

## THE CAMBRIDGE HANDBOOK OF HUMAN AFFECTIVE NEUROSCIENCE.

Preparado por Jorge Armony y Patrik Vuilleumier.  
Cambridge University Press; Cambridge, 2013.

## Cognición emocional

*Neurociencia de la afectividad*

Dirigido por Jorge Armony y Patrik Vuilleumier, dos reconocidos expertos en mecanismos cerebrales del procesamiento emocional y neuroimagen de la cognición, respectivamente, y escrito por jóvenes investigadores, este manual representa un hito en la evolución del pensamiento sobre el papel de las emociones en la mente. El propio panorama abarcado constituye un testimonio de la madurez del campo. La emoción ha entrado ya en el núcleo temático de la antropología y la neurociencia, la inteligencia artificial y la filosofía.

Desentrañar la emoción humana y los mecanismos que subyacen a su generación o expresión ha constituido una preocupación intelectual durante milenios. Pero su estudio científico, en particular desde el punto de vista de la biología, es muy reciente; sobre todo, si lo comparamos con la visión, el lenguaje, la atención, la memoria u otros procesos mentales. Pese a tal arranque tardío, el enfoque neurocientífico de las emociones ha experimentado un desarrollo espectacular a lo largo de los últimos diez años. Y hemos asistido al nacimiento de una nueva disciplina: la neurociencia de la afectividad. Los resultados cosechados se deben en buena medida a los importantes progresos en el empleo de técnicas de neuroimagen no invasivas: tomografía por emisión de positrones (PET), electroencefalografía (EEG), magnetoencefalografía (MEG) y, en particular, resonancia magnética funcional (fMRI), junto con refinamientos en métodos más tradicionales (estudio de lesiones, medidas de conducta y registros fisiológicos).

Apoiada en la investigación fisiológica que la había precedido, la neurociencia de la afectividad comenzó centrándose en las denominadas emociones básicas,

con especial atención al miedo, a partir de estímulos visuales (por ejemplo, la expresión facial). Hoy el estudio de las emociones cubre diversas modalidades sensoriales, procesos, interacciones con otros sistemas y diferencias individuales. De intento se ha dejado aquí de lado las emociones en el reino animal, lo que no significa minusvalorar su importancia. De hecho, numerosas aportaciones obtenidas de experimentos con animales han permitido perfilar el cuadro en cuyo interior se ha desarrollado la neurociencia de las emociones.

Desde su emergencia en los años noventa del siglo pasado, la neurociencia de la afectividad ha extendido su campo de interés científico. No se ciñe a las emociones, sino que abarca otros fenómenos afectivos (talante, preferencias y disposiciones). Así, suele definirse la neurociencia afectiva en relación a la neurociencia cognitiva. En última instancia, la razón postrera de la importancia creciente de la neurociencia cognitiva hay que buscarla en el reconocimiento de que las emociones entran en el ámbito de los conceptos y métodos propios de la neurociencia cognitiva para constituir una neurociencia cognitiva de las emociones. Podemos recordar, por botón de muestra, las interacciones entre emoción y atención, y entre emociones y toma de decisiones.

Herbert Simon y Marvin Minsky, pioneros en inteligencia artificial, han destacado el papel de las emociones dentro de la exposición de modelos de mente. Para Minsky, no se trata de si las máquinas inteligentes pueden presentar emociones, sino de si puede haber máquinas inteligentes sin emociones. Esa perspectiva visionaria, de acuerdo con la cual las emociones deben modelarse en inteligencia artificial, fue determinante para la creación de un

nuevo campo de investigación, la «computación afectiva», que pone en relación emociones y otros fenómenos afectivos. La base de este tipo de computación reside en el establecimiento de modelos fundados en indicaciones psicológicas y neurocientíficas. Armony, por ejemplo, propone un modelo conexionista computacional de condicionamiento del miedo, delimitado por lo que se sabe sobre la neuroanatomía y neurofisiología del aprendizaje del miedo; en particular, mediante la modelización de las vías corticales y subcorticales hasta la amígdala.

