



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

PROGRAMA DE MAESTRÍA EN FILOSOFÍA DE LA CIENCIA

FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES FILOSÓFICAS

DIRECCIÓN GENERAL DE DIVULGACIÓN DE LA CIENCIA

FACULTAD DE CIENCIAS

**ADMINISTRACIÓN Y GENERACIÓN DE BENEFICIO EN LAS EXPLICACIONES SOBRE LA
EVOLUCIÓN DEL ALTRUISMO Y LA COOPERACIÓN**

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN FILOSOFÍA DE LA CIENCIA

P R E S E N T A :

IRMA CATHERINE BERNAL CASTRO

TUTOR PRINCIPAL

Dr. MAXIMILIANO MARTÍNEZ BOHÓRQUEZ

PROGRAMA DE MAESTRÍA EN FILOSOFÍA DE LA CIENCIA

COMITÉ TUTORIAL:

Dr. Sergio Martínez Muñoz IIF-UNAM

Dr. Carlos López Beltrán IIF-UNAM

Dr. Francisco Vergara Silva IIB-UNAM

Dr. Alfonso Arroyo Santos FFyL-UNAM

MÉXICO, D.F. SEPTIEMBRE 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

A mi Familia y a mi Pareja

Que con su amor me dieron la fortaleza de vivir día a día en México.

A César Jurado

Por apoyarme y darle forma a éstas ideas.

A Maricel y Humberto

Amigos de siempre, que me motivaron y confiaron en que podría lograr este sueño.

Al comité revisor de esta tesis: Dr. Alfonso Arroyo Santos, Dr. Carlos López Beltrán, Dr. Sergio Martínez Muñoz, Dr. Maximiliano Martínez Bohórquez, Dr. Francisco Vergara Silva

Por su apoyo y valiosos comentarios sobre el trabajo.

A CONACYT

Quien hizo posible la realización de este proyecto. Beca Período: 2013 I-2014 II

ÍNDICE

Página

Introducción y problema de investigación	1
--	---

CAPÍTULO I. LA ADMINISTRACIÓN DEL BENEFICIO: EXPLICACIONES SOBRE LA EVOLUCIÓN DEL ALTRUISMO Y LA COOPERACIÓN

1.1 Las raíces del debate sobre el altruismo biológico.	5
1.2 Explicaciones neodarwinianas sobre el altruismo y la cooperación.	13
1.2.1 Altruismos de parentesco: William Hamilton	14
1.2.1.1 Críticas a la teoría de la aptitud inclusiva	18
1.2.3 Altruismo Reciproco: Robert Trivers	22
1.2.4 Teoría de la Elección racional y la Teoría de Juegos	27
1.2.3.1 Evolución de la cooperación: Axelrod y Hamilton	30
1.2.4 Críticas a la teoría de juegos	33
Recapitulación I	35

CAPÍTULO II. “PERSPECTIVAS EMERGENTES” SOBRE LA EVOLUCIÓN DEL ALTRUISMO Y LA COOPERACIÓN

2.1 La teoría de selección de grupo	39
2.2 Deborah Gordon: la organización en las colonias de hormigas	45
2.2.1 Generación de beneficio en las colonias de hormigas	48
2.2.3 Importancia de las redes de interacción en la cooperación.	50
2.2.3 Acción colectiva en la colonia de hormigas	52

2.3 Teoría de construcción de nicho y la evolución del comportamiento social	54
2.3.1 Mackinnon y Fuentes: la emergencia del altruismo	56
2.3.1.1 Hacia la construcción de un marco comparativo	61
Recapitulación II	65

CAPÍTULO III. DISCUSIÓN

3.1 De la administración a la generación del beneficio en el estudio del comportamiento social	70
3.2 La generación de beneficio	75
3.2.1 Otros mecanismos para la cooperación	83
3.2.2 El problema del <i>free rider</i>	88
3.3 Esclareciendo la relación entre altruismo y la cooperación	91
3.3.1 Un posible camino a seguir	94
Conclusiones	99
Bibliografía	105

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Coeficiente de relación genética entre progenitores y progenie	14
Figura 2. Haplodiploidía	16
Figura 3. Diferentes nociones sobre selección de grupo	44
Figura 4. Evolución del altruismo en una población dividida en dos grupos.	41
Figura 5. Modelo para la relación entre la complejidad social, la construcción de nicho y la posible aparición de altruismo en primates y humanos.	58
Figura 6. Propuestas clásicas y Propuestas “Emergentes”.	69
Figura 7. Distribución de los beneficios.	71

INTRODUCCIÓN

Uno de los enigmas perdurables en la biología y las ciencias sociales es el origen y la persistencia de la cooperación y el altruismo en diferentes organismos (Lehmann y Keller, 2006). Estos fenómenos son a menudo considerados como simples recursos que regulan la competencia y la agresión al interior de los grupos, controlados directamente por “genes egoístas” que buscan replicarse. Sin embargo, cada vez es más claro de que el altruismo y la cooperación, más que haber sido seleccionados para disminuir el conflicto, constituyen una directriz fundamental de los procesos constitutivos de ciertos organismos (Tomasello, 1999, de Waal, 2011). Esta idea es presentada en los siguientes términos por Sussman y Cloninger (2011, p. viii): “La evidencia lleva a la conclusión de que los comportamientos cooperativos y altruistas no son solamente subproductos de la competencia, sino que son ingredientes esenciales en la evolución, la ecología y el desarrollo, y son el pegamento que subyace a la capacidad de los primates y los seres humanos para vivir juntos en grupo”.

En los últimos años, un número importante de investigadores se han dedicado a realizar trabajo teórico y empírico con el objetivo de generar nuevos modelos explicativos, reafirmar teorías y poner a prueba diversos postulados, lo que ha llevado a múltiples controversias aún vigentes. Particularmente para la filosofía de la biología (entendida como un subcampo de la filosofía de la ciencia y constituida de manera autónoma en la última década del siglo XX sobre todo en países anglosajones, Abrantes, 2011), el problema del altruismo y la cooperación ha sido abordado sobre todo desde los principios de la teoría evolutiva darwiniana.

La evolución del comportamiento social es un problema que ha interesado por décadas a biólogos evolutivos, psicólogos, economistas, filósofos, antropólogos y primatólogos. En el caso particular de la biología, el problema de la evolución del altruismo y la cooperación constituye un desafío reconocido ya por el propio Darwin (1859), quien había destacado que no resulta para nada obvio cómo es que la selección natural pudo dar origen a comportamientos altruistas y cooperativos. Esto es evidente en la llamada “paradoja del altruismo” que puede enunciarse de la siguiente manera:

- a. Según la teoría darwiniana de la evolución, la Selección Natural (SN) favorece conductas que aumentan el *fitness* del organismo que las emite.
- b. Una conducta altruista es aquella que disminuye el *fitness* del organismo que la emite y aumenta el *fitness* de otros.
- c. Si la SN tiende a favorecer conductas que aumentan el *fitness* del organismo, entonces SN no favorece la aparición del altruismo.

Enunciada la paradoja del altruismo, parece ser que desde el enfoque darwiniano, éste comportamiento estaría destinada al fracaso. Sin embargo, se han documentado numerosos casos de organismos que presentan comportamientos altruistas y cooperativos. Por ejemplo, en peces, aves, mamíferos, primates humanos y no humanos (Dugatkin, 1997). Pero no solo se han realizado investigaciones en vertebrados, también en el campo de los insectos sociales la cooperación es un tema de permanente y profundo interés (Bert y Wilson, 2010; Gordon, 2010, 2011). Además, en los últimos años las bacterias se han convertido en un caso para el estudio de la evolución de la cooperación, debido a la inversión de estas en rasgos colectivos costosos, tales como la secreción activa de proteínas o la transferencia de información en la formación de colonias de bacterias (Crespi, 2001, Diggle *et al*, 2007).

La cooperación es reconocida como un tema de gran interés a nivel empírico y teórico en varias teorías científicas. Noë *et al.* (1995) plantean que a pesar del interés que despierta el tema, se ha generado una gran confusión semántica y variedad de enfoques metodológicos. Al analizar las relaciones e interacciones que surgen de la cooperación, los biólogos teóricos y economistas han desarrollado una gama de modelos con los que buscan explicar su evolución y estabilidad. De igual forma, los científicos han producido un enorme catálogo de ejemplos de cooperación, que va desde las reacciones entre moléculas a la coalición entre estados-nación. Lehmann y Keller (2006) argumentan que, aunada a esta multiplicidad de modelos, hay mucha confusión acerca de la relación existente entre los diversos abordajes teóricos.

Dada la existencia y documentación de comportamientos altruistas y cooperativos, se ha intentado generar explicaciones sobre el origen y la naturaleza de dichos fenómenos. Uno de los modelos más relevantes en la literatura fue propuesto por Hamilton (1963; 1964), quien cuantificó las conductas altruistas observadas en diversas especies de animales y, haciendo uso del Coeficiente de Relación Genética (definido por Sewall Wright), propuso un modelo más incluyente de interacción entre parientes que permite explicar algunos casos de altruismo. Trivers (1971) retomando la propuesta de Hamilton plantea que el comportamiento altruista o cooperativo debía convertirse en un comportamiento condicional (condicionado a la reciprocidad) para poder tener éxito adaptativo.

El problema de la cooperación se refleja también en las tradiciones de la economía experimental (Gintis *et al.* 2008) y en la teoría evolutiva de juegos (Maynard Smith, 1982; Axelrod, 1984 y 2004). Específicamente, el dilema del prisionero ofrece un potente marco matemático para modelar el problema de la cooperación (Hammerstein, 2003; Stevens y Hauser, 2004). Desde esta perspectiva, el enigma de la evolución de la cooperación radica en describir por qué existen situaciones en que los cooperadores proporcionan un beneficio físico a otros individuos, aun asumiendo algún costo.

Sin dejar de lado, las aportaciones de Hamilton y otros investigadores que han contribuido significativamente a las explicaciones sobre el origen del altruismo y la cooperación; en las últimas décadas, biólogos evolutivos, primatólogos, antropólogos y científicos sociales han recabado datos sobre el comportamiento aparentemente altruista en muchas especies de animales (así como en las sociedades humanas) que no se ajustan a los modelos de la selección de parentesco (véase por ejemplo, Clutton-Brock 2002).

En este sentido, diversos autores han comenzado a enriquecer los postulados clásicos que priorizan un análisis puramente cuantitativo de la relación costo-beneficio de las interacciones altruistas vistas desde el nivel genético. Por ejemplo, Calcott (2008), Sterelny (2012) y Gordon (2013) proponen cambiar la forma en que se ha abordado el problema, trascendiendo el genocentrismo propio de las aproximaciones clásicas para comenzar a considerar la forma en que se establecen la acción colectiva y las interacciones de los

organismos con su entorno. Un paso más allá, MacKinnon y Fuentes (2012) sugieren que el altruismo, más que ser resultado de presiones selectivas específicas, puede ser comprendido como propiedad emergente de las interacciones entre organismos en su actividad constructiva (en el sentido defendido por la Teoría de Construcción de Nicho, Odling-Smee, Laland, y Feldman, 2003; Laland y O'Brien, 2012).

PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

La pregunta por la evolución del comportamiento social es uno de los enigmas más importantes de la biología y las ciencias sociales en las últimas décadas (Hamilton, 1964; Axelrod y Hamilton, 1981; Axelrod, 2004; Tomasello, 2010 y Sigmund, 2010), y requiere de un estudio detallado; esta investigación se centrará en el problema de la cooperación y el altruismo.

Se presentan las explicaciones darwinianas clásicas (Hamilton, Trivers y teoría de juegos) y las “perspectivas evolutivas emergentes” (Gordon, 2011 y MacKinnon y Fuentes, 2011) sobre el estudio de la evolución del altruismo y la cooperación. Se pretende, a partir del análisis profundo de estos dos acercamientos, hacer evidente que:

(1) el estudio de altruismo y la cooperación está marcado por una proliferación de modelos teóricos y aproximaciones metodológicas, que responde a preguntas diferentes; las explicaciones clásicas dan cuenta de la administración del beneficio y las “perspectivas emergentes” explican la generación de beneficio.

(2) al abordar el estudio de la cooperación desde la generación de beneficio, se despliegan otras líneas de trabajo donde lo importante es conocer cómo se genera el beneficio, por qué actuar en grupo genera mayor beneficio que estar solo.

(3) la relación que prima entre altruismo y cooperación: algunos autores parecen entender estos dos términos como si fueran equivalentes, mientras que otros establecen distinciones que no siempre son compatibles entre sí. No obstante, en los últimos años ha comenzado a emerger un acuerdo relativo sobre esta cuestión. La cooperación es un principio fundamental en los sistemas de organización biológica.

CAPÍTULO I

LA ADMINISTRACIÓN DEL BENEFICIO: EXPLICACIONES SOBRE LA EVOLUCIÓN DEL ALTRUISMO Y LA COOPERACIÓN

Son varias las tradiciones investigativas (tanto empíricas como teóricas) que se han generado con el objeto de explicar el origen y evolución del altruismo. En el siguiente capítulo se describen las propuestas clásicas sobre dicho fenómeno. En primer lugar, se realiza una breve mención al origen del debate con Charles Darwin y otros naturalistas como Thomas Huxley y Petróvich Kropotkin, seguido de las propuestas que recurren a modelos formales como: la aptitud inclusiva de Hamilton, la idea de reciprocidad de Trivers y la estrategia *Tit For Tat* basada en la teoría de juegos: Estas tres explicaciones se caracterizan porque están cimentadas bajo los postulados neodarwinianos, contemplan la posibilidad de modelar sus propuestas bajo la teoría de juegos y su objetivo final es justificar como los individuos consiguen maximizar su *fitness*, para ello se recurre al análisis del costo y beneficio que implica una acción altruista o una interacción cooperativa.

1.1 LAS RAÍCES DEL DEBATE SOBRE ALTRUISMO BIOLÓGICO

Antes de la publicación de *El origen de las especies* en 1859, Darwin se había percatado de la existencia de conductas altruistas en diferentes organismos, que resultaban incompatibles con su propuesta de la evolución por medio de selección natural. Esta tensión despertó su interés en las investigaciones sobre altruismo en abejas mieleras, específicamente en el comportamiento de las obreras que no se reproducen y defienden su colmena incluso con la vida.

Desde la propuesta de Darwin, se concibe a la selección natural como una fuerza creativa capaz de generar cambio evolutivo a través de la existencia de variaciones heredables en el seno de una población y de la supervivencia diferencial que se traduce en un mayor éxito reproductivo de ciertos individuos. En otras palabras, la selección natural se refiere a la persistencia de aquellos rasgos que contribuyen a la supervivencia y reproducción de los organismos.

Las muchas diferencias que aparecen en la descendencia de los mismos padres, o que pueden presumirse que han surgido así por haberse observado en individuos de una misma especie que habitan una misma localidad confinada, pueden llamarse diferencias individuales. Nadie supone que todos los individuos de la misma especie estén fundidos absolutamente en el mismo molde. Estas diferencias individuales son de la mayor importancia para nosotros, porque frecuentemente, como es muy conocido de todo el mundo, son hereditarias, y aportan así material para que la selección natural actúe sobre ellas y las acumule, de la misma manera que el hombre acumula en una dirección dada las diferencias individuales de sus producciones domésticas. (Darwin, 1859/2009, p. 68-69)

Al hacer énfasis en la variación, Darwin reconoce que no hay dos organismos exactamente iguales, percatándose de que parte de esta variación es heredable y de que los hijos suelen parecerse a sus progenitores (aunque él no llegó a entender exactamente cómo ocurre este proceso herencia). Son varias las referencias que permite sostener que para Darwin la selección natural actúa a nivel del individuo (Mayr, 1982). Es el individuo mejor dotado el que transmite su ventaja a sus descendientes. En apariencia, esto haría del egoísmo la estrategia por *default*, cerrando la puerta a la evolución de tendencias altruistas entre organismos de una especie.

Dicha situación da como resultado la famosa paradoja del altruismo: un individuo es altruista biológicamente cuando aumenta la capacidad de supervivencia y reproducción de otros individuos a costa de su propia aptitud (disminuyéndola); si este fuera un rasgo heredable, y los altruistas beneficiarían a otros que no tuvieran ese rasgo, al operar la selección natural los altruistas se extinguirían. Por ende, el surgimiento del altruismo plantea un desafío permanente para varias disciplinas en especial para la biología evolutiva.

En la sección titulada “Objeción a la teoría de la selección natural aplicada a los instintos: instintos neutros y estériles”, Darwin plantea que la contradicción entre selección natural y la existencia de individuos estériles que arriesgan su vida para salvar la vida de otros es una dificultad que “... disminuye o desaparece, en mi opinión, cuando se recuerda que la selección natural puede aplicarse a la familia lo mismo que al individuo, y puede de este modo obtener el fin deseado” (Darwin, 1859/2009, p. 263).

Dugatkin (2007), al interpretar la propuesta darwiniana, considera que la selección sí puede favorecer a las obreras estériles porque, además de actuar como guardianas de la colmena,

también se especializan en otras tareas (como la recolección de alimentos), lo que exige a otras abejas de realizar estas actividades. En este sentido, la selección natural podría favorecer la evolución de castas estériles si los individuos de dichas castas colaboran con sus parientes consanguíneos, pues, al actuar de esta forma, contribuyen a garantizar la supervivencia de los individuos que pueden reproducirse y que presentan una constitución hereditaria muy parecida a la suya.

Borrello (2010) concluye, de manera muy acertada, que la inclusión de la selección de parentesco aquí es dudosa. Aunque Darwin sin duda consideraba que dejar descendencia era importante para la lucha por la existencia, el sentido moderno de selección de parentesco cuantifica la relación y el beneficio de ayuda a los familiares de una manera que no era posible antes de que se desarrollara la genética clásica (algo que Dugatkin pasa por alto).

Darwin reconoció la dificultad de explicar por selección individual la existencia de las castas neutras y la esterilidad de los híbridos en los insectos sociales, dado que, aun siendo estériles, ayudaban a otros miembros de la colonia mediante actos altruistas. Varias fueron las conjeturas que él ofreció para resolver este problema, entre ellas, el establecimiento de relaciones de parentesco y la selección de comunidad (en consecuencia, los machos y hembras fértiles de la misma comunidad prosperan y transmite a su descendencia fértil una tendencia a producir miembros estériles).

Al considerar las probabilidades de que la selección natural haya entrado en juego para hacer a las especies mutuamente estériles, se verá que la dificultad mayor descansa en la existencia de muchas gradaciones sucesivas, desde la fecundidad un poco disminuida hasta la esterilidad absoluta... En los insectos neutros estériles tenemos razones para creer que las modificaciones en conformación y fecundidad se han acumulado lentamente por selección natural, debido a que ha sido proporcionada así, indirectamente, una ventaja a la comunidad a la que pertenece o a otras de la misma especie. Pero un individuo que no pertenece a una comunidad social, por volverse algo estéril al cruzarse con otra variedad, ni obtendría ninguna ventaja él mismo ni proporcionarla indirectamente ventajas a los otros individuos de la misma variedad, que condujesen a su conservación. (Darwin, 1859/2009, p. 282)

En este orden de ideas, las obreras estériles están ayudando al grupo y su esterilidad puede ser producida por selección. De la anterior cita se destaca la idea de evolución de los

sistemas sociales, que Darwin desarrolla con más detalle en su obra *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*: “Finalmente, los instintos sociales que sin duda fueron adquiridos por el hombre, así como por los animales inferiores, para el bien de la comunidad, deberían desde el principio haberle dado algún deseo de ayudar a sus compañeros y algún sentimiento de simpatía” (Darwin, 1871/2009. p. 455). Aquí se explica la necesidad humana de ofrecer ayuda a los otros en función del beneficio selectivo que dicho comportamiento confiere a la comunidad en los mismos términos en que se explica la existencia de la casta estéril como una ventaja selectiva para la colmena.

