por otro agente.

El último componente es la *marca o rastro*, es decir, el cambio perceptible realizado en el medio por una acción que puede desencadenar una acción posterior, la marca es una consecuencia de la acción y, como tal, transmite información sobre la acción que la produjo. Se podría comprender la marca como un mensaje, depositado en el medio, que mantiene una “memoria” continuamente actualizada de sus logros. Siguiendo esta noción se puede decir que los procesos evolutivos que requieren coordinación entre acciones parecen confiar en cierto grado en procesos de estimergia, en el sentido de que las acciones posteriores son estimuladas por el rastro dejado por acciones previas en algún medio observable y manipulable.

A nivel del individuo la marca es un desafío, entendido como una situación que incita a la acción, para remediar un problema, deficiencia percibida, o explotar una oportunidad de avance. Lo anterior lleva a Heylighen (2016) a plantear que los agentes tienen una forma mínima de intencionalidad. Esto significa que sus acciones no son aleatorias, como las mutaciones que subyacen a la evolución biológica, sino que se dirigen hacia el objetivo preferido del agente. Sin embargo, alcanzar un objetivo lejano requiere más que una inteligencia mínima: esto normalmente requerirá un complejo esquema de acciones, realizadas de acuerdo con un orden o lógica específica. Por lo tanto, el rastro funciona como un registro y un mapa, que indica qué acciones se han realizado y cuáles todavía se deben realizar. Esto es compartido por todos los agentes que tienen acceso al medio, lo que les permite coordinar sus acciones sin necesidad de una comunicación agente a agente.

Según Heylighen (2015) (p.10) estimergia hace exigencias absolutamente mínimas a los agentes, no hay necesidad de:

1. Planificación o anticipación: los agentes sólo necesitan conocer el estado actual de la actividad; el objetivo general, el siguiente paso o el resultado final es irrelevante para su trabajo actual.
2. Memoria: los agentes no necesitan recordar su actividad anterior; no se debe almacenar información sobre el estado del trabajo en ninguna parte, excepto en el medio.
3. Comunicación: no es necesario transferir información entre los agentes, excepto a través del trabajo realizado en el medio; en particular, no es necesario que los agentes negocien sobre quién hace qué.

4. Conocimiento mutuo: cada agente trabaja independientemente; ni siquiera necesita saber que otros participan.
5. Presencia simultánea: en general, no es necesario que los agentes estén presentes al mismo tiempo o en el mismo lugar; las tareas se registran en el medio para que los agentes las puedan recoger cuando y donde estén disponibles.
6. Secuencia impuesta: las acciones se realizan automáticamente en el orden correcto, ya que una acción no se iniciará hasta que la condición correcta esté en su lugar; el flujo de trabajo emerge de forma espontánea, ya que la finalización de una tarea desencadena el inicio de la (s) siguiente (s) tarea (s).
7. División del trabajo impuesta: cada agente sólo llevará a cabo las acciones para las cuales tiene la competencia requerida, es decir, para las que posee las reglas adecuadas de condición-acción.
8. Compromiso: los agentes no necesitan comprometerse con una tarea en particular, un agente decide en su lugar qué trabajo debe hacer, dependiendo de la oportunidad y otras condiciones contingentes; un agente que se cierra o deja de estar disponible se reemplaza automáticamente por otro.
9. Control o supervisión centralizada: los errores o perturbaciones se corrigen automáticamente, ya que simplemente crean una nueva condición estimulando nuevas acciones para enfrentar el desafío; la actividad es auto-organizada.

Es interesante ver cómo el concepto de estimergia que surge para explicar los mecanismos subyacentes de la formación de patrones y comportamientos colectivos en insectos sociales, es actualmente empleado, para explicar coordinación en una amplia variedad de fenómenos; desde materia inorgánica hasta dinámicas sociales de los organismos, pasando por proyectos de software, diseño de sistemas inteligentes (Bonabeau, Dorigo, Marco, Theraulaz, y Theraulaz, 1999), coordinación microbiana, cognición animal y la morfogénesis en biología, trabajo colectivos en sociedades humanas etc.

Por ejemplo, en biología molecular, se ha descrito un mecanismo de estimergia similar al de hormigas, para explicar la auto-organización de los microtúbulos que soportan muchas funciones en la célula. Estos tubos microscópicos cambian de forma y se mueven absorbiendo tubulina en un extremo y liberándola en el otro extremo. La “marca” de la tubulina en el extremo de la izquierda atrae los extremos crecientes de otros microtúbulos, dando por resultado la formación de una “onda” coherente de microtúbulos que se mueven en la misma dirección (Tabony, 2006).

En el caso de las prácticas humanas el concepto de estimergia ha estimulado una nueva perspectiva analítica para dar cuenta de la coordinación del trabajo cooperativo

humano: “La distribución de tareas en un trabajo cooperativo se da en virtud de la atención que prestan las personas a la evidencia material del trabajo previamente realizado por otros, mientras realizan sus propias tareas” (Christensen, 2013) (p. 50). En la misma línea Susi y Ziemke (2001) argumentan que, a pesar de la diferencia de complejidad entre insectos sociales y humanos, los principios de coordinación mediante el uso de artefactos pueden aplicarse a la actividad humana para explicar y entender la paradoja de la coordinación.

Claramente las múltiples investigaciones alrededor de estimergia han enriquecido el marco conceptual de estimergia. Esta investigación considera apropiado continuar estudiando, bajo estos nuevos supuestos teóricos, la evolución del comportamiento colectivos de las hormigas, para lo cual se introducirán algunos elementos de la TCN, para lograr, en conjunto, una explicación más detallada de la relación estructuras o nidos y dinámica colectiva, que vaya más allá de la idea de estímulo y respuesta que propuso Grassé.

Estimergia y otros aspectos de las tareas

Siguiendo la caracterización postulada por Heylighen (2015), se observa que las condiciones o requerimiento para un proceso de estimergia son mínimas, esto en parte, permite que el concepto de estimergia pueda ser aplicado a un espectro amplio de fenómenos. Sin embargo, es importante mencionar que en el caso específico de las hormigas, que, y gracias a las investigaciones en las últimas décadas a nivel de cognición, comportamientos colectivos y social, asignación y estructura de tareas, estructuras de nidos, y plasticidad en el comportamiento, entre otros, es posible argumentar un mayor nivel de complejidad en los mecanismos de coordinación en los insectos sociales.

Desde la propuesta de estimergia se consideran a los organismos agentes simples en el sentido que no deliberan, ellos actúan o responden siguiendo los estímulos provenientes de otros individuos o del ambiente, los agentes se comunican indirectamente usando relaciones simples, artefactos como construcciones, caminos, y registro químico dejados en el ambiente (Susi y Ziemke, 2001). Sin embargo, para el caso de las hormigas los mecanismos reguladores de coordinación no se limitan a una idea simple de estimergia, esta investigación intenta mostrar un concepto más elaborado de estimergia, teniendo presente la evidencia y los trabajos actuales sobre insectos sociales.

Es necesario no olvidar que las tareas en las colonias requieren de diferentes niveles de demanda cognitiva. Por ejemplo, el *scouting* requiere más recursos cognitivos que la defensa de la entrada del nido. Incluso en el marco de la misma tarea se requieren diferentes rangos de complejidad. En las hormigas y en las abejas la navegación

rápida y con precisión a las fuentes de alimentos y sitios relevantes para la vivienda dependen de la exploración individual, el aprendizaje y la memoria (Reznikova, 2008).

- Retención de información: las estrategias de navegación utilizadas por los insectos les permiten caminar o volar sobre largas distancias, encontrar alimento y regresar a su nido. Para lograr esto utilizan un conjunto de herramientas de estrategias sensoriales y cognitivas: se ha determinado que las hormigas reconocen formas de medio, no sólo a través de sus características visuales particulares, sino también por su relación espacial con otras formas de la escena, y que cada forma segmentada aporta su propia señal direccional a la generación del rumbo elegido de la hormiga. En experimentos de entrenamiento de hormigas, cuando el alimento se coloca al lado de formas de diferentes anchos la hormiga aprende la posición de la forma de entrenamiento según la posición en la que fue puesto el alimento (Buehlmann, Woodgate, y Collett, 2016).
- Experiencia previa: Ravary et al., (2007) hacen hincapié en la importancia de la experiencia y cómo ésta interviene en el rendimiento individual y colectivo de las hormigas, sugieren que la experiencia individual puede desempeñar un papel destacado en la eficiencia de la colonia a través de sus efectos sobre el sistema de atribución tareas:

... “Aquí hemos demostrado que la experiencia individual también puede afectar la dinámica de la especialización de tareas configurando el comportamiento de las hormigas, probablemente a través de una modificación duradera de sus umbrales de respuesta interna. La fuerza de la experiencia reside en el hecho de que los trabajadores asignan sus esfuerzos de acuerdo con el desempeño de sus tareas, modulando la división del trabajo a través de simples mecanismos de refuerzo” (p.1310).

Los resultados de la investigación de Ravary *et al.* (2007) muestran que los trabajadores pueden utilizar su experiencia para seleccionar una tarea después de sólo unos pocos intentos. En condiciones naturales, algunas oportunidades pueden por lo tanto ser suficientes para seleccionar un nuevo conjunto de individuos especializados y contrarrestar un cambio repentino en las necesidades de la colonia o la muerte diferencial de los individuos que participan en el trabajo arriesgado. La experiencia individual parece ser un elemento estable y robusto para organizar la división del trabajo.

- Aprendizaje social: una hormiga lleva a otra desde el nido hasta la fuente de alimento que ha encontrado, acción que recibe el nombre de *tandem running*, que también se usa para buscar y elegir mejores nidos a los que la colonia pueda emigrar, lo que contribuye a la transferencia de información entre los miembros de

la sociedad, causando cascadas de información más efectiva (Franklin y Franks, 2012) (Franklin, Robinson, Marshall, Sendova-Franks, y Franks, 2011).

- Plasticidad en la asignación de tareas: en los entornos dinámicos e imprevisibles, es necesario tener flexibilidad en la ejecución de tareas. (C. Anderson y Franks, 2001) (Mertl y Traniello, 2009) (E. J. H. Robinson y cols., 2009).

Con la caracterización de estimergia en hormigas, y la descripción de la arquitectura de los nidos se pretende justificar que existe una retroalimentación entre el comportamiento colectivo de la colonia y la estructura del nido, que es mediado por estimergia en el sentido de que cada vez que una hormiga ejecuta una acción de construcción en respuesta a un estímulo local, tal como agregar o quitar una pieza de material de nido, modifica el estímulo que ha desencadenado su acción. El nuevo estímulo influirá entonces en otras acciones específicas de ese trabajador, o potencialmente de cualquier otro trabajador en la colonia. De modo que, el producto del trabajo funciona como estímulo para la acción.

Finalmente, y como bien los expresó Perna y Theraulaz (2017) los estudios dirigidos a explorar la relación entre la organización del nido y la organización social de la colonia también serán importantes en los próximos años, ya que brindarán explicaciones sobre cómo la actividad de creación de nidos y la sociabilidad pueden haber evolucionado conjuntamente.

TEORÍA DE CONSTRUCCIÓN DE NICHOS

En esta sección, se delinearán algunas ideas desde la perspectiva de la construcción de nicho, que servirán para sustentar el argumento de la presente investigación, dado que esta teoría evolutiva contemporánea asume las modificaciones del medio ambiente de los organismos como central (la base teórica será principalmente en el trabajo inicial y desarrollos consecutivos de Odling-Smee, Laland y Feldman, (2003)). Después de una descripción general de su teoría, se examinará la relación entre el comportamiento social y la estructura de nichos en el proceso evolutivo, para así demostrar el rol clave que desempeña la construcción de estructuras en los procesos evolutivo de los insectos sociales.

La idea de que los organismos modifican sus entornos es fácilmente observable: los pájaros, insectos sociales y otros animales construyen nidos, los castores construyen presas, los roedores madrigueras, los nidos para dormir de los chimpancés y los humanos casas. Sin embargo, el renovado interés en la construcción de nichos ha revelado que este proceso tiene “complejidades ocultas” (F. J. Odling-Smee y cols., 2003) (p.xi), especialmente para la dinámica evolutiva. De hecho, investigaciones recientes

han explicado las consecuencias evolutivas específicas del proceso de construcción de nichos.

La primera consecuencia es la ingeniería de ecosistemas que destaca la existencia de organismos especialistas en la construcción de nicho, que modifican no sólo sus propios entornos, sino también los de otros organismos y, además, modulan los flujos de energía y materia a través del medio. El caso emblemático es la construcción de presas por los castores y, en insectos, las colonias de hormigas (K. N. Laland y O'Brien, 2012).

Esta visión tiene sus raíces en los trabajos de Jones *et al.* (1994), quienes proponen que los organismos que perturban o deciden sobre sus propios hábitats deben ser considerados como “ingenieros del ecosistema” o “constructores de nicho”. Estos ecólogos afirman que cuando los organismos invierten en ingeniería de ecosistemas no sólo contribuyen a los flujos de energía-materia y a los patrones tróficos en los ecosistemas, sino que logran su control a través de una red extra de conexiones en los ecosistemas (F. J. Odling-Smee y cols., 2003) (Godfrey-Smith, 2017).

En segundo lugar, se encuentra la modificación de las presiones de selección (derivada de la anterior consecuencia); cuando los organismos modifican sus ambientes, se ven afectados y afectan a otros, lo más probable es que modifiquen algunas de las presiones de selección natural que están presentes en sus propios ambientes selectivos, así como en los entornos selectivos de otros organismos. Un ejemplo que ilustra esta situación es la producción de oxígeno por los primeros organismos fotosintéticos (las cianobacterias), las cuales, a partir de su actividad acumulada durante varias generaciones, provocaron cambios atmosféricos en la tierra y, con ello, probablemente modificaron las presiones de selección para otros organismos, jugando un papel muy importante en la evolución biológica al sentar las bases para la aparición de la respiración aeróbica. La idea de que los cambios ambientales tienen consecuencias para las presiones de selección es una idea reconocida durante mucho tiempo (Endler, 1986). Y si los animales pueden provocar estos cambios mediante la construcción de nichos, es probable que este proceso afecte las presiones de selección a las que están expuestos ellos y otros animales.

En tercer lugar, la construcción de nicho es un sistema alternativo de herencia; comúnmente se piensa que la herencia genética (derivada de la selección natural) es el único sistema de herencia que desempeña un papel importante en la evolución biológica. Esto es posible siempre y cuando las consecuencias físicas del proceso de construcción de nicho se eliminen en los ambientes selectivos de una población cada generación. Esto deja de ser completamente cierto cuando las consecuencias físicas de la construcción de nicho no se borran del todo en los entornos de sus descendientes, sino

que son legados en todo o en parte a la generación siguiente. Cuando la construcción de nicho afecta a múltiples generaciones, se introduce un segundo sistema de herencia en la evolución (herencia ecológica), que funciona a través de entornos.

La herencia genética depende de la capacidad de reproducción de los organismos parentales para transmitir las réplicas de sus genes a su descendencia. La herencia ecológica, sin embargo, no depende de la presencia de cualquier tipo de replicadores ambientales, sino que se limita a la persistencia, entre las generaciones, de cualquier cambio físico causado por organismos ancestrales en los ambientes selectivos locales de sus descendientes. Por lo tanto, la herencia ecológica se asemeja más a la herencia de territorio o de los bienes que a la herencia de los genes (F. J. Odling-Smee, Laland, y Feldman, 2013)(p. 13).

Lo que la teoría de construcción de nicho agrega a la visión convencional es que las modificaciones de los animales a sus entornos pueden tener consecuencias evolutivas. Es importante aclarar que, aunque estas modificaciones pueden determinar la dinámica evolutiva, no siempre lo hacen. De hecho, los cambios ambientales que los animales producen no siempre cambian el contexto de selección.

La cuarta consecuencia de la construcción de nicho es la adaptación. Desde la teoría de elección natural se asume que el organismo se adecua “pasivamente” a un ambiente dado. Sin embargo, Lewontin revisa y ajusta este concepto; . . . aunque el mundo físico exista independiente de los organismos que lo habita, el ambiente de un organismo, su nicho no existe sin el organismo que lo define. . . Si la evolución no es la adaptación de los nichos preexistentes, entonces ¿qué es y cómo explicar la conformidad evidente entre el organismo y el mundo externo? De hecho, es necesario reemplazar una noción de adaptación por una noción de construcción. Los organismos están siempre construyendo y reconstruyendo sus nichos (Lewontin, 1981).

El caso de las termitas

Un caso interesante de construcción de nicho en termitas lo describe Odling-Smee y Turner (2012); ciertas poblaciones de termitas, que generalmente no tienen alta tolerancia a las condiciones calientes y secas, pueden extenderse a ambientes que son fisiológicamente inadecuados para ocupar, siguiendo la teoría evolutiva clásica se esperaría la adaptación fisiológica a condiciones calientes y secas, mediadas por la selección de genes de alta tolerancia. Esto ha ocurrido claramente en algunas especies de termitas, cómo *Hodotermes mossambicus*, una termita cosechadora del sur de África, forrajea y se alimentan a pleno sol en condiciones de temperatura y sequedad alta. Sus adaptaciones fisiológicas incluyen el desarrollo de un exoesqueleto de gran tamaño altamente

esclerotizado, y reducción del tamaño de los ojos por parte de las trabajadoras. En este caso, la adaptación genética al medio ambiente ha sido primordial.

Sin embargo, otras termitas emplean la construcción de nichos para modificar sus entornos selectivos, lo que cambia la forma en la que pudieron haber evolucionado en ambientes hostiles. Por ejemplo, los heuweltjies son formas terrestres comunes en las regiones de lluvia invernal de Sudáfrica (Lovegrove, 1991), caracterizados como montículos bajos, aproximadamente 1-2 m de altura y alrededor de 20 m de diámetro. Los nidos de *Microhodotermes viator* califican como construidos ya que se construyen un nido subterráneo y redes de túneles que mejoran la infiltración de las lluvias.

Los heuweltjie se caracterizan por sus suelos ligeramente más húmedos, mejor aireados que los suelos circundantes, tienden a ser compactos para que las precipitaciones sean propensas a la escorrentía en lugar de infiltración. Las heuweltjies califican como una forma de herencia ecológica porque la modificación estructural del suelo de una colonia persiste más allá de la vida útil típica de la colonia, y esto modifica futuros ambientes selectivos (Turner, 2004). Los organismos que caen en una heuweltjie, por lo tanto, encuentran suelos más húmedos porque las generaciones previas a estas termitas los construyeron así, estos organismos disfrutaron de una mayor probabilidad de supervivencia que aquellos que no aterrizan en heuweltjies, esta especie exhibe un comportamiento de recolonización de colonias, según las investigaciones los heuweltjies pueden tener miles de años de antigüedad (Moore y Picker, 1991).

Modo de razonamiento: estructuras y comportamiento social

Teniendo en cuenta la primera y la segunda parte de este capítulo, se presentará el siguiente razonamiento, con el fin de ofrecer una explicación evolutiva posible de la relación comportamiento social-construcción de estructuras:

Se entiende que:

- A. Los insectos sociales construyen estructuras a través de mecanismos indirectos de coordinación como estimergia (un rastro dejado por una acción, en un medio, estimula la realización de una acción posterior) (Grassé, 1959) (Heylighen, 2015) (Heylighen, 2016).
- B. Las estructuras construidas por los insectos sociales juegan un papel crucial en la forma en la que los individuos interactúan, modificando el comportamiento y la dinámica colectiva (Pinter-Wollman, 2015) (Pinter-Wollman y cols., 2011).
- C. Las condiciones ambientales alteran la dinámica de construcción de estructuras, y las respuestas que los organismos dan a estas condiciones o a cambio contin-

gentes no siempre están “codificadas” en su comportamiento (Theraulaz y Bonabeau, 1999).

- D. Por lo tanto, es posible afirmar que las estructuras construidas por los insectos sociales modifican los patrones de comportamiento social (e.j las tareas) y a su vez estos patrones modifican las estructuras de los insectos sociales. Dando como resultado un aumento en la flexibilidad y variedad de patrones de comportamientos sociales que presentan los organismos como parte activa de un ambiente.

De este argumento surgen preguntas como, si los insectos sociales son capaces de modificar su entorno y controlar de alguna manera el flujo de materia y energía en sus ecosistemas, es probable que esta dinámica modifique (afecte) su adecuación. Esta idea se encuentra en el núcleo de la TCN (F. J. Odling-Smee y cols., 2003) proceso que pudo haber jugado un papel importante en la evolución de los insectos sociales y en el origen de la sociabilidad. En este sentido, las tendencias actuales en biología evolutiva podrían hacer frente a los retos explicativos que presuponen las relaciones recíprocas entre estructuras y comportamiento social, justificando que las estructuras no son elementos pasivos del medio, al contrario, son agentes activos asociados a las diversas tareas y actividades de los insectos sociales.

DISCUSIÓN

A lo largo del capítulo se justificó como las estructuras²⁴ en las sociedades de insectos no son simplemente el subproducto de factores fisicoquímicos producidos por los organismos, sino que constituye un proceso complejo y dinámico en el que se establecen diversas relaciones entre el colectivo y su ambiente, además se evidenció cómo a través de los trabajos empírico con hormigas se ha podido determinar que las estructuras influyen en la manera en la que los individuos interactúan dando forma a los comportamientos colectivos; generando un bucle de retroalimentación entre estructura-comportamiento.

Se ha dejado claro que las colonias de insectos sociales construyen nidos que posibilitan comportamientos sociales, y a su vez estos comportamientos permiten construir y mantener los nidos. En esta dinámica el ambiente juega un papel crucial modificando

²⁴Aunque no se emplee el término artefacto se considera que, en el caso de la construcción de nidos en insecto sociales, sería apropiado usar el término, siguiendo la descripción de Martínez y Villanueva (2018) donde el artefacto es hecho por la práctica en procesos de realización de tareas que permite mostrar las normas típicas de la práctica. *Artifacts include tools, instruments, habits, routines, and other (patterns of) behaviors reproducible through human practices and thus involving whatever intentionality is situated in such practices* (p.3). En este sentido amplio de artefacto, podríamos extender esta noción a otros animales no humanos, como el caso de la construcción de nidos por insectos sociales, que se realiza a través de patrones comportamentales que se reproducen a través de las prácticas de estos organismos.

los elementos del ambiente a través de estructuras que puede tener diferentes consecuencias, algunos cambios pueden ser causados por las actividades de los organismos y los productos de su fisiología, pero otros productos, construcciones como artefactos, están al servicio de organismos y sus requerimientos en adecuación. Para dar cuenta de esta adaptación es necesario explicar la reciprocidad entre los nichos construidos y los organismos que los construyen (J. Odling-Smee y Turner, 2012). La construcción o remodelación de los nidos, no solamente incide en la adecuación de las poblaciones, sino que influye en el éxito de otras colonias de la zona (Pinter-Wollman, 2015), se podría decir, siguiendo la TCN, que estas construcciones constituyen una presión de selección para otras colonias.