Pero ¿qué es una emoción? A imagen de lo que clásicamente se dice del tiempo, todos saben qué es una emoción hasta que se les pide una definición. Las definiciones de emoción varían no solo en función de la disciplina, sino también a lo largo de la historia y a través de las culturas. Los griegos la llamaban *pathos*. Para Aristóteles, la emoción era aquello en razón de lo cual las personas cambiaban y diferían en sus juicios y de lo cual esperaban dolor o placer. Esta definición ejerció una gran influencia; amén de sugerir un vínculo entre emoción y juicio, contenía también la dimensión que hoy incorporan los modelos: la valencia, es decir, dolor y placer. LeDoux subraya hoy que las emociones no pueden ser inconscientes, pues están cargadas de afecto y estados de consciencia que se experimentan subjetivamente. Las emociones son estados de consciencia. Neurologicamente, se trata de un conjunto de respuestas que proceden de partes del cerebro a estímulos corporales, y de partes del cerebro a otras zonas del mismo.

Dentro de la propia categoría de emoción caben diferentes tipos. Descartes distinguía seis emociones primarias: admiración, amor, odio, deseo, gozo y tristeza. Admitía que las demás se reducían a estas o eran una combinación de las mismas. Ahora, el grupo básico, capítulo obligado de toda investigación neurocientífica sobre las emociones, está integrado por el miedo, el disgusto, la angustia, la fruición o gozo, la tristeza y la sorpresa. Cada emoción presenta su propia singularidad característica, que se fue alcanzando y definiendo a lo largo de la evolución. Buena parte de la investigación acometida en los últimos diez años sobre neurociencia de la afectividad se ha centrado en la búsqueda de los sistemas cerebrales que subyacen bajo cada una de las emociones, valiéndose de disociaciones neuropsicológicas y de las técnicas de neuroimagen.

Una división común parte las emociones en positivas y negativas. El motivo discriminante estriba en el componente sensorial de la emoción: si produce placer, se dice que es una emoción positiva; si desagradado, una emoción negativa. Aunque a veces ante un mismo acontecimiento pueden darse, a un tiempo, sensaciones de gozo y dolor. Por ejemplo, la relación sexual puede considerarse positiva porque produce placer, pero puede considerarse también negativa si entra en conflicto con las convicciones morales del sujeto. En razón de si la emoción es positiva o negativa se activan diferentes sistemas cerebrales. Se ha investigado, en ese sentido, qué mecanismos cerebrales participan en un sistema de dolor/aversión y cuáles en un sistema de placer/recompensa. La red del dolor constaría del córtex cingulado anterior dorsal, la ínsula, el córtex somatosensorial, el tálamo y la materia gris periacudúctea. Por su parte, la red de recompensa la integrarían el área tegmental ventral, el estriado ventral, el córtex prefrontal ventromedial y la amígdala. Se disputa si la oposición entre emociones positivas y emociones negativas se funda en la asimetría esférica funcional; en el hemisferio izquierdo habría un centro para los sentimientos positivos, y en el derecho, otro para los sentimientos negativos. En particular, se habla de la hipótesis del hemisferio derecho, según la cual todos los mecanismos relacionados con la emoción se hallarían más lateralizados en ese hemisferio.

Un ejemplo típico de otra distinción, basada en el tipo de objeto que desencadena la emoción, corresponde a las emociones autorreflexivas: vergüenza, perturbación, culpa u orgullo. Propio de esta categoría es el que el objeto de la emoción

es el yo, no el episodio desencadenante. Uno puede sentirse avergonzado de uno mismo y sentir miedo de una serpiente. Parece indicado que en este contexto se estudien también emociones tales como la humillación, la gratitud, la envidia y los celos. Estas emociones autoconscientes (o morales) han recibido creciente atención en neurociencia de la afectividad. Se habla también en este caso de emociones sociales y sirven para regular la conducta social.

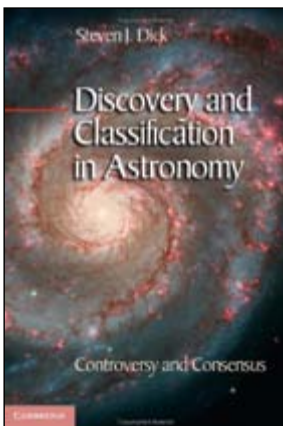
Ciertas emociones (interés, confusión, sorpresa, apercibirse) se relacionan con el conocimiento y el aprendizaje, motivo por el cual se denominan a veces emociones epistémicas. Así, la emoción «interés» desempeña un papel clave en la exploración, el aprendizaje, el desarrollo del conocimiento y el desarrollo de la capacidad en muchos dominios. Por su parte, las emociones se desencadenan típicamente cuando las personas se entregan a la contemplación de obras de arte o se extasían ante fenómenos de la naturaleza. Cuasiemociones se supone que son los sentimientos aflorados en las intrigas de la ciencia ficción y en la creación literaria o cinematográfica. Se produce entonces la paradoja de la ficción, cuando el monstruo que aparece en la pantalla provoca un sentimiento de miedo parecido al que se presenta cuando nos hallamos ante un peligro real.

