

ArtefaCToS. Revista de estudios de la ciencia y la tecnología  
eISSN: 1989-3612  
Vol. 12, No. 1 (2023), 2.ª Época, 179-204  
DOI: <https://doi.org/10.14201/art2023121179204>

## Organismos, relaciones de vida y evolución: inter-dependencias a partir del *Apooyo mutuo* de Kropotkin

*Organisms, Life Relations, and Evolution: Inter-Dependencies  
after Kropotkin's Mutual Aid*

Arantza ETXEBERRIA AGIRIANO

Departamento de Filosofía, Universidad del País Vasco, UPV/EHU, País Vasco,  
España  
IAS Research Group for Life, Mind and Society, Universidad del País Vasco,  
UPV/EHU, País Vasco, España  
[arantza.etxeberria@ehu.eus](mailto:arantza.etxeberria@ehu.eus)

David CORTÉS-GARCÍA

Departamento de Filosofía, Universidad del País Vasco, UPV/EHU, País Vasco,  
España  
IAS Research Group for Life, Mind and Society, Universidad del País Vasco,  
UPV/EHU, País Vasco, España  
[davidcortesgarcia.dcg@gmail.com](mailto:davidcortesgarcia.dcg@gmail.com)

Mikel TORRES ALDAVE

Departamento de Filosofía, Universidad del País Vasco, UPV/EHU, País Vasco,  
España  
[mikel.torres@ehu.eus](mailto:mikel.torres@ehu.eus)

Recibido: 12/12/2022. Revisado: 19/01/2023. Aceptado: 23/03/2023

### Resumen

En este trabajo examinamos ciertas implicaciones de la obra seminal de Kropotkin sobre el apoyo mutuo como factor evolutivo para analizar cómo se entienden las relaciones de vida no competitivas en las teorías biológicas actuales.

Distinguimos dos líneas de investigación que pueden derivarse de su obra: una sobre las relaciones intraespecíficas de altruismo y egoísmo, y otra centrada en las relaciones simbióticas interespecíficas. Además, recurrimos a ejemplos de embarazo y viviparidad para extender el análisis hacia la evolución de nuevos caracteres inter-organísmicos. Concluimos con una revisión conceptual de cómo las colaboraciones e inter-dependencias entre organismos conforman la autonomía individual y la sociabilidad desde la biología evolutiva organísmica.

**Palabras clave:** altruismo; simbiosis; ontologías; sociabilidad; individualidad; viviparidad; reproducción; autonomía.

### Abstract

We examine some implications of Kropotkin's seminal work on mutual aid as a factor of evolution to analyze how non-competitive life relations are understood in current biological theories. We distinguish two research lines deriving from his work: one of them studies intraspecific relations of altruism and selfishness, and the other one is focused on interspecific symbiotic relations. Furthermore, we use the example of pregnancy and viviparity to extend the analysis to the evolution of novel interorganismic characters. We conclude with a conceptual review of how collaborations and inter-dependencies among organisms shape individual autonomy and sociability in organismal evolutionary biology.

**Keywords:** altruism; symbiosis; ontologies; sociability; individuality; viviparity; reproduction; autonomy.

## 1. Introducción

La biología evolutiva basada en organismos desarrolla una perspectiva diferente de la centrada en genes o poblaciones, en la que el organismo se establece como un nivel de explicación destacado para los fenómenos biológicos (Baedke y Fábregas-Tejeda, 2023; Cortés-García y Etxeberria, 2023; Etxeberria y Umerez, 2006; Nicholson, 2014). Dado que son entidades organizadas, muchos de los rasgos más distintivos de los organismos surgen de las interacciones entre sus partes constitutivas y la relación con el entorno, lo que subraya la importancia de considerar al organismo como una unidad fundamental en la biología evolutiva. Por otra parte, además de estar constituidos en relación con su entorno, también actúan sobre él: son agentes y, como consecuencia de ello, los entornos también están conformados por actividades orgánicas. La comprensión de los organismos como inseparables de sus entornos, y constituidos por la relación que establecen con ellos, se está generalizando en la filosofía de la biología, pero creemos que este entorno se concibe a menudo como inanimado, y debería prestarse más atención a las relaciones organismo-organismo y a su incidencia en la evolución.

En la teoría evolutiva estándar de la Síntesis Moderna, muchos de los rasgos que caracterizan la aptitud (o *fitness*) de los organismos, incluidas sus capacidades para sobrevivir y reproducirse, dependen del contexto y son intrínsecamente relacionales (Millstein, 2014; Okasha, 2002). Las relaciones implicadas en las interacciones depredador-presa, el comportamiento de apareamiento, el cuidado parental, etc., conforman las propiedades individuales de los organismos y caracterizan la forma en que están constituidos y, por tanto, sus capacidades de supervivencia y reproducción. Muchas de esas relaciones se han estudiado dentro de una concepción competitiva de la “lucha por la existencia” de Charles Darwin, expresión que utilizó bajo la influencia de su lectura de Thomas Malthus y que subyace a la idea de selección natural. Sin embargo, siempre se ha debatido si ésta debe entenderse como una competencia directa entre organismos y qué margen deja a la cooperación entre ellos.

Es por ello que retomamos la obra de Pyotr Kropotkin, como autor que, a principios del siglo XX, denunció abiertamente la lectura puramente competitiva de la teoría darwiniana y alentó el desarrollo de estudios biológicos que incluyeran relaciones de vida no necesariamente competitivas para explicar la naturaleza de los vínculos sociales y las relaciones interespecíficas de los seres humanos y otras especies. Así, en este artículo se exploran ciertos planteamientos sobre el papel que desempeñan las relaciones no competitivas entre organismos en el proceso evolutivo. Estos argumentos se basan en algunos aspectos que Kropotkin presenta en su libro *Apoyo mutuo* (1902/2018). Nuestro estudio integra tanto la investigación histórica como consideraciones filosóficas que entendemos como esenciales para avanzar el proyecto de la biología organísmica. El argumento se desarrolla del siguiente modo: en primer lugar, repasamos algunas de las ideas fundamentales de Kropotkin sobre el apoyo mutuo como factor evolutivo con el fin de destacar que en su obra ya se presentan aspectos importantes de la ontología de las relaciones en la evolución (sección 2). Posteriormente, presentamos dos grandes líneas o tradiciones de investigación de las que la obra de Kropotkin puede considerarse un precedente relevante: una centrada en las relaciones intra-específicas y la posibilidad del altruismo, y otra que aborda relaciones de estrecha colaboración interespecífica articuladas en términos de simbiosis e imbricación material entre individuos (sección 3). A continuación, examinamos el ejemplo de la reproducción vivípara en mamíferos euterios para comparar modelos de conflicto y de co-constitución (sección 4). Por último, en la línea desarrollada en las secciones anteriores, abordamos nociones centrales de la biología evolutiva organísmica, como la autonomía individual y la sociabilidad.

## 2. El “apoyo mutuo” de Kropotkin como factor evolutivo

### 2.1 Lucha por la existencia

La noción de lucha por la existencia es una expresión que Darwin, así como otros contemporáneos suyos como Alfred Russel Wallace, tomó prestada de Malthus, quien sostiene que el crecimiento de la población sigue un patrón exponencial, mucho más rápido que el de las reservas de alimentos. En consecuencia, cuando las poblaciones naturales se mantienen estables en tamaño es porque un número significativo de individuos no logra sobrevivir debido a la insuficiencia de recursos (Gayon, 1998). A menudo esto se asocia a la idea de que el crecimiento de las poblaciones conduce a una competitividad que subyace a todas las relaciones entre los seres vivos. Esta idea implicaría que todos los organismos compiten para sobrevivir y reproducirse “ya sea con otros miembros de su especie, con otras especies o incluso con las condiciones ambientales (de sequía o temperatura, por ejemplo)” (Pence, 2022). Así, algunas interpretaciones darwinistas de la vida y de las relaciones naturales sostienen que la competencia directa entre organismos es necesaria para la selección natural, aunque otros autores argumentan que la lucha por la existencia es más amplia y va más allá de la competencia (Lennox y Wilson, 1994). Sin embargo, la necesidad de competencia directa como requisito para la selección natural es un tema controvertido, y que ha sido debatido con frecuencia. Darwin mismo señaló en el *Origen de las especies*, que el término “lucha por la existencia” se utiliza “en un sentido amplio y metafórico, que incluye la dependencia de un ser respecto a otro” (1859, 62; énfasis añadido).