En su obra de 1871, Darwin describe la discrepancia entre selección natural y altruismo, ejemplificada en la condición humana:

Es extremadamente dudoso que fuera mayor la progenie de los padres que desarrollaron mayor simpatía y bondad o de los más leales a sus compañeros que la prole de los egoístas y los falsos pertenecientes a la tribu: la persona que está dispuesta a sacrificar su vida antes que traicionar a sus amigos –se cuentan muchas entre los salvajes- no deja descendencia que herede su noble naturaleza. (Darwin, 1871/2009, p. 146)

El naturalista inglés intenta ser coherente con su modelo explicativo, donde los organismos más aptos dejan mayor descendencia, reconociendo que ciertos rasgos confieren a sus poseedores ventajas sobre los demás y, durante muchas generaciones, la supervivencia y la reproducción diferencial generan nuevas adaptaciones y nuevas especies. Sin embargo, Darwin explica la desigualdad en la tasa de reproducción en los grupos humanos apelando a un nivel moral: “No ha de olvidarse que, aunque un excelente nivel de moralidad apenas otorga ligera ventaja al individuo y a sus hijos sobre los demás individuos de la misma tribu, el aumento del número de hombres dotados de buenas condiciones y el progreso del nivel de moralidad concede ciertamente inmensa superioridad a una tribu sobre otra” (Darwin, 1871/2009). De esta manera, se muestra que la selección de tribus contribuye a la explicación del fenómeno altruista. Para Darwin, el sentido moral surge, en primer término, de la naturaleza persistente y constante de los instintos sociales, incluyendo los lazos familiares o la simpatía que se siente hacia los miembros de la propia tribu o comunidad.

Finalmente, Darwin argumentó que el altruismo puede surgir a través de la selección natural, específicamente a través de la competencia entre los grupos, los que tienen más individuos altruistas presentan una ventaja sobre los grupos que tienen muy pocos altruistas.

Por otro lado, Michael Ruse (2008) afirma que pensar la propuesta de Darwin desde una perspectiva de selección a nivel de grupo es un gran error. Según Ruse, Darwin solamente apela a la selección de grupo cuando habla de aspectos morales (la moralidad como un carácter de grupo).

Charles Darwin himself was particularly torn on this issue (Ruse 1980). We know that he was deeply committed to an individualist perspective. By the time it came to the Descent, and the evolution of morality, Darwin was really in a jam. He accepted fully that morality is a group characteristic. That is the whole point about morality. He accepted also that morality seems to go against individual interest. (Ruse, 2008, p. 229)

Desde la lectura de Ruse, la evolución por selección natural actúa a nivel del individuo. Para este filósofo de la biología, Darwin no buscaba llegar a explicaciones de selección de grupo, sino que él se adelanta a lo que se conoce como “altruismo recíproco”. Lo anterior apoyado en la siguiente cita del libro *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*:

“In the first place, as the reasoning powers and foresight of the members became improved, each man would soon learn that if he aided his fellowmen, he would commonly receive aid in return. From this low motive he might acquire the habit of aiding his fellows; and the habit of performing benevolent actions certainly strengthens the feeling of sympathy which gives the first impulse to benevolent actions. Habits, moreover, followed during many generations probably tend to be inherited” (Darwin, 1871, p. 458. Citado en Ruse, 2008)

Según Ruse, los individuos actuarían motivados por los elogios y por las condenas que la tribu o comunidad puedan impartirles; las acciones benevolentes fortalecerían la simpatía, generando un hábito que se podría transmitir a otras generaciones. Por lo tanto, una preocupación individual tendría una repercusión en el grupo¹.

¹ Es interesante reconocer que varias citas de Darwin introducen conceptos polémicos como tribu o comunidad, que han dado origen a varias interpretaciones que a lo largo de las explicaciones darwinianas apoyan el mecanismo de la selección natural a nivel de grupo.

En apoyo a una selección individual, Marechal (2009) ratifica que si la selección opera a nivel de grupo, se estaría aseverando que el proceso de la selección natural actúa sobre la diferencia de aptitudes que exhiben dos o más grupos. La selección de grupo propone que hay una competencia por la supervivencia entre grupos de organismos y no entre organismos individuales. Lo que es adaptativo a un nivel, puede no serlo en otro nivel. Por lo tanto, la selección de grupo permite resolver casos en los que un rasgo a explicar parece una “mala” adaptación a nivel del individuo pero le confiere mayor éxito reproductivo al grupo del que éste forma parte. Esta idea no podría ser compatible con la propuesta darwiniana, donde la lucha por la existencia genera una competencia al interior del grupo, es decir, entre los miembros de una población. La lucha intra-específica es lo que le permite postular que ese proceso conduce a cambios en la misma especie, es decir, a una evolución de la especie en cuestión.

En conclusión, es evidente que Darwin nunca abordó explícitamente el problema sobre el nivel al que opera la selección natural y sólo parece recurrir a la selección de grupo en unos pocos pasajes de sus obras del 1859 y 1871. Borrello (2010) reconoce que la ambigüedad de Darwin sobre el nivel en el que actúa la selección natural contribuyó a un ambiente intelectual donde las afirmaciones sobre "el bien de la especie" o "el beneficio de la comunidad" fueron aceptadas sin ser examinadas. A finales del siglo XIX y principio del siglo XX, las explicaciones que los biólogos daban sobre adaptaciones o comportamiento postulaban indiscriminadamente un beneficio para la especie, comunidad o grupo. Esto fue generalmente aceptado sin gran discusión.

En los años que siguieron a la publicación del *El origen de las especies* (1859), Thomas Huxley promovió y defendió la teoría de la evolución por selección natural. A través de su ensayo titulado “Struggle for Existence and its Bearing upon Man” de 1888, Huxley posiciona por primera vez las consecuencias éticas de la teoría de la evolución por selección natural y muchas de sus conferencias y ensayos son considerados una piedra angular en el tema de la evolución de la moralidad.

Para Huxley, la selección natural favorece el predominio de las tendencias egoístas que propicien el éxito individual en la lucha por la existencia. Además, consideraba que la moral y el progreso ético se oponen al proceso de selección natural; según él, la naturaleza humana no es en verdad moral, sino amoral y egoísta.

The struggle for existence tends to eliminate those less fitted to adapt themselves to the circumstances of their existence. The strongest, the most selfassertive, tend to tread down the weaker. But the influence of the cosmic process on the evolution of society is the greater the more rudimentary its civilization. Social progress means a checking of the cosmic process at every step and the substitution for it of another, which may be called the ethical process; the end of which is not the survival of those who may happen to be the fittest, in respect of the whole of the conditions which obtain, but of those who are ethically the best. (Huxley, 1988/1984, p. 67)

Huxley propone que la moralidad actuaría como un revestimiento cultural, una fina capa que oculta, controla y mitiga los rasgos negativos de nuestra naturaleza, Frans de Waal se refiere a esta idea como “teoría de la capa”².

Kropotkin (1902), rechazó en su libro *El apoyo mutuo: un factor de la evolución* los postulados morales de Huxley; él cultivó un pensamiento evolutivo y revolucionario durante toda su vida. Es considerado uno de los primeros defensores del comunismo anarquista y defendió un modelo de sociedad comunista libre del gobierno central. Uno de los periodos más destacados e influyentes en el pensamiento de Kropotkin transcurrió en las regiones montañosas de Siberia donde consolidó la idea de altruismo entendido como un comportamiento que tiene lugar “en grupos pequeños donde reina la ayuda mutua independiente de los lazos de parentesco” (p. 215). Observó que las especies en esa parte de Asia septentrional, lejos de ostentar una lucha encarnizada por sobrevivir, mostraban una conducta altruista que él definió como «apoyo mutuo». De tal forma, el altruismo entre las especies es lo que les proporciona el éxito en la lucha por la existencia, dos características particulares que llamaron la atención de Kropotkin, son:

² De Waal es un opositor acérrimo de la Teoría de la capa; este primatólogo presenta evidencia empírica que une la moralidad humana con la no humana. A través de investigaciones con primates no humanos, cuestiona los postulados de la teoría de la capa: “la capacidad humana para actuar correctamente y no con maldad todo el tiempo tiene sus orígenes evolutivos -al menos en algunas ocasiones- en emociones que compartimos con otros animales: en respuestas involuntarias (no elegidas y pre-rationales) y psicológicas obvias (y por tanto observables) ante las circunstancias de los demás” (2007; P.15).

...la extraordinaria dureza de la lucha por la existencia que deben sostener la mayoría de las especies animales contra la naturaleza inclemente, así como la extinción de grandes cantidades de individuos, que ocurría periódicamente, en virtud de causas naturales, debido a lo cual se producía extraordinaria pobreza de vida y despoblación en la superficie de los vastos territorios donde realizaba yo mis investigaciones. La otra particularidad era que, aun en aquellos pocos puntos aislados en donde la vida animal aparecía en abundancia, no encontré, a pesar de haber buscado empeñosamente sus rastros, aquella lucha cruel por los medios de subsistencia entre los animales pertenecientes a una misma especie que la mayoría de los darwinistas (aunque no siempre el mismo Darwin) consideraban como el rasgo predominante y característica de la lucha por la vida, y como la principal fuerza activa del desarrollo gradual en el mundo de los animales. (Kropotkin, 1902/2009, p.17)

Desde su propuesta, es claro que los “más aptos” no son de ninguna manera los físicamente más fuertes, más astutos o más hábiles, sino aquellos que mejor saben unirse y apoyarse para el bienestar de la comunidad. Gracias a los restos fósiles que encontró Kropotkin en la zona de Siberia, infirió que la ayuda mutua formaba parte integral de la vida en épocas tan remotas como el periodo glacial.

Kropotkin, al igual que Trivers (1971), reflexionó sobre los orígenes de una sociedad cooperativa y, en última instancia, sobre el origen de la moral:

Después de haber examinado la importancia de la ayuda mutua para el éxito y el desarrollo de las diferentes clase de animales, evidentemente, estaba obligado a juzgar la importancia de aquel mismo factor en el desarrollo del hombre. Esto era aún más indispensable porque existen evolucionistas dispuestos a admitir la importancia de la ayuda mutua entre los animales, pero a la vez como Herbert Spencer, negándola con respecto al hombre. (Kropotkin, 1902/2009, p. 23)

La propuesta de Kropotkin fue retomada años después por Warde Clyde Allee (1927, citado en Dugatkin, 2007), ecologista estadounidense que se opuso a las conclusiones de Thomas Henry Huxley y Herbert Spencer y desatacó la importancia de la persistencia de la cooperación a través de la selección natural. Defendió la idea de que la selección natural no favorece la agresión sino la cooperación entre los animales. Según sus investigaciones, la cooperación debería ser una regla profundamente arraigada en la naturaleza.

Allee esperaba que los estudios biológicos inspiraran una sociedad sin jerarquías en la cual la cooperación y el pacifismo fuera la norma. Él (al contrario de Huxley) creía que la respuesta a las cuestiones morales se podría encontrar en la naturaleza; estaba convencido

de que el medio ambiente y la ecología de los organismos son la clave para comprender la vida que se definía por el impulso a cooperar tanto con parientes como con extraños.

Con este breve recorrido histórico, se hace evidente el interés que se despertó, en diversos campos de conocimiento, por explicar el origen y la naturaleza del comportamiento social a partir de la teoría de la evolución por selección natural. Estas primeras explicaciones se caracterizan por ser producto de observaciones rigurosas que dieron lugar a descripciones naturalistas sobre la evolución de comportamiento altruista.

A continuación, se dará un salto de este tipo de explicaciones naturalistas a la utilización de modelos formales por parte de los biólogos neodarwinistas que intentan explicar la evolución del altruismo: la teoría de aptitud inclusiva de Hamilton (1963; 1964a-b), el altruismo recíproco de Trivers (1971) y la aproximación desde teoría evolutiva de juegos de Axelrod y Hamilton (1981). Sober y Wilson (1998) se refieren a estos postulados como *La teoría unificada del comportamiento social* “donde se considera a los individuos como conjuntos de genes, cuyo único interés es replicarse a sí mismos” (p, 38). En el presente escrito me referiré a este conjunto de teorías como *explicaciones clásicas sobre el altruismo*.

1.2 EXPLICACIONES NEODARWINIANAS SOBRE EL ALTRUISMO Y LA COOPERACIÓN.

Antes de continuar este recorrido, se hará una breve alusión a los trabajos pioneros en genética de poblaciones: *The Causes of Evolution* (1932) de J. B. S. Haldane, *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930) de R. A. Fisher y *Evolution in Mendelian Populations* (1931) de S. Wright. En estas obras se intenta integrar la teoría darwiniana de la evolución con la teoría de la herencia mendeliana, sugiriendo que la selección natural puede ser comprendida al considerar diferencias en la adecuación (*fitness*) de los genotipos.

Los trabajos de J. B. S. Haldane son fundamentales para el avance explicativo del altruismo. Él planteó que entre más estrecha fuera la relación de parentesco, mayor sería la probabilidad de que un individuo se sacrifique por otro, y mostró que, al producirse lentas

modificaciones sistemáticas en el genoma, la selección natural podía generar cambios evolutivos importantes incluso en el caso del comportamiento altruista. Haldane esbozó el concepto de selección de parentesco, según el cual el altruismo estaría restringido a las especies reproductivamente especializadas o que vivan en grupos familiares pequeños.

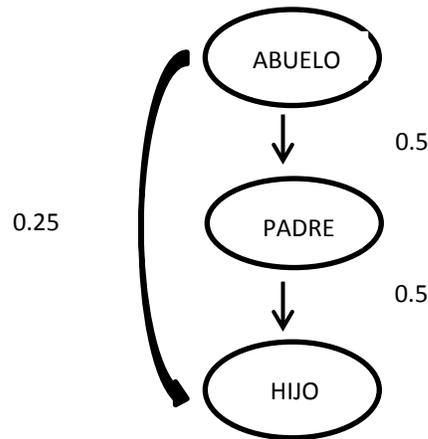


Figura 1. El Coeficiente de relación genética entre progenitores y progenie es de 0.5 porque los gametos contienen una única copia de cada gen del progenitor; esto implica que la probabilidad de transmitir un alelo determinado a su progenie es 0.5. Consecuentemente, la probabilidad de que el abuelo y el nieto compartan un alelo es el producto de ambas probabilidades, es decir 0.25.

1.2.1 ALTRUISMO DE PARENTESCO: WILLIAM HAMILTON

Un siglo después de los trabajos de Darwin, y teniendo en cuenta los aportes de la genética de poblaciones, William Hamilton cuantifica las conductas altruistas que eran observadas en diversas especies animales, siendo pionero en la teoría matemática de la evolución del altruismo. Su primer artículo, “The Evolution of Altruistic Behaviour” (1963), inicia con una frase contundente que marcaría el desarrollo de los estudios biológicos del comportamiento: “es generalmente aceptado que la conducta característica de una especie es un producto de la evolución tanto como lo es su morfología” (p. 354). Hamilton descarta que el altruismo haya evolucionado para preservar a toda la especie, argumentando que este tipo de opiniones no están confirmadas por los modelos matemáticos.

En 1964 Hamilton publica “The Genetical Evolution of Social Behaviour” (dividido en dos partes), donde su intuición básica consistió en que la selección natural no sólo actúa maximizando el éxito reproductivo individual, sino que llega más lejos tratando de extender

el máximo número de copias de genes de un individuo en generaciones futuras, ampliando de esta manera el concepto de eficacia darwiniana al añadir un componente indirecto debido al éxito obtenido a través de las interacciones con parientes (Carranza, 1997). Hamilton definió la eficacia biológica inclusiva como una medida de éxito reproductivo; el modelo describe el comportamiento de las especies cuyos organismos parece estar tratando de maximizar su “aptitud inclusiva”.

Siguiendo la anterior línea argumentativa, Maynard Smith señala que la fuerza que dirige la evolución del altruismo no es la selección de grupo (como lo propuso Wynne Edwards 1962)³, sino la “selección de parentesco”, que es básicamente la propuesta de aptitud inclusiva que ya había desarrollado Hamilton.

“... By kin selection I mean the evolution of characteristics which favor the survival of close relatives of the affected individual, by processes which do not require any discontinuities in population breeding structure. In this sense, the evolution of placentae and of parental care (including “self-sacrificing” behavior such as injury-feigning) are due to kin selection, the favorer relatives being the children of the affected individual. But kin selection can also be affective by favoring the siblings of the affected individuals (for example, sterility in social insects, inviability of cotton hybrids due to the “corky” syndrome)...” (Maynard Smith, 1964, p. 1145).

La “regla de Hamilton”, como se conoce hoy, define 3 elementos: La relación genética entre los individuos (R), el costo que entraña el comportamiento altruista para quien lo emite (C) y la ventaja que representa un acto altruista para el beneficiado (B). La ecuación de Hamilton establece que $R \cdot B > C$, y propone que el altruismo evoluciona cuando R veces B es superior a C. Dicha fórmula permite prever si la selección natural favorece la aparición del altruismo al conocer los costos y beneficios asociados a un acto altruista y el coeficiente de relación genética entre emisor y beneficiario. En este sentido, vale la pena ayudar a los parientes en proporción directa a su relación genética, calculada según la magnitud del beneficio que recibirán. En otras palabras, un gen altruista puede propagarse en una población si contribuye suficientemente a la transmisión de copias de sí mismo entre los parientes consanguíneos.

³ Para Wynne Edwards los comportamientos son adaptaciones grupales, afirmando que la selección natural actúa no sólo en los individuos, sino también en cada grupo como un todo en relación con su entorno.

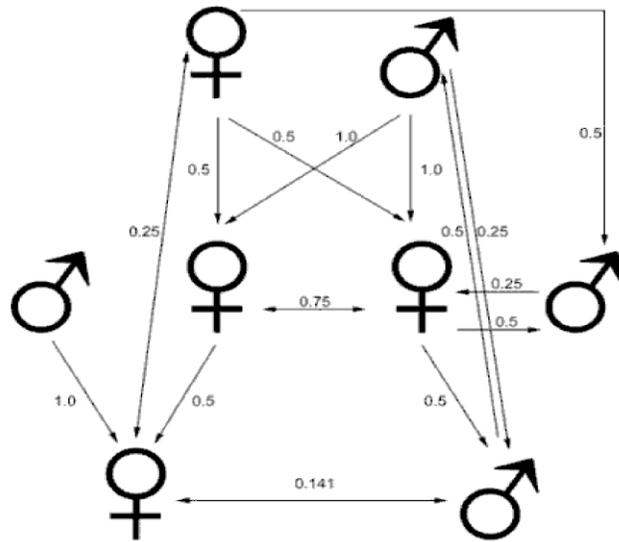


Figura 2. Haplodiploidía. Coeficiente de relación con la determinación del sexo.

Cabe señalar que la aplicación de la regla de Hamilton permite explicar el comportamiento de algunos himenópteros (hormigas, avispas, abejas) debido a la determinación del sexo por la haplodiploidía. En estos casos, la descendencia femenina se desarrolla a partir de huevos fertilizados diploides (que presentan dos conjuntos de cromosomas), mientras que los machos se desarrollan a partir de huevos no fertilizados haploides (que sólo

contienen un conjunto de cromosomas).

La figura 2, representa el coeficiente de relación genético en algunos grupos de himenópteros. La haplodiploidía acarrea una consecuencia genética importante: en virtud de la ausencia de meiosis en la producción de los espermatozoides (espermatogénesis), cuando los gametos son haploides, no poseen más que la mitad de los cromosomas de la célula de la cual descienden, al unirse a células reproductoras del sexo opuesto se recupera el número inicial de cromosomas. En los himenópteros, la meiosis se realiza en las hembras, las cuales poseen $2n$ cromosomas, pero no tiene lugar en los machos ya haploides (esta ausencia de meiosis trae consigo, a su vez, la identidad genética entre todos los espermatozoides de un mismo macho). Teniendo en cuenta dicho proceso, las hermanas obreras tienen en común todo el genoma de su padre (es decir, el 50% del total de su material genético), además, en promedio, la mitad del genoma de su madre, dando como resultado un coeficiente de relación de 0.75 entre cada una de ellas. De este modo, las hembras de la colonia están más relacionadas entre sí de lo que están con su progenitora ($R = 0,5$) y, lo que es más importante aun, de lo que estarían con su descendencia.

El beneficio que una hormiga obrera obtiene de su altruismo en términos de la propagación de sus genes cuando favorece la producción de una hermana se perderá íntegramente cuando favorece la producción de un hermano. Para que el postulado de Hamilton tuviera éxito, es necesario que las obreras del orden himenóptera fueran capaces de ejercer un control sobre la relación entre el número de machos y el de hembras; de esta manera, la inversión altruista favorece la producción de hembras hermanas antes que de machos hermanos. Sobre este planteamiento, Robert Trivers y Hope Hare (1976) aportaron varios indicios experimentales que confirmaron que en las sociedades himenópteras se invierte más en la producción de hembras que en la de machos.