El período que resultó determinante para la génesis y el desarrollo de las ciencias de la afectividad fue la segunda mitad del siglo XIX. La mayoría de los modelos pueden retrotraerse a esa época y a los escritos de Darwin, Dewey, Irons, James, Lange, Spencer y Wundt, por citar solo algunos de los estudiosos más notables. De hecho, la exposición neurocientífica clásica

de las emociones que consideramos hoy clásicas (la existencia del sistema límbico) constituyó una reacción a una exposición muy controvertida y específica de las emociones, la teoría de James-Lange. Esta tesis se fundaba sobre el marco general que era habitual en las teorías propuestas por James (1884) y Lange (1885), para quienes las emociones eran cambios corporales subsecuentes a la percepción de un hecho excitante; en concreto, nuestra sensación de dichos cambios conforme van aconteciendo definía la emoción. En 1894, Exner sugería un centro de procesamiento de la aversión en el cerebro; en el mismo año, Freud avanzaba la teoría de la red neuronal sobre la memoria emocional y en 1907 Waynbaum introducía el centro cerebral de las emociones.

La teoría neurocientífica de Cannon en 1927 sobre las emociones apuntaló las bases para los debates contemporáneos sobre el respectivo rol del sistema nervioso central y del sistema nervioso periférico en las emociones. En 1937, Papez produjo la primera propuesta explícita de un circuito cerebral como mecanismo de la emoción, agregándole el hipocampo y el córtex cingulado. En 1952, McLean propuso un concepto que ejerció suma influencia en el campo: el sistema límbico; incluyó la amígdala en este sistema. Sin embargo, la idea de sistema límbico como base unitaria del cerebro emocional ha recibido críticas duras. Aunque la teoría talámica, el circuito de Papez y el sistema límbico han dejado de ser considerados modelos predominantes de la emoción basados en el cerebro, tuvieron una influencia crítica en lo que se denominó neurociencia afectiva unos decenios posteriores.

—Luis Alonso



### DISCOVERY AND CLASSIFICATION IN ASTRONOMY. CONTROVERSY AND CONSENSUS

Por Steven J. Dick. Cambridge University Press; Cambridge, 2013.

## Epistemología y astronomía

*Estructura metacientífica de descubrimientos y clasificaciones*

Ayudado sobre los fundamentos establecidos por Martin Harwit en *Cosmic discovery: The search and heritage of astronomy*, hace más de 30 años, Steven J. Dick nos ofrece en el libro de cabecera una documentada exposición histórica de la astronomía observacional desde comienzos del siglo XVII, al tiempo que se adentra en el terreno de la filosofía de la ciencia para arrojar luz sobre los conceptos de descubrimiento y clasificación, motores del desarrollo de la disciplina. Descubrimiento y clasificación van de la mano. La clasificación ha resultado determinante para el desarrollo de la química (tabla

periódica), de la física (modelo estándar) y, sobre todo, de la biología (con sus cinco reinos y tres dominios). Aunque abarca desde la observación de los satélites de Júpiter, anillos de Saturno y cúmulos estelares hasta las nebulosas de William Herschel y los descubrimientos modernos de cuásares y púlsares, toma por caso paradigmático el asunto Plutón.

Harwit se había propuesto un doble objetivo: determinar qué campos de la astronomía tienen el mayor número de descubrimientos potenciales y explorar qué campos de la astronomía podrían propiciar los avances más inmediatos y las recompensas más prometedoras. Buceó en la historia para responder a tales cuestiones, tomando como eje de su inquisición la idea de descubrimiento. Dick reconoce también una deuda particular con Norwood Russell Hanson y Thomas Kuhn. El primero es conocido por sus *Patterns of discovery* (publicado originalmente en 1958, se tradujo al español en 1977), donde elaboraba su tesis central de observaciones cargadas de teoría: lenguaje de la observación y lenguaje de la teoría se encuentran inextricablemente entrelazadas, igual que se hallan entrelazados la interpretación histórica y la contemporánea de los fenómenos. Su ensayo póstumo «An anatomy of discovery», publicado en 1967 en *Journal of Philosophy*, constituye el punto de partida canónico del que han arrancado cuantos se han acercado a la cuestión. A Kuhn, famoso por sus paradigmas y revoluciones científicas, le debe la idea de que el descubrimiento es un proceso prolongado, según detalla en *The structure of scientific revolutions*. Lo cierto es que la mayor parte de la ciencia no se forja con revoluciones, sino con hallazgos. El descubrimiento constituye un proceso extenso y complejo, que no consiste solo en la detección, sino también en la interpretación y niveles diversos de comprensión subsiguiente a la interpretación.