Kropotkin menciona precisamente esta última frase de Darwin en el comienzo de su libro *El apoyo mutuo: Un factor en la evolución* (Kropotkin, 1902/2018). En esta obra el autor critica la interpretación de la evolución como una competencia directa entre organismos y destaca el papel fundamental de las relaciones no competitivas entre organismos en la evolución. Su contribución se enmarca en una tradición de naturalistas y biólogos rusos que, aunque simpatizaban con la obra de Darwin y se consideraban a sí mismos darwinistas, cuestionaban la idea de que las relaciones en la naturaleza pudieran reducirse principalmente a la competencia. En su opinión, una caracterización completa de la vida y la naturaleza debe tener en cuenta que muchos fenómenos evolutivos sólo pueden explicarse a través de las relaciones de colaboración entre individuos. Como explica Daniel Todes en su influyente estudio, el término “lucha por la existencia” es ambiguo y tiene múltiples significados potenciales: “[Los biólogos rusos] tuvieron especial cuidado en hacer tres tipos de distinciones: entre competencia indirecta y lucha directa [...]; entre relaciones intraespecíficas e interespecíficas; y entre las relaciones de un organismo con otras formas de vida y las que mantiene con el entorno físico” (Todes, 1987, 543). Consideramos que esta triple distinción es muy apropiada y debe tenerse en cuenta a la hora de tratar las relaciones inter-organísmicas.

## 2.2 Naturaleza y moralidad

En su libro *El origen del hombre*, publicado por primera vez en 1871, Charles Darwin amplió la cuestión de la competencia y se distanció aún más de una interpretación puramente competitiva de la vida y la evolución. Allí, defendía la importancia de la cooperación en la naturaleza, argumentando que los instintos sociales, comunes en los animales, les dotan de “un sentido moral o conciencia” que les lleva a sentir simpatía por sus semejantes y a ayudarse mutuamente en forma de diversos servicios mutuos (Darwin, 1877, 98, 101). Darwin también reconoció que no es infrecuente que animales pertenecientes a especies diferentes vivan juntos y que este impulso de ayudarse mutuamente está impelido por la satisfacción que el individuo que realiza el servicio recibe por su acción (100, 104). Darwin planteó la hipótesis de que estas sensaciones de simpatía que impulsan a los animales a vivir juntos se desarrollaron para inducir a reunirse en grupos a aquellos animales que se beneficiarían de vivir en sociedad (105). Además, Darwin distinguía entre el sentimiento de simpatía y el amor. A diferencia del darwinismo social, que sostenía que la competencia prevalece tanto en la naturaleza como en la sociedad, Darwin afirmaba que los instintos cooperativos eran favorecidos, especialmente a nivel del grupo.

Thomas H. Huxley también aborda el tema de la naturaleza y la moral en su libro *La lucha por la existencia en la sociedad humana* (1888). Ahí critica la tesis que sostiene el darwinismo social de que la naturaleza se rige por una competencia feroz y que dicha competencia tiene un valor normativo, argumentando que la lucha no es la única forma de alcanzar el progreso en la sociedad. En cambio, propone una separación más radical entre naturaleza y moral: mientras que en la naturaleza prevalece la lucha por la supervivencia, las sociedades humanas surgen porque existen principios de cooperación. La sociedad humana civilizada es, entonces, una construcción social en la que prevalecen principios distintos de los que dominan en la naturaleza. Por tanto, la cooperación sólo es posible cuando la lucha por la vida que corresponde a la naturaleza se reduce al mínimo en la sociedad debido a principios morales de cooperación “antinaturales” (Dugatkin, 2006; Huxley, 1888).

El trabajo de Kropotkin sobre el *apoyo mutuo* se inscribe en esta red de discusiones esbozadas anteriormente, pero la elaboración de su propuesta se desencadenó en respuesta al argumento de Huxley. Kropotkin no está de acuerdo con que en el mundo animal todo sea lucha, “al mismo nivel que un espectáculo de gladiadores”, en palabras de Huxley (1894, 200). En respuesta a éste, Kropotkin argumenta que la naturaleza es en sí misma cooperativa, y apela a la ciencia para ofrecer una alternativa “naturalizada” que explique la cooperación tanto entre humanos como entre otros animales. Aunque Kropotkin ha sido considerado más un pensador político que un científico, algunos estudiosos sostienen que fue un científico muy apreciado por sus contribuciones a la Geografía y las Ciencias de la Tierra, mientras que su teoría del apoyo mutuo fue “mayoritariamente

rechazada o ignorada” y sugieren que hubo un “rechazo a priori” de su tesis por parte de la comunidad científica (Johnson, 2019, 5). La influencia de su pensamiento para el razonamiento científico ha sido en general subestimada.

### 2.3 Una tradición rusa

Se ha considerado que el énfasis en el papel de la cooperación en la evolución es uno de los principales puntos de desacuerdo entre la tradición evolucionista británica (y, en general, occidental) y otras (Oldroyd, 1986), incluida la rusa (Todes, 1989). Kropotkin reconoce al biólogo ruso Karl Kessler como su principal inspiración. Kessler propuso la noción del *apoyo mutuo* y defendió su relevancia para la evolución de las especies en un discurso pronunciado en diciembre de 1879 en la Sociedad de Naturalistas de San Petersburgo, bajo el título *Sobre la ley del apoyo mutuo*. Las ideas expuestas en su discurso fueron recibidas con entusiasmo en el mundo académico ruso y, aunque Kessler murió antes de poder desarrollar su teoría, su idea se convirtió en un elemento clave del pensamiento evolucionista ruso (Todes, 1989), y sirvió como punto de partida para el desarrollo de posteriores líneas de investigación sobre la naturaleza colaborativa de las relaciones entre animales. En particular, la tradición rusa afirmaba que, más que la lucha entre individuos pertenecientes a la misma especie, es la acción directa del entorno, combinada con el aislamiento geográfico, la que produce nuevas especies, mientras que el apoyo mutuo entre individuos aumenta la probabilidad de que estas nuevas variantes sobrevivan y se desarrollen (Todes, 1989).

A diferencia de las ideas de Kessler, la teoría de Kropotkin se basa en los instintos de simpatía entre individuos, los cuales habrían evolucionado como respuesta a las duras condiciones de vida impuestas por el entorno y la necesidad de adaptarse a ellas. Una idea central de la obra de Kropotkin es que los organismos luchan contra otros organismos cuando los recursos son limitados, como preveía Malthus, pero cooperan cuando se enfrentan a condiciones ambientales adversas o a amenazas planteadas por miembros de otras especies (por ejemplo, depredadores). Posteriormente, esta hipótesis sobre la evolución natural del apoyo mutuo le sirvió para naturalizar su teoría política y moral sobre las sociedades humanas.

Las ideas de Kropotkin estaban también motivadas por sus propias observaciones, realizadas durante sus expediciones por Siberia y Manchuria, de que la competencia entre individuos de la misma especie por los recursos no era la norma, sino la excepción. Kropotkin sostiene que la lucha por la existencia se produce principalmente frente a condiciones ambientales adversas, no como competencia entre individuos de la misma especie por el acceso a recursos escasos:

[...] incluso en aquellos pocos lugares donde la vida animal abundaba, no pude encontrar -aunque la buscaba ansiosamente- esa amarga lucha por los medios de existencia, ENTRE ANIMALES PERTENECIENTES A

LA MISMA ESPECIE, que era considerada por la mayoría de los darwinistas (aunque no siempre por el propio Darwin) como la característica dominante de la lucha por la vida, y el principal factor de la evolución. (Kropotkin, 1902/2018, 1, énfasis en el original)

La dureza de las condiciones de vida es el principal obstáculo para la supervivencia de los individuos y el mantenimiento de las especies, por lo que cabe esperar que el apoyo mutuo entre individuos sea un recurso valioso (Dugatkin, 2006; Kropotkin 1902/2018). Kropotkin sostiene que el apoyo mutuo es mucho más frecuente que la competencia entre individuos de la misma especie, y hace referencia a varios ejemplos de sociabilidad cooperativa en el reino animal. Para construir su argumento, se basa tanto en sus propias observaciones de cómo los individuos se protegen mutuamente en el caso de las migraciones de grandes rumiantes en la estepa siberiana y el de grandes bandadas de aves, como en ejemplos de cooperación y ayuda mutua en (casi) todos los grandes grupos animales, tanto vertebrados como invertebrados, recurriendo a una copiosa bibliografía en zoología y etología.

De ahí que, para comprender la vida y la naturaleza, debamos prestar atención a la cooperación entre los individuos tanto o más que a la competencia: “Kropotkin, por tanto, creó una dicotomía dentro de la noción general de lucha – dos formas de significado opuesto: (1) organismo contra organismo de la misma especie por recursos limitados, lo que lleva a la competencia; y (2) organismo contra entorno, lo que lleva a la cooperación” (Gould, 1988, 18). En este sentido, como señala Gould (1988, 16), Kropotkin no debe leerse como un pensador aislado, sino como representante de una “crítica rusa estándar y bien desarrollada de Darwin, basada en razones interesantes y tradiciones nacionales coherentes”.