Al seguir la noción de Hamilton, es preciso que se confiera una ventaja al organismo que manifiesta un comportamiento altruista, esta ventaja se define como un beneficio genético. Un individuo puede favorecer la propagación de sus propios genes ayudando a la reproducción de sus parientes, aun en detrimento de la suya e incluso a costo de su vida. De este modo, el beneficio genético sólo será efectivo a condición de que el individuo altruista oriente sus comportamientos de ayuda hacia sus congéneres. Por esto es esencial que los individuos tengan la capacidad de reconocer a sus parientes. Dado este razonamiento, la selección de parentesco no se puede considerar sin la aparición previa o simultánea de unos mecanismos de reconocimiento de los emparentados, siendo este uno de los cuestionamientos iniciales al modelo de Hamilton ¿cómo hacen los individuos para reconocer a sus parientes (*Kin recognition*)?⁴

⁴ Se han descrito por lo menos cuatro formas diferentes en que los individuos pueden reconocer el parentesco (Carranza, 1997): a) La existencia de alelos de reconocimiento: propuesta por Hamilton (1964) y difundida por Richard Dawkins (1985) con el nombre de “efecto de la barba verde”, que plantea la existencia de “alelos de reconocimiento” que expresan sus efectos fenotípicamente para permitir que sus portadores los reconozcan en otros y se comporten de manera altruista con ellos. b) Reconocimiento por simple proximidad: consiste en tratar como pariente a cualquiera que esté dentro de su hábitat (nido, madriguera, etc.). En otras palabras, recién nacidos dentro de su nicho equivaldrían a parientes. Este tipo de reconocimiento permitiría mecanismos (de engaño) tipo parasitismo de nido. El ejemplo mejor conocido es el cuco común europeo (*Cuculus canorus*). c) Reconocimiento a través de la primera experiencia: consiste en aprender que aquel con el que creces es un pariente; en este sentido, los compañeros de camada o de nido se identifican como parientes. Este reconocimiento se puede producir por el mecanismo de impronta o por el aprendizaje por interacción social. d) Reconocimiento por comparación de fenotipos: consiste en considerar como parientes a los individuos que se parecen entre ellos.

Está claro que los organismos no son capaces de elegir a sus compañeros evaluando la proporción de genes que posee en común; pero si se pueden apoyar en la percepción y el reconocimiento de señales o marcas que son expresiones del genoma. Según Jaisson (2000), en los últimos años la bibliografía muestra un gran incremento en las investigaciones científicas sobre el problema del reconocimiento de parientes: en la década de los 80s, se reportaron más de 50 artículos dedicados a este tema.

1.2.1.1 Críticas a la teoría de la aptitud inclusiva

Nowak *et al.* (2010) en su artículo “The evolution of eusociality”⁵ cuestionan y desacreditan los aportes de la teoría de aptitud inclusiva de Hamilton, despertando el interés de la comunidad científica y generando gran polémica y múltiples respuestas en apoyo al modelo de selección de parentesco que ha sido pilar en las investigaciones sobre la evolución del comportamiento social a lo largo de los últimos cincuenta años.

Según Nowak, Tarnita y Wilson (de aquí en adelante NTW) el modelo de Hamilton no ha permitido el avance investigativo en eusociabilidad. Estos autores ofrecen un modelo alternativo que afirma ser más fundamental y general que la teoría de aptitud inclusiva. Sin embargo, su propuesta es presentada de manera superficial, con poco significado biológico y práctico para la evolución de la eusocialidad (Boomsma *et al.*, 2011, Allen Herre *et al.*, 2011), y se limita a confirmar la importancia de todos los componentes que integran la aptitud inclusiva (Rousset y Lion, 2011).

A continuación, se presentan tres elementos del artículo de NTW considerados relevantes para esta investigación. En primer lugar, la comparación entre la “teoría de selección natural estándar” y la aptitud inclusiva. En segundo lugar, la evidencia y los límites del modelo de Hamilton. Por último, otros procesos como, la teoría multinivel en el escenario de las explicaciones evolutivas sobre comportamiento social.

En primer lugar, y siguiendo a Abbot *et al.* (2011), NTW cometen un error al disgregar la teoría de la aptitud inclusiva de la "teoría de la selección natural estándar".

⁵ El artículo tiene dos partes: la primera, es un corto ensayo ilustrado para el lector general. La segunda, un extenso de 43 páginas que corresponde al apéndice matemático en línea. Para realizar la siguiente crítica se consultó el ensayo corto.

We distinguish between inclusive fitness theory and standard natural selection theory, because the latter does not require fitness to be split into additive components. We have shown that inclusive fitness theory is a proper subset of the standard theory and makes no independent predictions. Any effect of relatedness is fully captured by the standard approach (Nowak *et al.* 2010, p. 1059)

NTW sostienen que la “teoría estándar de la selección natural” representa un enfoque más simple y superior que la aptitud inclusiva, dado que permite evaluar varias hipótesis en competencia y proporciona un marco exacto para interpretar las observaciones empíricas. Para estos autores el modelo de Hamilton es simplemente una extensión natural de la genética de poblaciones, por lo tanto el comportamiento de un individuo afecta el acervo genético de otros.

Sin embargo, es necesario tener claro que la selección natural dirige la adaptación de los organismos, así como la maximización de su aptitud inclusiva, y la teoría de la aptitud inclusiva se basa en la genética de poblaciones, y se utiliza para hacer predicciones falsables acerca de cómo la selección natural da forma a los fenotipos. Por lo tanto no es de extrañar que genere predicciones idénticas a los resultados obtenidos con otros métodos (Abbot *et al.* 2011).

Por otro lado, NTW cuestionan la evidencia empírica de la aptitud inclusiva:

[...] Abbot *et al.* claim that inclusive fitness theory has been tested in a large number of biological contexts, but in our opinion this is not the case. We do not know of a single study where an exact inclusive fitness calculation was performed for an animal population and where the results of this calculation were empirically evaluated. Fitting data to generalized versions of Hamilton’s rule is not a test of inclusive fitness theory, which is not even needed to derive such rules. The limitations of inclusive fitness theory are also demonstrated by its inability to provide useful calculations for microbial evolution (2011, p.E9).

Según NTW no hay investigaciones, con población de animales, en las que se realice el cálculo de la aptitud inclusiva, ni una evaluación empírica de los resultados de dicho cálculo. Estos autores, enuncian que a menudo la conexión que se hace entre los datos y la teoría es superficial; para probar la teoría de la aptitud inclusiva no es suficiente los datos sobre la relación genética y luego buscar correlaciones con el comportamiento social.

NTW hacen referencia a las limitaciones de la teoría de la aptitud inclusiva, manifestadas en la incapacidad de proporcionar cálculos útiles a la hora de explicar la evolución de las poblaciones microbiana. Sin embargo, NTW desconocen que la teoría de selección de parentesco sigue inspirando nuevas investigaciones a nivel microbiano, en relación a la influencia de agentes bacterianos en enfermedades humana (Gardner, *et al.*, 2007, y West, *et al.*, 2006). Además, como evidencia empírica de la propuesta de Hamilton, se han desarrollado varias investigaciones relacionados con el reconocimiento alélico (Jaisson, 2000); se han descrito cuatro mecanismos por los cuales los organismos pueden reconocerse (capítulo I), lo que ha generado múltiples estudios en diversos linajes, uno de los casos más documentados es el efecto de la barba verde (propuesto inicialmente por Hamilton y divulgado por Dawkins).

De igual forma, Queller y Strassmann (1998) manifiestan que la teoría de selección de parentesco, puede verse manifestada y comprobada en varias especies, dado que a un organismo puede resultarle usualmente más ventajoso ayudar a un hermano o a sus padres a reproducirse que intentarlo él mismo, comportamiento que puede ser favorecido por la selección natural. En este sentido, la eusociabilidad es una consecuencia inevitable, perfectamente explicada por la aptitud inclusiva, y favorecida por la selección natural.

Con relación al modelo de haplodiploidia, es de reconocer que suele ser tergiversado en algunos libros de texto, al ser considerado como el único modelo de reproducción de organismos sociales. Indudablemente, este fenómeno no está presente en todas las especies sociales ni en todos los insectos. Igualmente, para que el modelo de haplodiploidia se cumpla se requiere de algunas condiciones, por ejemplo, una sola reina que se aparee únicamente con un macho. Frente a esta situación se han documentado casos en los que una reina a menudo se aparee varias veces, lo que destruye la asimetría de la relación genética entre hermanos (Ver Figura 2). Además, otras especies, como áfidos, termitas y rata topo, que son eusociales no muestran la relación asimétrica. NTW indican que la hipótesis de haplodiploidia no es la única explicación, ni es necesario para la evolución de la eusocialidad, y que no ha estado en disputa en la comunidad académica.

En respuesta, a las limitaciones de la teoría de aptitud inclusiva, se retomará a Hamilton quien en su artículo “The Genetical Evolution of Social Behaviour II” (1964b) esgrime que la aplicación de su teoría debe ser prudente: “Caution is necessary in applying the present theory to Hymenoptera because of course their system of sex-determination gives their population genetics a peculiar pattern. But there seems to be no reason to doubt that the concept of inclusive fitness is still valid” (p. 29). Específicamente, en el apartado “Multiple-mating and multiple-insemination in Hymenoptera” reconoce que hay grupos de insectos que no se comportan según la explicación de haplodiploidía y enumera algunos estudios sobre múltiples inseminaciones, concluyendo que es necesario continuar realizando investigaciones que permitan conocer y comprender de mejor forma el problema de la esterilidad en las castas obreras de los insectos que son considerados sociales.

Al parecer para NTW la teoría de aptitud inclusiva está atrincherada y su estrategia para alejarla del debate evolutivo sobre comportamiento social es cuestionando (muchas veces sin fundamento) y tergiversando sus aportaciones. Se hace evidente el afán de estos autores por posicionar otros mecanismos como la selección de grupo en el contexto de las explicaciones evolutivas sobre el comportamiento social: “Other selection forces working against the binding role of close pedigree kinship are the disruptive impact of nepotism within colonies, and the overall negative effects associated with inbreeding. Most of these countervailing forces act through group selection or, for eusocial insects in particular, through between colony selection” (p. 1058).

Para estos autores, la selección de grupo (selección multinivel) es necesaria para explicar los comportamientos que mejor definen la eusocialidad. Apoyan que la selección de múltiples niveles puede promover la evolución de la cooperación. En un escenario simple, donde los desertores dominan a los cooperadores dentro de los grupos, pero los grupos de cooperadores pueden ser más exitosos que los grupos de desertores (Sober y Wilson, 1998). En este sentido, la selección de grupo puede ser un poderoso mecanismo para la evolución de la cooperación, especialmente si hay muchos grupos pequeños y si la tasa de migración entre grupos no es muy grande (Nowak, 2012).

Por último, se hará referencia a la respuesta que ofrecen NTW a las múltiples críticas que recibieron de parte de P. Abbot *et al.* (2011); J. J. Boomsma *et al.* (2011); J. E. Strassmann *et al.* (2011); R. Ferriere & R. E. Michod (2011) (entre otras publicaciones).

We show that inclusive fitness theory is not a constructive theory that allows a useful mathematical analysis of evolutionary processes. For studying the evolution of cooperation or eusociality we must instead rely on evolutionary game theory or population genetics. The authors of the five comments offer the usual defence of inclusive fitness theory, but do not take into account our new results (NTW, 2011, p. E10).

NTW proponen que la teoría de juegos y la genética de poblaciones, serían las mejores opciones para comprender el problema de eusocialidad. Sin embargo, Hamilton (1981) y Trivers (1971) ya había ido contemplada la posibilidad de emplear la teoría de juegos para la comprensión de la evolución de la cooperación (Trivers, 1971), además la selección de parentesco es completamente compatible y derivada de los trabajos pioneros en genética de poblaciones de: J.B.S Haldane, Ronald Fisher y Sewall Wright quienes con sus trabajos teóricos demostraron como las ideas de Darwin eran compatibles con la herencia mendeliana; manifestando que la selección natural puede ser comprendida al considerar diferencias en la adecuación (*fitness*) de los diferentes genotipos.

Finalmente, la respuesta de NTW de centrar los estudios de cooperación en teoría de juegos y genética de poblaciones parecer ser una opción muy limitada. Sin embargo, y aunando a las conclusiones de esta investigación, se propone contemplar otras perspectivas “emergentes” sobre la evolución del comportamiento social. Por ejemplo, modelos propuestos desde la ecología evolutiva y la teoría de construcción de nicho (ver capítulo 2). Es importante reconocer que las diferentes construcciones teóricas son fundamentales para lograr mayor comprensión del problema. Y sin duda la teoría de la aptitud inclusiva es una herramienta clave en el análisis matemático de los procesos evolutivos.

1.2.2 ALTRUISMO RECIPROCO: ROBERT TRIVERS

Basado en los trabajos de Hamilton, Trivers (1971) propone el altruismo recíproco como un enfoque complementario a la selección de parentesco; en su artículo “The evolution of

Reciprocal Altruism”, define al altruismo como “un comportamiento que beneficia a otro organismo, no estrechamente relacionado, mientras que es aparentemente perjudicial para el organismo que lo lleva a cabo. Definiendo los beneficios y los perjuicios en términos de su contribución a la aptitud inclusiva” (p. 35)⁶. Así, el comportamiento altruista o cooperativo debía convertirse en un comportamiento condicional (condicionado a la reciprocidad) para poder tener éxito adaptativo.

Aunque en su artículo de 1971 Trivers se enfoca en justificar la existencia de altruismo recíproco en la especie *Homo sapiens*, sus postulados han sido extendidos con mucho éxito a otros organismos. Su ejemplo canónico es el de un hombre que salva de ahogarse a otro con quien no está emparentado. A partir de esta situación, Trivers asume que el hombre se ahoga si su rescatador se ahoga y se salva si su rescatador se salva. Además, el gasto energético en el que incurre el rescatador es trivial en comparación con las probabilidades de supervivencia del otro individuo.

De esta situación se hace un análisis interesante sobre la relación de costo en la que incurre quien intenta salvar al individuo que se ahoga y el beneficio que obtiene aquel que va a ser rescatado. Hasta este punto, la relación parece desigual dado que el beneficio del acto altruista para el receptor es mayor que su costo (es importante aclarar que el costo y el beneficio se definen como el aumento o la disminución de la probabilidad de que los alelos relevantes se propaguen en la población). Pero Trivers continúa con su ejemplo planteando que si la situación puede invertirse y en algún momento futuro el individuo rescatista se está ahogando, se habría generado un beneficio a largo plazo si las posibilidades de supervivencia son entonces invertidas (i.e. el rescatador es ahora rescatado).

⁶ El trabajo de Trivers (1971) ha sido muy influyente en mostrar que la cooperación puede ser favorecida entre no parientes. Él redefinió la aptitud inclusiva en términos de altruismo recíproco (al parecer en el corto plazo, en lugar de una aptitud directa a largo plazo). Al ser un comportamiento condicionado a la reciprocidad se genera a largo plazo un beneficio directo para actor o emisor; promoviendo una interacción de beneficio mutuo (+/+) que podría ser denominada cooperación.

Si un individuo no paga el costo de la cooperación en un corto plazo, entonces no va a ganar el beneficio de la cooperación a largo plazo. Es presumiblemente que por esta razón que Hamilton (1996, p. 263) considera que el altruismo recíproco estuvo mal denominado. Algunos autores han utilizado términos alternativos como la "reciprocidad" (Alexander, 1974), o la “cooperación recíproca”.

Es importante aclarar que Trivers considera “situación altruista” a aquella en la que un individuo puede prescindir de un beneficio hacia otro mayor que el costo que implica el acto altruista. La posibilidad de selección de un comportamiento altruista aumenta cuando se cumplen tres condiciones: 1) hay muchas situaciones altruistas, 2) un altruista interactúa repetidamente con el mismo grupo pequeño de individuos y 3) los pares de altruistas están expuestos simétricamente a “situaciones altruistas”, de tal manera que los dos son capaces de rendir beneficios más o menos equivalentes entre sí. Algunos parámetros biológicos de las poblaciones que afectan dichas condiciones son: la longitud de vida de los integrantes (posibilidades de reciprocidad aumentan con la longevidad), patrón de dispersión (una baja tasa de dispersión favorece el altruismo recíproco) y el grado de independencia mutua (individuos que viven en grupo son más dependientes entre sí que aquellos que viven en solitario). Otros factores biológicos importantes incluyen la presencia y el tipo de los padres, la estructura de jerarquía de dominación y la ayuda en el combate. Trivers (1971) predijo que si se cumplen las tres condiciones principales y los parámetros biológicos son estables, entonces el altruismo recíproco evolucionaría como una adaptación de esa población.

Una de las críticas que se le hacen a este modelo es que tiene demasiadas asunciones, y es poco probable que el mecanismo de reciprocidad sea de importancia general fuera de los seres humanos, debido a que las condiciones requeridas pueden ser extremadamente restrictiva (Dugatkin 1997, Clutton-Brock 2002, Hammerstein 2003, Stevens y Hauser, 2004). Se presupone una serie de condiciones para que una acción aparentemente desinteresada se explique a través del altruismo recíproco pero, ¿se cumplen estas condiciones en los intercambios en la vida real? En el ejemplo de Trivers (1971), el individuo rescatador presenta, al parecer, una “mente calculadora” que es capaz no sólo de evaluar las posibilidades de éxito del rescate, sino también la relación costo/beneficio entre su gasto de energía y el incremento de las posibilidades de que sobreviva el hombre que está ahogándose. Aceptando que un experto nadador sea capaz de calcular de forma instantánea la relación entre su gasto energético y el beneficio que recibiría aquel que se está ahogando, no es claro que sea posible calcular (ni siquiera tras una deliberación razonable) la probabilidad de que su acción sea susceptible de reciprocidad en un momento

posterior. Esto en el modelo de Trivers es una condición necesaria, aunque no suficiente, para que tenga lugar un acto altruista (sin esa certeza no habría rescate y es precisamente esa certeza la que no resulta adecuado presuponer).

Con todo, según Trivers es posible afirmar que el altruismo recíproco juega un papel fundamental en la especie humana y que se pueden encontrar ejemplos de él en números contextos y en todas las culturas conocidas; algunas situaciones que podrían contar como altruismo son: ayuda en situación de peligro; compartir alimento, herramientas y conocimiento; ayudar a enfermos, heridos, niños y ancianos. Trivers (1971) describe algunos mecanismos psicológicos que subyacen al altruismo recíproco en humanos: 1) un complejo sistema de regulación, 2) la amistad y las emociones de agrado y desagrado, 3) la agresión moralista, 4) la gratitud, la compasión y la relación costo/beneficio de un acto altruista, 5) la culpa y el altruismo (restaurador) reparativo, 6) el engaño sutil: la evolución de los imitadores 7) la detección del tramposo sutil: la honradez, la confianza y la desconfianza, 8) interacciones multipartidistas y, por último, 9) la plasticidad del desarrollo.

Dado el objetivo de este trabajo, me centraré sólo en dos de estos mecanismos. En primera instancia, la relación costo/beneficio que Trivers ubica como un parámetro importante en la determinación del altruismo recíproco, ya que es sobre la base del costo y el beneficio que los seres humanos decidirían actuar de forma altruista. Esta relación es, a su vez, fundamental para comprender la aparición de otros mecanismos; por ejemplo, según este autor, la emoción de gratitud debió haber sido seleccionada para regular la respuesta hacia actos altruistas (por lo tanto, ésta es sensible a la relación costo/beneficio). De forma similar, la emoción de simpatía debió ser seleccionada para motivar los comportamientos altruistas ante situaciones difíciles para el destinatario (cuanto mayor sea el beneficio potencial para el receptor, mayor será la simpatía y es más probable que se genere un acto altruista, incluso ante extraños o individuos no gratos). En síntesis, la selección natural operó favoreciendo en los seres humanos la sensibilidad para reconocer el costo y el beneficio que implica un acto.

Otro mecanismo importante es la detección de engañadores sutiles (*Subtle cheater*); según Trivers (1971) la selección debió favorecer la habilidad de detectar y discriminar a los engañadores o tramposos, quienes no tendrían éxito adaptativo en una especie donde operara el altruismo recíproco. Pero la situación cambia cuando se trata de engañadores sutiles: en este caso los individuos simulan interacciones equitativas, pero intentan devolver menos de lo que el otro les ha dado; aquí se conserva una relación de beneficio, pero no tan óptima como lo sería si no hubiera engañadores. En otras palabras, aquellos individuos que cooperen pueden aumentar su aptitud con relación a los que no cooperan, debido al rechazo, por parte de los miembros cooperantes, hacia los que defraudan.