El 24 de agosto de 2006, la Unión Astronómica Internacional (UAI) —la institución que determina la designación oficial de un cuerpo celeste— rebajaba el estatuto de Plutón, descubierto en 1930, a la categoría de planeta menor. Tal degradación, al tiempo que obligaba a corregir todos los manuales de astronomía, desencadenó un interesante debate metacientífico sobre el particular. La cuestión de Plutón puso de relieve que las clasificaciones, lejos de ser un asunto irrelevante, forman parte esen-

cial de la ciencia, de manera muy significativa desde Herschel. Aparte de su descubrimiento de Urano en 1781 y de haber acuñado el término *asteroide* para la nueva clase de objetos hallada en 1801, el barrido de los cielos que realizó con sus grandes telescopios reveló un número elevado de nebulosas, que él percibía en diverso estado de desarrollo.

El descubrimiento de Plutón en 1930 no significó ninguna innovación radical, pues se le supuso perteneciente a la clase de los planetas. Después de todo, el hallazgo llegó tras una búsqueda deliberada a raíz de una predicción específica, predicción que hoy sabemos carente de fundamento. Tampoco el descubrimiento en 1978 de Caronte, la primera luna de Plutón, constituyó una nueva clase de objetos, sino que se limitó a añadir un miembro más a la clase de satélites cuyo establecimiento comenzó con el hallazgo galileano, Luna terrestre aparte, de las lunas de Júpiter. Ahora bien, al permitir el cálculo de la masa de Plutón, Caronte marcó el inicio de la degradación del estatuto planetario de aquel: con la simple aplicación de las leyes de Kepler para dos cuerpos en órbita, la masa resultante era de solo 1/400 de la masa de la Tierra y un diámetro mucho menor que el de nuestra Luna. James W. Christy se percató de que las imágenes de Plutón aparecían elongadas, mostrando un sutil alargamiento meridional en abril y un ligero alargamiento septentrional en mayo. ¿Tenía Plutón una luna? La existencia de Caronte, que así se llamó, quedó plenamente confirmada en 1980. En 2005, los astrónomos del Telescopio Espacial Hubble anunciaron el descubrimiento de otras dos lunas exteriores, llamadas Hydra y Nix, a las que se sumó un cuarto satélite en 2011 y un quinto en 2012.

A comienzos de los años noventa, el estatuto de Plutón empezó a tambalearse. Los astrónomos encontraron una variedad de objetos más allá de Neptuno, en una zona que dista entre 30 y 55 unidades astronómicas del Sol, conocida por cinturón de Kuiper o cinturón de Edgeworth-Kuiper. Algunos objetaban que por aquellas fechas no se sabía lo suficiente sobre el cinturón de Kuiper para afirmar que Plutón era un cuerpo de ellos, desde el propio diámetro: mientras que el de Plutón se acercaba a los 1200 kilómetros, el tamaño de 1992 KB1 se estimaba en solo 200 kilómetros. Pero en julio de 2005 se produjo un hecho decisivo. Michael Brown, Chad Trujillo y David Rabi-

nowitz anunciaron el descubrimiento de 2003 UB313, un cuerpo transneptuniano que denominaron Xena y recibió luego el nombre oficial de Eris. Este parecía ligeramente mayor que Plutón en extensión y masa. A los pocos meses, Brown y sus colegas anunciaron que Eris tenía un satélite, más tarde denominado Disnomia. ¿Era Eris el décimo planeta o acaso Plutón no era un planeta? Y, puesto que se supo pronto de la existencia de numerosos objetos similares allende Plutón, ¿qué estatuto había que concederles?