Kropotkin no consideraba que la cooperación y el apoyo mutuo se basaran en la reciprocidad, al menos no en el sentido de un intercambio uno-a-uno. Siguiendo a Darwin, consideraba que el apoyo mutuo era un instinto natural de los humanos y los animales, un medio de satisfacer un deseo natural de conexión social y comunidad, una capacidad que no se limitaba a la cooperación dentro de una misma especie, sino que se daba también entre especies diferentes, como se observa en las relaciones simbióticas. Concibió el apoyo mutuo como un principio fundamental de la evolución, no basado en un cálculo individualista e interesado de beneficios y costes, sino en una visión holística de las relaciones y las inter-dependencias (Azurmendi, 2016).

## 2.4 Relaciones de vida

Una de las principales aportaciones teóricas de la obra de Kessler que queremos subrayar es la introducción del concepto de “relaciones de vida” entre distintos organismos, que operan como factor evolutivo en la naturaleza (Todes, 1989). Kessler se refirió a estas “relaciones de vida” como dependencias inter-organísmicas que

se producen en relación con dos tipos de impulsos: la necesidad de alimento y el impulso de reproducirse. De los dos, la reproducción se presenta como la actividad en la que es más probable que se establezcan relaciones de colaboración:

Las “relaciones de vida” entre los peces, sin embargo, eran fluidas y estaban sujetas a dos influencias distintas: mientras que el impulso por conseguir alimento generaba una lucha dura e individualista, el impulso por reproducirse llevaba a menudo a los peces a convivir pacíficamente. (Todes, 1989, 110)

Según las observaciones de Kessler en peces, la lucha y la competencia suelen estar asociadas a la búsqueda de alimento, mientras que la cooperación y la sociabilidad están relacionadas con la reproducción. Nos interesa especialmente el concepto de “relaciones de vida” por sus aspectos positivos respecto al papel que desempeña la cooperación en la evolución. Sin embargo, esta distinción no se mantuvo en la literatura posterior sobre la cooperación dentro de la tradición del apoyo mutuo (por ejemplo, Kropotkin no atribuye la cooperación a determinadas funciones o impulsos vitales), pero proporciona una base para explorar la importancia de las relaciones de vida reproductivas al examinar las ontologías biológicas.

En las siguientes secciones, sugerimos que las ideas de Kropotkin resuenan en gran parte de la literatura posterior sobre la colaboración social entre individuos y constituyen un buen punto de partida para una concepción de la vida que haga hincapié en las relaciones mutuas, ya que, después de todo, “la vida social -es decir, *nosotros*, no *yo*- es la forma normal de la vida. *Es la vida misma*” (Kropotkin, 1922/2009, 44-45 énfasis en el original).

A partir de estos debates decimonónicos, pueden distinguirse en la historia y la filosofía de la biología dos formas de entender y estudiar las relaciones entre los organismos y su papel en la evolución. Están asociadas a dos importantes problemas científicos de gran interés filosófico: el papel relativo de la colaboración en la evolución y la génesis de nuevos tipos de individualidades. Ambos han sido bastante controvertidos por diferentes motivos, como mostraremos en la siguiente sección.

### **3. Relaciones de colaboración: dos líneas de investigación**

Durante el siglo XX se desarrollan dos líneas de investigación significativas en biología evolutiva que abordaron el papel de la colaboración, y no sólo de la competencia, en la evolución. Ambas corrientes están relacionadas en algún grado con la obra de Kropotkin, o con el objetivo de estudiar cómo evolucionan las colaboraciones y cómo influyen en la evolución.

La primera de ellas trata de determinar si puede existir comportamiento altruista entre individuos de la misma especie de acuerdo con la dinámica evolutiva



(Etxeberria y Pérez Iglesias, 2020). Recurre a la teoría de juegos para modelizar las relaciones entre individuos, donde se espera que los individuos siempre maximicen sus beneficios. Esta forma de concebir las relaciones en la naturaleza se basa en una noción idealizada de individualidad, según la cual el organismo individual (y, a veces, el gen individual), claramente delimitado, es la unidad relevante en las interacciones ecológicas y, por tanto, en la evolución.

La segunda línea de investigación examina cómo las relaciones entre organismos trascienden la ontología individualista y postula la emergencia de nuevos tipos de entidades basadas en procesos de simbiosis y entrelazamiento entre individuos. Mediante el desarrollo de *modelos ontológicos naturalizados* se estudia el papel evolutivo de los individuos heterogéneos, como las quimeras o los holobiontes<sup>1</sup>.

### 3.1 Relaciones intraespecíficas

La primera tradición parte de la base de que los rasgos de los individuos biológicos reflejan sus intereses individuales; por tanto, el objetivo de la evolución es aumentar la aptitud de los individuos. Los modelos matemáticos intentan evaluar hasta qué punto las relaciones entre individuos pueden ser ventajosas o desventajosas para la aptitud del organismo. Desde esta perspectiva, la selección natural no favorecería los actos de altruismo biológico que mejoren la aptitud de otros individuos, si disminuyen el valor de aptitud del individuo que realiza el comportamiento altruista (Lewens, 2015). Por lo tanto, la biología evolutiva sugiere que el altruismo no es posible desde un punto de vista teórico.

La biología evolutiva dominante ha abordado esta paradoja durante el siglo XX, negando la existencia del altruismo en la naturaleza o buscando formas alternativas de explicar la evolución del altruismo. Ambas estrategias se han explorado mediante la elaboración de modelos matemáticos de teoría de juegos en términos de conflicto de intereses. Es dentro de esta línea de investigación donde tiene lugar la controversia sobre la selección de grupo, que debate la viabilidad y la fuerza de la selección natural a nivel de grupo, en contraste con el nivel del individuo. Como ya se ha mencionado, Darwin ya había intentado explicar estos fenómenos recurriendo al pensamiento de la selección de grupo. En *El origen del hombre* (1877, 132, 610), expone la idea de que la selección natural podría actuar en distintos niveles de organización, incluido el nivel del grupo. Darwin sostiene

---

<sup>1</sup> Un revisor anónimo nos indicó que estas dos tradiciones que describimos aquí son las que dieron lugar a las tradiciones del “cambio evolutivo” y “adaptacionista”, respectivamente, tal y como se distinguen en Goodnight (2015). La primera, que corresponde a la teoría de selección de parentesco, trata de explicar rasgos sociales como el altruismo, identificando las fuerzas adaptativas que conducen a él; en cambio, la segunda tradición, que se identifica con la teoría de la selección multinivel, se centra en medir los procesos selectivos en curso. Esto señala la relevancia de nuestro trabajo histórico para la práctica biológica actual.

que el avance de la moralidad daría una ventaja evolutiva a las tribus cooperativas sobre las formadas por individuos egoístas. Esta idea también fue defendida por Alfred Russel Wallace, quien creía firmemente que la competencia entre grupos podría conducir a la evolución de comportamientos cooperativos. También propuso que la selección de grupos podría explicar la evolución del comportamiento moral en los humanos, y que el desarrollo de tales instintos podría ayudar a los grupos a competir más eficazmente contra otros grupos (Durant, 1979).

Esta idea, sin embargo, se volvió muy controvertida durante el desarrollo del pensamiento evolutivo a lo largo del siglo XX. Los precursores de la Síntesis Moderna, que desarrollaron los primeros modelos matemáticos evolutivos durante los años veinte y treinta (Ronald Fisher, J. B. S. Haldane y Sewall Wright) comprendieron que la selección de grupo podía permitir la evolución del altruismo, pero “dudaron de la importancia de este mecanismo evolutivo” (Okasha, 2020). Sin embargo, Sewall Wright desarrolló su *teoría del equilibrio cambiante* en 1932, en la que consideraba la selección intergrupo en la evolución de las poblaciones naturales (Wade y Goodnight, 1998). Más tarde, a mediados del siglo XX, diferentes biólogos, entre los que destaca Konrad Lorenz, comenzaron a estudiar la cooperación en los animales a través de un pensamiento grupal, pero estos estudios no prosperaron mucho porque varios modelos matemáticos desacreditaron la idea de la selección de grupo en aquel momento, lo que hizo que la hipótesis perdiera prestigio dentro de la comunidad científica (Okasha, 2020). En la década de 1960, George C. Williams y John Maynard Smith también se opusieron a la teoría de la selección de grupos cuestionando (matemáticamente) la posibilidad de que evolucionara en primer lugar, ya que, argumentaban, la selección de grupos era una fuerza evolutiva muy débil. Según ellos, esto llevaría a que las estrategias altruistas fueran explotadas por los individuos egoístas lo que finalmente provocaría su desaparición. Sin embargo, para entonces Michael Wade ya estaba realizando trabajos teóricos y empíricos que demostraban el papel de la selección de grupo en la evolución de comportamientos sociales como la cooperación (Wade, 2016).