De este modo, se genera la necesidad de identificar a los tramposos sutiles para negarles la cooperación, sin este mecanismo el altruismo no hubiera podido extenderse por selección natural más allá del círculo familiar. Según Trivers, si entre individuos de una especie evolucionan comportamientos sociales y cooperativos hacia aquellos que no son sus parientes, ellos estarán por fuerza bajo una presión selectiva para evolucionar mecanismos que les permitan detectar a los que no cooperan (o a los que aparentemente cooperan con miras a hacer una jugada tramposa cuando se vean atraídos por un beneficio mayor). Los organismos que en su comportamiento den muestras de altruismo recíproco *tendrían* que disponer de esos mecanismos, pues éstos constituyen el elemento condicional que posibilitaría el altruismo más allá del estrecho círculo familiar (Rosas, 2005).

Aunque Trivers (1971) no modeló su propuesta desde la teoría de juegos. Nunca desconoció la posibilidad de que el altruismo recíproco pudiera ser comprendido bajo esta noción: “The relationship between two individuals repeatedly exposed to symmetrical reciprocal situations is exactly analogous to what game theorists call the Prisoner's Dilemma (Luce and Raiffa, 1957; Rapoport and Chammah, 1965), a game that can be characterized by the payoff matrix” (p. 38). De igual forma, argumenta que Hamilton contempla la posibilidad de reformular el altruismo recíproco en términos de la teoría de juegos.

En consecuencia, las explicaciones del altruismo recíproco de Trivers fueron desarrolladas posteriormente por Axelrod y Hamilton (1981) y Axelrod (1984), y popularizadas por Dawkins (1985), a través de su integración con la teoría evolutiva de juegos, especialmente con el modelo del dilema del prisionero, desarrollado a continuación.

1.2.3 LA TEORÍA DE LA ELECCIÓN RACIONAL Y LA TEORÍA DE JUEGOS

Hasta este punto, se han descrito las propuestas de Hamilton de aptitud inclusiva y Trivers de reciprocidad, ambos autores contemplan la posibilidad de modelar sus proyectos bajo la teoría de juegos. Por lo tanto, es importante reconocer las relaciones entre la teoría de elección racional y la biología evolutiva. Haciendo evidente la influencia de dicha teoría en el debate de la evolución del altruismo y la cooperación, específicamente con la estrategia *Tit For Tat* propuesta por de Axelrod y Hamilton, que será desarrollada a continuación.

La Teoría de la Elección Racional (TER) se ocupa de analizar cómo eligen los individuos, de entre un conjunto posible de acciones, aquella que conduce al mejor resultado según sus preferencias. En palabra de Di Castro (2002) “decidir racionalmente es resolver un problema de maximización; es decir, elegir la estrategia que mejor satisface los deseos del agente dadas sus creencias y restricciones” (p. 47).

En biología, una de las aplicaciones más extendidas de la TER es la teoría de juegos entendida como el estudio del comportamiento estratégico cuando dos o más individuos interactúan y cada decisión es resultado de lo que uno espera que el otro haga. Aquí el comportamiento es estudiado a través de modelos matemáticos que describen el conflicto y la cooperación entre individuos inteligentes que toman decisiones. En la medida en que los agentes actúan teniendo en cuenta las acciones de los demás, tales decisiones se consideran estratégicas (Méró, 1998). A diferencia de las versiones clásicas de la TER, en la teoría de juegos el agente ya no está solo, sino que se enfrenta a otros que, como él, actúan racionalmente y presentan una capacidad de previsión estratégica no controlable por los demás.

La teoría de juegos se puede estudiar desde dos aproximaciones distintas al análisis de una situación de interacción entre individuos: *juegos no cooperativos* y *juegos cooperativos*. En los *juegos no cooperativos* o competitivos cada jugador busca su máximo beneficio, prohibiéndose expresamente cualquier tipo de acuerdo previo entre jugadores. Esta rama estudia las diferentes estrategias que puede emplear cada uno de los jugadores. Es importante destacar que en este tipo de juegos existe una función de pagos asociada a cada jugador, la cual depende de las estrategias que se empleen. En otras palabras, los individuos toman sus decisiones de manera independiente uno del otro, aunque conocen a sus oponentes y las posibles estrategias que estos pueden usar; los participantes son individuos egoístas que tratan de predecir el comportamiento de su oponente e intentan actuar en beneficio propio para obtener el máximo de pago. Es evidente que en este tipo de juego no se alcanza ningún nivel de cooperación, el mejor ejemplo de esta categoría es el “Dilema del prisionero”:

“La policía arresta a dos sospechosos. No hay pruebas suficientes para condenarlos y, tras haberlos separado, los visita a cada uno y les ofrece el mismo trato. Si uno confiesa y su cómplice no, el cómplice será condenado a la pena total, diez años, y el primero será liberado. Si uno calla y el cómplice confiesa, el primero recibirá esa pena y será el cómplice quien salga libre. Si ambos confiesan, ambos serán condenados a seis años. Si ambos lo niegan, todo lo que podrían hacer sería encerrarlos durante seis meses o un año por un cargo menor” (*Adaptado de Binmore, 1994*).

Dada esta situación se presentan dos opciones: confesar o no confesar, que técnicamente se nombran como cooperación o deserción. El problema se reduce a decidir qué opción se debe tomar: Si los sospechosos actúan de manera egoísta, la condena será más larga, y si los dos actúan de forma altruista, acaban con una condena breve; si uno confiesa y el otro no, el que confiesa saldrá libre y el que cooperó (no delator) cumplirá toda la pena.

PRIMER CÓMPLICE	SEGUNDO CÓMPLICE	
	COOPERAR (confiesa)	DEFRAUDAR (no confiesa)
COOPERAR (confiesa)	-6, -6	0, -10
DEFRAUDAR (no confiesa)	-10, 0	-1, -1

Para modelar esta situación se utiliza una matriz de pagos, que es un método para representar decisiones bajo una condición de incertidumbre. En este caso, las columnas corresponden a las alternativas de decisión y las filas son los eventos posibles; los elementos de la matriz son las consecuencias de las combinaciones entre las alternativas y los eventos. El primer número de cada celda indica lo que gana el primer cómplice, mientras que el segundo indica lo que gana el otro; ir a la cárcel es una “ganancia negativa”, por lo que se indica con un signo de menos. En este juego el mejor resultado que se puede obtener es cero. Son varios los investigadores que proponen al dilema del prisionero como un potente marco matemático para modelar el problema de la cooperación (Hammerstein, 2003; Stevens y Hauser, 2004), donde se tiene en cuenta los costos y benéficos en los que incurren los jugadores.

Por otro lado, en la categoría de *juegos cooperativos o coaliciones* los jugadores disponen de mecanismos que les permiten tomar acuerdos vinculantes previos al juego. En este caso, los jugadores pueden cooperar formando coaliciones de jugadores con el fin de obtener mayores beneficios. No es necesario analizar las estrategias sino el reparto de beneficios entre los jugadores que forman la coalición, de lo que deriva el análisis de la importancia o influencia que ha tenido cada jugador en la obtención de ese beneficio (necesario para proponer un reparto de beneficios adecuado).

- **Biología y Teoría de juegos**

La teoría de juegos, desarrollada por John von Neumann y por Oskar Morgensten (1944), fue primero aplicada en sociología y economía y posteriormente extendida a la biología por Richard Lewontin (1961), aunque su difusión se debe a los trabajos de Maynard Smith y Price en la década de los 70s. Esta teoría ha resultado muy prolífica en varias ramas de las ciencias sociales y naturales; en el caso de la biología, ha sido de mucha utilidad para modelar problemas como la selección de grupo y la el altruismo recíproco.

Desde la publicación de *El origen de las especies* se crea una imagen del proceso evolutivo donde la adaptación del organismo es resultado de la competencia por la supervivencia y la reproducción. Con la frase de Spencer de, “lucha por la existencia”, se sugiere que entre los

organismos se genera una pugna constante por los recursos para poder sobrevivir y, es ésta noción de competencia la que se intenta modelar a través de la teoría evolutiva de juegos. Sumando a esto, un punto que ha sido decisivo para la adopción de la teoría de juegos es que desde la década de los 60 hay una fuerte inclinación a pensar que la selección natural actúa principalmente a nivel de los individuos y no en los niveles superiores de organización biológica (Hammerstein, 1998).

La posible conexión entre biología evolutiva y teoría de juegos, tiene que ver con la similitud entre la noción biológica evolutiva de *aptitud* y la noción económica de *utilidad* (Schulz, 2014 Sterelny 2012; Okasha 2007); se asume que tanto el éxito evolutivo como el económico están basados en la maximización de lo que es fundamentalmente la misma unidad: en biología el *fitness* y en economía la utilidad. Indicando que los conocimientos de un dominio pueden trasladarse al otro, generando nuevas vías para el progreso en los dos temas.

There exist deep and interesting connections, both thematic and formal, between evolutionary theory and the theory of rational choice, despite their apparently different subject matter. These connections arise because a notion of optimization or maximization is central to both areas. In rational choice theory, agents are assumed to make choices that maximize their utility, while in evolutionary theory, natural selection “chooses” between alternative phenotypes, or genes, according to the criterion of fitness maximization. As a result, evolved organisms often exhibit behavioural choices that appear designed to maximize their fitness, which suggests that the principles of rational choices might be applicable to them. (Okasha y Binmore, 2012. p. 4)

1.2.3.1 Evolución de la cooperación: Axelrod y Hamilton

Basados en el trabajo realizado por Trivers (1971), Axelrod y Hamilton (1981) utilizaron la teoría de juegos (particularmente, el modelo del dilema del prisionero iterado) para predecir cuándo el llamado “altruismo recíproco” debería evolucionar. Una vez más, decenas de estudios empíricos siguieron al desarrollo de este modelo.

En su proyecto intentaron responder las siguientes preguntas: ¿en qué casos debe una persona cooperar con otra (y en cuáles debe ser egoísta)?, ¿debe un amigo continuar haciendo favores a otro que nunca se los hace a él?, ¿con qué intensidad deben los Estados Unidos esforzarse en castigar a la Unión Soviética a causa de un determinado acto hostil y a

qué normas de comportamiento deben ajustarse los EEUU para conseguir de la URSS una conducta cooperativa? Esto con el fin de comprender cómo opera y cómo se estabiliza la cooperación entre las poblaciones humanas (es interesante observar que de fondo hay un interés económico y político marcado por el momento histórico en que se estaba desarrollando esta teorización; Axelrod, 1984).

Para representar el tipo de situaciones que generan los anteriores problemas fue necesario recurrir al dilema del prisionero en su versión iterativa. Axelrod invitó a expertos en el tema a presentar programas para un torneo computarizado del dilema del prisionero (como se comentó más arriba, este juego consiste en dos posibles movimientos, “cooperar” o “defectar”). Los programas que participaron fueron presentados por psicólogos, economistas, sociólogos, politólogos y matemáticos, resultando ganadora la estrategia TFT (“*Tit For Tat*” en inglés, traducido como “toma y dame”). De manera general, esta estrategia consiste en cooperar en la primera interacción del juego y después actuar como actuó el oponente en la ronda anterior (de este modo, se castiga a quién no coopera y se recompensa al que sí lo hace).

La estrategia TFT sólo es viable si de entrada hay un número pequeño de individuos dispuestos a cooperar; en este escenario, ellos obtendrían un mejor resultado que los tramposos, mientras que estos últimos se estarían traicionando todo el tiempo. Este requisito le da viabilidad a la estrategia y permite que, una vez establecida, resulte robusta, dado que ninguna otra estrategia que no sea “amable” (es decir, que no comience cooperando) puede obtener mejores resultados y, por ende, extenderse, lo que la hace una estrategia evolutiva estable (ya que es refractaria a estrategias invasoras que no comiencen cooperando).

Un concepto importante de la estrategia TFT es el perdón que consiste en que el programa “perdonaba” a un individuo que hubiera comenzado compitiendo si en una interacción posterior se mostraba dispuesto a recurrir a la cooperación; en otras palabras, la estrategia

no guardaba rencores⁷. La estrategia TFT ofrece una alternativa para comprender cómo es que la cooperación basada en la reciprocidad puede prosperar en un ambiente diversificado. Una vez que ha sido adoptada por la totalidad de una población, su estabilidad evolutiva le permite resistir la invasión de estrategias mutantes. Finalmente, la aptitud de un individuo depende de cómo se comporte y de quien sea su compañero.

Axelrod y Hamilton (1981) se preguntaron cuáles son las consecuencias de este modelo para la evolución biológica y aportaron evidencias teóricas y empíricas de cómo el altruismo podría proliferar en las interacciones de los individuos, los grupos y las organizaciones. Con la estrategia TFT queda implícito que, en juegos iterados, la estrategia individualista de defección (que busca la maximización en el corto plazo) no funciona porque, cuando la probabilidad de volverse a encontrar es alta, los agentes no estarán dispuestos a ser explotados y repelerán la traición; por lo tanto, si se coopera una vez, lo más probable es que se cooperará en las siguientes ocasiones.

Sumado a lo anterior, Axelrod y Hamilton (1981) afirman que es posible aplicar su propuesta al comportamiento de cualquier grupo taxonómico. No es preciso que los organismos tengan cerebro o capacidades cognitivas muy sofisticadas para que utilicen una estrategia como TFT; por ejemplo, el dominio bacteria es sensible a aspectos específicos de su ambiente y, particularmente, a su entorno químico, ello implica que las bacterias pueden variar sus interacciones dependiendo de las condiciones del ambiente circundantes. La conducta de las bacterias puede afectar la adaptación o el estado físico de los organismos que conviven con ellas. Aunque Axelrod y Hamilton (1981) contemplan que las estrategias bacterianas pueden responder de diversas formas al ambiente, las bacterias no tienen que “recordar” ni “interpretar” una situación compleja y, probablemente, tampoco sean capaces de discriminar entre los distintos orígenes de cambios adversos o benéficos.

⁷ Es importante recordar que los términos usados como rencor, amable, perdón. etc, no asumen ninguna conciencia sino que son meras etiquetas conductuales.

1.2.4.2 Críticas a la teoría de juegos

Como último punto de este capítulo, y sin desconocer la importancia de la teoría de los juegos en la sociedad, se harán algunos apuntes para una futura crítica a dicha teoría:

a) Creer que la selección natural es una fuerza racional:

Para algunos investigadores, el principio de racionalidad que predica la teoría de juegos guarda relación con la teoría darwiniana; al asumir la selección natural como un proceso que determina los *fitness* de los rasgos que están presentes en una población. Para otros autores, como Sober (1998) la teoría de juegos asume la selección natural como un agente “consciente” capaz de elegir rasgos sobre la base de *fitness*.

Este autor, enfatiza la diferencia entre *deliberación* como proceso llevado a cabo por un organismo que tiene una mente capaz de considerar una serie de acciones alternativas y elige la que permite avanzar mejor en sus objetivos. Por otro lado, *la evolución* como un proceso que implica una población de organismos, que pueden o no tener mente. Cuando la población evoluciona por selección natural, los organismos presentan características diferentes; el rasgo que evoluciona es la que más favorece las probabilidades de supervivencia y reproducción de los organismos.

En este sentido, la deliberación implica un cambio que se produce en un individuo, por otro lado, la evolución efectúa un cambio en la composición de una población (los individuos no tienen que cambiar sus rasgos en absoluto). Además, el resultado de evolución por selección natural es determinado por la eficacia de los rasgos que están presentes en la población, y el resultado de la deliberación racional es determinado por las utilidades esperadas de las acciones que el agente considera esenciales. En la selección natural, el rasgo más apto evoluciona; en la deliberación racional, el acto con mayor utilidad es el que el agente elige. Sober (1998) enfatiza en la importancia de aclarar que, tanto la utilidad como la aptitud (*fitness*) son dos procesos diferentes. La aptitud es una propiedad objetiva de un organismo; no tiene nada con lo que piensa el organismo. Y la utilidad es una cantidad subjetiva, que refleja lo mucho que el agente le gusta o no un posible resultado, en otras palabras sus preferencias.

b) Presuponer la no comunicación en las interacciones que conducen a cooperación:

Según los presupuestos de la teoría de juegos, tipo dilema del prisionero, los agentes no tienen comunicación, aunque conocen las posibles estrategias del otro jugador, no se establece comunicación alguna entre ellos, cómo se desarrollará en el capítulo 3, la comunicación es un mecanismo fundamental para que se generen acciones colectivas coordinadas. Por lo tanto, se considera que una limitación de la teoría de juegos es su incapacidad para aceptar que el resultado se sigue de un punto de partida poco realista e, incluso, prefabricado para obtener el resultado. Los participantes simplemente no pueden llegar a acuerdos entre ellos, no hay comunicación. Cada uno tiene que tomar sus decisiones de manera independiente, sin poder presionar o incidir por otros medios en las decisiones de otros.

Con lo anterior, no se argumenta que la teoría de juegos sea inconsistente; al contrario, los resultados de la teoría de juegos son consistentes solamente dentro de sus presupuestos, tan sólo en esta investigación se pone de manifiesto que, la falta de comunicación cierra la posibilidad de que los individuos puedan coordinar su acción colectiva para generen beneficio mutuo (capítulo III).

c) No contemplar a los individuos como parte de un medio ambiente dinámico.

Una matriz de pago considera las interacciones entre un par de individuos, permitiendo ver la modificación en la aptitud que una persona recibirá en función de su propia estrategia (coopera o defrauda) y la de su pareja. En este tipo de juegos los agentes o jugadores son extraídos de su contexto natural o de su población.

Dicha situación, desconoce presupuestos biológicos fundamentales de los individuos y de los grupos en general. Por ejemplo, no tiene en cuenta las condiciones ambientales y ecológicas y su incidencia en el organismo, elemento fundamental de la TCN, en este sentido tampoco se contempla la dinámica de las poblaciones biológicas. Elemento que es importante si se desea conocer como los grupos generan beneficio mutuo. De igual forma, Shubik (2000) enfatiza que una de las limitaciones de los modelos en la teoría de los juegos es que dentro de ellos no tienen cabida la innovación, las mutaciones y la retroalimentación

entre el juego y su ambiente, especialmente en modelos que simulan la interacción entre seres humanos dejan de lado elementos básicos como son por ejemplo la incidencia de las emociones en el momento de toma de decisiones.

RECAPITULACIÓN I

Las raíces del debate sobre la evolución del altruismo biológico inician con Charles Darwin y su publicación *On the Origin of Species* (1859), quien advirtió de algunos comportamientos (esterilidad en las castas trabajadoras de los insectos sociales, centinelas y sus llamadas de alerta en aves y en mamíferos) que no eran compatibles con su propuesta de selección natural, dando como resultado la famosa paradoja del altruismo: un individuo es altruista biológicamente cuando aumenta la capacidad de supervivencia y reproducción de otros individuos a costa de su propia aptitud, si este fuera un rasgo heredable, y los altruistas beneficiarían a otros que no tuvieran ese rasgo, al operar la selección natural los altruistas se extinguirían.

Hamilton (1963, 1964) retomando la propuesta de Darwin y apoyado en la genética de poblaciones explica cómo un comportamiento altruista puede ser seleccionado presentando un modelo de “aptitud inclusiva” basado en la reproducción diferencial de los parientes. Su propuesta es sintetizada en la ecuación $R \cdot B > C$ (siendo (R) la relación genética entre los individuos, (C) el costo que entraña para el altruista y (B) la ventaja que representa un acto altruista para el beneficiado), que permite calcular cuando la frecuencia de un gen altruista puede aumentar en una población. Según su modelo valdría la pena ayudar a los parientes en proporción directa con su relación genética, calculada según la magnitud del beneficio que recibían.

Según Hamilton, los individuos pueden aumentar su aptitud desde dos vías distintas: aptitud directa a través de la reproducción por medio de la producción de descendientes, y aptitud indirecta por el aporte a la supervivencia de individuos emparentados que no son descendientes. La suma de la aptitud directa e indirecta da como resultado la “aptitud inclusiva”. Es importante recordar que la aptitud en Darwin hace referencia al número relativos de individuos que sobreviven y se puede reproducir, y la noción de aptitud

inclusiva hace referencia al número relativo de alelos que pasa de una generación a otra, ya sea como resultado de su propio éxito reproductivo o el de los individuos emparentados.

Hamilton, usó su hipótesis para explicar la evolución de castas estériles entre los insectos sociales, mostrando como los genes aparentemente desfavorables pueden aumentar su transmisión indirecta ayudando a otros individuos (por lo general parientes cercanos) con los que puedan compartir el mismo gen y de esta manera la selección natural podría favorecer el altruismo o la limitación de conflicto bajo una amplia gama de condiciones. Desde la perspectiva darwiniana la selección natural actúa maximizando el éxito reproductivo del individuo, pero Hamilton proyectó este hecho con la idea de que el individuo no solo se beneficia con la propagación de sus propios genes, sino que puede beneficiarse si favorece de algún modo la extensión en número de copias de los genes que comparte con otros individuos (familiares), ayudándolos o contribuyendo al éxito reproductivo de sus parientes.