En este orden de ideas, y siguiendo el ejemplo de las termitas de Odling-Smee y Turner (2012), las estructuras representan herencia ecológica, los *heuweltjie* son estructuras suficientemente duraderas, como artefactos que se transmiten a las generaciones futuras y que pueden moldear el comportamiento de las colonias venideras. Claramente hay una información incorporada en las construcciones de termitas, que es habilitada por los genes de termitas, y complementada por el conocimiento adquirido, que tiene que ver con los efectos de recursos como el agua, en este caso un sistema de esorrentía. Sin embargo, se desconoce si algún conocimiento adquirido se mantiene sólo dentro de una generación o trasciende a otras generaciones, pero de lo que sí se puede afirmar es que hay una herencia ecológica que constituye un legado para otras generaciones, con lo anterior podría decirse que las estructuras constituyen un andamio para futuras construcciones en generaciones venideras, que influiría en el comportamiento de las poblaciones descendientes.

Uno de los mecanismos que se proponen para explicar la coordinación necesaria para la construcción de estructuras por parte de los insectos sociales es estimergia: los individuos no elijen las actividades que realizan; sus actividades están determinadas por los estímulos estigméricos disponibles a su alrededor. Los agentes “deciden” que hacer dependiendo de la oportunidad y otras condiciones contingentes. Los agentes sólo necesitan conocer el estado actual de la actividad; el objetivo general, el siguiente paso o el resultado final es irrelevante para su trabajo actual. Si se siguen los postulados de estimergia se observará que los organismos no requieren de algún tipo de representación del objetivo colectivo, sólo necesitan conocer el estado actual de la actividad, sin conocer el objetivo general de la acción o el resultado final de la misma, además los agentes no necesitan recordar su actividad anterior; no se debe almacenar información sobre el estado del trabajo en ninguna parte, excepto en el medio, además los agentes no necesitan comprometerse con una tarea en particular, un agente decide en su lugar qué trabajo debe hacer, dependiendo de la oportunidad y otras condiciones contingentes (Heylighen, 2015) (Heylighen, 2016). El hecho de lograr un “consenso” con

respecto a una tarea puede ser entendido como la convergencia explícita o implícita de las acciones individuales en relación con una tarea, que da como resultado un patrón de trabajo colectivo.

La actividad de construcción de nidos o estructuras en general permite evidenciar como las mismas estructuras son partes fundamentales en la coordinación de tareas en las sociedades de insectos. Las colonias pueden potencialmente abordar problemas muy complejos que requieren el logro de tareas en equipo y en grupo, aunque es válido suponer que los organismos han adquirido sus “patrones de comportamiento” a través de la selección natural de la conducta instintiva o del refuerzo diferencial de la conducta. Como se ha presentado a lo largo de esta investigación hay otros mecanismos y aspectos que juegan papeles relevantes en la realización de tareas como estimergia y la relación imbricada del organismo con su ambiente haciendo factible el aumento en las respuesta del individuo (plasticidad fenotípica) y la variedad de patrones colectivos que pueden presentar los insectos sociales, lo que se complejiza si se tiene en cuenta que la elaboración de estructuras por parte de los insectos sociales también está vinculada estrechamente con otros mecanismos como la experiencia previa (Ravary y cols., 2007), las retención de información – memoria (Beugnon, Pastergue-Ruiz, Schatz, y Lachaud, 1995) (Schatz, Lachaud, y Beugnon, 1999), el aprendizaje (Reznikova, 2008), y en algunos casos el uso de herramientas en insectos sociales (Fellers, 1976).

Definitivamente, para entender como en las sociedades de insectos se llevan a cabo con éxito las tareas, es necesario prestar atención a la relación compleja entre estructuras (artefactos) e individuos, como bien lo describe Susi y Ziemke (2001) y Susi (2016) la relación artefactos humano, es muy compleja, sin embargo, las sociedades de insectos pueden aportar elementos para continuar robusteciendo estas discusiones.

Aunque los insectos sociales pueden no tener “conciencia” en un sentido fuerte, y probablemente no están conscientes de algún “significado compartido” en su actividad, las actividades de los humanos y otros animales sociales comparten algunas similitudes con respecto a la cooperación, y la realización de logros. A pesar de la diferencia en complejidad entre el hombre y el insecto, los principios de coordinación en una sociedad, mediante el uso de artefactos, podrían aplicarse a ambos para explicar y comprender la paradoja de la coordinación. Los insectos sociales utilizan una variedad de estrategias para construir estructuras complejas, y la forma específica en que un individuo responde a patrones ambientales específicos altera el ambiente y genera respuestas de otros individuos, y así sucesivamente (Susi y Ziemke, 2001) (p. 287-288).

Sin duda, los estudios dirigidos a explorar las relaciones entre la construcción de estructuras y la organización social de la colonia serán importantes en los próximos

años porque proporcionarán explicaciones sobre cómo la actividad de construcción de estructuras y la sociabilidad pueden haber evolucionado conjuntamente. Esto refleja en parte la comprensión de que los problemas de coordinación son fundamentales, y merecen ser revisados a detalle, aspecto que debe ser revisado con detenimiento en otras investigaciones.

Por último, la discusión entre estructuras (materialidad) y comportamientos sociales, guarda relación con un antiguo problema de intencionalidad en filosofía (véase Dennett(1987); Searle, 1983; Dretske(1980); Hutto y Satne (2015)), y nuevamente la dinámica de las sociedades de insectos quizás pueda aportar algunos puntos a la discusión. Sin entrar en detalles, se pondrán en consideración algunos elementos para ser trabajados en futuras investigaciones.

¿Es posible asignar algún tipo de intencionalidad a la dinámica de construcción de estructuras y comportamiento colectivo en las sociedades de insectos?, de ser posible ¿cómo podemos caracterizarlo? Quizás siguiendo un enfoque ecológico, como lo presenta Tim Ingold hacia un “pensamiento relacional”, se podría iniciar a tejer algunas ideas.

Ingold (2004) afirma que la pobreza explicativa de la teoría neodarwiniana, se encuentra en lo que uno de sus arquitectos principales, Ernst Mayr, llama “pensamiento de la población”(Mayr, 1982) (45–7), que obligaba a pensar en el cambio evolutivo como un agregado sobre poblaciones de numerosos individuos discretos, que tenían una constitución esencial independientemente de su vida en el mundo. Esta forma de pensar, interrumpía cualquier intento de comprender la dinámica generativa de los sistemas de desarrollo. Lo que se necesita es una manera muy diferente de pensar acerca de los organismos y sus entornos, lo que el autor llama “pensamiento relacional”: “Significa tratar al organismo no como una entidad discreta y pre-especificada, sino como un lugar particular de crecimiento y desarrollo dentro de un campo continuo de relaciones. Es un campo que se despliega en las actividades de la vida de los organismos y que está envuelto en sus morfologías específicas, fuerza de movimiento y capacidades de conciencia y respuesta” (p. 219).

Ingold argumenta a favor de estudiar las formas de vida de los organismos, lo que permite identificar que las habilidades y prácticas emergen de manera “natural” a partir de un compromiso continuo de los individuos con la materialidad. Aunque el artesano “sabe lo que está haciendo, y trabaja de acuerdo con claros estándares de perfección”, muchas veces puede no ser capaz de formalizar y verbalizar con precisión sus métodos. Su intuición es que las representaciones, en estrecha analogía con el desarrollo de los organismos vivos, no juegan un papel determinante en los procesos

de producción y de generación de clases artefactuales; por el contrario, la mera convergencia de materia, entorno y habilidad artesanal es suficiente para la generación de artefactos estables, exitosos y reproducibles (Vaccari y Parente, 2017).

Por su parte, Knappett, y Malafouris (2008), y Malafouris (2008) propone un estado intencional extendido que se encuentra en la acción. Sigue la analogía del alfarero, donde la acción comienza con una manipulación de la arcilla en la que la mano se adapta a las *affordances* (J. J. Gibson, 1979) del material, en un “acoplamiento dinámico” entre “socios iguales” (p. 24). Para Malafouris, la intencionalidad es una propiedad emergente de una transacción que tiene lugar entre cerebros, cuerpos y artefactos. Estos componentes distribuidos actúan como “atractores dinámicos” que moldean el “campo de acción” y conforman, hasta cierto punto, las intenciones del artesano. En el curso de este trabajo, los “recursos físicos están totalmente integrados en el funcionamiento y el movimiento del agente” (p 32) (Vaccari y Parente, 2017).

De acuerdo con la propuesta de Martínez y Villanueva (2018) (p. 3), los artefactos presentan dos dimensiones: una de desarrollo otra comportamental. La primera hace referencia a la forma en la que los artefactos ontogenéticamente y filogenéticamente constituyen parte del desarrollo de los individuos y colectivos, *lo que los lleva a pensar en artefactos “concretos” como miembros de un linaje de artefactos*. La segunda dimensión de los artefactos hace alusión a las expectativas comportamentales (individuales y colectivas) articuladas en hábitos, rutinas, habilidades, valores y otras características de la cultura, que configuran los medios del entorno como un campo de fuerza. Estas dos dimensiones constituyen lo que denominan intencionalidad artefactual. Si llevamos estas dos dimensiones a la discusión de construcción de estructuras por parte de los insectos sociales, vemos por ejemplo el caso de la construcción de nidos, que esta práctica está imbricada en la ontogenia o desarrollo de la colonia, además juegan un papel decisivo en la forma en que las hormigas interactúan y hacen de la colonia una unidad. Claramente las discusiones sobre intencionalidad están centradas en humanos, sin embargo, lo que se pretende con esta reflexión es no perder de vista la continuidad en los procesos evolutivos, y como la materialidad está ligada a las prácticas o comportamientos de los individuos, de igual forma, algunas de las reflexiones pueden contribuir a ejemplificar y robustecer la propuesta de intencionalidad artefactual, con estas ideas tan sólo se deja perfilada una posible línea de trabajo para investigaciones futuras.

COORDINACIÓN Y CONFIGURACIÓN DE TAREAS

HASTA aquí se ha presentado la importancia del estudio de las tareas para entender la evolución de la organización social de los colectivos, y se ha desarrollado la idea de estimergia como principio de coordinación de la colonia, la cual se ha ejemplificado con el caso de la construcción de estructuras por parte de las hormigas. A continuación, y con el objetivo de robustecer el entendimiento de los procesos de coordinación en las sociedades de insectos, se presentarán algunos modelos sobre coordinación y cómo estos pueden ayudar a mejorar la comprensión de la dinámica social de los insectos.

Al igual que las sociedades de insectos, muchos animales viven en grupos y se coordinan para llevar a cabo una serie de tareas que no son posibles de realizar de manera individual. Hay evidencia de que se pueden extraer mejores dividendos al actuar en grupo que al hacerlo de manera individual (O’Gorman, Sheldon, y Wilson, 2008) (Theiner y O’connor, 2010) (Larson, 2010). Por ejemplo, formar parte de un grupo puede reducir significativamente los costos energéticos causados por la resistencia del aire o del agua (como en la formación de bandadas o cardúmenes); estar muy juntos puede favorecer el aumento de temperatura, o generar una defensa más efectiva contra los depredadores (Clark y Mangel, 1986) (Rubenstein, 1978). Además, el estar en grupo reduce el riesgo de morir de hambre y mejora la optimización de la búsqueda de alimento. Las razones adaptativas de por qué la mayoría de los animales viven en grupos sociales estables están bien estudiadas (Conradt y Roper, 2003) (Krause, Ruxton, Ruxton, y Ruxton, 2002), pero los mecanismos de comportamiento utilizados para mantener la cohesión del grupo y resolver los conflictos de interés, hasta ahora se están comenzando a explorar.

Una de las dinámicas, quizás la más importante, vinculada a la actuación conjunta de los organismos es la coordinación, que como bien lo presenta Kelso (1995), no es sólo de orden espacial y temporal, sino que refiere a diferentes tipos y grados de orden funcional entre las partes y procesos que interactúan en el espacio y el tiempo. La coordinación puede ser estudiada desde diferentes disciplinas; por ejemplo, desde la mecánica newtoniana se pueden definir los límites sobre los cuales se coordinan los sistemas biológicos, pero no dice nada acerca de la organización funcional *per se* de estos sistemas. Indudablemente, los movimientos de los animales no son meras

consecuencias mecánicas de las leyes de la física, en biología el problema de cómo se coordinan las formas vivientes en el espacio y el tiempo, busca comprender cómo surgen, persisten, se adaptan y cambian los patrones de comportamiento coordinado en los diferentes niveles de organización (J. Kelso, 2009).

Para el caso de las hormigas surgen preguntas como, ¿qué guía la coordinación de las trabajadoras para realizar una tarea conjunta? y ¿cómo se coordinan los individuos para realizar una tarea? A pesar de identificar los factores externos e internos que participan en la selección de tareas y de establecer una gran cantidad de modelos sobre asignación de tareas, estas preguntas continúan latentes, quizá la clave para responderlas sería evaluar qué tipo de heurística ayudaría a caracterizar de mejor forma el comportamiento de una tarea. En este sentido, algunas propuestas están encaminadas a la creación de algoritmos sobre las funciones dinámicas de las colonias de hormigas (Bonabeau y cols., 1999) (Shehory y Kraus, 1998) (Gordon y Mehdiabadi, 1999).

Otra pregunta central es identificar ¿cuáles son los dispositivos sociales (producto de la selección natural u otros mecanismos evolutivos) que han permitido hacer la transición de organismos independientes a sociedades integradas? La respuesta a esta pregunta, desde esta investigación, apunta a entender la coordinación como un dispositivo social clave que ha posibilitado la articulación de individuos solitarios a un colectivo, claramente hay diferentes dispositivos de coordinación a lo largo de la jerarquía biológica. Por ejemplo, en un estudio comparativo entre lobos y perros, donde los individuos deben tirar de una cuerda al mismo tiempo para obtener alimento, se demostró que los lobos llevan a cabo tareas que implican coordinación de acciones con otros lobos a diferencia de los perros que en la mayoría de los experimentos no pudieron coordinar sus acciones para obtener el alimento. Una de las razones que proponen los autores para explicar por qué los lobos sí coordinan con otros sus acciones a diferencia de los perros en este tipo de experimentos, es que los lobos evolutivamente dependen en gran medida de la cooperación para la caza, la cría de cachorros y la defensa territorial; estos organismos viven y forrajean en manadas lo que ha influido en el desarrollo de habilidades de trabajo en grupo, a diferencia del perro que presentó un proceso de domesticación, donde sus habilidades de forrajeo se transformaron (Marshall-Pescini, Schwarz, Kostelnik, Virányi, y Range, 2017). Las presiones de selección vinculadas a procesos de coordinación pueden variar dependiendo de cada linaje, por ejemplo, el forrajeo en grupo ha llevado a los lobos al desarrollo de ciertas habilidades diferentes a las de especies domésticas. Lo que se pretende destacar de esta investigación es que las habilidades de trabajo en grupo han evolucionado de manera diferente a lo largo de la organización biológica, y si se desea profundizar en estos elementos se debe prestar atención a la complejidad horizontal presente en cada nivel.

En este sentido, el objetivo general de este capítulo es discutir diversas formas de entender coordinación y caracterizarla en las sociedades de insectos. Para finalizar este libro se presenta la propuesta de configuración de tareas en hormigas como andamios que no sólo posibilitan el mantenimiento de la colonia, sino que ayudan a entender la generación de innovaciones que le han permitido al colectivo adaptarse al medio como un todo o unidad.

COORDINACIÓN Y SOCIEDADES

El primer paso hacia la consecución del objetivo de esta investigación es tener un panorama general de cómo se entiende coordinación en otras disciplinas, se considera útil explorar varios enfoques y aprovechar su riqueza conceptual. Es preciso reiterar que no se pretende hacer equivalencias entre las distintas definiciones, lo que se busca es facilitar un dialogo entre diferentes aproximaciones y dilucidar algunos elementos que permitan establecer algunas relaciones entre tarea y coordinación para el caso de las sociedades de insectos.

En el campo de la economía la coordinación es entendida como una situación social en la que un conjunto de individuos tienen un interés común inmediato, pero enfrentan un problema sobre los medios (comportamientos o estrategias) que pueden emplear para conseguirlos (Schelling, 1980) (Alvard y cols., 2002). Para representar problemas de coordinación se emplean juegos como la *Caza del ciervo* (Skyrms, 2004) que describe el conflicto entre seguridad y cooperación; cada jugador elige cazar un ciervo o una liebre. Si un individuo caza un ciervo, debe cooperar con su compañero para tener éxito; un jugador individual puede cazar por sí mismo una liebre, pero una liebre vale menos que un ciervo. El juego de la *caza del ciervo* proporciona una herramienta teórica para explorar por qué los individuos preferirían colaborar en lugar de trabajar de manera independiente: dado que la ganancia es mayor en el primer caso que en el segundo. En este tipo de juegos, a diferencia del dilema del prisionero, no hay un conflicto real, ya que los dos jugadores prefieren cazar un ciervo, el problema radica en la comunicación, dado que ninguno tiene garantía de que el otro asumirá el riesgo de ir a cazar el ciervo en vez de ir por la liebre. Hay dos posibles estrategias que originan equilibrios, por un lado, que ambos cacen el ciervo o que ambos vayan individualmente a cazar la liebre, sin embargo, esta última estrategia no es tan optima como la primera.

Por consiguiente, el problema es establecer una convención para resolver la situación de coordinación. En este caso si los “jugadores” pudieran comunicarse antes de iniciar el juego quizás podrían llegar a un acuerdo y así garantizar la coordinación, claramente en ausencia de comunicación, la coordinación puede ser complicada. Los agentes necesitan de algún mecanismo para elegir y seleccionar coordinarse.

Los juegos de coordinación representan situaciones en las que varios jugadores tratan de alcanzar cierto grado de uniformidad en sus acciones, dichas situaciones pueden ser tan cotidianas, por ejemplo: de qué lado de la carretera circular, o cómo mover entre varias personas un mueble sin lenguaje verbal. Sin embargo, no sólo estos problemas simples requieren de soluciones coordinadas, también cuestiones como la dinámica del mercado capitalista, la segregación racial entre individuos de un mismo barrio (Schelling, 1980), la participación en protestas o manifestaciones político-sociales.

En dichas situaciones se hacen evidentes una serie de elementos que son decisivos para el estudio de la coordinación en acciones colectivas, tales como la reputación, las relaciones de confianza, el riesgo (es decir, cómo los individuos acaban coordinándose en situaciones que, si bien no son las que aportan un mayor beneficio, son las que comparten un menor riesgo - Sally (2002)) y finalmente la emergencia de convenciones. Actualmente, existe un creciente interés por el estudio formal de los mecanismos que se hallan en la base de la emergencia y la estabilidad de las convenciones sociales, entendidas como regularidades sociales que puede ser estables o contingentes. (véase, Lewis (1969); Schelling (1980), Sugde (1989)). A pesar de las virtudes e inconvenientes de ciertos enfoques económicos (como la teoría de juegos), las discusiones sobre coordinación en este campo han aportado significativamente a la ampliación de estudios teóricos y empíricos sobre pautas de comportamiento, hábitos y prácticas sociales de los seres humanos. Hay evidencia de que la coordinación puede mejorar la relación y la confianza entre los individuos (Launay, Dean, y Bailes, 2013) (Mitkidis, McGraw, Roepstorff, y Wallot, 2015), y que conduce a la cooperación en dilemas sociales (Van Baaren, Holland, Kawakami, y Van Knippenberg, 2004) (Wiltermuth y Heath, 2009).

El filósofo de la economía D. Ross (2013) ve importante a la hora de estudiar la evolución de las normas, distinguir entre cooperación y coordinación, esta última entendida como la capacidad de procesar información que facilita formas específicas de cooperación. La coordinación es vista como una capacidad perceptivo-cognitiva que le permite a una especie realizar un seguimiento y responder a las señales de otros, por lo tanto, los miembros deben entender y estar motivados a responder a un objetivo o acción, además, tienen que entender que viven una situación análoga con su compañero. En los juegos de coordinación se ponen a dos jugadores en una situación en la que el objetivo óptimo se puede llevar a cabo si actúan juntos, y esto sucede sólo si los jugadores manifiestan comportamentalmente tener cierto grado de comprensión del otro jugador, para poder reconocer, seguir y actuar en coherencia a las señales que el otro pueda emitir.

Por otro lado, desde la primatología el problema de la coordinación consiste en las interdependencias de las contribuciones específicas de la actividad (comportamientos),

la información (significados), y las expectativas e intenciones de los roles individuales de los miembros de un grupo (Objetivo). Boos *et al.* (2011) (p.23) define coordinación como “la gestión de objetivos-dependientes a través de acciones reguladas de forma jerárquica y secuencial con el fin de lograr un objetivo común”.

Boesch y Boesch (1990) trabajaron con una población de chimpancés cazadores del Parque Nacional Tai, plantearon una definición operativa de cooperación basada en el nivel de organización de las acciones a partir de la búsqueda de alimento de estos primates, propusieron diferentes niveles de cooperación que cuentan con una organización cada vez mayor, la cual obedece a la complejidad de las técnicas de caza dentro del grupo, cada nivel ayuda a aumentar las posibilidades de los organismos a maximizar el beneficio (ver tabla 6.1).

Categoría	Definición	Variación
Similaridad	Todos los cazadores se concentran en acciones similares sobre la misma presa, pero sin relación entre ellos de espacio o tiempo; al menos dos cazadores siempre actúan simultáneamente.	Acciones similares son diferentes elementos para perseguir a una presa. Por ejemplo acecho y persecución.
Sincronía	Cada cazador concentra acciones similares en la misma presa y trata de relacionarse en el <i>tiempo</i> con las acciones del otro.	Los cazadores pueden empezar al mismo tiempo o ajustar su velocidad para permanecer en tiempo.
Coordinación	Cada cazador concentra acciones similares en la misma presa y trata de relacionarse en el <i>tiempo y espacio</i> con las acciones del otro.	Los cazadores pueden comenzar desde diferentes posiciones y velocidad o ajustar sus posiciones y velocidad para permanecer coordinados.
Cooperación	Los cazadores realizan diferentes acciones complementarias, todas directamente hacia la misma presa.	Ejemplos; Conducción, bloqueo de la vía de escape y rodear.

Tabla 4. Definición operativa de cooperación para grupos de cazadores. (Tomada de Boesch y Boesch (1990)).

Dentro de esta propuesta cada nivel representa diferentes grados de posibilidad de cooperación: la diferencia particular entre los tres primeros niveles recae en las relaciones de espacio-tiempo entre los individuos según sus acciones. Por lo tanto, la

coordinación es entendida como la concentración de acciones similares por parte de dos individuos que tratan de relacionar sus acciones en un espacio y en un tiempo (Boesch y Boesch, 1990) (Boesch, 2002). La tabla 6.1 guarda relación con la propuesta de Boos *et al.* (2011) en cuanto a los aspectos necesarios para la coordinación; i) objetivos, en este caso concentrar acciones en la misma presa, ii) información, identificar y responder señales para una caza exitosa, iii) movimientos o comportamientos para poder alcanzar el objetivo.