Intervino la UAI. Owen Gingerich distinguía dos tipos de aproximaciones a la definición de *planeta*: dinamicistas y estructuralistas. Los primeros se centran en las interacciones entre Plutón y otros cuerpos; los segundos atendían a la naturaleza física de Plutón y de otros objetos similares. Era obvio que se necesitaba un discriminante físico claro, no una línea divisoria artificial. Tras no pocos tanteos, se llegó a la siguiente conclusión: planeta es aquel cuerpo celeste que gira en órbita alrededor del Sol, presenta masa suficiente para que su autogravedad venza las fuerzas de cuerpo rígido, de suerte que adquiera una forma de equilibrio hidrostático (casi redonda) y encuentre libre la vecindad inmediata de su órbita. Había ocho planetas: Mercurio, Venus, la Tierra, Marte, Júpiter, Saturno, Urano y Neptuno. Se concluía también que un planeta enano es un cuerpo celeste que gira en órbita alrededor del Sol, tiene masa suficiente para que su autogravedad venza las fuerzas de cuerpo rígido, de suerte que adquiera una forma de equilibrio hidrostático (casi redondeada), pero no se halle libre la vecindad de su órbita ni sea un satélite. Por fin, el resto de los objetos, exceptuados los satélites, se denominarán «cuerpos menores del sistema solar». La UAI resolvió que Plutón era un planeta enano, de acuerdo con la definición antedicha. Y al poco establecería que todos los planetas enanos con órbita transneptuniana se denominarían «plutoides». Integraban esa categoría Plutón, Haumea, Makemake y Eris.

Teniendo delante semejante y rica historia de una clase de objetos, podemos imaginarnos qué cabe esperar de la revisión histórica de otras clases de objetos astronómicos descubiertos a lo largo de los últimos 400 años: planetas, estrellas y galaxias. Los dos primeros son conocidos desde la antigüedad, habida cuenta de que uno de los aspectos más obvios del firmamento nocturno es que

los planetas («errantes», en griego) se distinguen de un fondo de estrellas fijas. El dominio de las galaxias no quedó definitivamente acotado hasta la obra de Edwin Hubble en los años veinte del siglo pasado. Las lunas de Júpiter y los anillos de Saturno constituyeron los primeros ejemplos de lo que se convertiría un lugar común en astronomía: «ver» no es siempre «conocer», ni «detección» implica «descubrimiento»; es decir, que el reconocimiento de una nueva clase de objeto astronómico puede ser una difícil tarea en la que intervengan muchos factores. Allende la órbita de Neptuno (descubierto en 1846), fueron apareciendo miles de objetos.

Si el descubrimiento del dominio de los planetas fue difícil, en el reino de las estrellas las dificultades se multiplicaron. Mientras que Plutón, que representaba la frontera del sistema solar conocido en 1930, se halla a unas 40 veces la distancia de la Tierra al Sol (40 unidades astronómicas), la estrella más cercana se halla unas 7000 veces más alejada. Mientras que un haz de luz procedente de Plutón tarda unas pocas horas en llegar a la Tierra, la luz de la estrella más

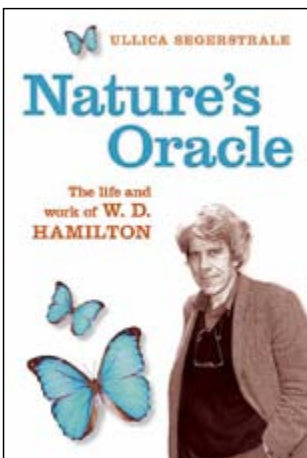
cercana —que no fuera nuestro Sol— inverte 4,2 años.

Para determinar la verdadera naturaleza de una estrella se necesita conocer no solo su espectro, sino también su magnitud absoluta, a partir de la cual se determina su brillo o «luminosidad». Eso requiere un conocimiento de las distancias estelares, que tenían que determinarse a través de los movimientos propios o establecerse a través de paralajes trigonométricas. A lo largo de la segunda mitad del siglo XIX y primera mitad del siglo XX, el avance de la técnica posibilitó el descubrimiento de nuevas clases de estrellas. En un comienzo, se dispusieron de acuerdo con las peculiaridades de sus líneas espectrales, pero luego se ordenaron de acuerdo con su tamaño y luminosidad. Se corrieron así las primeras etapas hacia el descubrimiento de enanas y gigantes entre 1905 y 1913, supergigantes en 1917, subgigantes en 1930 y subenanas en 1939. Cada una de esas estrellas tiene su propia historia de descubrimiento y clasificación.