Roberts Trivers (1971), basado en la propuesta de Hamilton, plantea que el altruismo puede ser explicado no solo por “aptitud inclusiva”, sino por una relación recíproca entre los individuos de una población, sin apelar a relaciones de parentesco. Según la relación entre costos y beneficios, si existe un intercambio de comportamientos o un acto altruista entre dos individuos en el que el beneficio para el receptor es mayor que el costo para el altruista, a través de tiempo ambos participantes obtendrán un beneficio neto.

Para que sea factible este tipo de modelo, son necesarias algunas condiciones: que exista la posibilidad de varias oportunidades para la acción altruista, que un determinado actor interactúe en varias ocasiones con el mismo grupo, y que los pares de altruistas estén expuestos “simétricamente” a las oportunidades altruistas, sumando a ello, se debe tener en cuenta algunos parámetros biológicos relacionados con el crecimiento y desarrollo de los organismos. Uno de los problemas que surge a la propuesta de Trivers es que existe una demora temporal entre el pago del costo y la recepción del beneficio por parte del altruista, esta demora temporal ocasiona que el receptor no retribuya el beneficio (*free rider*), lo que

lleva a considerar mecanismos (castigo, reputación, vigilancia) que regulan y hagan viables la interacción recíproca.

No se puede desconocer la intrincada relación que se ha generado entre la teoría de juegos y la teoría evolutiva; en la década de los sesenta Lewontin utiliza dicha teoría para sus explicaciones evolutivas, años después Maynard Smith la emplea para comprender las conductas animales, modelando las interacciones de los individuos en función de maximizar su *fitness*. De igual forma, Hamilton (1981) y Trivers (1971) consideran importante el uso de la teoría de juegos en la comprensión del comportamiento social.

Robert Axelrod (1981), dando respuesta a las iniciativas de Hamilton y Trivers, usa la matemática de la teoría de juegos para predecir cuándo el llamado “altruismo recíproco” debería evolucionar. Utiliza el juego llamado Dilema del prisionero, de forma interactiva, con el fin de hallar una buena estrategia. Axelrod invita a expertos en teoría de juegos a presentar programas para un Torneo Computarizado del Dilema del Prisionero (similar a los torneos de ajedrez por computador). Este juego consiste en dos posibles movimientos, “cooperar” y “defectar”, mostrando cómo la cooperación basada en la reciprocidad puede darse en un mundo asocial. Los programas que participaron fueron presentados por psicólogos, economistas, sociólogos, politólogos, y matemáticos, siendo el programa ganador *TIT FOR TAT* (TFT traducido como TOMA Y DAME), esta estrategia es “sencilla”, se inicia cooperando, y después cada jugador sigue la jugada anterior.

En el primer capítulo se enfatiza la relación costo/beneficio y la idea de maximización del *fitness*. Las propuestas aquí presentadas: aptitud inclusiva, altruismo recíproco y estrategia TFT, explican la evolución y mantenimiento de la cooperación bajo la directriz de la administración del beneficio. En este sentido, las interacciones entre los individuos son evaluadas desde la relación costo/beneficio. Desde la biología evolutiva el razonamiento de costo/beneficio se emplea, como su nombre lo indica, para evaluar los costos y beneficios de los rasgos y determinar su viabilidad. Bajo la lógica de que aquellas situaciones dónde los beneficios superan el costo los rasgos serán exitosos. Por lo tanto, las explicaciones clásicas, apoyadas en los postura neodarwiniana, intentan justificar cómo comportamientos altruistas y cooperativos pueden ayudar a los individuos a maximizar su *fitness*.

CAPÍTULO II

“PERSPECTIVAS EMERGENTES” SOBRE LA EVOLUCIÓN DEL ALTRUISMO Y LA COOPERACIÓN

Con el objetivo de propiciar un escenario fértil que permita generar nuevas preguntas que contribuyan a la discusión general sobre la evolución del altruismo y la cooperación, en este capítulo se presentan dos posturas “emergentes”⁸ que, desde diferentes marcos conceptuales, amplían las aportaciones de Darwin y enriquecen la discusión sobre la evolución del comportamiento social, sin desconocer la presencia e importante papel de la selección natural y sexual en los sistemas biológicos (Fuentes, 2009): la aproximación a la evolución de la cooperación desarrollada por Deborah Gordon desde la ecología evolutiva y la explicación del altruismo en términos de teoría de construcción de nicho propuesta por MacKinnon y Fuentes.

De acuerdo con Fuentes (2009), en los últimos 20 años han surgido, dentro de la teoría evolutiva, una serie de propuestas “emergentes” que están transformando de manera radical la forma en que entendemos la evolución biológica. No obstante, considero que, para percibir de mejor forma la relevancia de estas nuevas aproximaciones, es necesario comprender cómo es que surgieron sus preguntas. Aunque reconozco que a lo largo del siglo XX la discusión biológica estuvo marcada por una gran diversidad de desacuerdos teóricos, en este capítulo me centrare sólo en aquel que considero más relevante para el problema de la evolución de comportamiento social, el debate de la unidad sobre la que opera la selección: el individuo o el grupo. Por ello, iniciaré desarrollando la propuesta de selección de grupo y sus puntos de divergencia con la aproximación neodarwiniana, intentado mostrar que ellos permean las explicaciones que Gordon y MacKinnon y Fuentes ofrecen sobre la naturaleza y surgimiento del altruismo y la cooperación.

⁸ El término emergencia es tomado de Fuentes 2009 y hace referencia a las tendencias evolutivas de las dos últimas décadas.

2.1 LA TEORÍA DE SELECCIÓN DE GRUPO

Como se vio en el Capítulo 1, las explicaciones neodarwinianas del altruismo y la cooperación surgen en un contexto intelectual marcado por un añejo debate sobre el nivel en el que opera la selección natural. Poco tiempo después de la publicación de *El origen de las especies*, autores como Kropotkin (1902) ya defendían, contra la ortodoxia darwiniana representada por Huxley, que la selección natural podía favorecer conductas “para el bien del grupo”. Esta intuición fue enriquecida y desarrollada posteriormente por Williams (1966), quien defiende que las poblaciones de animales utilizan señales hormonales y mecanismos sociales como la defensa de territorio, jerarquías de dominación y agrupaciones que ayudan a regular la dinámica colectiva para evitar el uso excesivo de los recursos disponibles, de tal forma que aquellos grupos que mejor podían autorregularse tendrían una ventaja evolutiva.

Es precisamente contra la posibilidad de que la selección natural tienda a favorecer a los grupos más cohesionados y autorregulados que Hamilton y Trivers postulan sus modelos de selección de parentesco y altruismo recíproco, donde la existencia de conductas prosociales se justifican al mostrar que ellas, de hecho, pueden resultar ventajosas para el mismo individuo que las emite, sin que sea necesario apelar en ningún momento al “bien del grupo” (Powers, 2010). En este sentido, Hamilton (1963) comenta que:

In particular this theory [of natural selection] cannot account for any case where an animal behaves in such a way as to promote the advantages of other members of the species not its direct descendants at the expense of its own. The explanation usually given for such cases and for all others where selfish behavior seems moderated by concern for the interests of a group is that they are evolved by natural selection favoring the most stable and co-operative groups. But in view of the inevitable slowness of any evolution based on group selection compared to the simultaneous trends that can occur by selection of the classical kind, based on individual advantage, this explanation must be treated with reserve so long as it remains unsupported by mathematical models (p. 354).

Sin embargo, alrededor del concepto de selección grupo, al igual que con los de altruismo y cooperación, se ha generado una confusión semántica (West *et al.* 2007; Wilson 2007), por lo que no hay razones *a priori* para suponer que las críticas de Hamilton (y otros) apliquen por igual a las diferentes formas de comprender la “selección de grupo”. En este sentido, West *et al.* (2007) resumen dos maneras principales en que se ha entendido este concepto

(las nociones “vieja” y “nueva”) y proponen el esquema de la Figura 3 para diferenciarlas; los círculos oscuros representan a los individuos egoístas y los círculos blancos representan a los individuos altruistas. El cuadro A muestra la “vieja noción”, con grupos bien definidos y con un escaso flujo de genes entre ellos (línea continua); aquí la competencia y la reproducción es entre los grupos, suponiendo que aquellos con más cooperadores presentarían mayor éxito, aunque los individuos egoístas puedan propagarse en su interior. Las críticas de Hamilton aplican perfectamente a esta forma de comprender la selección de grupo dado que las ventajas individuales de los egoístas al interior del grupo son más fuertes que las presiones selectivas que tienden a favorecer a los grupos más cooperadores, por lo que, a medida que avanza el tiempo, los altruistas (y toda la población) tienden a desaparecer.

Por otro lado, el cuadro B muestra la “nueva noción”, con grupos definidos de manera arbitraria (líneas discontinuas) y la posibilidad de mayor flujo genético entre ellos. Aquí, los grupos hacen diferentes contribuciones a la misma agrupación reproductiva (aunque también existe la posibilidad de que factores como la dispersión limitada conduzcan a más estructuración) lo que lleva a la formación de nuevos grupos.

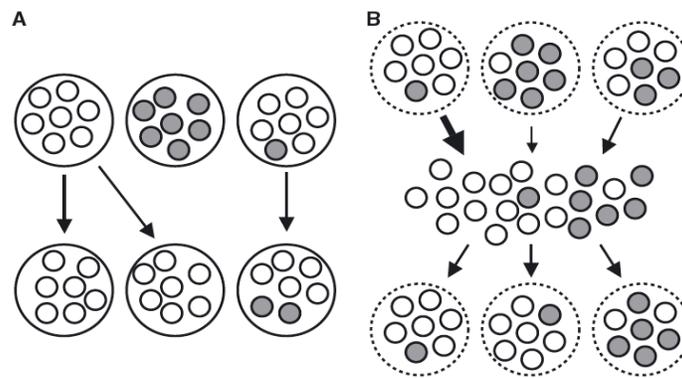


Figura 3. Diferentes nociones sobre selección de grupo. Los círculos blancos representan los cooperadores, mientras que los círculos oscuros representan individuos relativamente egoístas que no cooperan. El esquema A muestra la "vieja" noción de selección de grupo con grupos bien definidos con poco flujo genético entre ellos (línea continua). El esquema B muestra la "nueva" noción de selección de grupo, con grupos definidos arbitrariamente (líneas discontinuas), y la posibilidad de un mayor flujo de genes entre ellos. Tomado de West *et al* (2008)

organismos. Argumentan que las tres principales características de la selección natural (variación fenotípica, heredabilidad, y consecuencias adaptativas) también se presentan entre grupos de organismos. Wilson (1975) utilizó el término “rasgos de grupo” para

destacar que los individuos pertenecen al mismo grupo por sus interacciones, no porque estén juntos.

Para comprender las implicaciones de esta forma de selección de grupo, Sober y Wilson (1998) presentan el siguiente modelo formal (Figura 4), para dar respuesta a las críticas esgrimidas inicialmente por Hamilton:

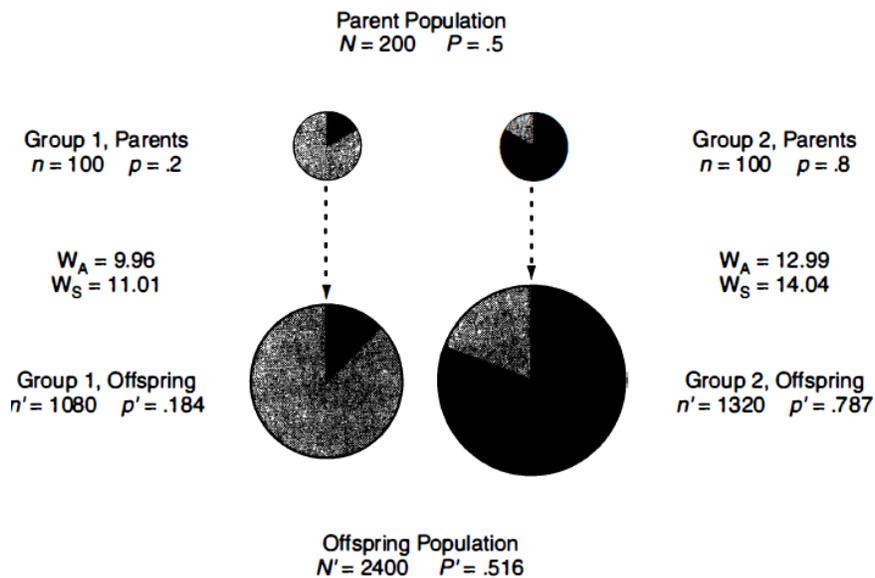


Figura 4. Evolución del altruismo en una población dividida en dos grupos. El grupo 1 presenta menos altruistas que el grupo 2. El grupo con más altruistas crece más que el grupo con menos altruistas, los altruistas aumentan su frecuencia en la población global. La suma de la progenie de los dos grupos está justificada desde un punto de vista biológico, sólo si los grupos se mezclan y vuelven a formarse cada cierto tiempo, o bien compiten en la formación de nuevos grupos. (Tomado de Sober y Wilson, 1998).

En la Figura 4 se muestra una población asexual dividida en dos grupos de progenitores (círculos superiores más pequeños). En términos prácticos, para hablar de grupos es necesario que los organismos que los conforman estén *temporalmente* aislados de los individuos que conforman otros grupos. En la parte inferior, se muestran los descendientes de cada grupo, donde el tamaño de los círculos representa la cantidad de individuos que cada grupo de progenitores aporta a la población, y el color indica el número de individuos altruistas (negro) o egoístas (gris).

En la población de los progenitores, el grupo 1 tiene un mayor número de egoístas (80%) que de altruistas (20%), mientras que, el grupo 2 presenta lo contrario: mayor número de altruistas (80%) y menor número de egoístas (20%). Como se puede observar, el grupo con mayor proporción de altruistas muestra un mayor éxito reproductivo. Sin embargo, es importante destacar que al interior de ambos grupos la proporción de altruistas disminuye: en el grupo de la izquierda pasa de 20% a 18% y, en el grupo de la derecha, pasa de 80% a 78%. Por lo tanto, al interior de los grupos, los altruistas siempre pierden frente a los egoístas, dado que los ellos pagan un costo que los egoístas no (Rosas, 2006).

En síntesis, los altruistas siempre pierden frente a los egoístas de su grupo; sin embargo, la fertilidad relativa mayor de los grupos con más altruistas permite que su proporción se incremente en la población total, donde la descendencia de todos los grupos se mezcla para dar lugar a nuevos grupos. De este modo es posible contrarrestar los efectos de la selección individual que operan al interior del grupo y que las conductas altruistas y cooperativas se generalicen en la población. Como Sober y Wilson (1998) comentan: “La selección de grupo favorece los rasgos que maximizan la aptitud relativa de los grupos. El altruismo no resulta adaptativo con respecto a la selección de individuos, pero sí con respecto a la selección de grupo. El altruismo puede evolucionar si el proceso de la selección de grupo es lo bastante fuerte” (p. 28). Dicha situación es representada por West *et al*, 2007 en la figura 3 (nueva noción de selección de grupo) donde los grupos están definidos arbitrariamente (líneas discontinuas), con la posibilidad de un mayor flujo de genes entre ellos.

Sober y Wilson (1998) también asumen que la selección natural puede actuar simultáneamente en los distintos niveles de la jerarquía de los sistemas biológicos: entre los genes dentro de los individuos, entre los individuos dentro de los grupos de individuos, entre los grupos dentro de las poblaciones e incluso en niveles más altos. Según Wilson y Wilson (2009), estas capas de interacción que compiten y evolucionan son como las muñecas rusas, *matrioskas*, encajadas unas dentro de otras. En cada nivel de la jerarquía, la selección natural favorece un conjunto distinto de adaptaciones: “La selección entre grupos dentro de la población total favorece las conductas que aumentan la eficacia biológica relativa del grupo, aunque estas conductas también puedan tener un efecto negativo a una

escala todavía mayor” (p. 47). En este sentido, al generarse una adaptación en un nivel X, se requiere un proceso correspondiente de selección en ese nivel que no está completamente determinado por las presiones de selección a niveles más bajos.

Estos postulados reciben el nombre de “Teoría de la Selección Multinivel (SMN)” y en la actualidad muchos biólogos sostienen que ésta constituye una propuesta sólida, bien sustentada por la evidencia empírica, la cual establece que cada proceso selectivo puede operar en múltiples niveles (Sober and Wilson, 1998; Okasha, 2006; Wilson and Wilson, 2007; Lehmann *et al.*, 2006; West *et al.* 2007, 2008; Nowak, 2012). Es importante destacar que no se busca defender que cada rasgo sea el resultado de presiones selectivas que operan en un sólo nivel, sino que éste puede estar simultáneamente sujeto a presiones selectivas en distintos niveles. La SMN ofrece un marco conceptual para explicar la evolución del comportamiento social. La amplia interacción dentro y entre grupos produce un contexto en el que la selección multinivel puede dar lugar a patrones de cooperación generalizados. Es decir, la selección a nivel de grupo puede favorecer a los grupos que tienen un mayor número de individuos que se comportan de manera altruista (dentro del grupo) sobre aquellos que tienen un menor número de ellos. Esto a su vez puede afectar el acervo genético local de acuerdo con interacciones intergrupales o de población local.

Las aproximaciones teóricas contemporáneas a la selección de grupo han permitido ampliar nuestra comprensión sobre los procesos que pudieron haber dado forma a las conductas altruistas y cooperativas que están tan extendidas en el reino animal. En lo específico, propuestas como la SMN han venido a cuestionar la visión de la evolución centrada en el gen (frecuente en los modelos neodarwinianos), argumentando que existen procesos selectivos que operan simultáneamente en diferentes niveles de la organización biológica, por lo que al hablar de “adaptaciones” es necesario comprenderlas no como respuestas definitivas a retos biológicos absolutos (por ejemplo, la replicación de genes individuales), sino como resultados del equilibrio dinámico que se establece entre las presiones selectivas que operan en diferentes niveles.

De ser correcta, la selección de grupo como proceso evolutivo releva la necesidad de trascender el puro cálculo de genes legados a la próxima generación (como es el caso de la selección de parentesco defendida por Hamilton) y/o la consideración de los costos y beneficios potenciales que la emisión de acciones altruistas puntuales tiene para un individuo (como en el modelo de altruismo recíproco propuesto por Trivers), si es que se busca comprender cabalmente la naturaleza y significancia biológica de la cooperación y el altruismo.

No obstante, y sin negar sus múltiples aportaciones al debate, me gustaría señalar que, más allá de sus importantes diferencias, los defensores de la selección de grupo comparten con las aproximaciones clásicas la pregunta fundamental por *la forma en que se distribuyen los beneficios* que resultan de la existencia de altruismo y cooperación en diversas poblaciones de organismos, aunque den diferentes respuestas a este interrogante: mientras que para los neodarwinianos este beneficio se cuantifica esencialmente en términos de porcentaje de genes legados y recae principalmente en el individuo que emite la acción supuestamente altruista (y sólo resulta benéfico de forma tangencial para otros), los defensores de la selección de grupo defienden la posibilidad de que los individuos presenten conductas que sean genuinamente “por el bien del grupo”. Sin embargo, en los últimos años diversos autores han argumentado que para dar cuenta de la estabilidad biológica de las conductas prosociales es necesario dejar de enfocarse exclusivamente en la forma en que se distribuyen los beneficios que de ellas emanan pasar a explorar la forma en que éstos de hecho se generan: De acuerdo con estos autores, son muchas las ocasiones en que el sentido y valor biológico de las conductas individuales sólo pueden ser apreciados cuando ellas se evalúan con relación al *sistema de interacciones* dentro del cual tienen lugar. Dicho de otro modo, para decir que una acción es “altruista” o “egoísta” es necesario primero comprender la realidad ecológica en que esta acción tiene lugar; esta cuestión ha sido el centro de atención de las investigaciones de autores como Deborah Gordon.

2.2 DEBORAH GORDON: LA ORGANIZACIÓN EN LAS COLONIAS DE HORMIGAS

A lo largo de este documento se ha intentado mostrar que la pregunta por el altruismo y la cooperación se viene abordando como un problema de tipo cuantitativo, donde el éxito reproductivo y la maximización del *fitness* (o aptitud biológica) son los parámetros rectores bajo los que se analizan las interacciones altruistas (lo anterior se hace evidente en la regla de Hamilton, en la que se busca el beneficio neto con relación al éxito reproductivo de un individuo altruista).