Los anteriores enfoques dan por sentado la presencia de ciertas capacidades cognitivas “sofisticadas” que demandan de mecanismos como percepción, comunicación, atención conjunta, memoria, intencionalidad entre otros. No obstante, se han documentado diferentes formas de coordinación y cooperación a lo largo de toda la jerarquía biológica, por ejemplo, las arañas sociales (*Stegodyphus*) capturan y manejan entre varios individuos una presa que es demasiado grande para un solo individuo. Una familia de individuos se acerca a la presa de forma independiente en reacción a las vibraciones causadas por el tamaño del mismo. Luego, juntos de manera coordinada tiran la víctima y la llevan a nidos comunales para su consumo. Dado que comparten el nido tiran de la presa hacia la misma dirección. (Enders y Ward, 1985) (Wickler y Seibt, 1993). Los estudios de coordinación no sólo se restringen a los animales, también se han documentado otras formas de coordinación social en bacterias (Diggle, Griffin, Campbell, y West, 2007) y en plantas (Callaway y Walker, 1997) (Biernaskie, West, y Gardner, 2011), estos estudios permiten ampliar el marco conceptual del fenómeno de la coordinación, mostrando que no es un fenómeno exclusivo de algunos grupos, sino que está presente ampliamente en la jerarquía biológica, además ayudan a pensar la coordinación más allá de la presencia de elementos lingüísticos y verbales, vale la pena mencionar que la mayoría de los trabajos no ahondan en las diferentes formas y mecanismos evolutivos que han posibilitado la coordinación, sino que se centran en describir cuales son las acciones coordinadas de los organismos.

Para autores como Kelso (1995) (2009) la coordinación de los cuerpos móviles es la forma más primitiva de autoorganización conocida en biología. Para este autor la dinámica de coordinación corresponde a patrones que el sistema es capaz de producir espontáneamente en un punto y tiempo dado junto con el paisaje atractor que define la estabilidad relativa de estos patrones como dinámica intrínseca. Siendo las sinergias presentes en muchos contextos y niveles de organización biológica la clave para entender la coordinación biológica.

En capítulos anteriores, se ha hecho referencia a la idea de sinergia como un concepto central en el entendimiento de la complejidad biológica, por ejemplo, Peter Corning (1983) (2011) también destaca el papel de la sinergia en la conformación de la

emergencia “progresista” de los sistemas biológicos complejos, defendiendo que los beneficios funcionales producidos por diversos tipos de sinergias han sido los impulsores de la evolución²⁵. Por su parte, Maynard-Smith y Eörs Szathmáry (1995) y (1999), llegan de manera independiente a conclusiones teóricas similares que consideran que las sinergias no son sólo un aspecto omnipresente del mundo natural, sino que son entendidas como una fuente de la creatividad y “control” de la amplia tendencia evolutiva hacia una mayor complejidad, en la naturaleza y en las sociedades humanas. Cabe mencionar que este aspecto es fundamental para entender las dinámicas de coordinación, pero aún no ha recibido gran atención en la literatura.

Kelso (1995) hace una distinción interesante entre dos tipos básicos de coordinación: coordinación absoluta, en la cual las partes componentes se unen en el tiempo, a través de un tipo de acoplamiento mecánico que se puede evidenciar, por ejemplo, en la sincronía de fase entre las partes del cerebro. Y la coordinación parcial o relativa, en la cual las partes componentes se “bloquean” sólo transitoriamente y luego se rompen según cambian las circunstancias, por ejemplo, cuando un niño está caminando de la mano con un adulto, se requiere de un proceso de acoplamiento que es progresivo y dinámico, en el cual las dos partes deben realizar un acoplamiento simultáneo para poder caminar al mismo ritmo.

La distinción de Kelso (1995) permite caracterizar la dinámica de forrajeo en las abejas melíferas que consta de dos procesos; recolección y procesamiento de néctar. Cada proceso se lleva a cabo en espacios diferentes y requieren de altos niveles de coordinación entre los individuos, éste podría ser un ejemplo de coordinación relativa ya que se da un tipo de acoplamiento simultáneo para lograr los ciclos, como se mostrará a continuación:

El proceso de recolección de néctar se produce principalmente en el campo con las forrajeras, está sujeto a las condiciones climáticas y de floración de las plantas, las abejas recogen el néctar de las flores lo lleva hasta la colmena, y regresan nuevamente a las flores para recoger más néctar. De otro lado, el ciclo de procesamiento tiene lugar al interior de la colmena, desde que las abejas descargan a las recolectoras, transportan el néctar fresco al interior de la colmena para que otras abejas lo usen de inmediato o

²⁵Según Corning la cooperación juega un papel clave porque se encuentra en todos los niveles de los sistemas vivos; comenzando con los mismos orígenes de la vida. Al llegar a explicar los efectos funcionales producidos por la cooperación (y organización) se logrará un acercamiento más certero a las causas de la complejidad de la evolución. Lo que subyace a la evolución de los sistemas complejos no es más que los efectos funcionales combinados que estos sistemas producen. Se trata de las sinergias que son las causas inmediatas de la selección natural (o la selección de grupos). Por lo tanto, los efectos sinérgicos -adaptively significant combined effects that are interdependent and otherwise unattainable- representan una clase distinta de las variaciones que pueden ser favorecidas por la selección natural.

lo almacenen en los panales, y regresan a la zona de descarga dependiendo de la actividad de las recolectoras (Seeley, 1995) (ver Figura 8).

El ajuste en la tarea de recolección con respecto al suministro externo de néctar implica cambios en la velocidad de los viajes de recolección que se ve afectado por el alimento y el tamaño de las cargas de cada recolector, además involucra cambios en el número de recolectoras activas. Cuando aumenta la oferta de néctar, una colonia aumenta el número de abejas recolectoras que requiere de una activación rápida de las forrajeras por medio de señales y de la “Danza de la abeja” (Von Frisch, 1967) que propicia una agitación a lo largo de la colmena. Cuando el suministro de néctar disminuye, una colonia reduce el número de recolectoras.

El ajuste en la tasa de procesamiento depende del tratamiento del néctar que está en función de su tasa de recolección, si la tasa aumenta se impulsa el número de abejas que se dedican a la tarea de procesamiento de néctar, este aumento es estimulado por una “Danza del temblor”, un comportamiento que realizan las recolectoras dentro de la colmena, caminando lentamente sobre el nido con movimientos temblorosos hacia adelante hacia atrás, a la derecha y a la izquierda, y constantemente girando su cuerpo, esta danza del temblor tiene un efecto de excitación, de modo que la capacidad de procesamiento de néctar de una colonia se incrementa.

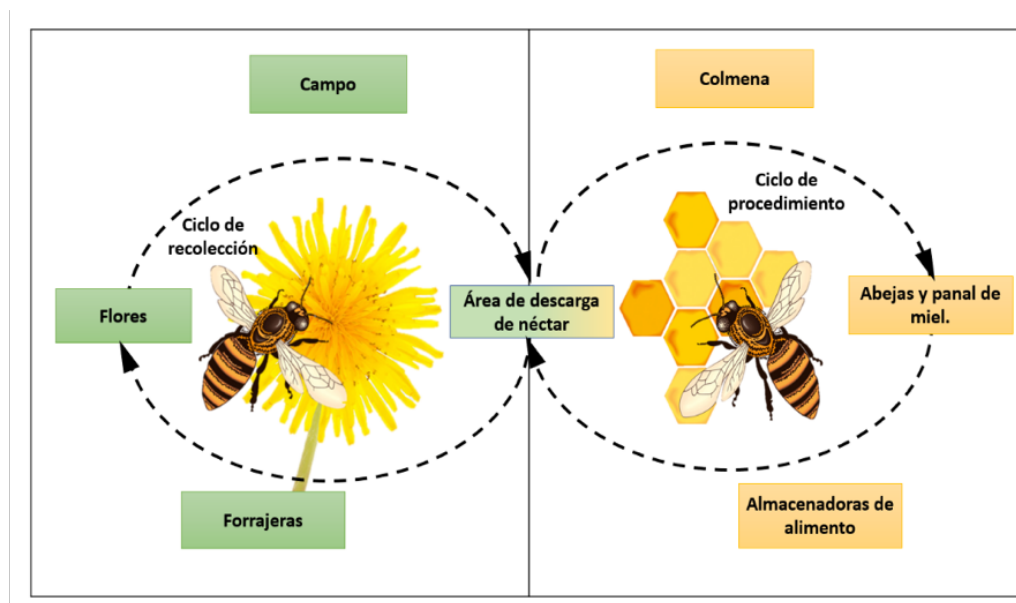


Figura 8. Ciclo de forrajeo en abejas melíferas. (Modificado de Seeley, 1995)

ENTRAINMENTS Y ESTIMERGIA

El estudio del comportamiento colectivo en sistemas autoorganizados y descentralizados es de interés en las dinámicas de enjambre. Desde una perspectiva de sistemas

complejos, un enjambre²⁶ es entendido como “Movimiento colectivo de un gran número de entidades autopropulsadas” (O’Loan y Evans, 1999) (L. 99). Los enjambres están basados en comportamientos interactivos que pueden ser moldeados siguiendo pocas reglas: los modelos matemáticos más básicos del enjambre sólo requieren que el agente siga tres reglas, 1) evitar colisiones, impedir las colisiones con sus vecinos, 2) coincidencia de velocidad, intento de hacer coincidir la velocidad con sus vecinos, 3) correlación espacial de enjambre, tratar de estar cerca de sus vecinos, pasos que son usados en programas computacionales para simulaciones *boids*²⁷. En definitiva, lo importante de este tipo de trabajos es ver que las interacciones locales entre los agentes usualmente llevan a la emergencia de un comportamiento global, los agentes siguen estas reglas simples de naturaleza mecánica, sin necesidad de un mecanismo líder de control central, posteriormente este tipo de comportamientos da lugar a una gran variedad de dinámicas que permite a los agentes escapar o superar obstáculos y/o depredadores.

Este tipo de trabajo ha generado importantes técnicas como la optimización por enjambre de partículas (Particle Swarm Optimization – PSO) y la optimización por colonia de hormigas (Ant Colony Optimization – ACO). Existen otros algoritmos que pueden ser catalogados dentro de esta rama, como lo son la optimización por enjambre de bacterias (Bacteria Swarm Foraging Optimization – BSFO), la búsqueda por difusión estocástica (Stochastic Diffusion Search – SDS) y el algoritmo de colmena de abejas artificiales (Artificial Bee Hive Algorithm – ABHA) entre otros. Estas técnicas de inteligencia artificial basadas en el comportamiento de los animales en especial en las colonias de hormigas son técnicas probabilísticas para solucionar problemas computacionales que pueden reducirse, por ejemplo, a buscar los mejores caminos o rutas. Estos trabajos presuponen la coordinación de los agentes a través de algoritmos²⁸.

Por otro lado, y como propone Knoblich *et al.* (2011), la coordinación de un colectivo no necesariamente tiene que confiar en la representación de reglas (como los algoritmos anteriores), sino que existen otros mecanismos que hacen posible la emergencia de la coordinación, donde básicamente los individuos coordinan su comportamiento basados en un acoplamiento de acción-percepción, la coordinación emergente no requiere de intención conjunta, planes o conocimiento del agente, es suficiente que los individuos procesen claves motoras y perceptuales similares, lo que se hace eviden-

²⁶Dependiendo del organismo cambia la denominación del sistema; cuando se hace referencia a peces se emplea el término de cardumen, para ovejas rebaño, para aves parvadas, y para el caso de esta investigación (insectos sociales) se emplea el término de enjambre.

²⁷Modelo que permite simulación de comportamiento a través de sistemas que están conformados típicamente por poblaciones de agentes computacionales simples capaces de percibir y modificar su ambiente de manera local (Craig, 1967).

²⁸Para profundizar en este tema véase *Swarm intelligence: collective, adaptive* (Kennedy y Eberhart, 2001)

te, por ejemplo, cuando dos personas están comprometidas en una conversación y su comportamiento corporal y sus patrones de mirada se sincronizan inconscientemente, esto ocurre sin que los agentes hayan hecho un acuerdo previo (Shockley, Richardson, y Dale, 2009)²⁹.

Según Knoblich *et al.*, (2011), la coordinación emergente tiene diferentes procesos, el primero es *entrainment*³⁰ (acoplamiento que lleva a la sincronización) que conduce a la coordinación temporal del comportamiento de dos agentes, en particular, la sincronización, incluso en ausencia de un acoplamiento mecánico directo. Otra posibilidad es *affordances* de objetos que corresponde a las oportunidades que un objeto provee a una clase específica de agente. El tercer proceso que puede conducir a la coordinación emergente es la *concordancia entre percepción-acción*, la percepción de un agente puede causar una tendencia de acción correspondiente en el observador, tal coincidencia puede conducir a la imitación de acciones observadas, dado que la percepción de una acción particular activa las representaciones correspondientes que también guían las acciones del observador, por ejemplo, ver a alguien bailando puede activar las representaciones de baile en las personas que van a bailar y usarlo para unirse³¹. Un último mecanismo es la *acción simultánea*, éste es un proceso de concordancia entre percepción y acción que permite al observador usar sus propias representaciones motoras como un modelo interno para predecir la sincronización y respuesta de una acción observada, por ejemplo, un jugador de basquetbol que observe un tiro podrá predecir con precisión si el tiro será una cesta o una falta. La simulación de acción puede llevar a una coordinación emergente porque induce las mismas expectativas sobre el desarrollo de acciones en diferentes actores y, por lo tanto, induce tendencias de acción similares para acciones futuras (Knoblich y Sebanz, 2008).

²⁹Con no se pretende afirmar que sólo existen estas formas de coordinación, claramente la evidencia muestra que también se puede hablar de una coordinación planeada que apoya la acción conjunta. Sin embargo, dado el interés de esta investigación de centrarse en la coordinación emergente que puede ocurrir espontáneamente entre individuos que no tienen plan para realizar acciones en conjunto y depende de acoplamientos percepción-acción que hacen que múltiples individuos actúen de manera similar. Es plausible, según Knoblich, que la acción conjunta en los humanos implique la interacción de estos dos tipos de coordinación, una coordinación emergente y una coordinación planeada.

³⁰El término de *Entrainment* en física refiere al proceso por el cual dos sistemas oscilantes interactuantes asumen el mismo período.

³¹Esta discusión tiene relación con la teoría de Facilitación social, la cual indaga la influencia que ejerce la presencia de un individuo sobre otro u otros. Dicha teoría podría contribuir al desarrollo de las investigaciones sobre los mecanismos sociales de acción-percepción. Para mayor desarrollo ver DeSouza, O., Miramontes, O., Santos, C. A., Bernardo, D. L. (2017). Social facilitation affecting tolerance to poisoning in termites (Insecta, Isoptera). *Insectes Sociaux*, 48(1), 21-24. Y Miramontes, O., & DeSouza, O. (1996). The nonlinear dynamics of survival and social facilitation in termites. *Journal of Theoretical Biology*, 181(4), 373-380.

Para el desarrollo del objetivo de caracterizar la coordinación, es necesario centrarse en los mecanismos de coordinación emergente presentados por Knoblich *et al.*, (2011), que rechazan cualquier noción de representación interna al actor y que al contrario enfatizan la interacción actores y entorno (J. J. Gibson, 1979) y supone que la información surge como una relación invariante entre los movimientos cambiantes de los actores y su percepción dinámicamente cambiante:

En contraste con la mayoría de las nociones de la ciencia cognitiva, las intenciones no se consideran como un estado mental o psicológico al interior de una persona. En su lugar, se considera que son una propiedad del ecosistema (Shaw 2001) que surge en la interacción entre los organismos y su entorno. En consecuencia, las intenciones se consideran un aspecto del mundo físico más que el mundo mental. (Knoblich y Sebanz, 2008) (p. 2022).

Por ejemplo, los trabajos sobre *entrainments* documentan experiencias donde las personas a pesar de no haber recibido instrucciones de sincronizar sus movimientos, se sincronizan (Schmidt y O'Brien, 1997) (Richardson, Marsh, y Schmidt, 2005). El experimento más citado en la literatura es la sincronización de mecedoras: dos participantes sentados uno al lado del otro en mecedoras con frecuencias de oscilación más o menos similares y posteriormente sentados en mecedoras que tenían manipulado los pesos (cuanto mayor es el peso, más lenta es la frecuencia natural de balanceo) se genera una sincronización de las mecedoras. Cuando los participantes se miran entre sí, tienden a balancearse juntos en sincronía incluso cuando las frecuencias naturales de las mecedoras diferían. Los participantes se balanceaban contra las frecuencias naturales para balancearse en sincronía, y al cabo de un tiempo terminaban sincronizándose. Los resultados demostraron que los individuos no podían resistir el *entrainment* interpersonal, incluso si las frecuencias propias de las dos mecedoras son diferentes (Richardson y cols., 2005) (Richardson, Lopresti-Goodman, Mancini, Kay, y Schmidt, 2008). Por lo tanto, se considera que el *entrainment* surge en una interacción directa entre dos (o más) organismos que se perciben entre sí, algunos autores los describen como un proceso de autoorganización que ocurre en osciladores acoplados (Haken, Kelso, y Bunz, 1985).

Otro ejemplo, en el que se involucran más de dos individuos es la dinámica de la transformación del aplauso en medio de una multitud: cuando una audiencia está aplaudiendo caen en sincronía al desacelerar sus propios aplausos espontáneos aproximadamente a la mitad de su velocidad inicial. Curiosamente, el tiempo más lento requerido para la sincronización de grupos grandes reduce considerablemente el volumen de los aplausos de modo que la sincronización desaparece y nuevamente aumentan los niveles de ruido (Néda, Ravasz, Vicsek, Brechet, y Barabási, 2000).

De la propuesta de emergencia de la coordinación se destaca la importancia de la información sensoriomotora para llevar a cabo acciones conjuntas, los individuos pueden ajustar por ejemplo características cinemáticas de su acción para hacer que sus propias acciones sean más fáciles de predecir para otra persona. También, a través de canales táctiles se puede proporcionar información para el desarrollo de una acción conjunta, estos mecanismos sensoriomotores son claves para poder llevar a cabo la coordinación de acciones conjuntas. Por ejemplo, en el caso de la recuperación del forrajeo por parte de *Atta* (ver Figura 9 y 10) se puede apreciar cómo las hormigas se coordinan gracias a que los individuos perciben los objetos del medio incluidos sus compañeros de tarea a través de información visual, auditiva o háptica.

Asimismo, la idea de estimergia (descrita en el capítulo 5) guarda relación con estas propuestas de coordinación emergente en cuanto la relevancia que presenta la interacción organismos–medio (incluido estructuras y objetos), y el reconocimiento de la información sensoriomotora. Siguiendo los postulados de estimergia las acciones de los insectos sociales son estimuladas por los rastros que dejan las acciones previas de otros individuos en un medio observable y manipulable; los cambios en el entorno compartido (rastros químicos o material de construcción para el nido) representan un campo de posibilidad para los organismos. Un ejemplo son las termitas constructoras de nidos que dejan caer lodo sobre las pilas existentes, en lugar de comenzar pilas propias. El rastro funciona como un registro y un mapa, indicando qué acciones se han realizado y cuáles todavía se deben realizar (Heylighen, 2016), lo que permite la coordinación de sus acciones sin necesidad de una comunicación directa agente-agente. En este sentido, la estimergia puede verse como un mecanismo fundamental de autoorganización que permite que surja una actividad global coordinada a partir de acciones locales e independientes.

La Estimergia explica cómo agentes simples, sin deliberación, comunicación o coordinación central, puede contribuir a un resultado común simplemente respondiendo a estímulos proporcionados por otros organismos y por el medio ambiente. El enfoque estigmérgico sugiere que el “material compartido” en sí mismo puede ser un mecanismo de coordinación, esto se ha evaluado en poblaciones humanas. Por ejemplo, Christensen (2007) observó que este tipo de coordinación se presenta entre los arquitectos de edificios, argumentando que su trabajo está parcialmente coordinado directamente a través del campo de trabajo material: “Además de confiar en los esfuerzos de coordinación de segundo orden (en reuniones, por teléfono, en correos electrónicos, en horarios, etc.), los actores coordinan e integran sus esfuerzos de cooperación al actuar directamente sobre los rastros físicos del trabajo previamente realizado por ellos mismos u otros ” (p.17).

¿Crean las tareas coordinación?

Este capítulo se inició presentado algunos acercamientos sobre la coordinación de acciones conjuntas, desde la economía y la primatología, que centran su atención en la formación e implementación de planes de acción interdependientes, donde los agentes deben tener, y confiar, en las expectativas sobre lo que el otro agente va a hacer. Desde esta literatura la coordinación es entendida como la relación entre información, fines, objetivos e intencionalidad. Esta perspectiva se vincula con la tradición investigativa que asume que todos los procesos cognitivos implican procesamiento de contenidos (tesis del contenido); donde las mentes, de cualquier tipo, incluidas las mentes básicas, requieren de la existencia de contenido, siendo el contenido necesario para cualquier interacción inteligente con el mundo. Consideran que la mejor explicación, incluso de los tipos más básicos de cognición, requiere postular contenidos que se adquieren y transforman para crear representaciones que luego informan y guían lo que un organismo hace o experimenta. De esto se sigue que dondequiera que haya cognición dirigida intencionalmente, debe haber contenido en el sentido definido anteriormente (Hutto y Myin, 2013) (Prefacio).

Muchos de los enfoques para entender la acción conjunta se originan en el interés de los filósofos por conocer la naturaleza de la intencionalidad conjunta. Este tipo de enfoques requieren de sistemas de representación que permiten la planificación de acciones conjuntas (M. Bratman, 1987) (M. E. Bratman, 1992) (Dennett, 1987) (Searle y Willis, 1983). Los filósofos generalmente aceptan que las acciones conjuntas son acciones hechas con intenciones compartidas: lo que distingue a las acciones conjuntas de las acciones individuales es que las conjuntas involucran una intención compartida y las intenciones compartidas son esenciales para comprender la coordinación en la acción conjunta. Este tipo de investigaciones han inspirado trabajos en varios ámbitos como las ciencias cognitivas, filosofía de la mente, filosofía del lenguaje entre otros, hasta investigaciones que pretenden entender las raíces filogenéticas y ontogenéticas de la acción conjunta y la comprensión social, trabajos en esta dirección con chimpancés permiten concluir que los humanos no serían la única especie que posee un sistema de representación para apoyar la planificación de acciones conjuntas (véase Call (2009); Carpenter (2009); Tomasello (2009); Melis, Hare y Tomasello (2006)).

A pesar de la fuerza y trayectoria de esta tradición, la literatura actual hace evidente que es posible caracterizar la coordinación como un proceso que no requiere, en todos los casos, de deliberación alguna o razonamiento. La posibilidad de desvincular la coordinación de las capacidades lingüísticas facilita el pensar la coordinación sin recurrir a los supuestos básicos de la cognición tradicional: teorías como las de Jamen

Gibson (1979)³² y Eleonor Gibson (1988) (2000), sientan las bases para cuestionar la Teoría del contenido, mostrando la importancia de estudiar estos procesos en el entorno social en el que normalmente se produce, reconociendo el papel fundamental que juega el entorno en la cognición de los organismos.