A diferencia de los reinos de los planetas y estrellas, observados aquellos en su andar errante sobre el fondo de estre-

llas fijas, el reino de las galaxias tenía que descubrirse. Algunos de sus miembros se habían detectado mucho antes de que se supiera de su existencia fuera del sistema solar. A simple vista, podían observarse Andrómeda y las Nubes de Magallanes. A principios del siglo XX reinaba todavía mucha inseguridad sobre la existencia real de objetos extragalácticos. Se suponía que el universo entero era nuestra galaxia. En el primer tercio de esa centuria, Hubble había clasificado las galaxias en tres o cuatro grupos. Distinguió también los primeros miembros del Grupo Local. Por los años treinta, el atlas galáctico de Shapley y Ames mostraba que el Grupo Local formaba parte, a su vez, del cúmulo de Virgo, que contiene más de un centenar de galaxias (hoy sabemos que son más de 2000), que abarcan más de 10 millones de años luz. En el meridiano del siglo, Gerard de Vaucouleurs reunía pruebas del Supercúmulo Local, que contenía al menos 50 cúmulos galácticos que abarcaban 110 millones de años luz, del cual nuestro Grupo Local no es más que un miembro apéndice. Treinta años más tarde se descubrió la estructura a gran escala del universo.

—Luis Alonso



**NATURE'S ORACLE. THE LIFE AND WORK OF W. D. HAMILTON**

Por Ullica Segerstrale. Oxford University Press; Oxford, 2013.

**Darwin renovado**

*Cambio de perspectiva: del individuo al gen*

William Donald Hamilton (1936-2000) desató dos nudos de la teoría de la evolución que se le habían resistido a Charles Darwin y a cuantos le siguieron durante más de un siglo: por qué los organismos se muestran altruistas en un mundo de sangrienta competición y por qué se encuentra tan extendida la reproducción sexual, pese a su doble coste. Le debemos también la regla que lleva su nombre, según la cual el altruis-

mo no recíproco podría manifestarse allí donde se dieran mecanismos que asegurasen que el coeficiente de parentesco tendería a superar la razón coste-beneficio del acto altruista.

Genes egoístas, altruismo, selección de parentesco, son términos que ahora nos resultan familiares. Hoy no se cuestiona que lo que realmente importa en evolución no es la supervivencia del organismo animal, sino sus genes. Desde

el punto de vista del gen, puede un organismo comportarse de manera altruista, si, con esa conducta, ayuda a los otros que portan copias de sus propios genes: a sus parientes. Tal fue la solución descubierta para resolver el problema que planteaba el altruismo a la teoría darwinista. ¿Por qué un ave avisa a los demás de la presencia de un depredador si de ese modo llama la atención de este con peligro de su vida? Darwin no encontró salida a esa cuestión. Hamilton la halló, de forma precisa y matemática. Con ello inició un cambio de paradigma en el neodarwinismo imperante.

Hamilton resolvería otros problemas y abriría nuevos caminos con sus trabajos sobre evolución de la sexualidad, proporciones entre sexos, coevolución del parásito y su huésped, elección del compañero sexual, cooperación entre no emparentados, dispersión, senescencia y evolución de la sociabilidad. Cedió a otros el mérito de poner nombres llamativos a sus propias ideas: «gen egoísta» en el caso de Richard Dawkins o «Reina Roja», en el de Matt Ridley. (En 1976 apareció el libro de Dawkins *The selfish gene*. Reconoce que las ideas desarrolladas allí



habían sido ya expuestas por Hamilton, Edward O. Wilson, Robert Trivers y John Maynard Smith.)

Hamilton nació en El Cairo, donde su padre trabajaba adscrito al Cuerpo de Ingenieros de Inglaterra. Este despertó en su hijo el interés por el razonamiento lógico y matemático como forma de aproximación a la realidad. Andando el tiempo, Hamilton construiría modelos visuales, cuyos mecanismos físicos imaginaba, una habilidad que permitió que otros biólogos eximios de formación técnica, como George Price y Maynard Smith, se percataran del alcance de sus propuestas. A los nueve años, sus padres le regalaron *Butterflies*, de E. B. Ford, que presentaba una breve introducción al neodarwinismo, teoría que recurría a la genética de poblaciones para explicar la evolución como cambio de frecuencias génicas en el seno de una población. El libro describía también la naturaleza de los pigmentos de las alas de las mariposas: melanina, carotenoides y flavonas.

Hamilton se formó en la Universidad de Cambridge. No se encontraba a gusto con un planteamiento excesivamente fisiológico de la biología, ni la evolución constituía un asunto que apasionara en Cambridge, aunque ningún profesor cuestionaba el supuesto de que los animales operaban en beneficio de la especie. Para el alumno recién ingresado supuso, sin embargo, todo un descubrimiento el libro de Ronald Aylmer Fisher *The genetical theory of natural selection*, que sacó de la biblioteca de St. John's College. Hamilton estudió botánica, zoología, fisiología y matemática entre 1957 y 1959; optó también por la genética y, en particular, el enfoque matemático de esta que le proporcionaba la obra de Fisher. En el último curso de carrera, para cumplir la praxis investigadora, quedó asignado a Anthony Edwards, discípulo de Fisher, quien estaba escribiendo su tesis doctoral sobre la proporción entre sexos.