Frente al debate sobre el nivel en el que actúa la selección natural, Gordon (2013) propone que:

The study of cooperation has always ricocheted back and forth between individual and group. Debates about individual, kin, and group selection are one current manifestation of the basic problem of how to reconcile the individual and group levels when thinking about the advantages of cooperation. These debates can't be resolved in principle. Questions about how animals actually interact, and how individuals function within groups, will help to formulate realistic assessments about how individuals benefit from living together and cooperating. How individual behavior is related to group behavior is the focus of our debates about how best to count the benefits of cooperation. More fundamentally, how individuals construct groups is what cooperation is (p. 201).

Gordon centra su trabajo en la organización de las colonias de hormigas rojas cosechadoras (*Pogonomyrmex barbatus*), y ofrece una conceptualización descriptiva de sus interacciones ecológicas y la forma en que éstas dan lugar al comportamiento cooperativo.

Gordon, conocedora de la discusión clásica sobre altruismo y eusociedad, propone que la cooperación se comprende de mejor manera si se estudia la generación del beneficio resultado de acciones colectivas. Considera necesario realizar investigaciones que no sean meramente teóricas, ya que resultaría más provechoso si se relacionan dichos comportamientos con la realidad ecológica. Además, plantea que para medir los beneficios de la cooperación es necesario determinar el tipo de función cooperativa: comprender por qué un individuo actúa de determinada manera, las implicaciones de su comportamiento y sus relaciones con el entorno. Apoyada en Calcott (2008), Gordon asume que primero hay

que entender cómo se produce el beneficio y sólo después es posible medir cómo éste se distribuye entre los individuos (Gordon, 2013).

Los insectos sociales son un ejemplo canónico de cooperación, dado que las colonias se componen de una o más reinas que ponen huevos y de obreras que, por lo general, no lo hacen. Ser una obrera estéril es lo que prototípicamente se ha denominado altruismo: se genera un beneficio para la colonia a costa de la propia reproducción. De esta manera, la esterilidad en las obreras ha llegado a ser considerado como equivalente a cooperar, postura con la que Gordon no está de acuerdo. Aunque reconoce la importancia del argumento de Hamilton sobre el papel de la selección de parentesco en la evolución de la esterilidad de las obreras (que se basaba en el sistema genético denominado haplodiploidia, expuesto en el capítulo I), esto sólo tiene sentido si hay una sola reina y ésta se reproduce con un solo macho. No obstante, Gordon ha demostrado que en muchas especies de hormigas hay varias reinas o, en los casos en los que hay una sola, ésta se aparea con varios machos, lo que al parecer cuestionaría la idea de Hamilton de que las obreras siempre están más estrechamente emparentadas entre ellas de lo que lo están con su madre.

Hamilton⁹ ya se había percatado de esta situación y, en la sección titulada “Multiple-mating and multiple-insemination in Hymenoptera” de su artículo de 1964, reconoce la posibilidad de que las hembras puedan tener espermatozoides de varios machos almacenado en su espermateca; ve esta situación como un punto favorable a su teoría advirtiendo la posibilidad de un sistemas de familias que se encuentran altamente intrarelacionadas. Hamilton documenta varias observaciones con abejas y hormigas en las que se describen algunas situaciones derivadas de las inseminaciones múltiples. No obstante, es enfático en precisar que se deben realizar más investigaciones y que este tema requiere mayor atención; sin embargo, y como lo hace ver Gordon y otros autores (por ejemplo Nowak, *et al* 2010), el propio Hamilton acepta que su respuesta está lejos de ser satisfactoria:

Possibly only in some very highly social species is multiple-insemination necessary to fill the spermatheca. This is an important point in favour of our hypothesis since it pre-disposes to the production of the production of the very highly intra-related families which the male-

⁹ Es importante destacar que los planteamientos teóricos de Hamilton están basados en sus observaciones y su trabajo experimental con insectos en ambientes silvestres, particularmente en la selva aluvial brasileña.

haploid system makes possible. But to what extent, over the range of groups and species, the females actually produce such families remains a large question. The literature contains many references to multiple matings by female Hymenoptera, spread over many of the major groups of the order. How frequently such multiple mating is accompanied by a significant degree of multiple insemination, and how the phenomena are distributed with respect to incipient, advanced or retrogressing social life are matters too wide and complex to be reviewed here. (p. 32)

Por otro lado, Gordon argumenta que al centrarse en la selección de parentesco y la evolución de la esterilidad de las obreras se dejan de lado cuestiones más amplias sobre la evolución de la cooperación en los insectos sociales, dado que el no reproducirse no equivale a cooperar. A partir de sus observaciones, detectó que las obreras ponen huevos y continúan reproductivamente activas y funcionales, además de que existen otras hormigas que no parecen cumplir función alguna en la colonia. Esto significa que la identificación del progenitor de los huevos no es suficiente para producir un recuento exacto de los beneficios de la cooperación (Gordon, 2013).

Gordon y otros autores (Mitchell 2003, Tofts and Franks 1992) establecen que las colonias de insectos se organizan de manera compleja, por lo que es necesario verlas en conjunto y no enfocarse en el estudio de los individuos sencillos que las conforman. Para determinar cómo el trabajo de una hormiga beneficia a la colonia, el primer paso es averiguar el funcionamiento de la colonia y sus relaciones ecológicas. Gordon ha realizado varias analogías profundas entre los grupos de hormigas y otros sistemas complejos, que incluyen las interacciones moleculares dentro de una célula, el desarrollo de patrones celulares y tisulares en un embrión, y la actividad de las neuronas. Es importante destacar que su propuesta sobre la organización compleja de las poblaciones de insectos sociales deriva de los trabajos que realizó con Brian Goodwin y Lynn Trainor quienes utilizan el método formal de redes neuronales de Hopfield¹⁰ para modelar el comportamiento social de las hormigas (Solé y Goodwin, 2000).

¹⁰ Hopfield conceptualizó las redes neuronales como sistemas dinámicos con energía y propuso varios modelos de redes recurrentes. En este tipo de redes, la salida de cada neurón se calcula y se retroalimenta como entrada hasta que se llega a un punto de estabilidad.

2.2.1 Generación de beneficio en las colonias de hormigas

Comprender cómo la conducta cooperativa beneficia a los individuos es una cuestión empírica, relacionada básicamente con la ecología de un sistema social particular (Gordon, 2013). Sin embargo, para especificar los beneficios que recibe un individuo dentro de un grupo, se tiene que lidiar con el problema de caracterizar el bienestar del individuo y su relación con el grupo. En otras palabras, resolver la tensión entre selección individual y grupal.

Según Gordon (2013), son varias las investigaciones sobre cooperación que se centran en la ausencia de reproducción de los organismos, dejando de lado preguntas más generales, por ejemplo: ¿cómo y por qué los animales viven o cazan en grupos? ¿Con qué frecuencia los organismos trabajan en grupo? y ¿bajo qué condiciones lo hacen? Para responder estos cuestionamientos, o cualquier otra instancia sobre cooperación, es necesario preguntarse cómo se organiza el comportamiento social y cómo funciona ecológicamente.

How individual behavior is related to group behavior is the focus of our debates about how best to count the benefits of cooperation. More fundamentally, how individuals construct groups is what cooperation is. We need to ask first how the actions of individuals affect others, and how this produces the development, ecology, and history of the group. Evolutionary models of cooperation can be only as sophisticated as their measures of its benefits. The challenge is to understand the group organization and ecological relations that generate those benefits (2013 p. 201)

Según Gordon (2013, 2014), si se desea medir los beneficios de los individuos en un grupo, se debe conocer en primera instancia cómo se genera dicho beneficio, es decir, conocer las interacciones que se establecen al interior y al exterior de la colonia. Por lo tanto, se asume que el éxito reproductivo de los grupos de hormigas está directamente relacionado con las condiciones ecológicas de las colonias, y una de las formas de medir el efecto de la contribución de cualquier individuo en un grupo es comparando el éxito reproductivo de una colonia con otras de la misma población.

Además, para entender la generación del beneficio se requiere conocer, por ejemplo, cómo la colonia regula el comportamiento de búsqueda de alimento, lo que determina la forma en la que se maneja la pérdida de agua y la competencia por las zonas de alimentación con

otros vecinos. En este sentido, la problemática ecológica con relación al comportamiento social está encaminada a analizar: ¿Qué tan importante es la regulación de la búsqueda de alimento para la supervivencia, el crecimiento y el éxito reproductivo de un grupo?

Para dar respuesta a la anterior pregunta Gordon vio la necesidad de seguir el desarrollo de una colonia por décadas (a diferencia de la mayoría de los estudios que lo hacían sólo durante algunas semanas o meses) para comprender su organización. A partir de sus registros de observación, concluye que el comportamiento de una colonia de hormigas cambia con los años, dado que hay un aumento en su tamaño y población, lo que modifica la interacción de los individuos. El comportamiento de las hormigas individuales se ve afectado por la “toma de decisiones” de la colonia (de forma similar a lo observado en los cardúmenes, bandadas y enjambres). Los individuos pueden cambiar tareas en respuesta a los cambios de su medio ambiente y sus interacciones con otras hormigas o colonias vecinas, haciendo evidente que el comportamiento de una hormiga no es simplemente resultado de respuestas fijas ante señales químicas, dado que, dichas señales pueden alterar los patrones de interacción, como consecuencia las colonias de hormigas muestran un “comportamiento dinámico emergente”. En el caso de los insectos sociales, las colonias son capaces de responder a las necesidades colectivas por medio de una supervisión constante del medio ambiente. Hay diferentes tipos de patrones básicos de enjambre; algunos son más lineales y otros son altamente dendríticos.

Además, no hay control central o comportamiento complejo individual. Las colonias de hormigas no presentan un centro de control; aunque algunas personas creen que la reina es una figura de autoridad, esto no es así: la hormiga reina pone huevos y es alimentada y cuidada por unas cuantas obreras, ella no “decide” que hace cada obrera. Ni ella, ni ninguna otra hormiga, conocen el número de individuos que conforman la colonia ni su dinámica general.

Según Gordon, no hay hormiga que controle el tamaño de la colonia; sin embargo, éste sí afecta lo que experimentan las hormigas individuales (una hormiga de una colonia grande tiene una experiencia diferente a la de una hormiga de una colonia pequeña). Por ejemplo,

las hormigas pueden llevar un “registro” de encuentros causales con otras hormigas (reconocimiento por feromonas): “Una hormiga recolectora puede esperar otras tres recolectoras por minuto; si encuentra más de tres puede que siga la regla de volver al hormiguero. Dado que las colonias de mayor edad y tamaño producen más forrajeras, las hormigas podrían comportarse de manera diferente en las colonias mayores porque es probable que encuentre más hormigas” (p. 48).

Este tipo de comportamiento surge a partir de interacciones locales entre individuos, sin la necesidad de que haya una planeación centralizada en las colonias de los insectos sociales.¹¹ Es claro que las hormigas no pueden saber con cuantas forrajeras, constructoras o recolectoras están trabajando en un momento determinado, pero sí pueden registrar (por medio de señales químicas del ambiente) con cuántos miembros de cada grupo se han cruzado en su trayecto diario y adecuar su conducta a las necesidades de la colonia a partir de esta información.

2.2.3 Importancia de las redes de interacción en la cooperación.

El comportamiento colectivo es ampliamente estudiado en los insectos sociales; se utiliza la analogía de la red para analizarlo, pues evoca una variedad amplia de conexiones. Gordon (2010) propone que para hablar de una red de interacciones en una colonia de hormigas (o en el cerebro o el sistema inmune) no es suficiente con asumir que éstas se modelan de cualquier manera simple o regular. Estas redes de interacción son complicadas, irregulares, ruidosas y dinámicas. Sin embargo, vale la pena recalcar que la red no es un programa oculto o un conjunto de instrucciones: “No hay ningún programa, eso es lo que es alucinante, y tal vez es por eso que, a principios del siglo XXI, aún hay mucho que no entendemos acerca de la biología. Es muy difícil imaginar cómo una orquesta podía tocar una sinfonía sin partitura” (p. 47).

¹¹ La no-linealidad es una consecuencia muy frecuente de las interacciones de retroalimentación que entran en juego en la regulación de los seres vivos. Las herramientas matemáticas de la teoría de la complejidad permiten explicar cómo pueden desarrollarse diversas estructuras y funciones biológicas de un organismo aun sin estar determinadas exclusivamente por su constitución genética: éstas son propiedades emergentes que resultan de una red de interacciones entre el organismo y su entorno. Estas interacciones pueden ser analizadas a través de ecuaciones complejas y patrones geométricos que permiten representar las propiedades dinámicas de los sistemas (Capra, 2003).

Los patrones o regularidades en el comportamiento de colonias de hormigas se producen por las redes de interacción que se tejen entre sus individuos. La red se establece a partir de lo que sucede en cada nodo y de la información o sustancia que se transfiere. En las hormigas, el contacto de las antenas o alguna parte del cuerpo constituye una interacción crucial (los hidrocarburos cuticulares son específicos de cada grupo y llevan la firma de la colonia). Una hormiga detecta a otra y puede establecer si es una compañera del nido. El contacto con las señales químicas dejadas en el suelo o en una planta por los miembros de la colonia es otro aspecto importante de la interacción.

La actividad en la colonia se coordina a partir de las interacciones recientes entre hormigas. Por consiguiente, la función de las redes de interacción es la transferencia de información (adicionalmente, los patrones que regulan la transferencia de alguna sustancia también se pueden considerar redes en sí mismos). También, el comportamiento de una red depende de su tamaño: el tamaño de una colonia de hormigas determina la frecuencia de encuentros entre los individuos que la conforman, y esto a su vez modifican el comportamiento de la colonia.

En un sistema complejo¹² (como lo es una colonia de hormigas) las interacciones entre las unidades constituyentes se regulan a partir de información local, sin que sea necesario que cada individuo monitoree el patrón de organización general de la red, que es más bien una propiedad que emerge de estas interacciones locales. Por ejemplo, en el caso de las hormigas forrajeras, las estructuras emergentes incluyen redes espaciales y temporales organizadas por los senderos de feromonas.

¹² Uno de los conceptos fundamentales de la complejidad es el de autoorganización. Esta noción resulta muy importante para comprender la aparición de la conducta social de las colonias de insectos y ha sido cuidadosamente analizado por Eric Bonabeau, Guy Theraulaz y Jean Louis Deneubomg, quienes define la autoorganización cómo: “un conjunto de mecanismos dinámicos por el cual aparecen estructuras en el nivel global de un sistema a partir de las interacciones entre sus componentes de nivel inferior” (1999 citado en Sole y Goodwin, p. 2000). El ejemplo tradicional es la construcción de pilares por parte de algunas especies de termitas, los cuales sólo pueden surgir si la colonia alcanza una densidad de población crítica. La construcción de este tipo de estructuras permite investigar experimentalmente aspectos relacionados con la evolución y la emergencia de comportamientos cooperativos en insectos sociales.

2.2.3 Acción colectiva en la colonia de hormigas

Siguiendo la propuesta de Gordon, la generación de beneficio es un tema fundamental a la hora de comprender la evolución de la cooperación, y está íntimamente relacionado con la acción colectiva de los grupos. A continuación, se describen algunos de los elementos relacionados con la coordinación en las colonias de hormigas.

En sus últimas investigaciones, Gordon (2013, 2014) ha profundizado en el comportamiento colectivo producto de las interacciones locales de las colonias (elemento clave para que un grupo responda a las condiciones cambiantes del medio). Reconoce que las investigaciones biológicas han demostrado que los rasgos individuales de los mamíferos y de las aves se asocian con su éxito reproductivo, sin embargo, plantea que es poco lo que se sabe acerca de la ecología evolutiva de la conducta colectiva en las poblaciones naturales.

Esta autora ha intentado establecer la analogía de la colonia como red, caracterizada porque opera sin control central y regula su actividad a través de una trama de interacciones locales. Como resultado de su labor empírica propone que la variación entre colonias de hormigas es una respuesta colectiva a las condiciones cambiantes del medio, lo que se encuentra relacionado con la variación en el éxito reproductivo de una colonia. Los sistemas que operan de esta manera son muy abundantes en la naturaleza, por ejemplo, las células actúan colectivamente como redes de neuronas para producir sensaciones o las células T “inspeccionan” y movilizan otras células inmunitarias para responder a los patógenos, sin olvidar los múltiples casos de grupos de animales que regulan su movimiento sin un líder, como las bandadas de aves o cardúmenes de peces que se desvían para evitar a los depredadores.

Según Gordon (2014), la acción colectiva es un patrón que evolucionó de manera independiente (en diversos taxones) bajo presiones de selección similares. Destaca que hay patrones de interacción análogos en diferentes grupos de organismos (como la dinámica en red y los circuitos de retroalimentación) que se utilizan en muchos procesos colectivos naturales y que probablemente debieron de haber evolucionado de forma independiente

bajo presiones análogas. Gordon destaca tres limitantes ecológicas que pueden dar forma a la evolución del comportamiento colectivo: la distribución irregular de los recursos, los costos de operación del mantenimiento de la red de interacción que produce el comportamiento colectivo y la amenaza de ruptura de la red:

1. Dada la distribución irregular de los recursos, los organismos están constantemente explotando y explorando su medio ambiente; la heterogeneidad del espacio y el tiempo ocasiona que un recurso se pueda presentar en parche o de forma uniforme, lo que influye directamente en la organización de los individuos, quienes responden a las situaciones cambiantes del medio.
2. Los costos de operación constituyen un segundo conjunto de restricciones ambientales que influyen en los procesos de regulación de las colonias. Cuando los costos de operación son bajos, el sistema puede seguir funcionando. Cuando los costos de operación son altos se utiliza una cantidad significativa de recursos para mantener la red de interacción en marcha, por ejemplo, las hormigas cosechadoras en el desierto pierden agua por forrajeo y la recuperan a partir del metabolismo de las grasas de las semillas que recogen. Cuando los costos de operación son altos las colonias regulan la actividad de forrajeo usando un proceso autocatalítico: en un inicio, sólo las forrajeras abandonan el nido en respuesta a la demanda de alimentos, si encuentran una fuente abundante de alimento, su actividad desencadena la salida abundante de recolectoras directamente hacia esa fuente; en el caso de que el alimento sea escaso, el forrajeo se reduce al mínimo indispensable, lo que reduce la pérdida de agua. Las colonias más exitosas tienden a alimentarse menos cuando las condiciones son secas y muestran una actividad de forrajeo relativamente estable cuando las condiciones son más húmedas. Estos resultados empíricos sugieren que la selección natural da forma al comportamiento colectivo de la colonia.
3. La amenaza de ruptura de las interacciones en la colonia es baja cuando los patrones de interacción están protegidos ante irrupciones externas. Cuando la amenaza de ruptura es alta, los sistemas de distribución y de relevo pueden ser útiles; por

ejemplo, se presenta una flexibilidad en la distribución de labores: un determinado individuo puede realizar diferentes funciones dependiendo de las circunstancias de su medio.

En síntesis, desde la propuesta de Gordon, se requiere del trabajo teórico y empírico para continuar avanzando en la comprensión general de la evolución del comportamiento colectivo. Esta autora, enfatiza que una perspectiva ecológica contribuiría a las actuales investigaciones sobre sistemas complejos y dinámicas colectivas, justificando la necesidad de dirigir los trabajos hacia lo que sucede alrededor de los grupos sociales.

2.3 TEORÍA DE CONSTRUCCIÓN DE NICHÓ Y LA EVOLUCIÓN DEL COMPORTAMIENTO SOCIAL

La Teoría Construcción Nicho (TCN) deriva de los postulados introducidos por la biología evolutiva en la década de 1980, principalmente de los trabajos de Richard Lewontin. Dando continuidad a estas aportaciones, John Odling-Smee, Kevin Laland y Marcus Feldman (2003) proponen la Construcción de Nicho como una fuerza evolutiva significativa, diferente de la selección natural.

Odling-Smee, Laland y Feldman, en su libro *Niche Construction: The neglected process in evolution* (2003), exponen cuatro consecuencias de la construcción de nicho que, a mi parecer, ofrecen una visión general de los pilares fundamentales de la teoría. La primera consecuencia es la ingeniería de ecosistemas que destaca la existencia de organismos especialistas en la construcción de nicho, que modifican no sólo sus propios entornos, sino también los de otros organismos y, además, modulan los flujos de energía y materia a través del medio. El caso emblemático es la construcción de presas por los castores y, en insectos, las colonias de hormigas (Laland y O'Brien, 2012).