Específicamente, esta investigación destaca el trabajo de Eleonor Gibson quien pondera una aproximación ecológica al aprendizaje y desarrollo perceptual en las primeras etapas del desarrollo de los niños, y subraya la importancia de las relaciones de reciprocidad entre el organismo y medio ambiente, afirmando que el organismo siempre está acoplado al mundo:

El enfoque ecológico toma como unidad de estudio al animal en su entorno, considerándolo un sistema interactivo. Las relaciones dentro de este sistema son recíprocas, con la reciprocidad que incluye una especie que evoluciona en un entorno al que se adapta, y un individuo que actúa en su propio nicho, en desarrollo y aprendizaje. ¿Cómo funciona esta reciprocidad para percibir? El entorno proporciona oportunidades y recursos para la acción, e información sobre lo que se debe percibir para orientar la acción. La acción tiene consecuencias que proporcionan más información para el que percibe. (2000; p.15)

E. Gibson reconoce que el animal y el medio ambiente son jugadores dinámicos del sistema; siendo importante comprender los ciclos de acoplamiento como parte de una organización natural del mundo, ciclos que pueden comenzar con eventos en el mundo, como un objeto inminente, un depredador o por acciones instigadas por el mismo animal.

En una dirección similar, Kelso (1995) comprende el comportamiento como una consecuencia *a posteriori* de los principios que organizan la naturaleza animada e inanimada, a saber, los principios de la dinámica en lugar de proporcionar una descripción *a priori* de un comportamiento en forma de un conjunto de representaciones (es decir, un programa) (Kugler y Turvey, 1988) (Turvey, 1990). Este tipo de enfoques permiten un acercamiento diferente a problemas como la evolución de la musicalidad, que más allá de las ideas clásica de cognición, es plausible argumentar que las prácticas musicales no consisten exclusivamente en el procesamiento de símbolos, sino que es resultado de

³²La teoría de la *affordance* que propone Gibson establece que el mundo se percibe no sólo en términos de formas de objetos y relaciones espaciales, sino también en términos de posibilidades de objetos, en este sentido la percepción impulsa la acción: "The affordances of the environment are what it offers the animal, what it provides or furnishes, either for good or ill. The verb to afford is found in the dictionary, the noun affordance is not. I have made it up. I mean by it something that refers to both the environment and the animal in a way that no existing term does. It implies the complementarity of the animal and the environment". —Gibson (1979) (p. 127).

patrones de interacciones concretas entre organismos y entorno (ver Martínez y Villanueva (2018)).

Teniendo en cuenta los planteamientos de Kelso (1995), Knoblich y colegas (2011), y el enfoque ecológico de E. Gibson se considera posible gestar un marco de referencia para vincular la discusión de coordinación de acciones conjuntas en colonias de hormigas. Así como dos relojes que cuelgan en la misma pared tienden a sincronizarse porque están acoplados mecánicamente (Huygens, 1987), las hormigas se acoplan al percibir la misma información visual, auditiva, olfativa o háptica.

A pesar de que el grueso de las discusiones está dirigido a entender la cognición en seres humanos, y a reconocer formas de interacción social propias de los humanos, también hay muchas otras formas básicas de interacción social que se comparten entre humanos y otros animales, por lo tanto, se considera que la literatura contemporánea es pertinente para continuar estudiando y evaluando el comportamiento colectivo. En el caso de las sociedades de hormigas, donde podríamos estudiar procesos de *entrainments* que pueden surgir de interacciones directas entre dos o más hormigas que se perciben entre sí, o cuando un grupo de hormigas que cuenta con un repertorio de acciones similares perciben el mismo objeto (un pellet, una hoja, el hormiguero) siendo muy probable que exhiban comportamientos similares dado que el objeto les “permite” o “posibilita” las mismas acciones.

- Ilustración empírica

A continuación se ejemplificarán algunos elementos de la tarea de forrajeo en las hormigas *Atta*, con la intención de mostrar la relación tarea-coordinación. Las hormigas cortadoras de hojas requieren de la producción de un mantillo de hojas que usan para nutrir el jardín de hongos, simultáneamente esta partición de tareas se combina con el mantenimiento del jardín de hongos y con la gestión de desechos, tanto dentro como fuera del nido, para aislar a los trabajadores del peligro de los desechos y residuos de los hongos.

La actividad de forrajeo implica la recolección y transporte de material vegetal al nido: la recolección a menudo implica tomar segmentos de hojas o pétalos directamente de una planta, o tomar el material del suelo (pétalos, semillas y frutas), y el transporte implica en algunos casos transferencia directa o indirecta del material a otras hormigas. Seguido del forrajeo, se realiza el procesamiento del material, las piezas de hojas forrajeadas deben convertirse en un mantillo adecuado para el cultivo de hongos. Esto implica procesar las hojas dentro de los jardines de hongos, proceso descrito como “Línea de montaje” (E. O. Wilson, 1981) (Hölldobler y Wilson, 1990). Que involucra en

primer lugar que las trabajadoras corten y mastiquen fragmentos de hojas poco después de que lleguen al jardín para producir piezas de 2 mm o menos. Posteriormente, las trabajadoras mastican y lamen los fragmentos reducidos. Finalmente, los fragmentos de hojas son insertados en el jardín de hongos. Y los residuos vegetales deben ser transportados del jardín de hongos a las cámaras de desechos por un largo túnel que conectan con las cámaras de basura; los trabajadores generalmente dejan caer su carga de desechos en un sitio de almacenamiento en cached y regresan al jardín de hongos (Hart y Ratnieks, 2000) (Hart, Anderson, y Ratnieks, 2002).

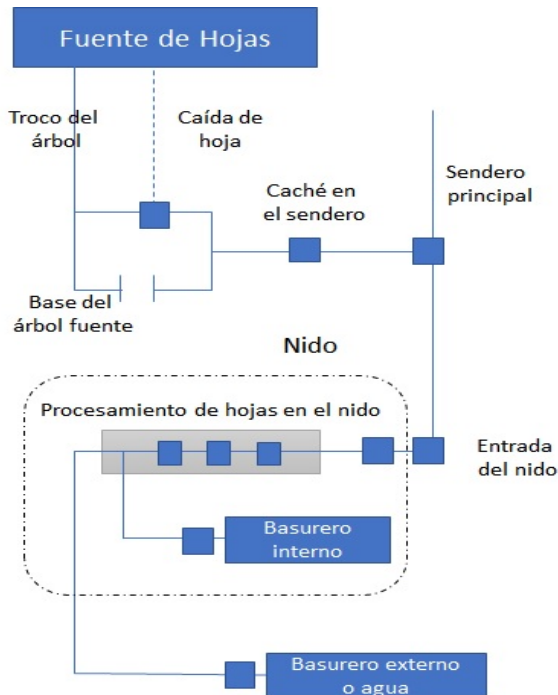


Figura 9. Patrón general de tareas de fragmentación en hormigas cortadoras de hojas. Los cuadrados negros representan cached (transferencias indirectas) y líneas paralelas transferencias directas. Las líneas negras indican el movimiento del material hacia el nido; líneas grises representan el flujo de material de desecho fuera del nido. (Tomada y adaptada de Hart *et al.* (2002).

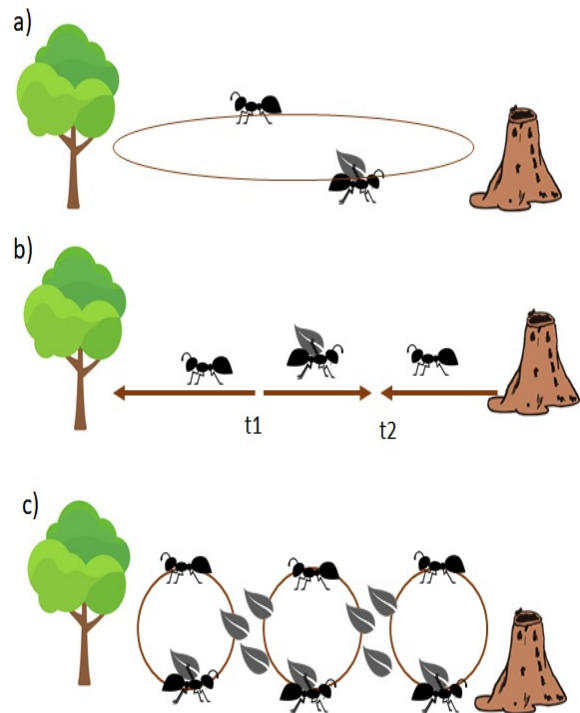


Figura 10. Formas diferentes de recuperación de forraje. A) El forrajeo en serie paralela. Cada individuo lleva su carga desde la fuente hasta el nido; no hay reparto de tareas. B) casos de brigadas (bucket brigada) una trabajadora lleva su carga a lo largo del sendero hasta que se encuentra con una hormiga sin carga. C) Una partición dividida en varias etapas, tarea con transferencia indirecta. Los trabajadores transportan el material, desde la fuente hasta un montón de hojas que se acumulan en el camino. (Tomada y adaptada de Anderson *et al.* (2002)).

La literatura sobre forrajeo en hormigas es amplia y ofrece una rica descripción de los procesos vinculados con esta tarea, se han realizados múltiples observaciones en hormigas cortadoras de hojas, sin embargo, la gran mayoría de las investigaciones no indagan por la evolución de los mecanismos que permiten a los organismos exhibir dichos comportamientos, ya que muchos de los comportamientos que exponen las hormigas no están “cableados” o “fijados” sino que dependen del contexto y se comprenden mejor en términos de sistemas dinámicos acoplados. Como bien lo plantea Kelso (2009) (p. 3), las estructuras de coordinación son vínculos funcionales entre componentes y procesos que están temporalmente restringidos para actuar como una única unidad coherente.

En general las tareas en hormigas podrían entenderse como procesos de *entrainment*, porque las tareas generan bucles sensoriomotores producto del acoplamiento del organismo con su medio, lo que permite la emergencia de la coordinación necesaria para que los organismos cumplan sus objetivos (forrajear, mantener nidos etc.); es en este sentido, que se argumenta que las tareas crean coordinación.

Desafortunadamente, al indagar en la literatura en insectos sociales, son muy pocas las investigaciones que hacen referencia a *entrainment*, algunas se centran en los cambios de ritmo de la actividad locomotora de los individuos según los ciclos de luz - oscuridad (Sharma, Lone, Goel, y Chandrashekar, 2004) otras evalúan como el ciclo circadiano ejercen *entrainment* en los patrones sociales de interacciones en algunas especies de hormigas (Lone y Sharma, 2011). No obstante, en los insectos sociales los procesos de *entrainments* no estarían únicamente vinculados con ciclos circadianos, sino que al reconocer que los individuos pueden percibir las oportunidades de su medio, se vislumbra un camino para continuar entendiendo la sincronización de actividades en las hormigas que depende del estrecho acoplamiento entre el sistema motor, visual y feromonas.

Miramontes y colegas (1993); Solé, *et al.* (1993) adelantan discusiones sobre la sincronización en las sociedades de insectos estudiando concretamente oscilación y caos. Estos autores han mostrado cómo las interacciones locales, sin conexiones fijas (debido al movimiento y la ruptura de la conexión), pueden exhibir oscilaciones periódicas mediante la sincronización colectiva de elementos activados aleatoriamente no periódicos. Afirman que la dinámica espacial genera estructuras espaciales interesantes que sugieren la presencia de autoorganización y que la dinámica interna de cada individuo se modela mediante un proceso aleatorio o un caos determinista.

Es importante recordar que los primeros estudios sobre las actividades fuera de nidos en insectos sociales consideraban que las rutas se marcaban únicamente con olo-

res³³, lo que incluía contacto con antenas, regurgitación, movimientos bruscos o la emisión de otro olor que reclute a los trabajadores para forrajear (Sudd, 1959) más recientemente (Beckers, Deneubourg, y Goss, 1992) (Fourcassie y Deneubourg, 1994) (Dussutour, Beekman, Nicolis, y Meyer, 2009) (Jackson y Ratnieks, 2006) (Fourcassie, Dussutour, y Deneubourg, 2010). No obstante, en los últimos años y con los avances en navegación de insectos, se ha podido establecer que hay una importante participación de los sistemas de control visual-motor en el establecimiento de la dirección de viaje a lo largo de las rutas de forrajeo, algunas especies de hormigas utilizan únicamente el panorama visual circundante para determinar la dirección de la ruta (T. S. Collett, Graham, Harris, y Hempel-de-Ibarra, 2006) (Egelhaaf, Boeddeker, Kern, Kurtz, y Lindemann, 2012) (Cheng, 2012). Dichas investigaciones han permitido explorar cómo perciben y responden las hormigas a su mundo visual.

Se ha demostrado que algunos insectos pueden aprender a tomar caminos particulares de forrajeo con guía visual a través de entornos familiares (Cheng, 2012). Para muchas especies de hormigas los senderos de feromonas que marcan las rutas de forrajeo (señales de largo alcance volátiles transmitidas por el viento y señales de corto alcance de rastros de feromonas en el suelo) se complementan con recordatorios visuales, por lo tanto, se considera que las señales se refuerzan mutuamente. Seguramente las estrategias sensoriomotoras de uso de información, visuales y de olores, están adaptadas para trabajar juntas (T. Collett, 2014).

Los estudios de patrones visuales en una variedad de insectos muestran que los organismos extraen las características visuales locales de las formas de los objetos que perciben (T. Collett, 2014) (Egelhaaf y cols., 2012). En estudios empíricos con hormigas de la madera, entrenaron a los individuos para que siguieran un camino en una escena artificial y luego examinaron ese camino dentro de escenas transformadas, lo que les permitió identificar varias operaciones perceptuales que contribuyen a la elección de la dirección de las hormigas, los resultados sugieren que las características visuales locales y globales se combinan en el control de la dirección (Lent, Graham, y Collett, 2013) (Buehlmann y cols., 2016).

³³Innegablemente la comunicación química en las sociedades de insectos juega un papel fundamental. Los estudios iniciales sobre comportamiento y feromonas los realizó Wilson (1971), quien dijo que el sistema de rastro de olor es el más elaborado de todas las formas conocidas de comunicación química, posteriormente Hölldobler (1978), Brian (1983) y también Hölldobler y Wilson (1990). Actualmente se han descrito diferentes tipos de feromonas en las hormigas, particularmente aquellas involucradas en el reclutamiento, reconocimiento, comportamientos territoriales y de alarma, dichas feromonas son producto de varias glándulas exocrinas, como las glándulas de Dufour, veneno, pygidial y mandibular.

... las hormigas de la madera identifican el sitio de alimentación y lo definen como una forma negra [...] extraen características locales y globales de la forma [...] Las hormigas aprenden el acercamiento al sitio de alimentación en términos de las posiciones que adopta la retina en relación a las características [de la zona de alimentación]... Luego, alinean su dirección hacia el sitio de alimentación mediante la generación de giros rápidos como sacadas [SLTs, rapid saccade-like turns] con los que restauran las características en las posiciones retinales aprendidas. La propiedad global a nivel de la forma que las hormigas extraen para guiarse hacia el alimentado es más apropiada que el Centro de Masa [CoM]. En lugar del CoM, [las hormigas] calculan las proporciones de la masa de la forma en relación a la izquierda y a la derecha de la ruta marcada [...] Esta propiedad, la posición Fraccionada de la Masa de la Forma (FPM), no es, por lo tanto, una función de la forma solamente, sino de la interacción entre la forma y la ruta familiar de la hormiga (T. Collett, 2014, p. 11).

Cabe mencionar que paralelo a estas perspectivas que defienden un panorama más inclusivo, los estudios contemporáneos sobre cognición y comportamiento animal también abogan por una comprensión integral del organismo con su medio. Varias investigaciones llaman la atención a que los científicos (específicamente los que trabajan con organismos invertebrados) centren su atención en “el teatro ecológico y el juego evolutivo” (Hutchinson, 1965), es decir, en el vínculo entre el ambiente y el comportamiento (Shettleworth, 2001) (Dornhaus y Franks, 2008) (Godfrey-Smith, 2002) (Godfrey-Smith, 2016).

Para aquellos que piensan que los comportamientos prosociales en animales no primates tienen una única base en “programas genéticos”, sería pertinente que se dieran la oportunidad de una revisión más amplia que contemple otros aspectos que puedan ayudar a explicar estos comportamientos: “Gran parte del comportamiento de un insecto está programado de forma innata, pero también hay espacios vacíos que necesitan información que no se puede codificar genéticamente y que debe adquirirse” (T. Collett, 2014) (p. 9).

Un gran cambio en las investigaciones futuras, que contribuiría significativamente al estudio de la organización social en insectos sociales, sería vincular mecanismos de tipo cognitivos, perceptuales y sensomotrices en los experimentos y explicaciones sobre la coordinación de las acciones conjuntas en las hormigas; quizás la literatura de estimergia y *entrainments* (y quizás *affordances*) abra un camino para continuar explorado la coordinación en las sociedades de animales, y se reconozcan la naturaleza compleja y variable de este fenómeno social. Las investigaciones deben integrar diferentes enfoques, líneas de investigación en tareas ecológicamente válidas y evaluables, y además especificar la contribución relativa de mecanismos de coordinación particu-

lares y factores contextuales en comportamientos sociales como la cooperación.

CONFIGURACIÓN DE TAREAS Y COORDINACIÓN

Calcott (2008) enunció que la noción de tarea apunta a un concepto central en las discusiones sobre transiciones evolutivas. Sin embargo, Calcott no describe ni expresa por qué éste sería un concepto central y cómo estaría operando. Se propone que la relevancia de las tareas desde una perspectiva evolutiva no es la actividad *per se*, sino más bien el conjunto de procesos sociales que posibilita la actividad; en este sentido, estudiar las tareas en hormigas como un patrón espacio-temporal de respuesta a eventos o situaciones del medio, que genera coordinación y permite el cumplimiento de los objetivos (forrajear, construir nidos, etc.) de la colonia. Además, las tareas proporcionan interacciones estables que pueden ser visibles a través de configuraciones que permiten el desarrollo de la colonia (véase capítulo 4).

Ratnieks y Anderson (1999) Anderson y Franks (2001) distinguen cuatro tipos de tareas en las sociedades de insectos: individuales, de grupo, de equipo, y de partición (subdivisión) (véase sección 4.2.5). A esta clasificación se propone una pequeña modificación en relación a la idea de tarea individual. Dado que la tarea individual asevera la participación de un solo individuo en su realización. Sin embargo, es necesario recordar que el éxito de una tarea depende de la respuesta de otro individuo, por lo tanto, no tendría mucho sentido hablar de tareas individuales si se requiere para su realización la participación de otro o de otros. En el ejemplo de la tarea de alimentación a larvas se requiere mínimo del acoplamiento con otro individuo u objeto, hay una relación entre dos individuos hormiga adulta y larva. En este sentido, y siguiendo la propuesta de tarea diádica de Caporael (2014a) se empleará esta clasificación para el caso de los insectos sociales:

Tarea Dyada: requiere la intervención de dos individuos que se acoplen automáticamente en la marcha, por ejemplo, la alimentación por parte de una hormiga adulta a una larva. (El ejemplo utilizado por Caporael es el acoplamiento entre dos personas [infante-adulto] que caminan juntas).

Al adoptar el enfoque de Anderson *et al.* (2001), considerar las tareas en las sociedades de insectos no desde su función, como es tradicional, sino desde las habilidades que posibilita la tarea, es fundamental avanzar en una conceptualización en torno a estructura o configuración o de tareas, por lo tanto se propone la siguiente conceptualización:

Configuración de tarea: corresponde a la organización y disposición de las interac-

ciones colectivas temporales que surgen de la realización de una tarea. Sin este tipo de estructuras sería difícil o más costoso lograr una tarea. Una configuración puede o no estar presente en todo momento, esto quiere decir que no son predeterminadas, sino que se presentan dependiendo las tareas de la colonia y la asignación de éstas.

Es importante mencionar que tal como se pretende caracterizar la noción de configuración de tareas, guarda cierta relación con la noción de andamiaje, en el sentido de que dicha configuración podría ser considerada como un tipo de andamio para el mantenimiento de la individualidad colonia, al revisar la definición de andamio, se puede observar que refiere a: “(1) la facilitación de un proceso que de otro forma sería más difícil o costoso (2) tiende a ser temporal: un elemento del proceso de mantenimiento, crecimiento, desarrollo o construcción que se desvanece, se elimina o se convierte en “invisible” incluso si se asimila y permanece estructuralmente integral al producto. Todos los tipos de andamios son relacionales: se conectan, abarcan, soportan o interconectan elementos dispares en diferentes escalas de tiempo y tamaño; proporcionan contextos de desarrollo utilizables y pueden servir sólo en algunas circunstancias o para algunos actores y no para otros” (Caporael y cols., 2014a) (p. 14).

Se propone entonces la siguiente configuración de tareas ³⁴ en insectos sociales (teniendo como base la propuesta de Anderson y Frank (2001) (ver tabla 5).

Cada configuración de tareas (véase tabla 6.2) depende de la complejidad de la tarea, y a su vez la complejidad de una tarea se correlaciona con el requisito de coordinación, de la siguiente manera: las tareas en equipo y de fraccionamiento demandan por parte de los trabajadores un mínimo de especialización, concurrencia o secuenciación en la acción para lograr el éxito de la tarea, por lo tanto los trabajadores deben coordinar sus diferentes contribuciones de trabajo. Las tareas de grupo requieren la actividad concurrente de múltiples individuos, a diferencia de las tareas diada, que implican el acoplamiento de dos individuos para su realización (McShea y Anderson, 2005).

Estas configuraciones de tareas tienen mayor sentido cuando se observa que el estudio actual de las transiciones se está direccionando hacia los retos estructurales que demandan las transiciones evolutivas. En una dirección similar, entender la configuración o estructura de las tareas permite entender como éstas interacciones se vuelven

³⁴Con este esquema no se pretende afirmar que estos tres tipos de configuraciones sean los únicos que se presentan en los insectos sociales, autores como Moritz y Southwick (1992), teniendo en cuenta los estudios actuales sobre habilidades cognitivas en insectos sociales, contemplan otras organizaciones como las *cliques* que son grupos de trabajadores cuyos miembros se reconocen como individuos para realizar alguna tarea.

Tipo de estructura	Número de individuos	Ejemplo	Andamiaje
Diada	Dos: la tarea implica un acoplamiento “automático” entre dos individuos.	Alimentar a una larva dentro de una celdilla.	Microcoordinación: (Coordinación menor)
Grupo	Múltiple: la tarea requiere de la acción de varios trabajadores, no hay división del trabajo, y el comportamiento de los individuos es el mismo en todo el grupo.	Advertencia visual Alineación defensiva en <i>Nidulans Campo-notus</i> <i>Dendromyrmex chartifex</i> ; (hormiga) <i>Apoica pallens</i> (avispa). Forrajeo en serie paralela.	Coordinación media: Similitud: todos los individuos se reúnen en una acción similar. Concurrencia.
Equipo Y partición	Múltiple: la tarea requiere la participación de varios trabajadores con habilidades o características especiales, como el tamaño o la fuerza. Se requiere la división y convergencia de una unidad de trabajo entre los trabajadores.	<i>Pheidole pallidula</i> los trabajadores menores inmovilizan a los intrusos y un trabajador mayor corta su cabeza. Recolección y almacenamiento de néctar por las abejas melíferas. Recolección y procesamiento de hojas en hormigas <i>Atta</i>	Coordinación alta: Similitud. Concurrencia Secuencialización y Concurrencia (o simultaneidad) en las tareas. - División del trabajo u especialización.