Modelos posteriores trataron de entender comportamientos aparentemente altruistas entre individuos genéticamente emparentados manteniendo la premisa egoísta. La *selección de parentesco*, propuesta inicialmente por William Hamilton, explica el altruismo sobre la base de la *aptitud inclusiva*, que permite calcular si merece la pena que un individuo ayude a parientes portadores de los mismos genes. Se trata de estrategias para preservar determinados genes con independencia de quiénes sean sus portadores, en forma de comportamientos aparentemente altruistas que enmascararían una realidad en última instancia egoísta, como concluyó Richard Dawkins (1976).

Una alternativa a la selección por parentesco la ofreció Robert L. Trivers (1971), que desarrolló la *teoría del altruismo recíproco* para explicar el apoyo entre individuos que no pertenecen a la misma familia, población o especie. En este

caso, la base para explicar el altruismo no son los genes compartidos, sino la reciprocidad. El altruismo depende de la probabilidad de que el favor realizado sea devuelto en el futuro. Por tanto, el altruismo sólo evolucionará si esta probabilidad es alta. Según este modelo, las desventajas para los individuos altruistas se compensan con el apoyo que el ayudante actual recibirá en el futuro. Esta sería la base sobre la que evolucionaría el comportamiento cooperativo.

Más tarde, apoyándose en los trabajos de Wade y otros que habían elaborado la idea de la selección de grupos, Elliott Sober y David Sloan Wilson (1998) defenderían la viabilidad de la selección de grupos. Para ello, desarrollaron un modelo que demostraba la ventaja de los grupos donde abundan los individuos altruistas, respecto a los grupos donde los altruistas son más escasos, incluso cuando los individuos egoístas obtienen mejores resultados que los altruistas dentro del grupo.

La vertiente de esta línea de investigación que rechaza la selección de grupos se ha construido sobre la premisa de que los individuos son en gran medida autosuficientes, y que sus inversiones son las mejores para ellos mismos y no para otros individuos. De ahí que concluyan que el altruismo debería ser raro o insignificante en la naturaleza, y aparentemente inexistente en los organismos más primitivos.

En resumen, esta línea de investigación debate la cooperación y la competencia desde un marco que entiende que los organismos deben maximizar su aptitud en la evolución. En general, con la excepción de Trivers, los modelos se limitan a casos de relaciones intraespecíficas. Únicamente el parentesco, la reciprocidad o la cohesión de grupo permiten trascender el egoísmo en ciertos casos especiales. Cuando las relaciones entre organismos se consideran más allá de un marco individualista estricto, la evolución puede ser compatible con manifestaciones altruistas, incluso en el marco de la genética de poblaciones. Éste es precisamente el objetivo de los científicos de la selección de grupos y la motivación de las teorías de la selección multinivel.

En cuanto a las tesis defendidas por los partidarios de la selección de parentesco, podemos señalar que Kropotkin ya criticó en sus escritos el hecho de que la cooperación se limitara al nivel de la familia, ya que considera que las relaciones familiares entre individuos se formaron más tarde en la evolución que las que se dan en el grupo más amplio o la tribu. Por lo tanto, el parentesco no puede ser el fundamento de la organización social. Kropotkin está convencido de que la cooperación es la norma y no la excepción en la naturaleza, y está presente en todas las formas de vida, microbios incluidos. En consecuencia, defiende que los principios altruistas de cooperación constituyen un instinto, un impulso básico de la vida, en lugar de una construcción social como proponía Huxley. La contribución de Kropotkin y los defensores del apoyo mutuo al programa de investigación de la teoría de la selección de grupos es la constatación de que la aptitud también puede aumentar mediante la cooperación. Por ejemplo, Mark Borrello

(2004) encuentra un paralelismo entre la selección de grupo y el apoyo mutuo de Kropotkin, en contraste con la visión de la naturaleza en la que prevalece la lucha de cada uno contra todos, como la de Huxley.

### 3.2 Relaciones interespecíficas

La segunda línea de investigación biológica para la que es relevante el pensamiento cooperativo de Kropotkin es la centrada en la simbiosis y, sobre todo, la teoría de la endosimbiosis, que dio lugar a la noción de holobionte. Kropotkin hace una breve mención a la posibilidad de cooperación incluso entre microbios, cuando afirma que “el apoyo mutuo se encuentra incluso entre los animales más inferiores, y debemos estar preparados para aprender algún día, de los estudiosos de la vida microscópica de los estanques, evidencias de ayuda mutua inconsciente, incluso de la vida de los microorganismos” (Kropotkin, 1902/2018, 13-14). De hecho, Kropotkin es reconocido como precedente de trabajos sobre evolución por asociación de individuos (Sapp, 1994), holobiontes (Baedke et al., 2020) y simbiosis (Toepfer, 2011, Carrapiço, 2015, Suárez, 2018).

Por su parte, Lynn Margulis reconoció a menudo deudas en sus ideas de evolución por simbiosis o asociación de individuos con sus precedentes rusos (como Brandt), que pertenecieron a la misma línea de investigación derivada del discurso seminal de Kessler (Lazcano y Peretó, 2021). Asimismo, Margulis señaló que el trabajo de Kropotkin sobre el apoyo mutuo había “impregnado inextricablemente las discusiones relativas a los participantes en la simbiosis” (Margulis, 1997, 298). Margulis desarrolló una visión colaborativa de la vida, según la cual la evolución se produce a partir de las relaciones que se establecen entre los organismos. Esto se denominó la teoría de la simbiogénesis, un fenómeno que constituye un factor importante en la evolución (Sagan, 1967). En términos generales, dentro de esta línea de investigación se estudian las colaboraciones entre individuos de diferentes especies en la co-constitución de individuos. De esta manera, se destaca la importancia de los microbios en la Tierra, algo que hasta unas décadas antes no era tan evidente, ya que los estudios tanto de la vida como de la evolución se limitaban mayoritariamente a animales y plantas. Margulis, en cambio, se centró en los microcosmos de los organismos más pequeños del planeta y se interesó por cómo se relacionan entre sí. En concreto, elaboró la teoría endosimbiótica del origen de las células eucariotas, que destaca el origen de las células eucariotas como la discontinuidad más notable de la evolución de la vida en la Tierra, una transición evolutiva que no se debe a la lenta y progresiva acumulación de mutaciones bajo el escrutinio de la selección natural, sino a la *colaboración* entre dos células procariotas que antes tenían vidas independientes y que, tras la asociación, dan lugar a un nuevo tipo de individuo: la célula eucariota.

La colaboración prevista en la teoría de la simbiogénesis es sustancialmente diferente de otros relatos que también consideran que puede haber casos de cooperación interespecífica en forma de ayuda mutua (como la propuesta de Trivers de la sección 3.1), ya que sugiere una forma más estrecha de colaboración que implica la generación de nuevas ontologías en el mundo vivo.

La diferencia fundamental entre la simbiogénesis y el uso del término simbiosis en ecología es que mientras esta última es una relación entre individuos separados, a menudo entendida en términos de teoría de juegos, en la primera se establece una asociación a nivel organizativo, que altera tanto la configuración topológica como la dimensión funcional del nuevo sistema, del que surge un entrelazamiento entre las dos partes que se asocian. La distinción entre los casos más fuertes (es decir, la endosimbiosis) y los más débiles (es decir, la asociación temporal) no es estricta, como demuestran muy bien Javier Suárez y Vanessa Triviño, que sostienen que los casos de simbiosis distintos de la endosimbiosis, como los holobiontes, también conllevan una reorganización fundamental de los individuos que interactúan hasta el punto de alterar su individualidad e identidad (Suárez y Triviño, 2020).

Las dos principales líneas de investigación que desde Kropotkin han explorado las colaboraciones como relaciones entre organismos proponen formas muy distintas de aproximarse a la naturaleza de tales relaciones. Más importante que si se centran en las relaciones intraespecíficas o interespecíficas es destacar algunas de las diferencias más notables en los modelos que se proponen: mientras que el primer enfoque elabora modelos teóricos de juegos que tratan de reflejar la evolución de las poblaciones naturales en términos de valores de aptitud e intereses divergentes, la segunda línea de investigación se centra en la dimensión material de las relaciones entre organismos y en los entramados que dan lugar a nuevos sistemas e individualidades<sup>2</sup>.