Esta visión tiene sus raíces en los trabajos de Jones *et al.* (1994) quienes proponen que los organismos que perturban o deciden sobre sus propios hábitats deben ser considerados como "ingenieros del ecosistema" o "constructores de nicho". Estos ecologistas afirman que cuando los organismos invierten en ingeniería de ecosistemas no sólo contribuyen a los

flujos de energía - materia y a los patrones tróficos en los ecosistemas, sino que logran su control a través de una red extra de conexiones en los ecosistemas (Odling-Smee, Laland, y Feldman, 2003).

En segundo lugar, se encuentra la modificación de las presiones de selección (derivada de la anterior consecuencia); cuando los organismos modifican sus ambientes, se ven afectados y afectan a otros, lo más probable es que modifiquen algunas de las presiones de selección natural que están presentes en sus propios ambientes selectivos, así como en los entornos selectivos de otros organismos. Un ejemplo que ilustra esta situación es la producción de oxígeno por los primeros organismos fotosintéticos (las cianobacterias), quienes, a partir de su actividad acumulada durante varias generaciones, provocaron cambios atmosféricos en la tierra y, con ello, probablemente modificaron las presiones de selección para otros organismos, jugando un papel muy importante en la evolución biológica al sentar las bases para la aparición de la respiración aeróbica.

La tercera consecuencia de la construcción de nicho es la herencia ecológica; comúnmente se piensa que la herencia genética (derivada de la selección natural) es el único sistema de herencia que desempeñar un papel importante en la evolución biológica. Esto es posible siempre y cuando las consecuencias físicas del proceso de construcción de nicho se eliminen en los ambientes selectivos de una población cada generación. Esto deja de ser completamente cierto cuando las consecuencias físicas de la construcción de nicho no se borran del todo en los entornos de sus descendientes, sino que son legados en todo o en parte a la generación siguiente. Cuando la construcción de nicho afecta a múltiples generaciones, se introduce un segundo sistema de herencia en la evolución (herencia evolutiva), que funciona a través de entornos.

La herencia genética depende de la capacidad de reproducción de los organismos padres para transmitir las réplicas de sus genes a su descendencia. La herencia ecológica, sin embargo, no depende de la presencia de cualquier tipo de replicadores ambientales, sino que se limita a la persistencia, entre las generaciones, de cualquier cambio físico causado por organismos ancestrales en los ambientes selectivos locales de sus descendientes. Por lo

tanto, la herencia ecológica se asemeja más a la herencia de territorio o de los bienes que lo hace la herencia de los genes (Odling-Smee, Laland, y Feldman, 2003, p. 13). Sumado a lo anterior, se discute que los organismos pueden cambiar los nichos de otras especies en un ecosistema, la relación ecológica desde la construcción puede conducir a procesos de coevolución (Odling-Smee, *et al.* 2013).

La cuarta consecuencia de la construcción de nicho, es la adaptación, desde la teoría de selección natural se asume que el organismo se adecua pasivamente a un ambiente dado, sin embargo, Lewontin revisa y ajusta este concepto.

... aunque el mundo físico exista independiente de los organismos que lo habita, el ambiente de un organismo, su nicho no existe sin el organismo que lo define... Si la evolución no es la adaptación de los nichos preexistentes, entonces ¿qué es y cómo explicar la conformidad evidente entre el organismos y el mundo externo? De hecho es necesario reemplazar una noción de adaptación por una noción de construcción. Los organismos están siempre construyendo y reconstruyendo sus nichos (Lewontin, 1981, p. 32).

Dentro de este mismo marco, MacKinnon y Fuentes (2011) intentan dar una explicación de la aparición del altruismo en primates a partir de la teoría de construcción de nicho, mostrando cómo la acción colectiva, la organización y los mecanismos sociales hacen posible la comprensión de la emergencia de comportamientos altruistas. Este tipo de explicación no recurre a la selección por parentesco o al altruismo recíproco (aunque estos procesos podrían estar en juego dentro de ciertos grupos).

2.3.1 MACKINNON Y FUENTES: LA EMERGENCIA DEL ALTRUISMO

MacKinnon y Fuentes (2011) elaboran una *cadena explicativa* sobre la posible emergencia del altruismo en sociedades de primates; su trabajo experimental y teórico se centra en cuatro géneros del suborden haplorrinos: Macaca, Cebus, Pan y Homo.

Su punto de partida son los mamíferos sociales, sin embargo dirigen su atención a los primates y su compleja sociabilidad (cómo una adaptación particular de este orden). Entienden la cooperación como una interacción social que tiene un costo para el actor y beneficios a otros congéneres. Siguen los planteamientos de Peter Kappeler y Carel van

Schaik (2006) quienes afirman que el comportamiento cooperativo es el sello distintivo del orden de los primates.

Todos los miembros del orden primate se caracterizan por interacciones complejas entre su sistema nervioso central y los entornos sociales y físicos en los que viven, lo que permite la adquisición de habilidades y conocimiento apropiados para hacer frente a las demandas del medio. La información crucial que requieren para su supervivencia se difunde principalmente a través de las redes sociales.

Los autores proponen que el complejo social (que deriva de las interacciones) actúa como una herramienta de construcción de nicho: los organismos responden a las presiones selectivas del medio ambiente y estas presiones, a su vez, pueden ser modificadas por los organismos. De esta manera, se genera un mecanismo de retroalimentación que deriva en bucles que alteran el resultado de los escenarios evolutivos. Estos procesos de cambio mutuo entre organismo y medio ambiente son un aspecto básico para los primates, en cuyos ambientes selectivos existen complejas redes sociales. Sus planteamientos son coherentes con la propuesta de TCN, proceso por el cual los individuos modifican su medio ambiente, y al hacerlo, cambian las presiones de selección que experimentan sobre los rasgos (Odling-Smee *et al.*, 2003; Laland y Sterelny, 2006). De este modo, los organismos pueden crear activamente sus propias presiones de selección (Lewontin, 1981) en lugar de ser simplemente receptores pasivos de las presiones provocadas por las condiciones ambientales.

Apoyados en la propuesta de Flack et al. (2006), MacKinnon y Fuentes argumentan a favor de una *construcción de nicho social* en primates, en que las redes sociales constituyen los recursos esenciales en los grupos de primates gregarios.

Flack et al. (2006) argue [that] “The structure of such networks plays a critical role in infant survivorship, emergence and spread of cooperative behavior, social learning and cultural traditions.” If this is the case and social interactions impact these networks, it could be argued that social complexity, reciprocity, and even altruistic behavior could be active agents in primate niche construction and major factors in their evolutionary trajectories (Mackinnon y Fuentes, 2011, p. 124).

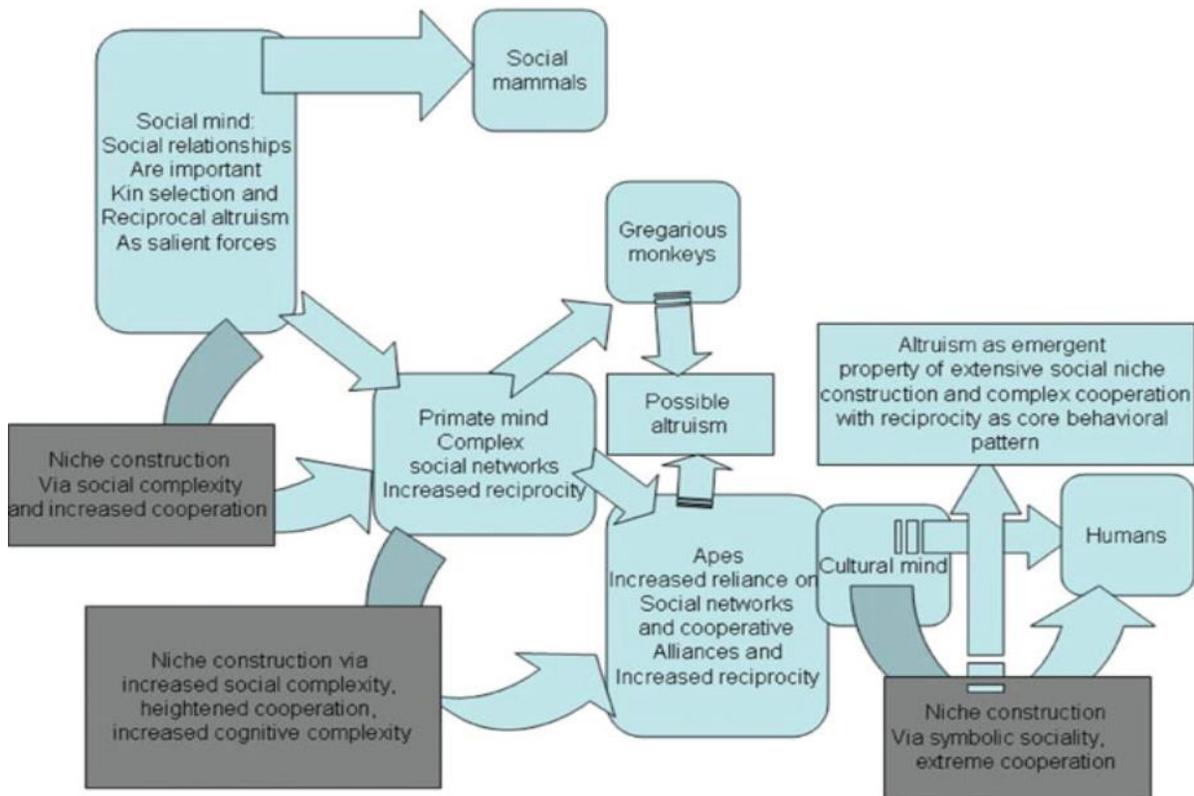


Figura 5. Modelo para la relación entre la complejidad social, la construcción de nicho y la posible aparición de altruismo en primates y humanos. Esta cadena explicativa muestra cómo la construcción de nicho actúa en tres momentos específicos: Primero sobre la mente social (mamíferos sociales) a la complejidad de la mente primate dando como resultado un incremento de la cooperación. Posteriormente, esta complejidad da paso a simios que incrementan sus relaciones sociales, las alianzas cooperativas y la reciprocidad. Por último, la construcción de nicho actúa sobre la mente cultural (compartida con simios) a los humanos, dando paso a la emergencia del altruismo. (Tomada de MacKinnon y Fuentes, 2011, p. 127).

La Figura 5 corresponde a la cadena explicativa¹³ propuesta por MacKinnon y Fuentes para describir la relación entre la complejidad social, la construcción de nicho y la posible aparición de altruismo en primates, incluyendo a los humanos. Inician con la premisa de que la sociabilización, evidente ya en mamíferos, ha aumentado en el orden primate. Sumado a ello, que las redes sociales de los primates constituyen una herramienta para conocer y modificar las demandas del entorno. A medida que los entornos locales se están

¹³ También conocidas como cadenas de construcción, que permiten rastrear la causalidad de los eventos. Laland y sus colegas han argumentado recientemente que muchos procesos no se conceptualizan de forma rentable utilizando cadenas causales unidireccionales. Se necesita un marco que haga hincapié en la interacción entre la respuesta de una población (a la selección) y el medio ambiente selectivo. Un elemento que debe ser revisando con detalle de las cadenas explicativas propuestas desde la TCN es su valor metodológico en relación causalidad de los acontecimientos evolutivos. Por otro lado, es importante reconocer la posibilidad de formalización de las cadenas de construcción.

modificando, las presiones de selección cambian los paisajes selectivos para las poblaciones de primates.

Los primates se caracterizan por un tipo específico de “inteligencia social” (Dunbar y Shultz, 2007); los aspectos distintivos de la cognición de los primates evolucionaron principalmente en respuesta a las demandas desafiantes de una vida social compleja de competencia y cooperación entre grupos sociales, además de las presiones ecológicas externas tradicionales. Hay un aumento progresivo de esta complejidad social en los antropoides que se incrementa en los homínidos y de manera exponencial en los homíninos.

La cadena explicativa (Figura 5) inicia describiendo como la sociabilidad presente en los mamíferos gregarios se amplía en los primates, quienes utilizan las redes sociales y su cognición “mejorada” en el uso de herramientas para conocer y modificar las demandas del entorno, alterando las presiones y cambiando sus propios escenarios evolutivos. El aumento de la complejidad cognitiva de los homíninos facilita e intensifica la utilización de los lazos sociales y las relaciones como herramientas para enfrentar los desafíos ecológicos (argumento que se conoce como la “hipótesis de la inteligencia social”). En algunos linajes de homínidos, los niveles elevados de cooperación y reciprocidad se convirtieron en componentes básicos de repertorios conductuales (MacKinnon y Fuentes, 2012; Sterelny, 2012, 2007).

Por lo tanto, la propia complejidad social actúa como un mecanismo de construcción de nicho que facilita las intersecciones entre los individuos dentro de un grupo, los individuos con su entorno, y entre los grupos de una población como un proceso de cambio mutuo y permanente. Este proceso de retroalimentación se convirtió en una tendencia fundamental en la evolución de los homíninos.

Según MacKinnon y Fuentes, cuando se presenta mayor complejidad cognitiva, se facilita la utilización eficaz de los vínculos y relaciones sociales como herramientas para enfrentar los desafíos ecológicos (por ejemplo en los homínidos). De igual forma, el aumento de la cooperación y la reciprocidad se convierte en un componente central del repertorio de

conductas que está constantemente participando en los escenarios de retroalimentación, dando como resultado la construcción de nicho y la modificación de los paisajes selectivos. En este sentido, cuando los organismos modifican sus ambientes se ven afectados y afectan a otros, y lo más probable es que modifiquen algunas de las presiones de selección natural que están presentes en sus propios ambientes selectivos, así como los entornos selectivos de otros organismos.

Por consiguiente, el complejo social que depende de la cooperación se convierte en un aspecto compartido en los homínidos, y el altruismo surgiría como una propiedad emergente del sistema. Debido a la amplia cooperación y la reciprocidad en general, varias instancias del altruismo pueden ser experimentadas en el trascurso de vida de los primates, sin un costo de *fitness* eficazmente negativo. Aunque estos autores reconocen que hay una estrecha relación entre los conceptos de cooperación y altruismo, hacen evidente que las formas de cooperación caracterizan a muchas sociedades primates y que los patrones específicos de reciprocidad y de altruismo aún no han sido trabajados a profundidad.

En la cadena explicativa, el altruismo recíproco es requerido para explicar las agrupaciones sociales y temporales variables entre los individuos. Si los costos son moderados o insignificantes en cuanto a éxito reproductivo en general, podrían surgir actos potencialmente altruistas simplemente a partir de la alta densidad de relaciones pro-sociales entre los individuos de un grupo, sin que ellos acarreen un impacto significativo en la aptitud. Estos autores miden la reciprocidad mediante el análisis de la conducta de coalición, el intercambio de alimentos, patrones de asociación social y cooperación directa en la resolución de tareas (De Waal y Brosnan, 2006).

MacKinnon y Fuentes plantean que, de ser correcto su modelo, sería posible observar en los primates antropoides comportamientos de coalición muy complejos y plásticos. Esto genera un beneficio para el estudio y análisis comparativo entre los humanos y otros sistemas de primates; específicamente, en un intento por comprender los mecanismos y la evolución de los sistemas de comportamiento que pueden producir actos altruistas.

A través de su trabajo con primates (experimental y teórico) MacKinnon y Fuentes reconocen que si bien ningún individuo es uniformemente altruista, puede realizar actos altruistas, sin que ello conlleve desventajas adaptativas. En este sentido, la acción altruista surge como un subproducto de las adaptaciones fisiológicas y comportamentales que se requieren para negociar con eficacia los altos niveles y las redes sociales complejas de las coaliciones entre primates, precisando que las negociaciones sociales multipartidistas y la reciprocidad son los caminos principales para el éxito social y reproductivo. En la cadena explicativa se hace evidente, cómo en todos los primates han evolucionado habilidades socio-cognitivas para cooperar y competir con los miembros del grupo. Y, particularmente, como es que en los seres humanos también han evolucionado habilidades para el establecimiento de grupos culturales distintos, con diferentes patrones físicos y simbólicos.

En síntesis, para MacKinnon y Fuentes (2011, 2012), los parámetros que han dado paso al surgimiento del altruismo son: a) la expansión e importancia de las redes sociales en los primates antropoides, b) mayor atención a las relaciones de coalición y de cooperación y c) el aumento de la reciprocidad entre los homínidos (simios). Enfatizando que las redes sociales de primates y la compleja cognición social han sido estrategias fundamentales de construcción de nicho a través del tiempo.

2.3.1.1 Hacia la construcción de un marco comparativo

Para MacKinnon y Fuentes (2012), las comparaciones dentro del orden primate permiten establecer un marco constructivo para la comprensión de la cognición social y la evolución del altruismo. Específicamente, la sociabilidad, el funcionamiento cognitivo y la amplia plasticidad dentro de la filogenia de los homínidos han dado lugar a la retroalimentación no lineal entre, el aumento del tamaño del cerebro y la complejidad social mediada por la construcción de nicho biosocial. Mediante el uso de un marco comparativo, se pretende conceptualizar algunos rasgos que los humanos comparten con otros primates, y de esta manera, reflejar un conjunto de discontinuidades evolutivas específicas de los homínidos con los demás primates.

Fuentes (2009) enuncia un mecanismo particular al referirse a humanos, que es la vía de la sociabilidad simbólica. Este es un elemento relevante y propio de la propuesta de evolución en cuatro dimensiones (Jablonka and Lamb, 2005), donde la herencia simbólica (que pasa por conocimientos basados en símbolos y lenguaje), es un sistema único para los seres humanos. “Los seres humanos dependen de señales simbólicas para decidir con quién aparearse, a dónde migrar, así sucesivamente se puede ver cómo esto podría afectar a la evolución biológica. Una vez más, nada de eso se codifica en los genes. Estos tipos adicionales de herencia demuestran que existe más que la herencia de los genes y que el cambio importante puede resultar de sistemas epigenéticos, de sistemas simbólicos, así como la selección natural” (Fuentes, 2011, p. 107). Es claro que los seres humanos son primates, pero, comparados con otros muestran una amplia gama de diferencias significativas. Para Campbell, *et al.* 2010 las diferencias que presenta el género *Homo*, en parte, son producto de su capacidad para alterar y manipular drásticamente los entornos.

Ahora bien, la propuesta de MacKinnon y Fuentes, es coherente y compatible con los postulados de Kim Sterelny (2012) quien argumenta que los homínidos divergieron cada vez más de sus parientes simios en sus capacidades de cooperación, información de forrajeo y construcción de nicho. Además, considera que la cognición y la cooperación se han alimentado el uno del otro. En este sentido, la inversión en la capacidad cognitiva dio rendimiento en un mundo cooperativo.

Sterelny (2013) rastrea las causas de una serie de aumentos en el comportamiento cooperativo a través de la historia del género *Homo*. Sostiene que la riqueza de la vida cooperativa humana se debe en gran parte a la retroalimentación positiva entre el medio ambiente natural, las poblaciones humanas y las estructuras sociales, es decir, las nuevas formas de cooperación tienden a crear o promover las circunstancias que conducen a la evolución de nuevas estrategias cooperativas. Este autor argumenta que la construcción de nicho humano no sólo modifica el ambiente físico, sino también la organización de los entornos de información y de aprendizaje para las próximas generaciones, lo que juega un papel central en la evolución de la cooperación.

Sterelny apoyado en la TCN enfatiza que la evolución de los homínidos (homininos) está marcada por una fuerte dependencia a la cooperación. Reconoce que los grandes simios cooperan y actúan prosocialmente en menor proporción que los homínidos, dado que no presentan expectativa de intercambio de beneficio (Tomasello, 2009).

Sterelny (2013, 2014) defiende un modelo, de tres etapas, sobre la tendencia de la cooperación en la vida social de homínidos: La primera corresponde a la transición de un mundo jerárquico e individual de grandes simios que actúan y se alimentan de forma individualista a un mundo de cazadores-recolectores mutualistas, igualitarios y cooperativos; esto abre espacio a la protección y a la caza colectiva, donde las recompensas de la cooperación se producen colectivamente, se dividen y se disfrutan según la producción del beneficio.

La segunda etapa es la sociedad de cazadores-recolectores, basada en una cooperación recíproca, caracterizada por los avances tecnológicos, la maximización de los recursos capturados y el aumento en la especialización de las labores, su economía dependía del forrajeo. Sterelny justifica esta etapa, teniendo en cuenta la evidencia arqueológica de la aparición de la ritualidad y de la ideología (aproximadamente 120 y 75 mya).