Tabla 5. Configuración de tareas en hormigas

estables y proporcionan beneficio, en el sentido de que la realización exitosa de una tarea aumenta la adecuación de la colonia. Cada configuración de tareas demanda de cierto grado de interdependencia entre los individuos y constituyen en sí mismas interacciones estables que andamian el mantenimiento de la individualidad colonia, sin dar oportunidad a agentes egoístas o intereses individuales.

La idea de configuraciones de tareas suscita preguntas como si de estos grupos de individuos altamente coordinados se puede inferir que generan ambientes selectivos que favorecen comportamientos como la cooperación. Por otro lado, cómo pre-

sentar una configuración de tareas que incluya las interacciones de los individuos y sus vínculos con la materialidad como las estructuras que construyen o los objetos del medio.

TAREAS E INDIVIDUALIDAD

Para finalizar y volviendo al objetivo general de esta investigación orientada a argumentar que la unidad de nivel superior (colonia) no es simplemente un conjunto de entidades de nivel inferior anidadas, sino que cada nivel superior presenta patrones propios de organización que le permiten mantenerse como individualidad, en el caso de individuos solitarios a colonias, se argumenta que la noción de tarea es fundamental, pues estas promueven interacciones estables que se refleja en configuraciones que permiten el *desarrollo* del colectivo o colonia.

Como se presentó en el capítulo dos, algunas de las preguntas que motivan las investigaciones sobre transiciones evolutivas, particularmente aquellas que tienen que ver con el mantenimiento de las unidades de nivel superior son: ¿cómo las entidades de nivel inferior trabajan juntas para formar una entidad de alto nivel?, ¿por qué las interacciones cooperativas en el nuevo nivel no son invadidas por tramposos, y permiten el surgimiento y propagación de nuevos rasgos robustos sujetos a selección? y ¿qué condiciones favorecen la dependencia mutua, y la anidación?.

Sin duda, si se tuviera que dar una respuesta a éstas preguntas esta estaría direccionada a la idea de tareas coordinadas como condición que favorece la dependencia mutua y la evolución estable del nivel colonia. A lo largo de esta investigación se ha querido argumentar que las tareas proporcionan interacciones estables, que pueden ser entendidas como andamios, en el sentido de Wimsatt y Griesemer (2007), de factores que mantienen a un sistema, es decir que las tareas preservan la organización y unidad de la colonia frente a las tensiones, deterioro o cambios. Por lo tanto, las configuraciones de tareas desarrollan procesos y habilidades que permiten la subsistencia de la colonia y producen la capacidad de formar nuevos grupos de tareas.

En biología evolutiva y en filosofía de la biología existe una forma más o menos estándar de pensar acerca de la jerarquía, y como se vio en el capítulo dos y tres, el surgimiento de nuevos niveles implica el acoplamiento de adecuación entre las entidades. En el caso de las sociedades de insectos la adecuación del colectivo depende de los individuos que se comportan altruistamente, o sea de aquellos individuos que sacrifican algo de su aptitud individual por el bien de los demás, en este sentido, el problema central ha sido en qué condiciones y con qué frecuencia el altruismo evoluciona.

Sin embargo, y de cara a esta tradición se han generado otras perspectivas que tienen sus raíces en “la arquitectura de la complejidad” (Simon, 1972), pensadores como Wimsatt (1976) (1994) y Salthe (1993) (2010), en el caso de las transiciones, Claker (2014) West, *et al.* (2015), Michod (1999), Bourke (2011), McShea (2003) (2015) entre otros, abanderan un enfoque centrado en la estructura en lugar de la adecuación. Esta última perspectiva que es la que se viene impulsando en esta investigación cuenta con preguntas como ¿qué tipo de cambios estructurales se requieren para formar nuevos niveles superiores? ¿y cuáles son las consecuencias estructurales de los nuevos niveles una vez que se han formado? ¿cuál ha sido el patrón histórico de cambio en la estructura jerárquica y qué fuerzas han alentado o limitado la tendencia?

En relación con la organización del nivel superior, varios autores han argumentado que la estructura de patrones de interacción, o redes sociales, pueden influir en gran medida en el resultado de las acciones colectivas (Bansal, Grenfell, y Meyers, 2007) (C. Anderson y cols., 2001) (Powers, 2011) (Pinter-Wollman y cols., 2011). Por lo tanto, una comprensión de la aparición del comportamiento colectivo requiere un examen de la interdependencia entre la variación del comportamiento dentro del grupo y los patrones de interacción. En consecuencia, la configuración de tareas (diada, grupo, equipo y de partición) ejemplifica cómo las tareas que se definen en la interacción con el ambiente propician diferentes niveles de coordinación, generando grados de interdependencia entre los individuos, lo que de alguna manera “coarte” su actuar. Es importante recordar que uno de los retos de las transiciones evolutivas es entender los cambios estructurales y funcionales vinculados a las transiciones, teniendo presente el aporte de McShea (2003) (2015) y Calcott (2006), de prestar atención al aumento en la complejidad horizontal en las transiciones (ver capítulo 2) que es entendida como la diversidad interna que puede exhibir un nivel particular. Para McShea (2015), las partes intermedias de los niveles ayudan a esta labor. Para que para el caso de las colonias las castas constituyen las partes intermedias del nivel, ya que claramente la identificación de reproductoras y no reproductoras es un aspecto relevante evolutivamente. No obstante, se pueden identificar otras partes intermedias en la colonia como lo son las configuraciones de tareas (diada, grupo, equipo) que involucran interacciones no sólo entre los organismos, sino con elementos del medio como las estructuras (nidos, puentes trincheras etc.) o con objetos del medio (material vegetal), finalmente es el conjunto de estas partes lo que media en los comportamientos de los insectos.

Las configuraciones de tareas permiten apreciar conjuntos de entidades de nivel inferior (hormigas), donde ciertas formas de interactuar seleccionarán grupos de individuos con interacciones estables. Este tipo de agrupación puede ser fijas o no. De hecho, durante una transición, es posible esperar que no lo sean, sin embargo, son estas dinámicas las que permiten construir un nivel superior (ver Figura 11).

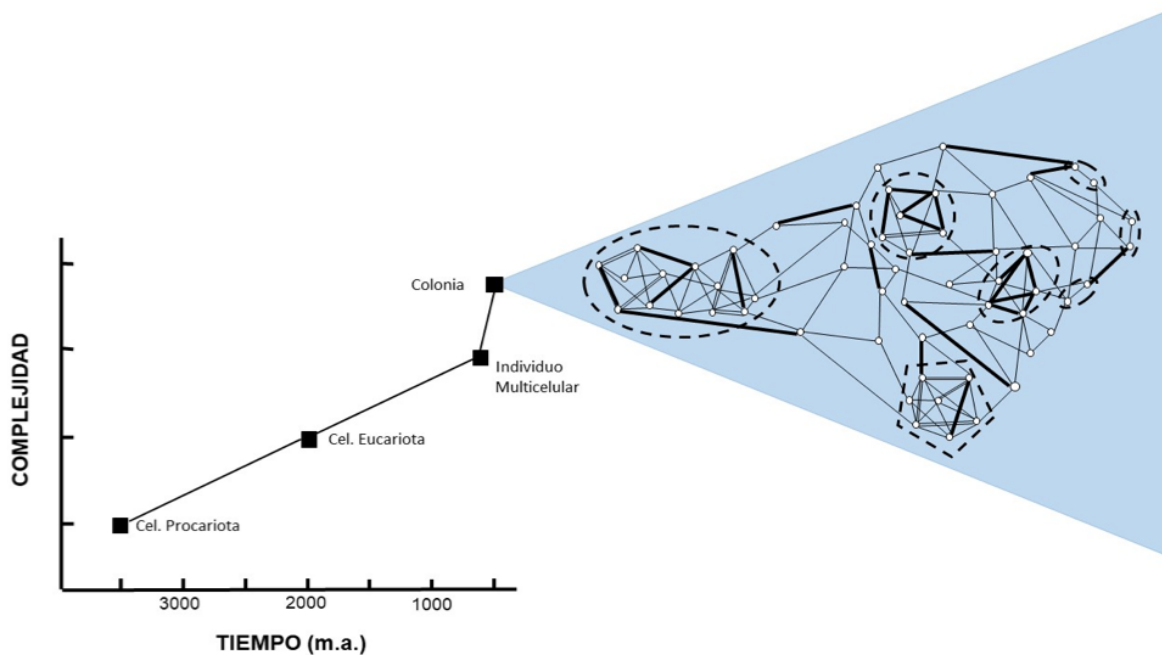


Figura 11. Complejidad Horizontal a través de Configuraciones de tareas.

La historia de la vida muestra la tendencia a una jerarquía estructural evidente en la aparición sucesiva de organismos cada vez con mayores grados de anidamiento e individuación (Petterson, 1996) (McShea, 2001) (McShea, 2015). Una forma de ejemplificar la jerarquía se puede delinear de la siguiente manera: el origen de la célula eucariota surge de una asociación de bacterias. Éste es, por lo tanto, un nivel de jerarquía por encima de una bacteria, de igual forma un organismo multicelular es un nivel por encima de célula eucariota. Por último, una colonia o sociedad es un nivel por encima de un individuo multicelular. Sobre la evolución de estos hechos se cuenta con fechas aproximadas, la evolución de las bacterias data de alrededor de 3.5 billones de años, la primera célula eucariótica hace 2.0 billones de años, el primer individuo multicelular hace 600 millones de años, y el primer organismo colonial hace 480 millones de años.

En este marco, se propone que de la mano de la complejidad vertical se puede apreciar la complejidad horizontal; la figura 11 muestra *zoom* en el nivel colonia, los círculos en el nivel horizontal representan los organismos (individuos multicelulares) y las líneas representan interacciones producto de tareas entre los organismos. El grosor en las líneas corresponde a mayor fuerza en las interacciones. Las partes encerradas, de manera discontinua, representan diferentes configuraciones de tareas coordinadas, que no son fijas, van cambiando dependiendo de la dinámica de la colonia. Finalmente, es esta dinámica la que permite entender a la colonia no como individuos solitarios sino como una unidad.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

A lo largo de este texto se realizó un tratamiento particular de la organización biológica. A través del tema de transiciones evolutivas, específicamente la transición de individuos solitarios a colonias, se introdujo la idea de tareas coordinadas (aspecto de la esfera comportamental de los organismos) como elemento fundamental para poder entender las dinámicas evolutivas de las sociedades, más allá de las explicaciones clásicas centradas en la cohesión física de los grupos dado su alta correlación en adecuación. A continuación, se expondrán algunos aspectos relevantes y contribuciones de esta investigación en aras de proyectar algunas especulaciones interesantes, las cuales podrían ser ampliadas en otras investigaciones.

ESTUDIOS SOBRE TRANSICIONES EVOLUTIVAS E INDIVIDUALIDAD

Esta investigación inicia reconociendo la importancia de la propuesta de PTEs que plantea una serie de patrones evolutivos vinculados al surgimiento de la jerarquía biológica. Según MSyS (1995), cada transición se caracteriza por presentar diferentes formas en las que se trasmite, almacena y traduce la información genética entre generaciones. No obstante, en los últimos años se han generado diferentes proyectos explicativos sobre las transiciones evolutivas, uno de ellos es la idea de estructura composicional (Clarke, 2014) que ha dado paso a diversas preguntas y retos explicativos; esta investigación se ha centrado en uno de ellos, concerniente a entender cómo se mantiene la organización de los niveles superiores, específicamente, las condiciones que posibilitan la formación y mantenimiento de las colonias como entidad superior, pregunta que sin duda está vinculada con las discusiones sobre la complejidad horizontal que puede exhibir un nivel de organización.

Para entender los procesos que sustentan el surgimiento y mantenimiento del nivel superior, y dada la importancia que ha recibido el patrón de “Entidades que eran capaces de replicarse individualmente antes de la transición después de ella sólo pueden hacerlo como parte de un todo” (1995) (p.6), esta investigación inicia realizando una caracterización ontológica y epistémica de qué se entiende por entidad o unidad superior, lo que conduce a la discusión sobre individualidad (véase capítulo 3).

Sin duda, la mayoría de la explicaciones sobre individualidad biológica han teni-

do dificultades para hacer frente a entidades biológicas como colonias, comunidades y otros conjuntos de especies múltiples (simbióticas o de otro tipo), en parte por la falta de una explicación satisfactoria de adecuación en estas entidades, lo que lleva a pensar que centrarse en el individuo no siempre es útil; un camino a seguir es caracterizar la individualidad a partir de la forma en la que se desarrollan los colectivos como individualidades, en otras palabras, indagar sobre la organización funcional y estructural de dicha unidad (Bouchard, 2013) y (D. S. Wilson y Sober, 1989).

Lo anterior se robustece con tres casos paradigmáticos, las investigaciones de Hamilton y Fewell (2013), Gordon (2013) y Gilbert Scott (2012) (2014) entre otros, quienes refuerzan la idea de que el enfoque más estándar de selección genética tiene deficiencias en el tratamiento de interacciones comportamentales y en entender los fenotipos socialmente dinámicos (véase, sección 3.2).

Después de reconocer que no es suficiente dar cuenta de alta identidad genética como factor de cohesión social, esta investigación argumenta que la dinámica de la organización del trabajo en las colonias, especialmente el concepto de tarea posibilita otro tipo de apreciaciones sobre la individualidad (véase capítulo 4). La idea de tareas permite apreciar cómo el modo y organización de un nivel es crucial para comprender cuándo y por qué ocurren las principales transiciones, concluyendo de ésta manera que la transición de individuos solitarios a colonias no responde únicamente a factores genéticos, sino que la idea de tarea es clave para promover la formación de sociedades.

Proyecciones. Teniendo en cuenta las discusiones sobre el proceso de aparición de individuos, es importante preguntarse cómo se produce la transformación de grupos sociales; cuestión que vale la pena hacerse porque el énfasis en este campo ha estado en cómo se forman y se mantienen los grupos, en lugar de ver cómo un grupo se consolida para convertirse en un individuo. En este sentido, es posible entender dicha dinámica como un proceso (de consolidación) de grados de individualidad, coherente con el progreso de un grupo a lo largo de una transición continua, quizás estos grados pueden interpretarse en términos de individualidad transitoria.

Si se acepta que las transiciones son una cuestión de grado, se reconoce que siempre van a haber casos intermedios que ocurren en el camino. Un linaje de unicelulares se convierte gradualmente en un linaje de multicelulares, sin cruzar ningún umbral preciso, en las etapas intermedias de cualquier transición, hay grupos que tienen algunas propiedades de individuo y algunas de colonia. Teniendo en cuenta esto, se podría afirmar que las configuraciones o grupos de tareas (aquí presentadas) son individuos transitorios; sólo los individuos que resultan de transiciones completas son individuos definitivos, y por esta razón pueden ser unidades de adecuación, lo que permite ver

que los individuos en general son resultado de una variedad de diferentes procesos enumerados como transiciones evolutivas.

Por otro lado, se considera que las transiciones evolutivas constituyen un marco potente para abordar el tema de innovaciones evolutivas. Las transiciones son producto de adaptaciones y pueden verse como una respuesta a las preguntas de origen específico en la escala del tiempo de la macroevolución (Huneman, 2013). Müller y Wagner (2003), Wagner (2011) presentan algunos desafíos a los que la innovación debe responder; por ejemplo, explicar i) cómo los sistemas biológicos pueden preservar fenotipos existentes y bien adaptados mientras exploran otros fenotipos, ii) cómo se evita que la selección a un nivel inferior interrumpa la integración a un nivel inferior, iii) cómo los organismos están altamente integrados y hacen muchas cosas diferentes, en otras palabras, cómo es que un organismo puede cambiar sólo una de sus funciones y continuar manteniendo su integridad.

Responder a estos interrogantes implica un cambio de perspectiva, donde la comprensión de los mecanismos que subyacen a la variación deben desempeñar un papel central en la teoría de la evolución. Como bien lo presenta West-Eberhard (2003), aspectos como la plasticidad del desarrollo permiten acercarnos al problema de las principales innovaciones en la evolución, y claramente la dinámica comportamental, por ejemplo, la asignación de tareas en los insectos sociales es un proceso que implica un grado de flexibilidad por parte de los individuos. Según Gordon (2011), aunque los estudios en genética de poblaciones permiten establecer que hay una base genética del comportamiento, no se debe olvidar que los pasos que median entre una secuencia de nucleótidos y un comportamiento son variados y muy complejos. Al margen de esta discusión se reconoce que no sólo las bases genéticas y los factores ambientales juegan un papel importante en la plasticidad, en los últimos años investigaciones en hormigas, han determinado que la experiencia individual y el aprendizaje juegan un papel decisivo en la asignación de tareas. Por ejemplo, Ravary et al. (2007) hacen hincapié en la importancia de la experiencia y cómo ésta interviene en el rendimiento individual y colectivo de las hormigas, sugiriendo que la experiencia individual puede desempeñar un papel destacado en la eficiencia de la colonia a través de sus efectos sobre el sistema de atribución de tareas.

TAREAS COORDINADAS Y EL MANTENIMIENTO DE LAS SOCIEDADES

Actualmente se considera que la transición a la vida social tiene que ver con conductas cooperativas aprendidas socialmente, que aumentan la productividad de los individuos en el grupo en relación con la de los animales que no son miembros del grupo (Jablonka y Lamb, 2005) (Avital y Jablonka, 2000) (K. N. Laland, 2017). Sin embargo, los

efectos evolutivos de dicha información transmitida por el comportamiento rara vez se han explorado, pues se ha asumido que la transmisión de información a través del aprendizaje social no puede conducir al establecimiento de propiedades grupales que sean lo suficientemente sólidas como para llevar a una selección efectiva entre los grupos. Aunque no se desconoce la posibilidad de procesos de aprendizaje en insectos, son mínimas las investigaciones teóricas y empíricas en esta dirección. Para la realización de las tareas se requiere por ejemplo de un contacto de las antenas o alguna parte del cuerpo que constituye una interacción crucial (los hidrocarburos cuticulares son particulares de cada grupo y llevan la firma de la colonia) (Greene y Gordon, 2003). Una hormiga huele otra y puede establecer si es una compañera del nido. El contacto con las señales químicas dejadas en el suelo o en una planta por los miembros de la colonia es otro aspecto importante de la interacción. En este sentido, los individuos pueden cambiar tareas en respuesta a los cambios de su medio ambiente o a sus interacciones con otras hormigas y colonias vecinas, haciendo evidente que el comportamiento de una hormiga no es simplemente resultado de respuestas fijas ante señales químicas (Gordon, 2010). De esta manera, la coordinación de las tareas es posible porque existe un sistema de señalización interna robusto y flexible, que les permite a los organismos percibir señales del medio y actuar en concordancia (J. F. A. Traniello, 1989) (Jackson y Ratnieks, 2006).

En consecuencia, esta investigación simpatiza con el principio de que los organismos responden a las presiones selectivas del medio ambiente y que éstas, a su vez, pueden modificarlos generando un mecanismo de retroalimentación que deriva en bucles que alteran el resultado de los escenarios evolutivos (F. J. Odling-Smee y cols., 2003). Además considera que los procesos de cambio mutuo entre organismo y medio ambiente se comprenden de mejor manera si se entiende que la realización de una tarea por parte de una colonia de hormigas responde no solamente a factores físico-químicos producidos por sus individuos, sino que constituye un proceso complejo y dinámico en el que los individuos perciben información visual, auditiva o háptica. Tal es el caso de las estructuras (nidos, puentes, trincheras, etc..) que influyen en la forma en que los individuos interactúan y conforman los comportamientos colectivos, es así que Pinter-Wollman (2015) ha demostrado cómo la estructura de un nido influye en el comportamiento colectivo de las colonias y a su vez el comportamiento de la colonia influye en la construcción del nido.

Desafortunadamente, se conoce muy poco sobre la naturaleza e influencia de las tareas en los procesos evolutivos de los organismos, en ese sentido esta investigación visualiza un camino para continuar estudiando aspectos relacionados con el comportamiento de los organismos y su incidencia en la organización y surgimiento de nuevas entidades o individualidades. Se propone entender las tareas como patrones de organización estables que habilitan andamios que soportan y mantienen a las nuevas in-

dividualidades (lo anterior apoyado en la propuesta de Caporael, 2014 quien confiere gran importancia evolutiva a la organización de los grupos humanos que funcionan y continúan funcionando como una interfaz entre el individuo y el hábitat). Para el caso de las sociedades de insectos se planteó que es posible agrupar las tareas en configuración de tareas (diadas, grupos, equipos) dichas disposiciones propician interacciones estables y favorecen sistemas de coordinación y cooperación, que resultan en procesos de andamiaje que ayuda a entender el mantenimiento y permanencia de la colonia como unidad.

Proyecciones: finalmente el tema de tareas coordinadas en las transiciones evolutivas tiene potencial para proporcionar una explicación unificada sobre la evolución de una amplia gama de sistemas biológicos. De manera similar a las sociedades de insectos, donde las tareas representan un aspecto fundamental, es posible mostrar que en niveles más profundos de la jerarquía biológica también se comparte dicha importancia, y quizás este tipo de similitudes ayudan a comprender la capacidad de los seres vivos para innovar.

En esta dirección, trabajos contemporáneos sobre mecanismos genéticos y moleculares evolutivos han mencionado la importancia de las tareas en sus explicaciones: debido a que la mayoría de los animales comparten un repertorio conservado de genes de construcción corporal y de patrones, la diversidad morfológica parece evolucionar principalmente a través de cambios en el despliegue de estos genes durante el desarrollo. Actualmente, se discute la importancia de las redes motifs, consideradas un conjunto de patrones de interacción recurrentes que permiten la construcción de redes, en otras palabras, representan los ladrillos que se van seleccionando durante el crecimiento de la red para realizar una determinada función (Alon, 2007). Esta red se definió por primera vez de forma sistemática en *Escherichia coli*, sin embargo, se han encontrado bacterias y levaduras para plantas y animales.

Autores como Kashtan y Alon (2005); Alon (2007); Calcott (2014) y Xuan et al. (2015) exploran métodos novedosos para modelar la regulación de genes, y han argumentado que la evolución se basa en la selección de redes para realizar tareas que a su vez constan de subtareas, con el objetivo de producir módulos que realicen estas subtareas. La investigación de Calcott (2014) consiste en desarrollar un modelo que encadena las subtareas, en lugar de continuar con los modelos existentes que estructuran estas subtareas en paralelo. Además, plantea que la estructura de tareas concatenadas se asemeja a las restricciones selectivas experimentadas en la evolución multicelular, donde las redes genéticas deben integrar múltiples claves para establecer en qué entorno se encuentran, y expresar un patrón de actividad genética sobre la base de este entorno. De igual forma, Gordon (2010) ha realizado varias analogías profundas entre

la dinámica de las tareas en las colonias de hormigas y los sistemas complejos, que incluyen las interacciones moleculares dentro de una célula, el desarrollo de patrones celulares y tisulares en un embrión, y la actividad de las neuronas que producen la mente.