#### **4. Las “relaciones de vida” en la reproducción vivípara**

En el proceso de reproducción pueden darse diversas formas de relación entre los organismos, tanto entre los que se reproducen sexualmente como entre los que lo hacen de forma asexual. Sin embargo, en las relaciones reproductivas sexuales observamos una mayor diversidad de dependencias relacionales inter-organísmicas: entre los compañeros sexuales durante el apareamiento y/o la fecundación, entre el individuo gestante y los embriones en desarrollo para la incubación y la provisión

---

<sup>2</sup> La segunda línea de investigación se ha extendido recientemente hacia diferentes tipos de modelos para la evolución de los holobiontes. En particular, Huitzil et al. (2018) modelan el hospedador y la microbiota como redes booleanas, Roughgarden (2020) compara la transmisión vertical y horizontal de la microbiota dentro de un marco de selección multinivel y Lloyd y Wade (2019) discuten los holobiontes utilizando modelos de genética de comunidades y genética de poblaciones.

de alimentos, entre los padres y sus crías durante el cuidado parental, e incluso se dan relaciones de cuidado entre individuos sin parentesco directo (aloparentalidad).

En esta sección, presentamos un ejemplo de interdependencia entre gestante y embrión en la reproducción vivípara, que nos permite comparar las interpretaciones contrapuestas del embarazo de las dos líneas de investigación previas. La analogía con la primera sugiere un conflicto entre la gestante y el embrión que necesita resolución, mientras que la segunda inspira la propuesta de la existencia sostenida de mecanismos de colaboración durante la gestación.

#### 4.1 Modelar el embarazo euterio como un conflicto

Las relaciones gestante-embrión se han modelado recientemente como un conflicto entre los intereses del organismo gestante y los del embrión, ambos concebidos como individuos discretos según la primera línea de investigación de la sección 3. La forma en que la individualidad y la evolución se conceptualizan dentro del marco estándar de la Síntesis Moderna ha llevado a esta representación de la relación gestante-embrión. Se considera que los individuos son entidades distintas y cohesionadas con rasgos que pueden presentar cierto grado de variación hereditaria. Dicha variación puede influir en la probabilidad de éxito reproductivo y, por tanto, estar sujeta a la selección natural. Por tanto, las interacciones ecológicas entre individuos, incluidas las que se producen durante la reproducción, suelen analizarse en función de su impacto en la aptitud de las partes implicadas. Como resultado, la narrativa predominante suele retratar estas interacciones como una lucha entre individuos con intereses contrapuestos. Esta perspectiva también se aplica a las relaciones reproductivas durante la gestación en especies vivíparas.

La hipótesis de conflicto del embarazo en mamíferos se remonta a los trabajos de Peter Medawar, que en 1953 definió la paradoja inmunológica del embarazo: “¿cómo consigue la madre gestante alimentar en su interior, durante muchas semanas o meses, a un feto que, antigénicamente, es un cuerpo extraño?”. (Medawar, 1953, citado en Schjenken et al., 2012, 212). Medawar llegó a esta conclusión estableciendo una comparación entre las circunstancias inmunológicas del embrión durante la gestación y un injerto semialogénico. Este último se refiere a un órgano o tejido extraño que posee anticuerpos alogénicos, que normalmente deberían desencadenar que el sistema inmunitario lo reconozca como no propio y provoque el rechazo por parte del organismo.

Sin embargo, esta analogía es inapropiada porque, a diferencia de lo que ocurre en el caso de un trasplante, durante el embarazo los sistemas circulatorios de la gestante y el embrión no se mezclan, ya que la placenta actúa como barrera anatómica e inmunológica (Male, 2021). Victoria Male sostiene que la situación inmunológica del embarazo es más parecida a la del intestino en presencia del

microbioma, que goza de un *privilegio inmunológico*. Esta situación permite al útero establecer y mantener cierta falta de respuesta a elementos externos en la interfaz gestante-embrión, que incluye la placenta y la pared uterina (Male, 2021). Esta forma de tolerancia inmunológica debe entenderse como una inmunorregulación activa y colaborativa, llevada a cabo por los sistemas de la gestante y el embrión, no como un fenómeno de inmunosupresión o un “sabotaje” de la inmunología pasiva de la gestante por parte del embrión en desarrollo<sup>3</sup>. Esto demuestra, por tanto, cómo los estudios sobre inmunología reproductiva son erróneos en la medida en que se basan en un supuesto falso que induce a error a la hora de comprender correctamente la ontología reproductiva. Este modo de razonamiento orientado al conflicto, que se basa en un sesgo de la práctica científica, ha dado forma a toda una línea de investigación que trata de identificar mecanismos de regulación inmunitaria para ayudar a la tolerancia embrionaria (véase Schjenken et al., [2012] para una revisión).

Esta concepción de la inmunología reproductiva como un conflicto entre la gestante y el embrión ha sido muy influyente en la conceptualización evolutiva del embarazo, lo que ha llevado a la formulación de la llamada “hipótesis del conflicto” (Haig, 1993, 1996). En su trabajo, David Haig sostiene que, dado que la gestante y el feto poseen una composición genética desigual, pueden tener “intereses” desiguales en el suministro de nutrientes. Desde un punto de vista evolutivo, los genes fetales se habrían seleccionado para aumentar la inversión, mientras que los genes maternos se seleccionarían para limitar la transferencia de nutrientes. Así, como la mitad del genoma fetal es de origen paterno, la cantidad óptima de inversión para el feto es siempre superior a la de la madre, de modo que madre y feto están predeterminados a competir por los recursos. Este modelo, formulado en términos económicos de inversión, competencia por los recursos disponibles y conflicto de intereses, refleja claramente el modo de razonamiento característico del marco estándar de la Síntesis Moderna y la teoría de la selección de parentesco explicada en la sección 3. Este relato, en el que abunda la terminología bélica, no parece sino una extensión de la interpretación de la naturaleza como competencia feroz por la supervivencia, conceptualizando la interfaz madre-feto como un “campo de batalla” (Haig, 2003, 500), donde la madre intenta contener la “invasión fetal” (Haig, 2003, 502). Sin embargo, esta interpretación de las relaciones que se establecen durante la gestación, que apoya la hipótesis del conflicto del embarazo, no es la única posible: se han formulado modelos de coadaptación materno-fetal que predicen la evolución de factores genéticos que favorecen la integración de rasgos maternos y fetales (Wolf y Hager, 2006, 2009). Además, la prevalencia del control matrigénico (es decir, dependiente de genes derivados de la gestante) en el desarrollo placentario y la

---

<sup>3</sup> Esta forma de inmunorregulación colaborativa queda claramente ilustrada por el hecho de que componentes tanto de origen materno como embrionario participan en la inmunorregulación que permite la implantación y el mantenimiento del embrión en el útero materno en embarazos con implantación invasiva, como en el caso de primates y roedores (Male, 2021).

selección embrionaria en el momento de la implantación indica que la descripción del embrión manipulando la fisiología materna hacia una mayor inversión es errónea.

La hipótesis del conflicto gestante-embrión concuerda con una concepción del embarazo que considera el cuerpo de la gestante como un mero contenedor del embrión en desarrollo: el llamado *modelo contenedor* del embarazo, según el cual el útero femenino no es más que un recipiente que contiene al embrión que, supuestamente, dispone por sí mismo de todas las herramientas necesarias para desarrollarse. Este modelo se ajusta también a la forma en que se entienden la individualidad y la evolución en el marco estándar de la Síntesis Moderna, que descuida la importancia causal de los procesos de desarrollo y los entrelazamientos materiales y, en consecuencia, no presta atención a las relaciones entre la madre y el embrión en la generación de la progenie. El modelo contenedor del embarazo ha sido criticado recientemente desde muy diversas perspectivas (Gilbert, 2022; Kingma, 2018, 2019; Nuño de la Rosa et al., 2021).

El problema es que la relación hembra embarazada-embrión suele modelizarse en los mismos términos que las relaciones inter-organísmicas en los modelos de selección de parentesco, que asumen que los individuos deben maximizar su propia aptitud para evolucionar. Esto resulta problemático en las relaciones reproductivas, en las que ambas partes persiguen un objetivo común y desempeñan funciones que no son únicamente individualistas.

#### **4.2 Modelización del embarazo euterio como unidad simbiótica emergente**

Los modelos alternativos al relato conflictivo de la gestación parecen inspirarse más en los modelos interespecíficos de entrelazamiento y simbiosis que en los intraespecíficos. Por ejemplo, una propuesta reciente propone superar la visión del conflicto gestante-embrión para abrazar una perspectiva cooperativa de las relaciones que se establecen durante la gestación en mamíferos euterios. En Nuño de la Rosa et al. (2021), una visión ontológica de las relaciones de inter-dependencia en la gestación de euterios implica la emergencia de una nueva forma de individualidad conjunta basada en el entrelazamiento fisiológico constituido por la madre gestante y el embrión en desarrollo.