Terminado su período de formación en Cambridge, se le ofrecen dos opciones. Encontrar una plaza para alumnos de doctorado en un departamento de genética era una. Obtener un diploma de capacitación pedagógica y convertirse en profesor de segunda enseñanza, la otra. Muchos científicos de primera línea habían seguido ese camino, como Ronald Fisher y David Lack. Además, la enseñanza, menos dura que la genética, le dejaría tiempo para seguir desarrollando su pensamiento sobre el altruismo.

Hamilton estaba convencido de que había un fundamento genético para el altruismo, por contraintuitivo que ese comportamiento pareciera en relación con la eficacia biológica (éxito reproductor) del individuo. ¿Por qué habría de comportarse un animal como si redujera su eficacia biológica poniéndose él mismo en peligro (por ejemplo, emitiendo una señal de alarma) o absteniéndose de la reproducción (como las obreras de muchos insectos sociales)? ¿Por qué una abeja aguijonea a los invasores del panal y pierde su propia vida? Esos tipos de conducta no confieren al animal ninguna ventaja evolutiva.

Ese rasgo contraintuitivo, cavilaba Hamilton, podía difundirse bajo determinadas condiciones. Bastaba simplemente que los beneficios de la acción altruista no recayeran al azar en cualesquier miembro de la población, sino sobre individuos que estuvieran genéticamente emparentados con el donante. El ave que da la voz de alarma puede sacrificarse en pro de sus parientes, lo que obligaba a replantearse el concepto de eficacia biológica: no solo contaba la del individuo, sino la del grupo de familiares que portaban los genes del individuo.

Su propuesta de trabajo en esa línea no fue bien recibida en Cambridge. Se le sugirió que se encaminase hacia el departamento de demografía de la Escuela de Economía de Londres. A finales de 1960, atendiendo a la naturaleza genética del proyecto de Hamilton, se dispuso que se registrara parcialmente en el University College, de Londres, y tuviera un supervisor de la Escuela de Economía. Se propuso encontrar un marco teórico que explicara por qué la constitución genética determinaba el comportamiento social. Empezó por considerar tipos de pares de parientes, para ir generalizando hasta convertirlo en principio general. (El parentesco genético entre pares de individuos emparentados puede calcularse como la probabilidad de que ellos hayan heredado una copia del mismo gen. Por ejemplo, la mitad de los genes de hermanos son, en promedio, idénticos para el descendiente común; lo mismo ocurre con progenitor e hijo. La proporción es de un octavo entre primos hermanos y de 1/32 para primos segundos. De ese modo, el coeficiente de parentesco respectivo será 1/2, 1/8, 1/32, etcétera.

Así fue madurando el artículo que solucionararía la aporía del altruismo en una evolución que primaba la eficacia biológica. Apareció primero, en 1963, un resumen

del trabajo en la revista *The American Naturalist*, con el título «The evolution of altruistic behavior». Antes lo había enviado a *Nature*, a sugerencia de su supervisor Cedric Smith. Recibió la respuesta negativa del editor, que lo consideraba demasiado específico, y le aconsejaba una revista de psicología o sociología. En *Nature* no percibieron el carácter genético del artículo ni la potencia intelectual del mismo. En él podía leerse la regla de Hamilton, resumida en la ecuación  $r > c/b$ , donde  $r$  simboliza el coeficiente de parentesco,  $c$  representa el coste que supone para el donante y  $b$  indica el beneficio que comporta para el receptor. En virtud de dicha regla, la selección de parentesco provoca que los genes incrementen su frecuencia cuando el parentesco genético de un individuo multiplicado por el beneficio obtenido por el receptor es mayor que el coste reproductor del actor.