COOPERACIÓN Y COORDINACIÓN

A través de la indagación que se ha realizado sobre el tema de evolución del comportamiento social, se concluyó que el estudio del fenómeno social no se puede desligar de muchos otros factores prosociales, y que además es necesario trascender el análisis del comportamiento social a nivel de resultado final de las interacciones sociales, hacia la consideración de aspectos estructurales concretos que permiten a los individuos trabajar en conjunto y lograr beneficios como la coordinación, la comunicación, la experiencia o el aprendizaje. La mayoría de los enfoques de la evolución de la socialidad están sobrecargados al problema de los desertores o tramposos; por lo tanto, la mayoría de los teóricos evolutivos consideran que la evolución del altruismo es el problema central en una visión de la socialidad fundada en individuos atomistas (Caporael y cols., 2014a). No obstante, entender cómo los individuos coordinan su comportamiento para lograr objetivos comunes y mantener la cohesión social, también representa un reto.

Como señalan Robert Sussman y Audrey Chapman en su libro “The Origins of Sociality”, los animales deben renunciar a algunas de sus libertades individuales para ser parte integrante del grupo, lo interesante de esto es analizar los “compromisos” y los mecanismos que utilizan los individuos para mantenerse en un grupo. En consecuencia, se considera necesario un marco que amplíe la comprensión de la evolución del comportamiento social en el cual se integren estos elementos, y sea posible mostrar un continuo entre los procesos de coordinación y los procesos cooperativos evidentes a lo largo de la organización del mundo biológico, quizás realizar trabajos direccionados a analizar como el entrainments parece que aumenta la disposición de los individuos a cooperar con otros miembros del grupo (Knoblich y Sebanz, 2008).

Finalmente, estos cuestionamientos permiten apreciar que en realidad el tema de mayor importancia sea la coordinación y que la cooperación puede ser comprendida de mejor manera, si se conoce de mejor manera el papel y el origen de la coordinación. Tácitamente esta investigación asume que la coordinación es uno de los mecanismos responsables de la cooperación. Es así, que esta investigación afirma que las sociedades de insectos colectivos se organizan a través de diferentes formas de coordinación, y estas nuevas formas de coordinación por lo general no excluyen a las anteriores, sino que las formas previas van sirviendo de andamios a nuevas formas de coordinación.

Proyección: un aspecto que se desea proyectar en esta investigación es la importancia del fenómeno de la coordinación en temas como la evolución de la moral y la evolución de la cognición. Actualmente, se produce un cambio significativo en la investigación de la cognición social, que se está alejando del enfoque de la mente individual hacia aspectos relacionados con la comprensión social, los resultados empíricos muestran que la cognición social no es reducible al funcionamiento de los mecanismos cognitivos individuales, y en medio de este giro temas como interacción social, acción conjunta y coordinación han empezado a ser relevantes (De Jaegher, Di Paolo, y Gallagher, 2010).

En esta investigación se abordaron varias formas de acoplamiento entre los individuos que conducen a la coordinación social, como estimergia y entrainments conceptos claves para entender cómo los organismos actúan juntos. En este sentido, autores como Abramova y Slors (2015) afirman que la coordinación de acciones se basa en la noción del campo de posibilidades de un agente. Estos autores centran sus estudios en la acción conjunta entendida como “cualquier forma de interacción social mediante la cual dos o más individuos coordinan sus acciones en el espacio y el tiempo para provocar un cambio en el ambiente” (Sebanz, Bekkering, y Knoblich, 2006) (p. 70), y proponen que en una acción conjunta los individuos hacen uso de diferentes mecanismos de coordinación que dependen de la información sensoriomotora compartida entre los co-actores que hace posible la atención conjunta, la predicción, la comunicación no verbal o el intercambio de estados emocionales. En este sentido, se propuso profundizar en la acción conjunta de colectivos como las hormigas, que está focalizada en la información sensoriomotora, y ayudaría a mejorar el entendimiento de las diversas formas de cognición social.

GENOCENTRISMO Y EL COMPORTAMIENTO SOCIAL

Otro punto importante que se refleja en esta investigación es cómo la forma de encarar los problemas biológicos repercute en las discusiones clásica en filosofía de la biología, como la unidad de selección (gen, individuo, grupo, comunidad) bajo la cual se explica la evolución del comportamiento social. Por ejemplo, Hamilton (1963) (1964) considera como unidad de selección al gen, a diferencia de los autores aquí revisados como Caporael (2014a), Sober y Wilson (1999), Wilson y Wilson (2009) MacKinnon y Fuentes (2012) entre otros, para quienes la unidad importante es el grupo y sus relaciones con el ambiente. Por lo tanto, se considera que para comprender la emergencia de nuevas formas orgánicas y de comportamiento, es necesario entender no sólo la estructura genética o la bioquímica celular, sino también las relaciones que se establecen entre organismo y medio en cada uno de los niveles de organización biológica. Para investigadores como Gordon, la unidad de estudio es la colonia y sus relaciones con

el ambiente, afirma que para comprender la emergencia de nuevas formas orgánicas y de comportamiento, es necesario entender no sólo la homogeneidad genética, sino también las relaciones que se establecen entre organismos y medio en cada uno de los niveles de organización biológica.

Proyecciones: desde otras perspectivas evolutivas no centradas en el gen, los estudios dirigidos a explorar las relaciones entre la construcción de estructuras y la organización social de la colonia serán importantes en los próximos años porque proporcionarán explicaciones sobre cómo la actividad de construcción de estructuras (incluyendo artefactos) y la sociabilidad pueden haber evolucionado conjuntamente.

Se plantea que las estructuras determinan la organización de la acción colectiva, en otras palabras, las estructuras modifican los patrones de comportamiento social y a su vez estos patrones modifican las estructuras, dinámica mediada por estimergia, este bucle da como resultado un aumento en la flexibilidad y variedad de patrones de comportamientos sociales que presentan los organismos, dicha relación refleja un tipo de disposiciones sociales que puede dar cuenta de un nivel superior de organización, donde los factores ecológicos y comportamentales han jugado un papel fundamental en el mantenimiento del colectivo para entender las transiciones a un nivel superior. Lo anterior merece ser revisados a detalle en otras investigaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- Abramova, E., y Slors, M. (2015). Social cognition in simple action coordination: A case for direct perception. *Consciousness and cognition*, 36, 519–531.
- Alon, U. (2007). Network motifs: theory and experimental approaches. *Nature Reviews Genetics*, 8(6), 450–461.
- Alvard, M. S., Nolin, D. A., Brosius, P., Kuznar, L. A., Rousseau, J., Ruttan, L. M., ... Nolin, D. A. (2002). Rousseau's whale hunt? Coordination among big-game hunters. *Current anthropology*, 43(4), 533–559.
- Anderson, C., Boomsma, J. J., y Bartholdi III, J. J. (2002). Task partitioning in insect societies: bucket brigades. *Insectes Sociaux*, 49(2), 171–180.
- Anderson, C., y Franks, N. R. (2001). Teams in animal societies. *Behavioral Ecology*, 12(5), 534–540.
- Anderson, C., Franks, N. R., y McShea, D. W. (2001). The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies. *Animal Behaviour*, 62(4), 643–651.
- Anderson, C., y McShea, D. W. (2001). Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. *Biological reviews*, 76(2), 211–237.
- Anderson, C., Theraulaz, G., y Deneubourg, J.-L. (2002). Self-assemblages in insect societies. *Insectes sociaux*, 49(2), 99–110.
- Anderson, M. (1984). The evolution of eusociality. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1), 165–189.
- Arnellos, A., y Moreno, A. (2016). Integrating Constitution and Interaction in the Transition from Unicellular to Multicellular Organisms. In: Niklas K, Newman S, Bonner J (eds). *Multicellularity: origins and evolution*.
- Arrow, H., McGrath, J. E., y Berdahl, J. L. (2000). *Small groups as complex systems: Formation, coordination, development, and adaptation*. Sage Publications.
- Avital, E., y Jablonka, E. (2000). *Animal traditions: Behavioural inheritance in evolution*. Cambridge University Press.

- Axelrod, R., y Hamilton, W. D. (1981). The evolution of cooperation. *science*, 211(4489), 1390–1396.
- Baedke, J., y Mc Manus, S. F. (2018). From seconds to eons: Time scales, hierarchies, and processes in evo-devo. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 72, 38–48.
- Bansal, S., Grenfell, B. T., y Meyers, L. A. (2007). When individual behaviour matters: homogeneous and network models in epidemiology. *Journal of the Royal Society Interface*, 4(16), 879–891.
- Barandiaran, X., y Moreno, A. (2006). On what makes certain dynamical systems cognitive: A minimally cognitive organization program. *Adaptive Behavior*, 14(2), 171–185.
- Barnard, C. J., y Burk, T. (1979). Dominance hierarchies and the evolution of “individual recognition”. *Journal of theoretical Biology*, 81(1), 65–73.
- Batra, S. W. T. (1966). Nests and social behavior of halictine bees of India (Hymenoptera: Halictidae). *The Indian Journal of Entomology*, 28, 375–393.
- Bechtel, W. (2011). Mechanism and biological explanation. *Philosophy of science*, 78(4), 533–557.
- Beckers, R., Deneubourg, J.-L., y Goss, S. (1992). Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *Journal of theoretical biology*, 159(4), 397–415.
- Beklemishev, W. N. (1969). *Principles of Comparative Anatomy of Invertebrates: Protophormology* (Volume I ed.; Z. Kabata y J. MacLennan, Eds.). University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Bekoff, M., Allen, C., y Burghardt, G. M. (2002). *The cognitive animal: Empirical and theoretical perspectives on animal cognition*. MIT press Cambridge, Massachusetts.
- Bernal, C., y Abrantes, P. (2018). Imágenes en la explicación del comportamiento prosocial humano y su evolución. *Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia*, 37, 239–270.
- Bernal, I. (2014). *Administración y generación de beneficio en las explicaciones sobre la evolución del altruismo y la cooperación*. Tesis de maestría. UNAM.
- Beshers, S. N., y Fewell, J. H. (2001). Models of division of labor in social insects. *Annual review of entomology*, 46(1), 413–440.

- Beugnon, G., Pastergue-Ruiz, I., Schatz, B., y Lachaud, J.-P. (1995). Cognitive approach of spatial and temporal information processing in insects. *Behavioural processes*, 35(1-3), 55–62.
- Bich, L., y Moreno, A. (2016). The role of regulation in the origin and synthetic modelling of minimal cognition. *BioSystems*, 148.
- Biernaskie, J. M., West, S. A., y Gardner, A. (2011). Are greenbeards intragenomic outlaws? *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 65(10), 2729–2742.
- Blanch, J. (1996). *Psicología Social del Trabajo*. En Alvaro, J.L., Garrido, A. y Torregrosa, J.R. (Coordinadores): *Psicología Social Aplicada*. McGraw-Hill Madrid.
- Blute, M. (2010). *Darwinian sociocultural evolution: Solutions to dilemmas in cultural and social theory*. Cambridge University Press.
- Blute, M. (2014). *Modes of variation and their implications for an extended evolutionary synthesis*. In *Handbook on evolution and society toward an evolutionary social science* (eds JH Turner, R Machalek, A Maryanski). Abingdon, UK: Routledge.
- Boardman, R. S., y Cheetham, A. H. (1973). Degrees of colony dominance in steno-laemate and gymnolaemate Bryozoa. *Animal colonies*, 603, 121–220.
- Boesch, C. (2002). Cooperative hunting roles among Tai chimpanzees. *Human Nature*, 13(1), 27–46.
- Boesch, C., y Boesch, H. (1990). Tool use and tool making in wild chimpanzees. *Folia primatologica*, 54(1-2), 86–99.
- Bonabeau, E., Dorigo, M., Marco, D. d. R. D. F., Theraulaz, G., y Theraulaz, G. (1999). *Swarm intelligence: from natural to artificial systems* (n.º 1). Oxford university press.
- Bonner, J. T. (1974). *On development: the biology of form* (Vol. 2). Harvard University Press.
- Bonner, S. E. (1994). A model of the effects of audit task complexity. *Accounting, Organizations and Society*, 19(3), 213–234.
- Boos, M., Kolbe, M., y Kappeler, P. M. (2011). *Coordination in human and primate groups*. Springer Science y Business Media.
- Borghini, S. G. (2017). Stigmergy in the design of social environments. *The European Physical Journal Special Topics*, 226(2), 269–281.
- Bouchard, F. (2009). Understanding colonial traits using symbiosis research and ecosystem ecology. *Biological Theory*, 4(3), 240–246.

- Bouchard, F. (2013). What is a symbiotic superindividual and how do you measure its fitness. *From groups to individuals: Evolution and emerging individuality*, 243.
- Bouchard, F., y Huneman, P. (2013). *From groups to individuals: Evolution and emerging individuality*. MIT Press.
- Bourke, A. F. G. (1999). Colony size, social complexity and reproductive conflict in social insects. *Journal of Evolutionary Biology (United Kingdom)*, 12(2), 245–257.
- Bourke, A. F. G. (2011). *Principles of social evolution*. Oxford University Press,.
- Bourke, A. F. G., Franks, N. R., y Franks, N. R. (1995). *Social evolution in ants* (Vol. 62). Princeton University Press.
- Boyd, R., Gintis, H., Bowles, S., y Richerson, P. J. (2003). The evolution of altruistic punishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(6), 3531–3535.
- Boyd, R., y Richerson, P. J. (1985). *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago (The University of Chicago Press).
- Boyd, R., y Richerson, P. J. (2008). Gene–culture coevolution and the evolution of social institutions. En E. Christoph y S. Wolf (Eds.), *Better than conscious decision making, the human mind, and implications for institutions* (pp. 305–323).
- Bratman, M. (1987). *Intention, plans, and practical reason* (Vol. 10). Harvard University Press Cambridge, MA.
- Bratman, M. E. (1992). Shared cooperative activity. *The philosophical review*, 101(2), 327–341.
- Brian, M. V. (2012). *Social insects: ecology and behavioural biology*. Springer Science & Business Media.
- Brigandt, I. (2010). Beyond reduction and pluralism: Toward an epistemology of explanatory integration in biology. *Erkenntnis*, 73(3), 295–311.
- Brigandt, I. (2017). Bodily Parts in the Structure-Function Dialectic. En S. Lidgard y L. K. Nyhart (Eds.), *Biological individuality: Integrating scientific, philosophical, and historical perspectives*. University of Chicago Press.
- Buehlmann, C., Woodgate, J. L., y Collett, T. S. (2016). On the encoding of panoramic visual scenes in navigating wood ants. *Current Biology*, 26(15), 1–6.
- Buss, L. W. (1987). *The Evolution of Individuality* Princeton Univ. Press, Princeton.
- Calcott, B. (2006). *Transitions in Biological Organisation* (Tesis Doctoral no publicada).

- Calcott, B. (2008). The other cooperation problem: Generating benefit. *Biology & Philosophy*, 23(2), 179–203.
- Calcott, B. (2014). Chaining distinct tasks drives the evolution of modularity. En *Artificial life conference proceedings 14* (pp. 701–702). MIT Press.
- Calcott, B., y Sterelny, K. (2011). Introduction: A dynamic view of evolution. En *The major transitions in evolution revisited* (pp. 1–114). Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.
- Call, J. (2009). Contrasting the social cognition of humans and nonhuman apes: The shared intentionality hypothesis. *Topics in Cognitive Science*, 1(2), 368–379.
- Call, J., Hare, B. A., y Tomasello, M. (1998). Chimpanzee gaze following in an object-choice task. *Animal Cognition*, 1(2), 89–99.
- Callaway, R. M., y Walker, L. R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958–1965.
- Campbell, D. J. (1988). Task complexity: A review and analysis. *Academy of management review*, 13(1), 40–52.
- Campbell, D. T. (1958). Common fate, similarity, and other indices of the status of aggregates of persons as social entities. *Behavioral science*, 3(1), 14–25.
- Caporael, L. R., y Baron, R. M. (1997). Groups as the mind's natural environment. *Evolutionary social psychology*, 317–344.
- Caporael, L. R., Dawes, R. M., Orbell, J. M., y Van de Kragt, A. J. C. (1989). Selfishness examined: Cooperation in the absence of egoistic incentives. *Behavioral and Brain Sciences*, 12(4), 683–699.
- Caporael, L. R., Griesemer, J. R., y Wimsatt, W. C. (2014a). *Developing scaffolds in evolution, culture, and cognition*. MIT Press.
- Caporael, L. R., Griesemer, J. R., y Wimsatt, W. C. (2014b). Evolution, groups, and scaffolded minds. *Developing scaffolds in evolution, culture, and cognition*, 57–76.
- Carpenter, M. (2009). Just how joint is joint action in infancy? *Topics in Cognitive Science*, 1(2), 380–392.
- Carroll, S. B. (2001). Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. *Nature*, 409(6823), 1102–1109.
- Charbonneau, D., y Dornhaus, A. (2015). Workers 'specialized' on inactivity: behavioral consistency of inactive workers and their role in task allocation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(9), 1459–1472.

- Chen, J., Henderson, G., Grimm, C. C., Lloyd, S. W., y Laine, R. A. (1998). Termites fumigate their nests with naphthalene. *Nature*, 392(6676), 558–559.
- Cheney, D. L., y Seyfarth, R. M. (2008). *Baboon metaphysics: The evolution of a social mind*. University of Chicago Press.
- Cheng, K. (2012). How to navigate without maps: the power of taxon-like navigation in ants. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 7.
- Chittka, L., y Muller, H. (2009). Learning, specialization, efficiency and task allocation in social insects. *Communicative & Integrative Biology*, 2(2), 151–154.
- Christensen, L. R. (2007). Practices of stigmergy in architectural work. En *Proceedings of the 2007 international acm conference on supporting group work* (pp. 11–20).
- Christensen, L. R. (2013). Stigmergy in human practice: Coordination in construction work. *Cognitive Systems Research*, 21, 40–51.
- Clark, C. W., y Mangel, M. (1986). The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical population biology*, 30(1), 45–75.
- Clarke, E. (2010). The problem of biological individuality. *Biological Theory*, 5(4), 312–325.
- Clarke, E. (2014). Origins of evolutionary transitions. *Journal of biosciences*, 39(2), 303–317.
- Collett, T. (2014). Percepción de la escena y el control visual de la dirección de viaje en la navegación de hormigas de madera. *Transacciones filosóficas de la Royal Society B: Biological Sciences*.
- Collett, T. S., Graham, P., Harris, R. A., y Hempel-de-Ibarra, N. (2006). Navigational memories in ants and bees: memory retrieval when selecting and following routes. *Advances in the Study of Behavior*, 36, 123–172.
- Conradt, L., y Roper, T. J. (2003). Group decision-making in animals. *Nature*, 421(6919), 155–158.
- Cook, Z., Franks, D. W., y Robinson, E. J. H. (2014). Efficiency and robustness of ant colony transportation networks. *Behavioral ecology and sociobiology*, 68(3), 509–517.
- Corning, P. (2005). *Holistic Darwinism: Synergy, cybernetics, and the bioeconomics of evolution*. University of Chicago Press.
- Corning, P. A. (1983). *The synergism hypothesis: A theory of progressive evolution*. McGraw-Hill Companies.

- Corning, P. A. (2011). The Synergism Hypothesis Thirty years later. *Politics and the Life Sciences*, 30(1), 61–64.
- Cosmides, L. M., y Tooby, J. (1981). Cytoplasmic inheritance and intragenomic conflict. *Journal of theoretical biology*, 89(1), 83–129.
- Cowen, R., y RIDER, J. (1972). Functional analysis of fenestellid bryozoan colonies. *Lethaia*, 5(2), 147–164.
- Craver, C. F., y Bechtel, W. (2007). Top-down causation without top-down causes. *Biology & philosophy*, 22(4), 547–563.
- Damuth, J., y Heisler, I. L. (1988). Alternative formulations of multilevel selection. *Biology and Philosophy*, 3(4), 407–430.
- Darwin, C. (2009). *vo inglesa 1859: El origen de las especies. Por medio de la selección natural*. México. Universidad Nacional Autónoma de México, Academia Mexicana de Ciencia.
- Dawkin, R. (1976). The selfish gene. *Oxford University Press*, 1, 976.
- Dawkins, R. (1982). *The extended phenotype* (Vol. 8). Oxford University Press Oxford.
- De Jaegher, H., Di Paolo, E., y Gallagher, S. (2010). Can social interaction constitute social cognition? *Trends in cognitive sciences*, 14(10), 441–447.
- De Sousa, R. (2005). Biological individuality. *Croatian Journal of Philosophy*, 5, 1–24.
- Délye, G. (1971). Observations sur le nid et le comportement constructeur de *Messor arenarius* (Hyménoptères formicidæ). *Insectes Sociaux*, 18(1), 15–20.
- Dennett, D. (1987). Setting off the right foot. *The Intentional Stance*.
- DeSouza, O., Souza, P. C., Mercado, M., Escandon, J., Rueda, A., de la Mora, G., ... Sosa, L. B. (2017). *Complejidad y Urbanismo:: Del organismo a la ciudad*. CopIt ArXives.
- Detrain, C., y Pasteels, J. M. (1992). Caste polyethism and collective defense in the ant, *Pheidole pallidula*: the outcome of quantitative differences in recruitment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(6), 405–412.
- Di Paolo, E., Buhrmann, T., y Barandiaran, X. (2017). *Sensorimotor life: An enactive proposal*. Oxford University Press.
- Diggle, S. P., Griffin, A. S., Campbell, G. S., y West, S. A. (2007). Cooperation and conflict in quorum-sensing bacterial populations. *Nature*, 450(7168), 411–414.

Dornhaus, A., y Franks, N. R. (2008). Individual and collective cognition in ants and other insects (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol. News*, 11(August), 215–226.

Dretske, F. I. (1980). The intentionality of cognitive states. *Midwest Studies in Philosophy*, 5, 281–294.

Duarte, A., Pen, I., Keller, L., y Weissing, F. J. (2012). Evolution of self-organized division of labor in a response threshold model. *Behavioral ecology and sociobiology*, 66(6), 947–957.

Dugatkin, L. A. (1997). The evolution of cooperation. *Bioscience*, 47(6), 355–362.

Dugatkin, L. A. (2006). *The altruism equation: Seven scientists search for the origins of goodness*. Princeton University Press.

Dugatkin, L. A. (2007). *Qué es el altruismo: La búsqueda científica del origen de la generosidad*. Katz Editores.

Dugatkin, L. A., y Alfieri, M. S. (2003). Boldness, behavioral inhibition and learning. *Ethology Ecology & Evolution*, 15(1), 43–49.