Al tiempo que se enfatiza la dimensión histórica de la evolución de la gestación, en este modelo la gestación vivípara implica la emergencia de un nuevo tipo de individuo biológico: la gestante embarazada como individuo *histórico* (Nuño de la Rosa et al., 2021). Este individuo gestante, compuesto por la fisiología integrada de hembra y embrión, tiene un carácter transitorio, siendo éste uno de los aspectos fundamentales de su ontología; la gestación (o embarazo), así como el individuo histórico de la hembra gestante, es una etapa estacionaria, que está delimitada temporalmente por dos eventos inflamatorios: la implantación del embrión y el parto. Por lo tanto, este modelo ofrece una visión del papel del



sistema inmunitario en el embarazo muy diferente de la propuesta en el modelo de conflicto. Aquí, el sistema inmunitario no es un limitador de la interacción madre-embrión ni un elemento de conflicto, sino un facilitador de la relación de incubación y del intercambio de sustancias. La evolución de la viviparidad en euterios implica la evolución de un nuevo tipo celular fundamental para el establecimiento y mantenimiento de las relaciones madre-embrión durante la gestación: las células deciduales. Este nuevo tipo celular, implicado en el intercambio de nutrientes y sustancias de desecho entre la madre y el embrión, surge como consecuencia del reclutamiento de los mecanismos inflamatorios del sistema inmune innato, que permiten la implantación del embrión en el endometrio (Erkenbrack et al., 2018; Stadtmauer y Wagner, 2020; Wagner et al., 2014).

De acuerdo con este modelo, el desarrollo del embrión ocurre desde una etapa de cuasi-no-diferenciación en este individuo emergente y transitorio que constituye la hembra gestante, hasta una etapa de nacimiento, después de la cual el individuo constituido por la hembra gestante dejaría de existir y da paso a hembra y cría como seres separados; aunque la conexión permanece estrecha después del nacimiento, las entidades interactuantes ya no consisten en un solo individuo (Nuño de la Rosa et al., 2021). Por lo tanto, según este modelo, la relación gestante-embrión es el resultado de una forma de *colaboración* en la evolución, donde los sistemas fisiológicos de la madre se reorganizan y acomodan para incorporar al embrión en desarrollo; por lo tanto, tanto la madre como el embrión colaboran en la reproducción a través del establecimiento del individuo transitorio de la hembra gestante.

Así, como se ilustra a lo largo de esta sección, las ideas propuestas inicialmente por Kessler en el contexto de la biología rusa, y desarrolladas de forma importante por Kropotkin, son de gran relevancia a la hora de discutir problemas ontológicos sobre las relaciones de vida en la reproducción. La noción de ayuda mutua, ampliada a la colaboración genética y fisiológica entre individuos para la reproducción, ofrece una alternativa convincente a las visiones restringidas a la competencia y el conflicto en biología.

## 5. Sobre colaboraciones e inter-dependencias

Las dependencias inter-organísmicas que tratamos en los apartados anteriores pueden considerarse una clase especial de relaciones de vida en el sentido de que ejercen una forma de influencia descendente sobre los componentes de tales relaciones, lo cual es una característica fundamental e inevitable de la vida como fenómeno terrestre. El concepto de *inter-dependencia*, que implica una forma de causalidad descendente, se refiere a las relaciones de colaboración que se han estabilizado a través de la evolución entre (dos o más) organismos de la misma o distinta especie. Estas relaciones pueden influir en el desarrollo y la evolución de los organismos implicados. Estos fenómenos supra-organísmicos pueden darse

a nivel social en el entorno ecológico de un organismo, y tienen el potencial de modificar las interacciones en las que participan los individuos, influyendo así en su adaptabilidad.

La forma de relacionalidad colaborativa como dependencia de los demás que proponemos en este artículo tiene consecuencias significativas para la autonomía del organismo. La autonomía se asocia a menudo con puntos de vista en los que los individuos autónomos parecen ser autocontenidos en gran medida (en el sentido de que su identidad depende sólo de las condiciones internas), y cuyos objetivos están relacionados con el autodesarrollo y automantenimiento (Moreno et al., 2008; Moreno y Mossio, 2015). Tal organización interna asegura que el sistema no sea alterado por el ambiente externo, manteniendo así su estabilidad interna (Bich et al., 2016; Rosslenbroich, 2014). En este trabajo, hemos mostrado una perspectiva diferente dentro del dominio biológico: en el escenario de “ayuda mutua” de Pyotr Kropotkin no sólo se potencia la cooperación en lugar de la competencia, sino que además se funda una noción diferente de individualidad, que es más fuerte en el sentido de ser más comprensiva y rica, ya que concibe múltiples inter-dependencias biológicas. De ahí que podamos identificar dos concepciones diferentes de la autonomía en biología: una de ellas está relacionada con el aislamiento en el sentido de independencia de los efectos del entorno y que se centra en el funcionamiento y los procesos internos de los organismos, y la otra tiene que ver con las interacciones de un sistema con el entorno y los demás y cómo esas relaciones conforman la identidad y la individualidad del organismo.

Esta teoría sobre la relevancia evolutiva del apoyo mutuo en la naturaleza tiene ciertamente sentido en el marco de una teoría agencial de la evolución, que entiende el cambio evolutivo como el producto de las interacciones entre el organismo agente con su entorno, incluidos otros agentes.

Generalmente se entiende que el comportamiento agencial de los organismos surge de la lucha por la existencia del individuo en su entorno (Jaeger, 2021). Desde la lente de nuestra lectura de Kropotkin, esta “lucha por la existencia” puede verse de una forma más amplia que incluye a los organismos que colaboran por la supervivencia de forma co-dependiente. Por lo tanto, las relaciones de vida (tanto inter- como intraespecíficas) tendrían un enorme valor evolutivo, ya que, a través de la evolución agencial, construirían y modelarían de manera importante el entorno en el que habitan los organismos-agentes, lo que tiene importantes efectos en la evolución de nuevas características, ya sean sociales o morfológicas. Por ejemplo, las complejas relaciones intraespecíficas observadas en algunos insectos sociales pueden interpretarse como un nivel organizativo emergente facilitado por la sociabilidad cooperativa en un marco de causalidad recíproca entre el nivel orgánico y la colonia, incluyendo influencias descendentes de las relaciones sociales entre organismos en el marco más amplio de la

colonia sobre los insectos individuales (cf. Canciani et al., 2019). En consecuencia, la cooperación intraespecífica desempeña sin duda un papel fundamental en la evolución de muchas especies.

Algunas de las discusiones más importantes sobre la evolución de la sociabilidad han girado en torno al parentesco (¿facilita el comportamiento prosocial y cooperativo?) y la reciprocidad (¿requiere la evolución del comportamiento prosocial una base de reciprocidad?). Una reciente recopilación sobre el tema (Swain et al., 2021) critica la idea de asociar solidaridad con reciprocidad, ya que este esquema no asegura el avance de una organización social colaborativa.

Una cuestión en la que la postura de Kropotkin parece cuestionar algunas intuiciones sobre la evolución de la sociabilidad es la necesidad de que la ayuda a los demás se vea compensada por la reciprocidad. Aunque a lo largo de su libro Kropotkin parece defender la idea de que la reciprocidad a nivel social es lo que sustenta el apoyo mutuo, ésta no se da necesariamente en los casos de cooperación uno a uno. Así, no todos los casos de ayuda mutua entre dos individuos tienen por qué ser recíprocos en el sentido de arrojar un saldo neto positivo para cada uno de los participantes en una relación concreta. Es en el marco más amplio de la inter-dependencia social en el que se sustenta el apoyo mutuo y se ejerce la influencia descendente de las relaciones de vida sobre los organismos.

Por lo tanto, cuando se trata de la evolución del comportamiento prosocial, la mayor dificultad es dar cuenta de la dinámica de compromiso entre la sociabilidad colaborativa y la autonomía. Para ello, habría que explorar qué tipos de comportamientos e inter-dependencias favorecen la evolución de una forma de sociabilidad que garantice la autonomía, al tiempo que se basa en las dependencias y relaciones entre individuos.

Entre las relaciones de cooperación analizadas en la sección 3, el altruismo recíproco ha recibido una gran atención. Una importante aportación del modelo de altruismo recíproco de Trivers (revisado en la sección 3) es que puede explicar el comportamiento altruista entre individuos pertenecientes a especies diferentes. Trivers presenta los ejemplos de simbiosis de limpieza entre peces de distintas especies y las llamadas de alerta entre aves pertenecientes a la misma especie. La tesis básica es que la selección natural puede favorecer comportamientos altruistas de este tipo porque son beneficiosos para el organismo altruista a medio o largo plazo, así como para el organismo que recibe la ayuda a corto plazo.