Titulado «The genetical evolution of social behavior», el artículo desarrollado, hito de su carrera científica, fue publicado en el *Journal of Theoretical Biology*, en 1964. Constaba de dos partes, consagrada la primera a la deducción matemática del concepto de eficacia biológica inclusiva y la segunda a ejemplos y análisis. Hamilton buscaba un principio general similar al teorema fundamental sobre selección natural de Fisher. Este famoso teorema establecía que la eficacia biológica, en promedio, continuaría incrementándose. Al poner sobre el tapete la eficacia biológica inclusiva, destaca dos aspectos revolucionarios: uno, la desconexión de un gen respecto del individuo en cuyo cuerpo habita el gen (porque los familiares pueden portar también copias de dicho gen); dos, el interés de un gen no es necesariamente el mismo que el interés de su portador. Utiliza el coeficiente de parentesco de Sewall Wright entre dos familiares como medida de la verosimilitud de que porten réplicas de un mismo gen heredado de antepasados comunes.

Hamilton distinguía cuatro tipos de conductas sociales, de acuerdo con un doble criterio: si el agente A inflige un daño al agente B o le produce un beneficio. La conducta que entraña un beneficio para uno mismo y daño para los demás se llama egoísmo; la que comporta daño para mí mismo y beneficio para los demás se llama altruismo. La que causa beneficio a uno y a otro se denomina cooperación. Y la que causa daño a sí mismo y otros, estupidez. Advértase que aquí el compor-

tamiento social se clasifica estrictamente en términos del efecto que la eficacia biológica de un individuo ejerce sobre la eficacia biológica de otro. Se trata de un altruismo de comportamiento; concierne a las consecuencias de una acción, no a su motivación.

Los dos proyectos subsiguientes a esos artículos de 1964 versaban sobre la proporción entre sexos y la senescencia, que él consideraba interrelacionados con la eficacia biológica inclusiva. La senescencia era una de las grandes cuestiones planteadas por Fisher en *The genetic theory of natural selection*. Para él, la tasa de mortalidad en el hombre suele tomar un curso inverso a la curva del valor reproductivo. Pensaba que el valor reproductivo de un individuo comenzaba a decaer conforme aumentaba la mortalidad. Pero Hamilton halló que no existía tal nexa necesario entre sexo y muerte. Y desarrolló modelos para demostrar que la

senescencia, en cuanto tal, resultaba inevitable, al margen del valor reproductivo. Ningún animal podía escapar a ella. En 1966 publicó su teoría de la senescencia en el *Journal of Theoretical Biology* («The moulding of senescence by natural selection»), donde acotaba los factores principales de la misma. Hamilton comprobó que la proporción ideal entre machos y hembras no era de 1:1, según propusiera Fisher. En las condiciones de endogamia se producía a menudo un sesgo favorable a las hembras 9:1. Publicó en *Science* sus conclusiones sobre la proporción entre sexos el año 1967 con el título «Extraordinary sex ratios». En su artículo se hace patente la fuerza real de la selección natural en su capacidad de aportar predicciones cuantitativas.

En 1972 revisó con nuevos datos, en *Annual Review of Ecology and Systematics* («Altruism and related phenomena, mainly in social insects»), su tesis sobre

la eficacia biológica inclusiva. Refinó la regla de Hamilton sustituyendo el coeficiente de parentesco por el coeficiente de regresión de parentesco, que le otorgaba mayor generalidad. Iniciaba el artículo preguntándose: «¿En qué sentido puede el autosacrificio de la hormiga estéril considerarse lucha por la existencia o empeño por maximizar el número de la progenie?». Sugirió más tarde que la cultura contaba con un soporte genético. Fenómenos que reputamos exclusivamente culturales esconden un origen biológico, como la xenofobia. Lo relacionaba con su concepto de niveles de selección; no había una unidad singular de selección, sino que se operaba en muchos niveles a un tiempo. Otros campos que roturó fueron el de la influencia del hábitat en la convergencia funcional pese a la disparidad filética y el de la dispersión de las especies.

—Luis Alonso

# INVESTIGACIÓN Y CIENCIA

## OFERTA DE SUSCRIPCIÓN

Reciba puntual y cómodamente los ejemplares en su domicilio

Suscríbase a *Investigación y Ciencia*...

- ▶ por **1 año** y consiga un **17% de descuento** sobre el precio de portada (**65 €** en lugar de 78 €)
- ▶ por **2 años** y obtenga un **23% de descuento** sobre el precio de portada (**120 €** en lugar de 156 €)
- ▶ **REGALO** de 2 ejemplares de la colección TEMAS a elegir.\*

Y además podrá acceder de forma gratuita a la versión digital de los números correspondientes a su período de suscripción.



Puede suscribirse mediante:  
[www.investigacionyciencia.es](http://www.investigacionyciencia.es) ◀  
Teléfono: 934 143 344 ◀

\* Consulte el catálogo. Precios para España.