Dupré, J. (1993). *The disorder of things: metaphysical foundations of the disunity of science*. Harvard University Press.

Dupré, J. (2012). *Processes of life: Essays in the philosophy of biology*. Oxford University Press.

Dupré, J., y O'Malley, M. A. (2007). Metagenomics and biological ontology. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 38(4), 834–846.

Dupré, J., y O'Malley, M. A. (2009). Varieties of living things: life at the intersection of lineage and metabolism.

Dussutour, A., Beekman, M., Nicolis, S. C., y Meyer, B. (2009). Noise improves collective decision-making by ants in dynamic environments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1677), 4353–4361.

Eberhard, W. G. (1980). Evolutionary consequences of intracellular organelle competition. *The Quarterly review of biology*, 55(3), 231–249.

Egelhaaf, M., Boeddeker, N., Kern, R., Kurtz, R., y Lindemann, J. P. (2012). Spatial vision in insects is facilitated by shaping the dynamics of visual input through behavioral action. *Frontiers in neural circuits*, 6, 108.

Eldredge, N. (1996). Hierarchies in macroevolution. *Evolutionary paleobiology*, 42–61.

- Emery, N. J., y Clayton, N. S. (2009). Tool use and physical cognition in birds and mammals. *Current opinion in neurobiology*, 19(1), 27–33.
- Enders, M. M., y Ward, P. I. (1985). Conflict and cooperation in the group feeding of the social spider *Stegodyphus mimosarum*. *Behaviour*, 94(1-2), 167–182.
- Endler, J. A. (1986). *Natural selection in the wild* (n.º 21). Princeton University Press.
- Fellers, . F. G. M., J. H. (1976). Uso de herramientas en un insecto social y sus implicaciones para las interacciones competitivas.
- Fitch, W. T., Huber, L., y Bugnyar, T. (2010). Social cognition and the evolution of language: constructing cognitive phylogenies. *Neuron*, 65(6), 795–814.
- Fleming, L., y Brandon, R. (2015). Why flying dogs are rare: A general theory of luck in evolutionary transitions. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 49, 24–31.
- Fourcassie, V., y Deneubourg, J.-L. (1994). The dynamics of collective exploration and trail-formation in *Monomorium pharaonis*: experiments and model. *Physiological Entomology*, 19(4), 291–300.
- Fourcassié, V., Dussutour, A., y Deneubourg, J.-L. (2010). Ant traffic rules. *Journal of Experimental Biology*, 213(14), 2357–2363.
- Franklin, E. L., y Franks, N. R. (2012). Individual and social learning in tandem-running recruitment by ants. *Animal behaviour*, 84(2), 361–368.
- Franklin, E. L., Robinson, E. J. H., Marshall, J. A. R., Sendova-Franks, A. B., y Franks, N. R. (2011). Do ants need to be old and experienced to teach? *Journal of Experimental Biology*, 215(8).
- Franks, N. R. (1987). The organization of working teams' in social insects. *Trends in ecology & evolution*, 2(3), 72–75.
- Franks, N. R., y Deneubourg, J.-L. (1997). Self-organizing nest construction in ants: individual worker behaviour and the nest's dynamics. *Animal Behaviour*, 54(4), 779–796.
- Fuentes, A. (2016). The extended evolutionary synthesis, ethnography, and the human niche: Toward an integrated anthropology. *Current Anthropology*, 57(S13), S13–S26.
- Futuyma, D. J. (2013). The evolution of evolutionary ecology. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 59(4), 172–180.

- Gautrais, J., Buhl, J., Valverde, S., Kuntz, P., y Theraulaz, G. (2014). The role of colony size on tunnel branching morphogenesis in ant nests. *PloS one*, 9(10).
- Gersick, C. J. G., y Hackman, J. R. (1990). Habitual routines in task-performing groups. *Organizational behavior and human decision processes*, 47(1), 65–97.
- Ghiselin, M. T. (1974). A radical solution to the species problem. *Systematic Biology*, 23(4), 536–544.
- Gibson, E. J. (1988). Comportamiento exploratorio en el desarrollo de la percepción, la actuación y la adquisición de conocimiento.
- Gibson, E. J. (2000). Aprendizaje perceptivo en el desarrollo: algunos conceptos básicos.
- Gibson, J. J. (1979). *The ecological approach to visual perception*. Boston, MA, US. Houghton, Mifflin and Company.
- Gilbert, S. F. (2014). A holobiont birth narrative: the epigenetic transmission of the human microbiome. *Frontiers in genetics*, 5.
- Gilbert, S. F., Sapp, J., y Tauber, A. I. (2012). A symbiotic view of life: we have never been individuals. *The Quarterly review of biology*, 87(4), 325–341.
- Godfrey-Smith, P. (2002). Environmental complexity and the evolution of cognition. *The evolution of intelligence*, 233–249.
- Godfrey-Smith, P. (2009). *Darwinian populations and natural selection*. Oxford University Press.
- Godfrey-Smith, P. (2012). *Darwinian populations and natural selection*. Oxford: Oxford University Press..
- Godfrey-Smith, P. (2013a). Darwinian individuals. *From groups to individuals: Evolution and emerging individuality*, 17–36.
- Godfrey-Smith, P. (2013b). *Philosophy of biology*. Princeton University Press.
- Godfrey-Smith, P. (2016). Individuality, subjectivity, and minimal cognition. *Biology & Philosophy*, 31(6), 775–796.
- Godfrey-Smith, P. (2017). The subject as cause and effect of evolution. *Interface focus :The royal society publishing*, 7(5).

- Godfrey-Smith, P., y Wilkins. (2001). *Adaptationism. A Companion to the Philosophy of Biology*, p. Chichester: Wiley-Blackwell. Ayala, Francisco y Robert Arp (2010). *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*. (S. Sarkar y P. Anya, Eds.). Chichester: Wiley-Blackwell.
- Gordon, D. M. (1989). Dynamics of task switching in harvester ants. *Animal Behaviour*, 38(2), 194–204.
- Gordon, D. M. (1991). Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. *The American Naturalist*, 138(2), 379–411.
- Gordon, D. M. (1996). The organization of work in social insect colonies. *Nature*, 380(6570), 121–124.
- Gordon, D. M. (1999). Interaction patterns and task allocation in ant colonies. En *Information processing in social insects* (pp. 51–67). Springer.
- Gordon, D. M. (2010). *Ant encounters: interaction networks and colony behavior* (Vol. 1). Princeton University Press.
- Gordon, D. M. (2013). What we don't know about the evolution of cooperation in animals.
- Gordon, D. M. (2014). The ecology of collective behavior. *Plos biology*, 12(3).
- Gordon, D. M., Guetz, A., Greene, M. J., y Holmes, S. (2011). Colony variation in the collective regulation of foraging by harvester ants. *Behavioral Ecology*, 22(2), 429–435.
- Gordon, D. M., y Mehdiabadi, N. J. (1999). Encounter rate and task allocation in harvester ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45(5), 370–377.
- Gould, S. J., y Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program. *Proceedings of the Royal Society, London*, 205, 591–598.
- Gould, S. J., y Lloyd, E. A. (1999). Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(21).
- Gould, S. J., y Vrba, E. S. (1982). Exaptation—a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8(1), 4–15.
- Grassé, P.-P. (1959). La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. la théorie de la stigmergie: Essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. *Insectes sociaux*, 6(1), 41–80.

Greene, M. J., y Gordon, D. M. (2003). Cuticular hydrocarbons inform task decisions. *Nature*, 423(6935), 32.

Greene, M. J., y Gordon, D. M. (2007). Interaction rate informs harvester ant task decisions. *Behavioral Ecology*, 18(2), 451–455.

Greene, M. (1987). Hierarchies in biology. *American Scientist*, 75(5), 504–510.

Griesemer, J. (2000a). Development, culture, and the units of inheritance. *Philosophy of science*, 67, S348–S368.

Griesemer, J. (2000b). Reproduction and the Reduction of Genetics. Rheinberger 240 – 285. Cambridge: Cambridge University Press. En P. Beurton, R. Falk, y J. Rheinberger (Eds.), *The concept of the gene in development and evolution, historical and epistemological perspectives*, (pp. 240–285). Cambridge: Cambridge University Press.

Griesemer, J. R. (1999). Materials for the study of evolutionary transition. *Biology and Philosophy*, 14(1), 127–142.

Griesemer, J. R. (2005). The informational gene and the substantial body: On the generalization of evolutionary theory by abstraction. En *Idealization xii: Correcting the model* (pp. 59–115). Brill Rodopi.

Griffin, D. R. (1976). *The question of animal awareness: Evolutionary continuity of mental experience*. Rockefeller Univ. Press.

Griffin, D. R. (2013). *Animal minds: Beyond cognition to consciousness*. University of Chicago Press.

Griffiths, P. E. (2006). Function, homology, and character individuation. *Philosophy of science*, 73(1), 1–25.

Guidugli, K. R., Nascimento, A. M., Amdam, G. V., Barchuk, A. R., Omholt, S., Simões, Z. L. P., y Hartfelder, K. (2005). Vitellogenin regulates hormonal dynamics in the worker caste of a eusocial insect. *FEBS letters*, 579(22), 4961–4965.

Hackman, J. R. (1969). Toward understanding the role of tasks in behavioral research. *Acta psychologica*, 31, 97–128.

Haken, H., Kelso, J. A. S., y Bunz, H. (1985). A theoretical model of phase transitions in human hand movements. *Biological cybernetics*, 51(5), 347–356.

Ham, D.-H., Park, J., y Jung, W. (2012). Model-based identification and use of task complexity factors of human integrated systems. *Reliability Engineering & System Safety*, 100, 33–47.

- Hamilton, A., Fewell, J., y as Mechanism, E. (2013). Groups, Individuals and the Emergence of Sociality: The Case of Division of Labor. *From groups to individuals: Evolution and emerging individuality*, 175.
- Hamilton, W. D. (1963). The Evolution of Altruistic Behavior. *The American Naturalist*, 97(896).
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology*, 7(1), 1–16.
- Hammerstein, P. (1998). What is evolutionary game theory. En *Game theory and animal behavior* (pp. 3–15). Oxford University Press.
- Hammerstein, P. (2003). *Genetic and cultural evolution of cooperation*. MIT press.
- Hansell, M., y Ruxton, G. D. (2008). Setting tool use within the context of animal construction behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(2), 73–78.
- Hansell, M. H. (1984). Animal architecture and building behaviour. *Animal architecture and building behaviour*..
- Hare, B., y Tomasello, M. (2004). Chimpanzees are more skilful in competitive than in cooperative cognitive tasks. *Animal behaviour*, 68(3), 571–581.
- Harper, J. L. (1977). Population biology of plants. *Population biology of plants*..
- Hart, A. G., Anderson, C., y Ratnieks, F. L. (2002). Task partitioning in leafcutting ants. *Acta ethologica*, 5(1), 1–11.
- Hart, A. G., y Ratnieks, F. L. W. (2000). Leaf caching in *Atta* leafcutting ants: discrete cache formation through positive feedback. *Animal behaviour*, 59(3), 587–591.
- Henrich, J. (2007). Behavioral data, cultural group selection, and genetics. *Psychological Inquiry*, 18(1), 36–37.
- Henrich, J., y Gil-White, F. J. (2001). The evolution of prestige: Freely conferred deference as a mechanism for enhancing the benefits of cultural transmission. *Evolution and human behavior*, 22(3), 165–196.
- Henrich, J., y Henrich, N. (2006). Culture, evolution and the puzzle of human cooperation. *Cognitive systems research*, 7(2-3), 220–245.
- Herron, . D. M., M. D. (2013). Dinámica evolutiva paralela de la diversificación adaptativa en *Escherichia coli*. *PLoS biology*.

- Heylighen, F. (2015). Stigmergy as a Universal Coordination Mechanism: components, varieties and applications. *Human Stigmergy: Theoretical Developments and New Applications*; Springer: New York, NY, USA.
- Heylighen, F. (2016). Stigmergy as a universal coordination mechanism I: Definition and components. *Cognitive Systems Research*, 38, 4–13.
- Holldobler, B. (1983). Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*). *Biotropica*, 241–250.
- Hölldobler, B., y Wilson, E. O. (1990). *The Ants* Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Hölldobler, B., y Wilson, E. O. (1994). *Journey to the ants: a story of scientific exploration*. Harvard University Press.
- Hull, D. L. (1978). A matter of individuality. *Philosophy of science*, 45(3), 335–360.
- Hull, D. L. (1980). Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and systematics*, 11(1), 311–332.
- Huneman, P. (2013). *Adaptations in Transitions: How to Make Sense of Adaptation When* (F. Bouchard y P. Huneman, Eds.). Cambridge: Massachusetts Institute of Technology.
- Hurford, J. R. (2007). *The Origins of Meaning*. Oxford University Press.
- Hutchinson, G. E. (1965). *The ecological theater and the evolutionary play*. Yale University Press.
- Hutto, D. D., y Myin, E. (2013). *Radicalizing enactivism: Basic minds without content*. Mit Press.
- Hutto, D. D., y Satne, G. (2015). The natural origins of content. *Philosophia*, 43(3), 521–536.
- Huygens, C. (1987). *The Pendulum Clock or Geometrical Demonstrations Concerning the Motion of Pendula as Applied to Clocks*. Brepols Publishers.
- Ingold, T. (2004). Beyond biology and culture. The meaning of evolution in a relational world. *Social anthropology*, 12(2), 209–221.
- Ingold, T., y Palsson, G. (2013). *Biosocial becomings: integrating social and biological anthropology*. Cambridge University Press.
- Jablonka, E. (2017). The evolutionary implications of epigenetic inheritance. *Interface focus*, 7(5).

- Jablonka, E., y Lamb, M. (2005). *Evolution in four dimensions: Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life* (Vol. 115) (n.º 11). Am Soc Clin Investig.
- Jablonka, E., y Lamb, M. J. (2006). The evolution of information in the major transitions. *Journal of Theoretical Biology*, 239(2), 236–246.
- Jackson, D. E., y Châline, N. (2007). Modulation of pheromone trail strength with food quality in Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis*. *Animal behaviour*, 74(3), 463–470.
- Jackson, D. E., y Ratnieks, F. L. W. (2006). Communication in ants. *Current biology*, 16(15), R570–R574.
- Jeanson, R., Deneubourg, J.-L., Michelena, P., y Sibbald, A. M. (2010). Personality and collective decision-making in foraging herbivores. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1684), 1093–1099.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., y Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. En *Ecosystem management* (pp. 130–147). Springer.
- Julian, G. E. (1990). *Genetic variation and task organization in the desert leaf-cutter ant, *Acromyrmex versicolor**. (Tesis Doctoral no publicada). Ariz. State Univ., Temp.
- Kaiser, D. (2001). Building a multicellular organism. *Annual review of genetics*, 35(1), 103–123.
- Karsai, I., y Wenzel, J. W. (1998). Productivity, individual-level and colony-level flexibility, and organization of work as consequences of colony size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(15), 8665–8669.
- Kashtan, N., y Alon, U. (2005). Spontaneous evolution of modularity and network motifs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(39), 13773–13778.
- Kellert, S. H., Longino, H. E., y Waters, C. K. (2006). *Scientific pluralism* (Vol. 19). U of Minnesota Press.
- Kelso, J. (2009). *Coordination dynamics*. Encyclopedia of complexity and systems science.
- Kelso, J. A. S., y Fuchs, A. (1995). Self-organizing dynamics of the human brain: Critical instabilities and Šil'nikov chaos. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, 5(1), 64–69.
- Khuong, A., Gautrais, J., Perna, A., Sbaï, C., Combe, M., Kuntz, P., ... Theraulaz, G. (2016). Stigmergic construction and topochemical information shape ant nest architecture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(5), 1303–1308.

- Kirk, D. L. (1998). *Volvox: a search for the molecular and genetic origins of multicellularity and cellular differentiation*. Cambridge University Press.
- Kirk, D. L., y Harper, J. F. (1986). Genetic, biochemical and molecular approaches to Volvox development and evolution. *Int. Rev. Cytol*, 99(21), 7–293.
- Klein, B. A., Klein, A., Wray, M. K., Mueller, U. G., y Seeley, T. D. (2010). Sleep deprivation impairs precision of waggle dance signaling in honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(52), 22705–22709.
- Klein, B. A., y Seeley, T. D. (2011). Work or sleep? Honeybee foragers opportunistically nap during the day when forage is not available. *Animal Behaviour*, 82(1), 77–83.
- Knappett, C., y Malafouris, L. (2008). *Material agency: towards a non-anthropocentric approach*. Springer.
- Knoblich, G., Butterfill, S., y Sebanz, N. (2011). Psychological research on joint action: theory and data. En *Psychology of learning and motivation* (Vol. 54, pp. 59–101). Elsevier.
- Knoblich, G., y Sebanz, N. (2008). Evolving intentions for social interaction: from entrainment to joint action. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1499), 2021–2031.
- Kolmes, S. A. (1986). Age polyethism in worker honey bees. *ethology*, 71, 252–255.
- Korb, J. (2003). Thermoregulation and ventilation of termite mounds. *Naturwissenschaften*, 90(5), 212–219.
- Korb, J. (2011). Termite mound architecture, from function to construction. En *Biology of termites: a modern synthesis* (pp. 349–373). Springer.
- Korb, J., y Linsenmair, K. E. (1998). The effects of temperature on the architecture and distribution of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mounds in different habitats of a West African Guinea savanna. *Insectes sociaux*, 45(1), 51–65.
- Krause, J., Ruxton, G. D., Ruxton, G. D., y Ruxton, I. G. (2002). *Living in groups*. Oxford University Press.
- Kugler, P. N., y Turvey, M. T. (1988). Self-organization, flow fields, and information. *Human Movement Science*, 7(2-4), 97–129.
- Laland, K. (2018). *Darwin's unfinished symphony: how culture made the human mind*.
- Laland, K. N. (2017). *Darwin's unfinished symphony: How Culture Made the Human Mind*. Princeton University Press Princeton, NJ.

- Laland, K. N., y O'Brien, M. J. (2012). Cultural niche construction: An introduction. *Biological Theory*, 6(3).
- Laland, K. N., Odling-Smee, F. J., y Feldman, M. W. (1996). The evolutionary consequences of niche construction: a theoretical investigation using two-locus theory. *Journal of Evolutionary Biology*, 9(3), 293–316.
- Larson, J. R. (2010). *In search of synergy in small group performance*. Psychology Press.
- Launay, J., Dean, R. T., y Bailes, F. (2013). Synchronization can influence trust following virtual interaction. *Experimental psychology*, 60(1), 53–63.
- Leibniz, G. W. (1974). Über das Individuationsprinzip. in *Virtus politica: Festgabe zum 75. Geburtstag von Alfons Hufnagel* / [hrsg. von Joseph Möller in Verbindung mit Helmut Kohlenberger]. Stuttgart-Bad Cannstatt: F. Fromann.
- Leibniz, G. W. (1981). *Monadología: Edición trilingüe, introducción de Gustavo Bueno y traducción de Julián Velarde*. Oviedo. Penalfa Editores.
- Lent, D. D., Graham, P., y Collett, T. S. (2013). Visual scene perception in navigating wood ants. *Current Biology*, 23(8), 684–690.
- Lewis, D. (1969). *Convention: A philosophical study*. Oxford: Basil Blackwell.
- Lewontin, R. C. (1970). The units of selection. *Annual review of ecology and systematics*, 1(1), 1–18.
- Lewontin, R. C. (1981). On constraints and adaptation. *Behavioral and Brain Sciences*, 4(2), 244–245.
- Lewontin, R. C. (1983). *The organism as the subject and object of evolution*. Reprinted in R. Levins y R. C. Lewontin (Vol. 118) (n.º 1-8). Cambridge, MA: Harvard University Press, 1985. London, England.
- Lidgard, S., y Nyhart, L. K. (2017). *Biological individuality: Integrating scientific, philosophical, and historical perspectives*. University of Chicago Press.
- Lin, N., y Michener, C. D. (1972). Evolution of sociality in insects. *The Quarterly Review of Biology*, 47(2), 131–159.
- Liu, P., y Li, Z. (2012). Task complexity: A review and conceptualization framework. *International Journal of Industrial Ergonomics*, 42(6), 553–568.
- Lone, S. R., y Sharma, V. K. (2011). Timekeeping through social contacts: Social synchronization of circadian locomotor activity rhythm in the carpenter ant *Camponotus paria*. *Chronobiology international*, 28(10), 862–872.

- Love, A. C., y Brigandt, I. (2017). Philosophical dimensions of individuality. *Lidgard S, Nyhart*.
- Lovegrove, B. G. (1991). Mima-like mounds (heuweltjies) of South Africa: the topographical, ecological and economic impact of burrowing animals. En *Symposia of the zoological society of london* (Vol. 63, pp. 183–198).
- Lynch, M. (2007). The frailty of adaptive hypotheses for the origins of organismal complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(suppl 1), 8597–8604.
- MacKay, W. P. (1982). The effect of predation of western widow spiders (Araneae: Theridiidae) on harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*, 53(3), 406–411.
- MacKinnon, K. C., y Fuentes, A. (2012). Primate social cognition, human evolution, and niche construction: A core context for neuroanthropology. , 67–102.
- MacLean, E. L., Matthews, L. J., Hare, B. A., Nunn, C. L., Anderson, R. C., Aureli, F., ... Emery, N. J. (2012). How does cognition evolve? Phylogenetic comparative psychology. *Animal cognition*, 15(2), 223–238.
- Mailleux, A.-C., Deneubourg, J.-L., y Detrain, C. (2003). How does colony growth influence communication in ants? *Insectes sociaux*, 50(1), 24–31.
- Malafouris, L. (2008). Between brains, bodies and things: tectonoetic awareness and the extended self. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1499), 1993–2002.
- Margulis, L. (1967). On the origin of mitosing cells. *Journal of theoretical biology*, 14(3), 225–IN6.
- Margulis, L. (2008). *Symbiotic planet: a new look at evolution*. Basic books.
- Marshall-Pescini, S., Schwarz, J. F. L., Kostelnik, I., Virányi, Z., y Range, F. (2017). Importance of a species' socioecology: Wolves outperform dogs in a conspecific cooperation task. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(44), 11793–11798.
- Martínez, S. F., y Hernández, L. A. V. (2018). Las prácticas musicales como corporización de tecnologías básicas de la cognición social. *Metatheoria—Revista de Filosofía e Historia de la Ciencia*, 8(2), 1–14.
- Martínez, S. F., y Villanueva, A. (2018). Musicality as material culture. *Adaptive Behavior*, 26(5), 257–267.
- Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge university press.