Dado que no beneficia a la aptitud del individuo altruista ni siquiera a medio o largo plazo, el altruismo no recíproco es difícil de integrar en la teoría evolutiva. Y, sin embargo, parece claro que, al menos en el caso de los seres humanos, algunos individuos se comportan de forma altruista no recíproca con extraños que difícilmente se explican por la selección de parentesco y el altruismo recíproco (Singer, 2011).

Michael Tomasello (2016) relaciona el altruismo, recíproco o no, con la inter-dependencia: los individuos de especies socialmente complejas dependen unos de otros de muchas maneras y, si la aptitud de un organismo depende del grupo (como, por ejemplo, para defenderse de los depredadores, para hacer llamadas de alarma, como compañeros de coalición, etc.), entonces al organismo le interesa que a los compañeros de grupo les vaya bien. En estos casos, cooperar o ayudar no es un sacrificio, sino una inversión a nivel de grupo. El altruismo, por tanto, sería una parte esencial de la vida social de los organismos que viven inmersos en redes de relaciones de inter-dependencia con otros organismos.

Uno de los objetivos de este trabajo ha sido examinar el papel de las relaciones de colaboración en un marco organísmico involucrando la noción de autonomía en las explicaciones biológicas. La noción de autonomía como individualidad requiere hacer hincapié en las relaciones inter-organísmicas responsables de muchas de las características de los organismos. En consecuencia, el reto en biología es cómo entender la autonomía de forma que no restrinja la identidad de un individuo a su organización interna y aborde la relevancia de las interacciones con el entorno (incluidos otros seres vivos), al tiempo que nos permita entender la individualidad como una verdadera autodeterminación que emerge de un conjunto de inter-dependencias.

## 6. Conclusiones

El objetivo de este artículo ha sido el de explorar el significado evolutivo de las relaciones de colaboración entre organismos, ya pertenezcan a la misma especie o a especies diferentes. Para ello nos basamos en las ideas de Kropotkin, así como en dos líneas de investigación biológica que se han inspirado en ellas: la primera de ellas se refiere al altruismo y la segunda, a la ontología simbiótica. El primero ha dado lugar a varios proyectos de investigación sobre el comportamiento prosocial desde diversas disciplinas biológicas como la etología y la ecología del comportamiento. El segundo asunto examinado se refiere al modo en que las individualidades se fusionan o entrelazan durante la evolución, tanto si los individuos pertenecen a la misma especie como a especies diferentes. Aparte de la simbiosis, también examinamos el desarrollo de individualidades transitorias durante la reproducción vivípara de los euterios. En este escenario, los individuos colaboradores no sólo se ayudan mutuamente, sino que también se integran o fusionan entre sí, dando lugar a la aparición de ontologías novedosas que varían en cuanto a su estabilidad. Esto sienta las bases de nuestra investigación de la inter-dependencia como factor evolutivo en la biología evolutiva centrada en el organismo. Al tener en cuenta la inter-dependencia, nuestra perspectiva sobre la individualidad, la agencia y la sociabilidad se transforma.

## Agradecimientos

DCG y AEA participan en la Financiación de Grupos de Investigación del Gobierno Vasco [IT1668-22] y en el Proyecto de Investigación *Metafísica de la Biología MICINN* [PID2021-127184NB-I00]. AEA también forma parte del Proyecto de Investigación MICINN *Autonomy* [Ref PID2019-104576GB-I00]. DCG tiene contrato predoctoral de la UPV/EHU (PIF-2020). MTA forma parte del Proyecto de Investigación *ZEHAR: Gobernanza colaborativa entre la ciencia y la ciudadanía* [DGE22/18-2115.22.HR.AQ] financiado por la Universidad del País Vasco (UPV/EHU) y la Diputación Foral de Gipuzkoa. Quisiéramos expresar nuestro agradecimiento a los editores y a los evaluadores anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias, que han mejorado enormemente la calidad de este trabajo.

## Referencias bibliográficas

- Azurmendi, J. (2016). *Gizabere kooperatiboaz*. Donostia: Jakin Argitaletxea.
- Baedke, J., Fábregas-Tejeda, A. (2023). The Organism in Evolutionary Explanation: From Early 20th Century to the Extended Evolutionary Synthesis. En Dickins, Tom E y Dickins, Benjamin J. A (eds.), *Evolutionary Biology: Contemporary and Historical Reflections Upon Core Theory* (pp. 117-146). Cham: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-22028-9\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-031-22028-9_8)
- Baedke, J., Fábregas-Tejeda, A., Nieves Delgado, A. (2020). The holobiont concept before Margulis. *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution*, 334(3), 149-155. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22931>
- Bich, L., Mossio, M., Ruiz-Mirazo, K., Moreno, A. (2016). Biological regulation: Controlling the system from within. *Biology & Philosophy*, 31(2), 237-265. <https://doi.org/10.1007/s10539-015-9497-8>
- Borrello, M. E. (2004) “Mutual Aid” and “Animal Dispersion”: An historical analysis of alternatives to Darwin. *Perspectives in Biology and Medicine*, 47(1), 15-31. <https://doi.org/10.1353/pbm.2004.0003>
- Canciani, M., Arnellos, A., Moreno, A. (2019). Revising the Superorganism: An Organizational Approach to Complex Eusociality. *Frontiers in Psychology*, 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2019.02653>
- Carrapiço, F. (2015). Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis? En Nathalie Gontier (ed.), *Reticulate Evolution: Symbiogenesis, Lateral Gene Transfer, Hybridization and Infectious Heredity* (pp. 81-105). Cham: Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-16345-1\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-16345-1_3)
- Cortés-García, D., Etxeberria, A. (2023). Ontologies in evolutionary biology: the role of the organism in the two Syntheses. En José Manuel Viejo y Mariano Sanjuán (eds.), *Life and Mind – New directions in the Philosophy of Biology and Cognitive Sciences*. Springer. Forthcoming.

- Darwin, C. R. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Darwin, C. R. (1877). *The descent of man, and selection in relation to sex* (Second Edition, Revised and Augmented). London: John Murray.
- Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. New York: Oxford University Press.
- Dugatkin, L. A. (2006). *The Altruism Equation. Seven Scientists Search for the Origins of Goodness*. Princeton: Princeton University Press.
- Dupré, J., O'Malley, M. A. (2009). Varieties of Living Things: Life at the Intersection of Lineage and Metabolism. *Philosophy and Theory in Biology*, 1(20170609). <https://doi.org/10.3998/ptb.6959004.0001.003>
- Durant, J. R. (1979) Scientific Naturalism and Social Reform in the Thought of Alfred Russel Wallace. *The British Journal for the History of Science*, 12(1), 31-58. <https://doi.org/10.1017/S0007087400016812>
- Erkenbrack, E. M., Maziarz, J. D., Griffith, O. W., Liang, C., Chavan, A. R., Nnamani, M. C., Wagner, G. P. (2018). The mammalian decidual cell evolved from a cellular stress response. *PLOS Biology*, 16(8), e2005594. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005594>
- Etxeberria, A., Pérez Iglesias J. I. (2020). Gizaberea, Eboluzioa eta Kooperazioa. *Jakin aldizkaria*, 237-238, 161-178.
- Etxeberria, A., Umerez, J. (2006). Organismo y Organización En la Biología Teórica ¿Vuelta Al Organicismo? *Ludus Vitalis*, 14(26), 3-38.
- Gayon, J. (1998). *Darwinism's struggle for survival: heredity and the hypothesis of natural selection*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gilbert, S. F. (2022). Pseudo-embryology and Personhood: How embryological pseudoscience helps structure the American abortion debate. *Authorea*. <https://doi.org/10.22541/au.166597742.26436901/v1>
- Goodnight, C. J. (2015) Multilevel selection theory and evidence: a critique of Gardner, 2015. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(9), 1734-1746. <https://doi.org/10.1111/jeb.12685>
- Gould, S. J. (1988). Kropotkin was no crackpot. *Natural History*, 97(7), 12-21.
- Haig, D. (1993). Genetic Conflicts in Human Pregnancy. *The Quarterly Review of Biology*, 68(4), 495-532. <https://doi.org/10.1086/418300>
- Haig, D. (1996). Altercation of Generations: Genetic Conflicts of Pregnancy. *American Journal of Reproductive Immunology*, 35(3), 226-232. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0897.1996.tb00035.x>
- Huitzil, S., Sandoval-Motta, S., Frank, A., Aldana, M. (2018). Modeling the Role of the Microbiome in Evolution. *Frontiers in Physiology*, 9, 1836. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.01836>