- Maynard Smith, J., y Price, G. R. (1973). The logic of animal conflict. *Nature*, 246(5427), 15–18.
- Maynard Smith, J., y Szathmáry, E. (1995). The major transitions in evolution. *Review article*, 374, 227–232.
- Maynard Smith, J., y Szathmary, E. (1999). *The origins of life*. Oxford University Press.
- Maynard Smith, J., y Szathrnary, E. (1995b). .The Major Evolutionary Transitions (Review article). *Nature*, 374, 227–232.
- Mayr, E. (1982). *El crecimiento del pensamiento biológico: diversidad, evolución y herencia* (H. U. Press, Ed.).
- McShea, D. W. (1992). A metric for the study of evolutionary trends in the complexity of serial structures. *Biological Journal of the Linnean Society*, 45(1), 39–55.
- McShea, D. W. (1996). Perspective metazoan complexity and evolution: is there a trend? *Evolution*, 50(2), 477–492.
- McShea, D. W. (2001). The minor transitions in hierarchical evolution and the question of a directional bias. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(3), 502–518.
- McShea, D. W. (2015). Three trends in the history of life: an evolutionary syndrome. *Evolutionary Biology*, 43(4), 531–542.
- McShea, D. W., y Anderson, C. (2005). *The remodularization of the organism*. In Callebaut, W. and Rasskin-Gutman, D., editors, *Modularity: Understanding the Development and Evolution of Complex Natural Systems*. MIT Press.
- McShea, D. W., y Brandon, R. N. (2010). *Biology's first law: the tendency for diversity and complexity to increase in evolutionary systems*. University of Chicago Press.
- McShea, D. W., y Changizi, M. A. (2003). Three puzzles in hierarchical evolution. *Integrative and Comparative Biology*, 43(1), 74–81.
- McShea, D. W., y Venit, E. P. (2001). What is a part? En G. P. Wagner (Ed.), *The character concept in evolutionary biology* (pp. 259–284). Academic Press, San Diego.
- Melis, A. P., Hare, B., y Tomasello, M. (2006). Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science*, 311(5765), 1297–1300.
- Mertl, A. L., y Traniello, J. F. A. (2009). Behavioral evolution in the major worker subcaste of twig-nesting Pheidole (Hymenoptera: Formicidae): does morphological specialization influence task plasticity? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(10), 1411–1426.

Michod, R. E. (1999). *Darwinian dynamics: evolutionary transitions in fitness and individuality*. Princeton University Press.

Michod, R. E. (2003). Cooperation and conflict mediation during the origin of multicellularity. *Genetic and cultural evolution of cooperation*, 291–307.

Michod, R. E. (2006). The group covariance effect and fitness trade-offs during evolutionary transitions in individuality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(24), 9113–9117.

Michod, R. E. (2007). Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(suppl 1), 8613–8618.

Michod, R. E. (2011). Evolutionary transitions in individuality: multicellularity and sex. *The major transitions in evolution revisited*, 169–197.

Michod, R. E., y Herron, M. D. (2006). Cooperation and conflict during evolutionary transitions in individuality. *Journal of evolutionary biology*, 19(5), 1406–1409.

Michod, R. E., y Roze, D. (2001). Cooperation and conflict in the evolution of multicellularity. *Heredity*, 86(1), 1–7.

Mikheyev, A. S., y Tschinkel, W. R. (2004). Nest architecture of the ant *Formica pallidula*: structure, costs and rules of excavation. *Insectes Sociaux*, 51(1), 30–36.

Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., y Relyea, R. A. (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution*, 20(12), 685–692.

Miramontes, O., Solé, R. V., y Goodwin, B. C. (1993). Collective behaviour of random-activated mobile cellular automata. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 63(1-2), 145–160.

Mitchell, S. D. (2003). *Biological complexity and integrative pluralism*. Cambridge University Press.

Mitkidis, P., McGraw, J. J., Roepstorff, A., y Wallot, S. (2015). Building trust: Heart rate synchrony and arousal during joint action increased by public goods game. *Physiology & behavior*, 149, 101–106.

Moore, J. M., y Picker, M. D. (1991). Heuweltjies (earth mounds) in the Clanwilliam district, Cape Province, South Africa: 4000-year-old termite nests. *Oecologia*, 86(3), 424–432.

Moritz, R., y Southwick, E. (1992). Las abejas como superorganismos: una realidad evolutiva. *Las abejas como superorganismos: una realidad evolutiva*.

- Müller, G. B., y Wagner, G. P. (2003). *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology* (B. K. Hall y W. M. Olson, Eds.). Harvard University Press.
- Neander, K. (1991). Funciones como efectos seleccionados: la defensa del analista conceptual.
- Néda, Z., Ravasz, E., Vicsek, T., Brechet, Y., y Barabási, A.-L. (2000). Physics of the rhythmic applause. *Physical Review E*, 61(6), 6987.
- Nowak, M. A., y R., H. (2013). *Supercooperadores: altruismo, evolución y por qué nos necesitamos para tener éxito*. Free Press, New York.
- Nowak, M. A., Tarnita, C. E., y Wilson, E. O. (2010). The evolution of eusociality. *Nature*, 466(7310), 1057–1062.
- Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., y Feldman, M. W. (2003). Niche construction. En *The neglected process in evolution* (Vol. 37). Princeton university press.
- Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., y Feldman, M. W. (2013). Niche construction. En *The neglected process in evolution. monographs in population biology* (Vol. 37). Princeton university press.
- Odling-Smee, J., y Turner, J. S. (2012). Niche construction theory and human architecture. *Biological Theory*, 6(3).
- O’Gorman, R., Sheldon, K. M., y Wilson, D. S. (2008). For the good of the group? Exploring group-level evolutionary adaptations using multilevel selection theory. *Group Dynamics: Theory, Research, and Practice*, 12(1), 17–26.
- Okasha, S. (2005). Multilevel selection and the major transitions in evolution. *Philosophy of science*, 72(5), 1013–1025.
- Okasha, S. (2006). *Evolution and the levels of selection*. Oxford University Press.
- Okasha, S., y Binmore, K. (2012). *Evolution and rationality: decisions, co-operation and strategic behaviour*. Cambridge University Press.
- O’Loan, O. J., y Evans, M. R. (1999). Alternating steady state in one-dimensional flocking. *Journal of Physics A: Mathematical and General*, 32(8), L99.
- O’Malley, M. (2014). *Philosophy of microbiology*. Cambridge University Press.
- Oster, G. F., y Wilson, E. O. (1978). *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press.

- Parunak, H. V. D. (2006). A survey of environments and mechanisms for human-human stigmergy. En *International workshop on environments for multi-agent systems* (pp. 163–186). Springer.
- Payne, J. W. (1976). Heuristic search processes in decision making. *ACR North American Advances*.
- Pence, C. H., y Ramsey, G. (2013). A new foundation for the propensity interpretation of fitness. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 64(4), 851–881.
- Pepper, J. W., y Herron, M. D. (2008). Does biology need an organism concept? *Biological Reviews*, 83(4), 621–627.
- Perna, A., y Latty, T. (2014). Animal transportation networks. *Journal of The Royal Society Interface*, 11(100).
- Perna, A., y Theraulaz, G. (2017). When social behaviour is moulded in clay: on growth and form of social insect nests. *Journal of experimental biology*, 220(1), 83–91.
- Pettersson, M. (1996). *Complexity and evolution*. Cambridge University Press.
- Pie, M. R., Rosengaus, R. B., y Traniello, J. F. A. (2004). Nest architecture, activity pattern, worker density and the dynamics of disease transmission in social insects. *Journal of Theoretical Biology*, 226(1), 45–51.
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. JHU Press.
- Pigliucci, M. (2007). Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 61(12), 2743–2749.
- Pigliucci, M. (2009). An extended synthesis for evolutionary biology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1168(1), 218–228.
- Pigliucci, M., y Müller, G. B. (2010). *Evolution -the extended synthesis*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Pinter-Wollman, N. (2015). Nest architecture shapes the collective behaviour of harvester ants. *Biology letters*, 11(10).
- Pinter-Wollman, N., Bala, A., Merrell, A., Queirolo, J., Stumpe, M. C., Holmes, S., y Gordon, D. M. (2013). Harvester ants use interactions to regulate forager activation and availability. *Animal behaviour*, 86(1), 197–207.
- Pinter-Wollman, N., Hobson, E. A., Smith, J. E., Edelman, A. J., Shizuka, D., De Silva, S., ... Wittemyer, G. (2014). The dynamics of animal social networks: analytical, conceptual, and theoretical advances. *Behavioral Ecology*, 25(2), 242–255.

- Pinter-Wollman, N., Wollman, R., Guetz, A., Holmes, S., y Gordon, D. M. (2011). The effect of individual variation on the structure and function of interaction networks in harvester ants. *Journal of the Royal Society Interface*, 8(64), 1562–1573.
- Powers, P. A. S. . W. R. A., S. T. (2011). La evolución concurrente de la cooperación y las estructuras de población que la apoyan. *Evolution: Revista Internacional de Evolución Orgánica*.
- Pradeu, T. (2011). *The limits of the self: immunology and biological identity*. Oxford University Press.
- Queller, D. C. (1989). The evolution of eusociality: reproductive head starts of workers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86(9), 3224–3226.
- Queller, D. C. (1997). *Cooperators since life began*. University of Chicago Press.
- Queller, D. C. (2000). Relatedness and the fraternal major transitions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 355(1403), 1647–1655.
- Queller, D. C., y Strassmann, J. E. (2009). Beyond society: the evolution of organis- mality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1533), 3143–3155.
- Ratnieks, F. L. W., y Anderson, C. (1999). Task partitioning in insect societies. *Insectes sociaux*, 46(2), 95–108.
- Ravary, F., Lecoutey, E., Kaminski, G., Châline, N., y Jaisson, P. (2007). Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. *Current Biology*, 17(15), 1308–1312.
- Reznikova, Z. (2008). Experimental paradigms for studying cognition and communi- cation in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 11, 201–214.
- Richardson, M. J., Lopresti-Goodman, S., Mancini, M., Kay, B., y Schmidt, R. C. (2008). Comparing the attractor strength of intra-and interpersonal interlimb coordination using cross-recurrence analysis. *Neuroscience Letters*, 438(3), 340–345.
- Richardson, M. J., Marsh, K. L., y Schmidt, R. C. (2005). Effects of visual and ver- bal interaction on unintentional interpersonal coordination. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 31(1), 62.
- Ridley, M. (1999). *The Autobiography of a Species in 23 Chapters*. HarperCollins Pub.

- Robinson, E. J. H., Feinerman, O., y Franks, N. R. (2009). Flexible task allocation and the organization of work in ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1677), 4373–4380.
- Robinson, G. E. (1987). Regulation of honey bee age polyethism by juvenile hormone. *Behavioral ecology and sociobiology*, 20(5), 329–338.
- Robinson, G. E. (1992). Regulation of division of labor in insect societies. *Annual review of entomology*, 37(1), 637–665.
- Robinson, G. E., Fernald, R. D., y Clayton, D. F. (2008). Genes and social behavior. *science*, 322(5903), 896–900.
- Robinson, G. E., y Page, R. E. (1989). Genetic determination of nectar foraging, pollen foraging, and nest-site scouting in honey bee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(5), 317–323.
- Rosenberg, A., y Bouchard, F. (2015). *Fitness*. In *Stanford Encyclopedia of Philosophy*.
- Ross, D. (2013). *The Evolution of Individualistic Norms*. En Kim Sterelny, Richard Joyce, Brett Calcott, and Ben Fraser, (Compiladores) *Cooperation and Its Evolution*. Massachusetts Institute of Technology.
- Rubenstein, D. I. (1978). On predation, competition, and the advantages of group living. En *Social behavior* (pp. 205–231). Springer.
- Rueger, A., y McGivern, P. (2010). Hierarchies and levels of reality. *Synthese*, 176(3), 379–397.
- Sally, D. (2002). Dos aplicaciones económicas de simpatía.
- Salthe, S. N. (2010). *Evolving hierarchical systems*. Columbia University Press.
- Salthe, S. N., Salthe, S. W., y Salthe, S. N. (1993). *Development and evolution: complexity and change in biology*. Mit Press.
- Schatz, B., Lachaud, J.-P., y Beugnon, G. (1999). Spatio-temporal learning by the ant *Ectatomma ruidum*. *Journal of Experimental Biology*, 202(14), 1897–1907.
- Schelling, T. C. (1980). *The strategy of conflict*. Harvard university press.
- Schmidt, R. C., y O'Brien, B. (1997). Evaluating the dynamics of unintended interpersonal coordination. *Ecological Psychology*, 9(3), 189–206.
- Searle, J. R., y Willis, S. (1983). *Intentionality: An essay in the philosophy of mind*. Cambridge university press.

- Sebanz, N., Bekkering, H., y Knoblich, G. (2006). Joint action: bodies and minds moving together. *Trends in cognitive sciences*, 10(2), 70–76.
- Seeley, T. D. (2009). *The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies*. Harvard University Press.
- Sharma, V. K., Lone, S. R., Goel, A., y Chandrashekar, M. K. (2004). Circadian consequences of social organization in the ant species *Camponotus compressus*. *Naturwissenschaften*, 91(8), 386–390.
- Shehory, O., y Kraus, S. (1998). Methods for task allocation via agent coalition formation. *Artificial intelligence*, 101(1-2), 165–200.
- Shettleworth, S. J. (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal behaviour*, 61(2), 277–286.
- Shockley, K., Richardson, D. C., y Dale, R. (2009). Conversation and coordinative structures. *Topics in Cognitive Science*, 1(2), 305–319.
- Simon, H. A. (1972). Complexity and the representation of patterned sequences of symbols. *Psychological review*, 79(5), 369.
- Simon, H. A. (1991). The architecture of complexity. En *Facets of systems science* (pp. 457–476). Springer.
- Skyrms, B. (2004). *The stag hunt and the evolution of social structure*. Cambridge University Press.
- Smaldino, P. E. (2014). The cultural evolution of emergent group-level traits. *Behavioral and Brain Sciences*, 37(3), 243.
- Smith, A. (1776). *An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations* (W. Strahan and T. Cadell, London). *Glasgow Edition* (RH Campbell and AS Sherman, general eds).
- Smith, C. R., Toth, A. L., Suarez, A. V., y Robinson, G. E. (2008). Genetic and genomic analyses of the division of labour in insect societies. *Nature Reviews Genetics*, 9(10), 735–748.
- Sober, E. (2001). *The two faces of fitness Thinking about evolution: historical, philosophical, and political perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sober, E. (2013). Trait fitness is not a propensity, but fitness variation is. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 44(3), 336–341.

Sober, E., y Lewontin, R. C. (1982). Artifact, cause and genic selection. *Philosophy of science*, 49(2), 157–180.

Sober, E., y Wilson, D. S. (1994). A critical review of philosophical work on the units of selection problem. *Philosophy of Science*, 61(4), 534–555.

Sober, E., y Wilson, D. S. (1999). *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior* (n.º 218). Harvard University Press.

Solé, R. V., Miramontes, O., y Goodwin, B. C. (1993). Oscillations and chaos in ant societies. *Journal of theoretical Biology*, 161(3), 343–357.

Sterelny, K. (1999). Bacteria at the high table. *Biology and Philosophy*, 14(3), 459–470.

Sterelny, K. (2012a). *The evolved apprentice*. MIT press.

Sterelny, K. (2012b). From fitness to utility , en Okasha, S., Binmore, K. En *Evolution and rationality: Decision, cooperation, and strategic behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.

Sterelny, K. (2014). Constructing the cooperative niche. En *Entangled life* (pp. 261–279). Springer.

Sterelny, K., y Griffiths, P. (1999). Sex and death. *Evolution*. , 22(2.2).

Sterner, B. (2017). *Individualidad biológica: integrando perspectivas científicas, filosóficas e históricas* (U. of Chicago Press, Ed.).

Stevens, J., y Hauser, M. (2004). *Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation*. (Vol. 8; Trends Cogn Sci., Ed.) (n.º 2).

Strassmann, J. E., y Queller, D. C. (2010). The social organism: congresses, parties, and committees. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(3), 605–616.

Sudd, J. H. (1959). Interaction between ants on a scent trail. *Nature*, 183(4675), 1588.

Sugden, R. (1989). Spontaneous order. *Journal of Economic perspectives*, 3(4), 85–97.

Susi, T. (2016). Social cognition, artefacts, and stigmergy revisited: Concepts of coordination. *Cognitive Systems Research*, 38, 41–49.

Susi, T., y Ziemke, T. (2001). Social cognition, artefacts, and stigmergy: A comparative analysis of theoretical frameworks for the understanding of artefact-mediated collaborative activity. *Cognitive Systems Research*, 2(4), 273–290.

Sussman, R. W., y Chapman, A. R. (2017). The nature and evolution of sociality: Introduction. En *The origins and nature of sociality* (pp. 3–20). Routledge.

- Sussman, R. W., y Cloninger, C. R. (2011). *Origins of altruism and cooperation*. Springer.
- Szathmáry, E., y Wolpert, L. (2003). The transition from single cells to multicellularity. MIT Press.
- Tabony, J. (2006). Microtubules viewed as molecular ant colonies. *Biology of the Cell*, 98(10), 603–617.
- Tarpy, D. R. (2003). Genetic diversity within honeybee colonies prevents severe infections and promotes colony growth. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1510), 99–103.
- Tebbich, S., Griffin, A. S., Peschl, M. F., y Sterelny, K. (2016). From mechanisms to function: an integrated framework of animal innovation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1690), 20150195.
- Theiner, G., y O'Connor, T. (2010). The emergence of group cognition. En *Emergence in science and philosophy* (pp. 92–132). Routledge.
- Theraulaz, G. (2014). Embracing the creativity of stigmergy in social insects. *Architectural Design*, 84(5), 54–59.
- Theraulaz, G., y Bonabeau, E. (1999). A brief history of stigmergy. *Artificial life*, 5(2), 97–116.
- Theraulaz, G., Gautrais, J., Camazine, S., y Deneubourg, J.-L. (2003). The formation of spatial patterns in social insects: from simple behaviours to complex structures. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 361(1807), 1263–1282.
- Tomasello, M. (2009). *Why we cooperate*. MIT press.
- Toth, A. L., y Robinson, G. E. (2007). Evo-devo and the evolution of social behavior. *Trends in Genetics*, 23(7), 334–341.
- Toth, A. L., y Robinson, G. E. (2009). Evo-devo and the evolution of social behavior: brain gene expression analyses in social insects. En *Cold spring harbor symposia on quantitative biology* (Vol. 74, pp. 419–426). Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Traniello, J. F., y Rosengaus, R. B. (1997). Ecology, evolution and division of labour in social insects. *Animal behaviour*, 53(1), 209–213.
- Traniello, J. F. A. (1989). Foraging strategies of ants. *Annual review of entomology*, 34(1), 191–210.

- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly review of biology*, 46(1), 35–57.
- Tschinkel, W. R. (2010). Methods for casting subterranean ant nests. *Journal of Insect Science*, 10(1).
- Turner, J. S. (2002). A superorganism's fuzzy boundaries. *Natural History*, 111(6), 62–69.
- Turner, J. S. (2004). Extended phenotypes and extended organisms. *Biology and Philosophy*, 19(3), 327–352.
- Turvey, M. T. (1990). Coordination. *American psychologist*, 45(8), 938.
- Tversky, A., y Kahneman, D. (1981). The framing of decisions and the psychology of choice. *science*, 211(4481), 453–458.
- Vaccari, A. P., y Parente, D. (2017). Materialidad e intencionalidad. Algunas dificultades de la teoría de la agencia material y el enfoque ecológico. *Estudios de Filosofía*(56), 152–178.
- Valdespino, P., Ibarra, M., Valdespino, V., y L, F. (2014). ¿Es una planta, un animal o un... holobionte? *Ciencia y desarrollo*.
- Van Baaren, R. B., Holland, R. W., Kawakami, K., y Van Knippenberg, A. (2004). Mimicry and prosocial behavior. *Psychological science*, 15(1), 71–74.
- Von Frisch, K. (1967). The dance language and orientation of bees.
- Vrba, E. S., y Eldredge, N. (1984). Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory. *Paleobiology*, 10(2), 146–171.
- Wagner, A. (2011). *The origins of evolutionary innovations: a theory of transformative change in living systems*. OUP Oxford.
- Weidenmüller, A., Mayr, C., Kleineidam, C. J., y Roces, F. (2009). Preimaginal and adult experience modulates the thermal response behavior of ants. *Current biology*, 19(22), 1897–1902.
- Weiss, K. M., y Buchanan, A. V. (2009). The cooperative genome: organisms as social contracts. *International Journal of Developmental Biology*, 53(5-6), 753–763.
- West, S. A., Fisher, R. M., Gardner, A., y Kiers, E. T. (2015). Major evolutionary transitions in individuality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(33), 10112–10119.

- West, S. A., y Kiers, E. T. (2009). Evolution: what is an organism? *Current Biology*, 19(23), R1080–R1082.
- West-Eberhard, M. J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 20(1), 249–278.
- West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.
- Wickler, W., y Seibt, U. (1993). Pedogenetic sociogenesis via the “sibling-route” and some consequences for *Stegodyphus* spiders. *Ethology*, 95(1), 1–18.
- Williams, G. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Wilson, D. S. (2010). Selección multinivel y transiciones principales. *Evolución: La síntesis extendida*.
- Wilson, D. S., y Dugatkin, L. A. (1997). Group selection and assortative interactions. *The American Naturalist*, 149(2), 336–351.
- Wilson, D. S., y Sober, E. (1989). Reviving the superorganism. *Journal of theoretical Biology*, 136(3), 337–356.
- Wilson, D. S., y Wilson, E. O. (2009). Evolución "por el bien del grupo". *Investigación y ciencia*(388), 46–57.
- Wilson, E. (1971). *The Insect Societies*. Harvard University Press University Press, Cambridge, MA.
- Wilson, E. O. (1968). The ergonomics of caste in the social insects. *The American Naturalist*, 102(923), 41–66.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: the new synthesis* (Belknap, Cambridge, MA).
- Wilson, E. O. (1981). Communal silk-spinning by larvae of *Dendromyrmex* tree-ants (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 28, 182–190.
- Wilson, E. O., y Ros, J. (1999). *Consilience*. Circulo de Lectores.
- Wiltermuth, S. S., y Heath, C. (2009). Synchrony and cooperation. *Psychological science*, 20(1), 1–5.
- Wimsatt, W. C. (1976). Complexity and organization. En *Topics in the philosophy of biology* (pp. 174–193). Springer.

Wimsatt, W. C. (1994). The ontology of complex systems: levels of organization, perspectives, and causal thicket. *Canadian Journal of Philosophy*, 24(sup1), 207–274.

Wimsatt, W. C. (2014). Entrenchment and scaffolding: an architecture for a theory of cultural change. *Developing scaffolds in evolution, culture, and cognition*, 77–105.

Wimsatt, W. C., y Griesemer, J. R. (2007). Reproducción de atrincheramientos en la cultura del andamio: el papel central del desarrollo en la evolución cultural. *Integrando la evolución y el desarrollo: de la teoría a la práctica*.

Wimsatt, W. C., y Wimsatt, W. K. (2007). *Re-engineering philosophy for limited beings: Piecewise approximations to reality*. Harvard University Press.

Wood, R. E. (1986). Task complexity: Definition of the construct. *Organizational behavior and human decision processes*, 37(1), 60–82.

Xuan, Q., Fang, H., Fu, C., y Filkov, V. (2015). Temporal motifs reveal collaboration patterns in online task-oriented networks. *Physical Review E*, 91(5), 52813.