- Huxley, T. H. (1888). The Struggle for Existence in Human Society. En *Evolution & Ethics and Other Essays* (pp. 195-236). Huxley's Collected Essays. <https://mathcs.clarku.edu/huxley/CE9/str.html>
- Jaeger, J. (2021). The Fourth Perspective: Evolution and Organismal Agency. [Preprint en OSFPREPRINT]. <https://doi.org/10.31219/osf.io/2g7fh>
- Johnson, E. M. (2019). *The struggle for coexistence: Peter Kropotkin and the social ecology of science in Russia, Europe, and England, 1859-1922* (Doctoral dissertation, University of British Columbia).
- Kingma, E. (2018). Lady Parts: The Metaphysics of Pregnancy. *Royal Institute of Philosophy Supplement*, 82, 165-187. <https://doi.org/10.1017/s1358246118000115>
- Kingma, E. (2019). Were You a Part of Your Mother? *Mind*, 128(511), 609-646. <https://doi.org/10.1093/mind/fzy087>
- Kropotkin, P. (1902). *Mutual Aid: A Factor in Evolution* (2018). Middletown: Jonathan-David Jackson.
- Kropotkin, P. (1922). *Ethics: Origin and Development* (2009). The Anarchist Library.
- Lazcano, A., Peretó, J. (2021). Prokaryotic symbiotic consortia and the origin of nucleated cells: A critical review of Lynn Margulis hypothesis. *Biosystems*, 204(2021), 104408. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2021.104408>
- Lennox, J. G., Wilson, B. E. (1994) Natural selection and the struggle for existence. *Studies in History and Philosophy of Science*, 25(1). 65-80.
- Lewens, T. (2015). *The Meaning of Science: An Introduction to the Philosophy of Science*. New York: Basic Books.
- Lloyd, E. A., Wade, M. J. (2019). Criteria for Holobionts from Community Genetics. *Biological Theory*, 14(3), 151-170. <https://doi.org/10.1007/s13752-019-00322-w>
- Male, V. (2021). Medawar and the immunological paradox of pregnancy: In context. *Oxford Open Immunology*, 2(1), iqaa006. <https://doi.org/10.1093/oxfimm/iqaa006>
- Malthus, T. R. (1993). *Primer ensayo sobre la población* (P. de Azcárate Diz y J. Vergara Doncel, Trans.). Madrid: Alianza. (original work published 1793).
- Margulis, L. (1997) Words as Battle Cries— Symbiogenesis and the New Field of Endocytobiology. En Lynn Margulis y Dorion Sagan (eds.), *Slanted Truths: Essays on Gaia, Symbiosis and Evolution* (pp. 295-305). New York, NY: Springer.
- Millstein, R. L. (2014). Probability in biology: the case of fitness. En Alan Háyek y Christopher Hitchcock (eds.), *The Oxford Handbook of Probability and Philosophy* (pp. 601-622). Oxford: Oxford Handbooks. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199607617.013.27>
- Moreno, A., Etxeberria, A., Umerez, J. (2008). The autonomy of biological individuals and artificial models. *Biosystems*, 91(2), 309-319. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2007.05.009>

- Moreno, A., Mossio, M. (2015). *Biological Autonomy: A Philosophical and Theoretical Enquiry*. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Nicholson, D. (2014). The Return of the Organism as a Fundamental Explanatory Concept in Biology. *Philosophy Compass*, 9(5), 347-359. <https://doi.org/10.1111/phc3.12128>
- Nuño de la Rosa, L., Pavličev, M., Etxeberria, A. (2021). Pregnant Females as Historical Individuals: An Insight From the Philosophy of Evo-Devo. *Frontiers in Psychology*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.572106>
- Okasha, S. (2002). Darwinian metaphysics: Species and the question of essentialism. *Synthese*, 131, 191-213. <https://doi.org/10.1023/A:1015731831011>
- Okasha, S. (2020). Biological Altruism. En *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, Edward N. Zalta (ed.). <https://plato.stanford.edu/archives/sum2020/entries/altruism-biological/>
- Oldroyd, D. R. (1986). Charles Darwin's theory of evolution: A review of our present understanding. *Biology and Philosophy*, 1(2), 133-168. <https://doi.org/10.1007/BF00142899>
- Pence, C. H. (2022). Charles Darwin (1809-1882). En *Internet Encyclopedia of Philosophy*, Fieser, J. y Dowden, B., (eds.). <https://iep.utm.edu/>
- Rosslénbroich, B. (2014). *On the Origin of Autonomy: A New Look at the Major Transitions in Evolution*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-04141-4>
- Roughgarden, J. (2020). Holobiont Evolution: Mathematical Model with Vertical vs. Horizontal Microbiome Transmission. *Philosophy, Theory, and Practice in Biology*, 12(2). <https://doi.org/10.3998/ptpbio.16039257.0012.002>
- Sagan, L. (1967). On the origin of mitosing cells. *Journal of Theoretical Biology*, 14(3), 225-274. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(67\)90079-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(67)90079-3)
- Sapp, J. (1994). *Evolution by association: A history of symbiosis*. New York, NY: Oxford University Press.
- Schjenken, J. E., Tolosa, J. M., Paul, J. W., Clifton, V. L., Smith, R. (2012). Mechanisms of Maternal Immune Tolerance During Pregnancy. En Jing Zheng (ed.), *Recent Advances in Research on the Human Placenta* (pp. 211-242). IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/33541>
- Singer, P. (2011). *The Expanding Circle: Ethics, Evolution, and Moral Progress*. Princeton/Oxford: Princeton University Press.
- Sober, E., Wilson, D. S. (1998). *Unto others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Stadtmauer, D. J., Wagner, G. P. (2020). Cooperative inflammation: The recruitment of inflammatory signaling in marsupial and eutherian pregnancy. *Journal of Reproductive Immunology*, 137, 102626. <https://doi.org/10.1016/j.jri.2019.102626>



- Suárez, J. (2018). The importance of symbiosis in philosophy of biology: An analysis of the current debate on biological individuality and its historical roots. *Symbiosis*, 76(2), 77-96. <https://doi.org/10.1007/s13199-018-0556-1>
- Suárez, J., Triviño V. (2020). What Is a Hologenomic Adaptation? Emergent Individuality and Inter-Identity in Multispecies Systems. *Frontiers in Psychology*, 11(187). <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.00187>
- Sultan, S., Moczek, A., Walsh, D. (2021). Bridging the explanatory gaps: What can we learn from a biological agency perspective? 44(1), e2100185. *BioEssays : News and Reviews in Molecular, Cellular and Developmental Biology*. <https://doi.org/10.1002/bies.202100185>
- Swain, D., Urban, P., Malabou, C., Kouba, P. (2021). *Unchaining Solidarity: On Mutual Aid and Anarchism with Catherine Malabou*. Lanham/Boulder/New York/London: Rowman & Littlefield.
- Todes, D. P. (1987). Darwin's Malthusian metaphor and Russian evolutionary thought, 1859-1917. *Isis; an International Review Devoted to the History of Science and Its Cultural Influences*, 78(294), 537-551. <https://doi.org/10.1086/354551>
- Todes, D. P. (1989). *Darwin without Malthus: The Struggle for Existence in Russian Evolutionary Thought*. New York/Oxford: Oxford University Press.
- Toepfer, G. (2011). Symbiose. En Georg Toepfer (ed.), *Historisches Wörterbuch der Biologie: Geschichte und Theorie der biologischen Grundbegriffe. Band 3: Parasitismus—Zweckmäßigkeit* (pp. 426-442). Stuttgart: J.B. Metzler. [https://doi.org/10.1007/978-3-476-00461-1\\_23](https://doi.org/10.1007/978-3-476-00461-1_23)
- Tomasello, M. (2016). *A Natural History of Human Morality*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Trivers, R. L. (1971). The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46(1), 35-57. <https://doi.org/10.1086/406755>
- Wade, M. J. (2016). *Adaptation in Metapopulations: How Interaction Changes Evolution*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Wade M. J., Goodnight C. (1998) Perspective: The Theories of Fisher and Wright in the Context of Metapopulations: When Nature Does Many Small Experiments. *Evolution*, 52(6), 1537-1553. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb02235.x>
- Wagner, G. P., Kin, K., Muglia, L., Pavličev, M. (2014). Evolution of mammalian pregnancy and the origin of the decidual stromal cell. *The International Journal of Developmental Biology*, 58(2-4), 117-126. <https://doi.org/10.1387/ijdb.130335gw>
- Walsh, D. M. (2015). *Organisms, Agency, and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781316402719>

Arantza Etxeberria Agiriano; David Cortés-García; Mikel Torres Aldave  
Organismos, relaciones de vida y evolución: inter-dependencias a partir del Apoyo mutuo de Kropotkin

Wolf, J. B., Hager, R. (2006). A Maternal-Offspring Coadaptation Theory for the Evolution of Genomic Imprinting. *PLOS Biology*, 4(12), e380. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040380>

Wolf, J. B., Hager, R. (2009). Selective abortion and the evolution of genomic imprinting. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(12), 2519-2523. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01874.x>