La etapa final es la más reciente; la transición Pleistoceno-Holoceno (aproximadamente el 10 mya) se caracteriza por la presencia de sociedades humanas sedentarias, más complejas y menos igualitarias, así como por el aumento significativo de la violencia intergrupal. Con todo, y a pesar del aumento en el conflicto, en esta etapa se generaron mecanismos de confianza, que permiten solucionar los principales problemas de la acción colectiva (Noë, and Voelkl, 2013). En palabras de Sterelny (2014) “this trajectory has been driven by positive feedback, for at each stage in the evolution of hominin social life there were cooperation profits to be had, just an innovation or two away . The human career is very largely a case study in the profit of cooperation” (p. 263).

El proyecto de Kim Sterelny busca identificar los recursos necesarios para explicar la evolución social y sus consecuencias, haciendo explícito los mecanismos evolutivos que

subyacen a este proceso. Este autor, enfatiza que alrededor del tema de la cooperación hay muchos elementos desconcertantes y problemáticos: “but not just because it is hard to understand why cooperation is not undermined by free-riding. Rather, it is because we cannot see cooperation as a feature of individual phenotypes evolving in response to environmental pressure” (2014, p. 263). En este sentido, para comprender la cooperación, es necesario explicar la co-construcción de los fenotipos individuales, las estructuras sociales y entornos selectivos. Según este autor, para explicar la cooperación en el linaje homínido y establecer la diferencia entre homínidos y simios, se tiene que identificar: a) cómo el potencial de la cooperación puede generar ganancias; b) la inversión necesaria para la realizar dichos beneficios; en este caso, los requisitos previos (cognitivos, técnicos y sociales) y sus procesos evolutivos; (c) los mecanismos de vigilancia que garanticen que los beneficios no se distribuyen de forma que desestabilicen la cooperación.

Retomando la discusión inicial de este capítulo, es importante destacar que en los últimos años se discute el rol potencial de la selección de grupo en la evolución de homínidos. Algunos autores como Sterelny (2013) y Henrich (2007), exploran el papel de la cultura y la herencia cultural en la creación de las condiciones que hacen posible la selección de los grupos. Argumentando, por ejemplo, que la herencia cultural tiende a reducir la varianza fenotípica dentro del grupo y aumentar la diferencia entre los grupos, condición que hace eficaz la selección en grupos. Por su parte, Sterelny (2013) destaca el papel de la selección de grupo cultural, proponiendo que la adaptación y la competencia entre grupos han jugado un papel fundamental en la supervivencia del contrato social en el mundo estratificado del *Homo sapiens*. La selección de grupos favorece los rasgos culturales que sustentan la acción colectiva, la cooptación de los mecanismos culturales.

Desde la propuesta de MacKinnon y Fuentes (2011) el altruismo puede ser el resultado de la selección centrada en múltiples niveles: génico, individuo y grupo. En esta conceptualización la amplia interacción al interior y entre grupos, produce un contexto en el que la selección multinivel puede resultar en patrones de cooperación generalizada.¹⁴

¹⁴ Vale la pena señalar que este punto de vista también es promulgado por otros investigadores como Richerson y Boyd (2005) para explicar los altos niveles de cooperación dentro de los grupos humanos y la competencia concomitante entre tales grupos. Varias teorías ven la relación entre la selección al interior del

(...) selection at the group level can favor groups that have a larger number of individuals who behave altruistically (within group) over those that have fewer such individuals. This in turn can have effects on the local gene pool shifting genotypic frequencies in accord with these intergroup, or local population, level interactions and the selective environments/landscapes they create. This allows for such behavior to emerge without having relied on either kin selection or reciprocal altruism, although both of those might also be at play within groups.

Finalmente, el punto que resulta importante desde la TNC, para esta investigación, es la emergencia del altruismo como una propiedad extensiva de la construcción de nicho social, la cooperación compleja, y la reciprocidad como núcleos fundamentales del comportamiento. A partir de las observaciones con diversos grupos de primates MacKinnon y Fuentes concluyen que el potencial para el altruismo está presente en muchos linajes de primates y, latentemente, se refleja en el gradiente del concepto de “mente cultural” como en el de “construcción de nicho”.

RECAPITULACIÓN II

Desde la selección de grupo se ha intentado dar una explicación satisfactoria a la evolución del altruismo, argumentado que este tipo de selección puede favorecer a los grupos que tienen un mayor número de individuos que se comportan de forma altruista, a diferencia de los que tienen un menor número, lo que afecta el acervo genético y el cambio en las frecuencias genotípicas de las poblaciones locales. El debate sobre este tema sigue siendo acalorado y en el ambiente científico continua la discusión sobre la importancia de selección de grupo en las explicaciones evolutivas del comportamiento social.

Deborah Gordon (2011, 2013) en respuesta a las explicaciones clásicas del comportamiento altruista, propone que la esterilidad en las castas trabajadoras de los insectos sociales, no puede ser considerada como equivalente a cooperar. Para ella la cooperación puede ser mejor comprendida si se conoce la forma en que se genera el beneficio en las colonias de hormigas. Según ella, para comprender el funcionamiento y dinámica de las colonias de

grupo frente a la selección entre grupos como actores principales en el aumento de la complejidad social, reconociendo que el altruismo recíproco jugar un papel importante en la dinámica al interior de los grupos y entre los grupos que propenden por el éxito. La explicación dada consiste en dos grandes formas de teorización evolutiva: la coevolución gen-cultura y la selección multinivel.

hormigas es necesario establecer los tipos de interacciones que tienen lugar al interior y exterior de las mismas, lo que lleva a una mayor comprensión del comportamiento colectivo en las colonias. Gordon reconoce que las investigaciones biológicas han demostrado que los rasgos individuales de los mamíferos y de las aves se asocian a su éxito reproductivo. Sin embargo, plantea que es poco lo que se sabe acerca de la ecología evolutiva de la conducta colectiva en las poblaciones naturales.

Según Gordon, y en contraste a las explicaciones clásicas, para medir los beneficios de la cooperación es necesario determinar el tipo de función cooperativa: comprender por qué un individuo actúa de determinada manera, las implicaciones de su comportamiento y sus relaciones con el entorno. Apoyada en Calcott (2008), esta autora, asume que primero hay que entender cómo se produce el beneficio y sólo después es posible medir cómo éste se distribuye entre los individuos.

Por último, la propuesta de MacKinnon y Fuentes (2011) examina tres géneros de primates no humanos para mostrar cómo la cooperación, la vinculación social, y la construcción de nicho, pueden afectar nuestra comprensión del altruismo.

Argumentan que los primates gregarios y socialmente complejos se caracterizan por una gran variedad de patrones de comportamiento social, incluido un comportamiento aparentemente altruista que es común en estos grupos. Destacan que las sociedades humanas son una forma de sociedad de primates, pero con niveles mucho más altos de complejidad y niveles extremadamente altos de comportamiento cooperativo y aparentemente altruista. Plantean que hay elementos particulares de sociabilidad en los primates (por lo menos en los antropoides) que han actuado como escenario de la expansión de la evolución humana. Estos autores intentan argumentar a través de una cadena explicativa cómo los patrones y contextos de complejidad social de los primates ayudan a comprender la emergencia del altruismo humano.

Si bien la cooperación y el altruismo son a menudo considerados como simples recursos en la competencia y la agresión en los grupos con relación a la acción de “genes egoístas”, la

explicación emergente vincula la teoría de la construcción de nicho y la organización social como elementos fundamentales que afectan la dinámica del altruismo e influyen en nuestra comprensión del mismo, entendiéndolo como una propiedad que subyace a la capacidad de ciertos organismos para vivir en grupos.

Quisiera destacar que aunque esta tesis no centra su atención en las explicaciones de la cooperación y el altruismo en humanos, desarrolla la propuesta de MacKinnon y Fuentes para hacer evidente otro tipo de explicaciones evolutivas sobre el comportamiento social. Además, estos autores establecen una relación estrecha, aunque no muy definida, entre altruismo y cooperación. Por último, un elemento que atraviesa la propuesta de Gordon y MacKinnon y Fuentes es conocer y comprender las interacciones y la generación de beneficio en los grupos de hormigas y primates respectivamente, esto con el fin de continuar conceptualizando y profundizando sobre la evolución del altruismo y la cooperación.

CAPÍTULO III

LA DISCUSIÓN

El altruismo, o al menos la división del trabajo y la cooperación, aparecieron muy temprano en la historia de la vida, tan pronto como las moléculas fueron encerradas en membranas.
Maynard Smith y Szathmáry (1995)

Al inicio de este documento, se muestra porqué el altruismo constituye un problema para la propuesta darwiniana; al parecer, la teoría de la evolución por selección natural resulta incompatible con la existencia de organismos altruistas. Como se discutió en el capítulo 1, ya el propio Darwin consideró que las acciones altruistas podrían maximizar la aptitud individual como un subproducto de su impacto positivo a nivel de grupo (lo que algunos autores consideran los precursores teóricos de la teoría de selección de grupo, por ejemplo Sober y Wilson, 1998).

Un siglo después, Hamilton, Trivers y otros intentaron dar cuenta de la evolución del altruismo en términos neodarwinianos, considerando los beneficios y costos de dichos comportamientos y analizando cómo es que ellos permiten la maximización del *fitness* a partir de los beneficios surgidos de las interacciones entre organismos. El problema de la evolución del comportamiento altruista es abordado desde esta perspectiva bajo las siguientes preguntas: ¿por qué y hasta qué punto un organismo disminuye su aptitud para aumentar la de otro?, ¿cómo los organismos maximizan su *fitness*?

Por otro lado, este documento muestra otras investigaciones como la de Gordon (2012, 2013) y la de MacKinnon y Fuentes (2012) que intentan abordar los problemas de la cooperación y el altruismo desde una nueva perspectiva basada en el análisis de las interacciones colectivas. Las preguntas que surgen de estas posturas son: ¿cómo se genera el beneficio?, ¿qué le permite a los individuos de un grupo generar beneficio?, ¿qué factores explican por qué estar en un grupo es mejor que ser un cazador solitario?

En los capítulos I y II se presentaron los elementos fundamentales de algunas propuestas explicativas que buscan dar cuenta de la evolución de altruismo y la cooperación (ver

Figura 6). En este capítulo, me basaré en la anterior revisión para desarrollar un análisis teórico detallado que sea sensible a las contingencias históricas de esta discusión y que sienta las bases para un debate amplio que permita iluminar nuestra comprensión de estos fenómenos.

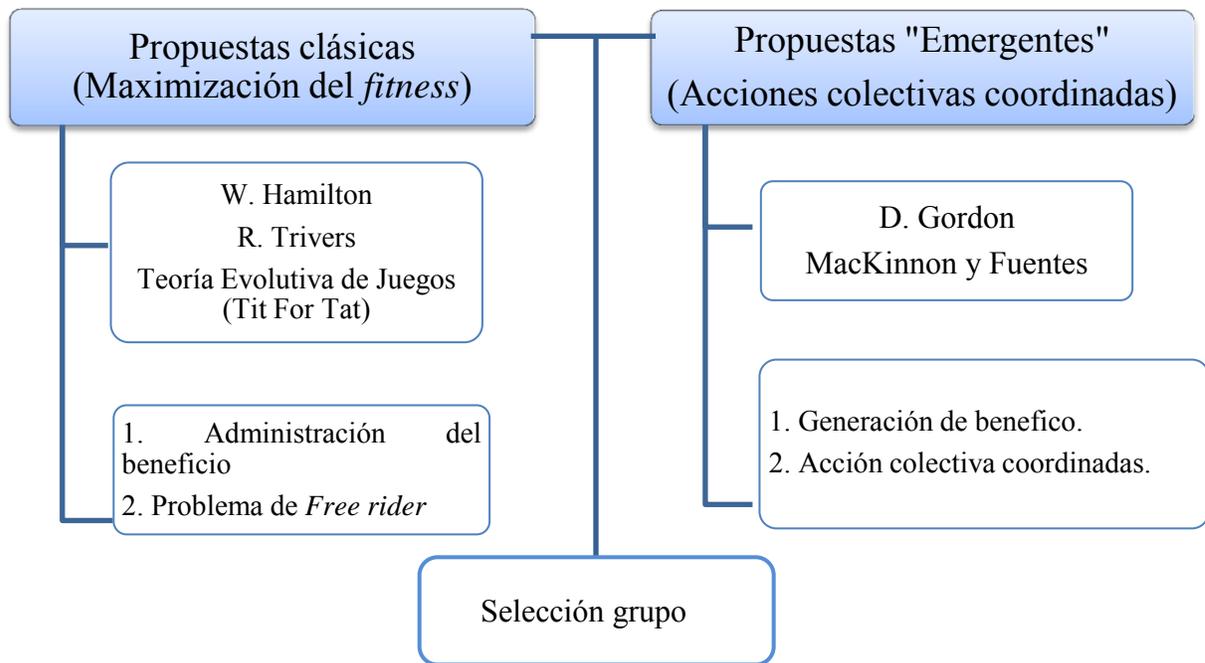


Figura 6. Propuestas clásicas y Propuestas “Emergentes”. Dos grandes grupos explicativos sobre la evolución de comportamientos sociales como el altruismo y la cooperación.

En primer lugar y retomando las recapitulaciones (I – II), enfatizó la continuidad entre la administración y la generación de beneficio en el estudio de la cooperación y el altruismo.

En segundo lugar, desarrollo el argumento de la generación de beneficio a través de acciones colectivas y defendiendo la idea de que la cooperación es un fenómeno biológico más general que el altruismo y que, para dar cuenta de la existencia de conductas altruistas, es necesario primero comprender aspectos esenciales de la cooperación como lo son la coordinación, la comunicación y la división del trabajo en los grupos. Por último, y como consecuencia de lo anterior, argumento que es necesario distinguir entre altruismo y cooperación como dos procesos evolutivos distintos que guardan relación (algo que no siempre queda claro en las explicaciones de estos fenómenos), por lo que una tarea

ineludible para dar una explicación adecuada de estos procesos pasa por establecer en qué consiste dicha relación, además analizo las implicaciones que esta reconstrucción tiene para el estudio de la evolución del comportamiento social y sugiero algunas líneas de trabajo que podrían iluminar aún más el debate y evidenciar la complementariedad entre las diversas propuestas teóricas.

3.1 DE LA ADMINISTRACIÓN A LA GENERACIÓN DEL BENEFICIO EN EL ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO SOCIAL

Como se vio en el capítulo uno, desde la propuesta de Hamilton, la eficacia biológica se comprende mejor si, en lugar de tener en cuenta el número de descendientes directos (hijos), se considera el número de copias de un gen que se transmite a las generaciones siguientes. En este sentido, un individuo puede maximizar su *fitness* pasando sus genes a las siguientes generaciones de forma indirecta, invirtiendo en la reproducción de sus parientes con quienes comparte los mismos genes. Según la regla de Hamilton, entre más alto sea el coeficiente de relación genético entre dos individuos, más alta será la frecuencia de comportamientos cooperativos entre ellos y más baja será la tasa de agresión.

Apoyado en Hamilton, West *et al.* (2007) clasifican las explicaciones teóricas de la evolución del comportamiento social en dos categorías:

I. Beneficios directos de *fitness*: el beneficio del comportamiento para el organismo es mayor que el costo que conlleva su emisión. Esto es posible cuando los individuos tienen un interés común en cooperar que involucra, por ejemplo, una mayor tasa de supervivencia o un mejor aprovechamiento de los recursos (lo que puede llevar a que un organismo favorezca la reproducción de otros no emparentados para así aumentar el tamaño del grupo). También puede haber un beneficio directo cuando se establecen mecanismos para garantizar la cooperación; por ejemplo, recompensar a los que colaboran o castigar a los tramposos (Trivers, 1971).

II. Beneficios indirectos de *fitness*: el emisor se beneficia indirectamente cuando su comportamiento favorece la reproducción de otros individuos que llevan parte de

sus genes (Hamilton, 1964). La forma más simple en que esto podría ocurrir es si los genes son idénticos por descendencia: ayudando a un familiar cercano a reproducirse, un organismo favorece la transmisión de sus propios genes a la siguiente generación, aunque de manera indirecta. Hamilton (1964) señaló que esto podría ocurrir a través de dos mecanismos: por medio de la discriminación de parentesco, que es cuando la cooperación se dirige preferentemente hacia parientes; y por una dispersión limitada, que mantiene a los familiares juntos, permitiendo que la cooperación sea dirigida de forma indiscriminada hacia todos los vecinos. Otra manera de generar beneficio indirecto se presenta cuando la cooperación es orientada a individuos no emparentados que comparten el mismo gen cooperativo, lo que se conoce como el mecanismo de la barba verde donde un gen (o un número de genes estrechamente vinculados) hace que el comportamiento cooperativo pueda ser reconocido por otros individuos.

En esta perspectiva, y desde un punto de vista evolutivo, se entiende que un comportamiento social debe tener consecuencias sobre la aptitud tanto del individuo que lo realiza como del individuo que recibe sus consecuencias (West *et al.* 2007), siendo el objetivo principal comprender cómo, a partir de ello, los individuos maximizan su *fitness*.

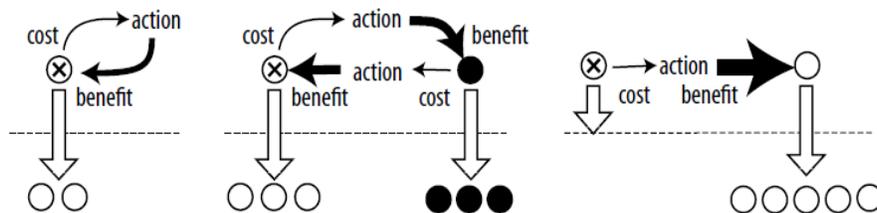


Figura 7. Distribución de los beneficios. A la izquierda un individuo (X) no interactúa con nadie. Se lleva a cabo una acción, aunque implica un costo de emisión, le devuelve un mayor beneficio (representado por el tamaño de las flechas) al reeditarle con dos descendientes (por debajo de la línea punteada). En el centro, dos individuos interactúan y de sus acciones se generan beneficios directos para ambos. En este caso, uno de ellos lleva a cabo una acción costosa para él y ventajosa para el otro, quien, paga (retribuye) al otro individuo con otra acción. Aquí el beneficio para cada uno resulta de las acciones del otro individuo y las ventajas son mayores que en el primer caso (hay tres crías). A la derecha, un individuo (X) realiza una acción costosa que no le reedita ningún beneficio directo (no deja descendencia). Sin embargo, el individuo que recibe el beneficio (sin color) aumenta su descendencia por la interacción. Tomado y modificado de Calcott (2006)

Al analizar la figura 7, vemos la representación de los beneficios directos que se obtienen si se lleva a cabo algún tipo de acción; el resultado es un cambio en el *fitness* de los participantes que interactúan. En este sentido, al conocer los costos de las acciones que realizan los individuos es posible calcular los cambios resultantes en la distribución de los beneficios. Sin embargo, este tipo de esquema, que podría ser representado bajo una matriz de pago, no nos dice nada acerca de cómo se genera la acción. Su objetivo es identificar cómo se distribuye el beneficio a través de los individuos que participan en una interacción, indicando quién paga los costos y quién recibe los beneficios. El problema con este tipo de modelos es que no logran captar algunos detalles importantes de la forma en que las interacciones tienen lugar.

En concordancia con lo anterior, en una matriz de pagos (al estilo del dilema del prisionero), se define la distribución del beneficio como resultado de una estrategia (o acción) llevada a cabo por los individuos en el juego. Por ejemplo, el juego de *caza del ciervo* (Skyrms, 2004) describe el conflicto entre seguridad y cooperación social; cada jugador elige cazar un ciervo o una liebre (esta elección se realizan sin conocer la acción de su compañero). Si un individuo caza un ciervo, debe cooperar con su compañero para tener éxito; un jugador individual puede cazar una liebre por sí mismo, pero una liebre vale menos que un ciervo. A partir de estos supuestos, la matriz de pago sería la siguiente (adaptada de Skyrms, 2004):

	Ciervo	Liebre
Ciervo	4,4	0,3
Liebre	3,0	3,3

Es evidente que la matriz de pagos permite ver la distribución del beneficio como resultado de las estrategias (o acciones) tomadas por los individuos. El juego de la *caza del ciervo* proporciona una herramienta teórica para explorar por qué los individuos preferirían colaborar en lugar de trabajar de manera independiente: dado que la ganancia es mayor en el primer caso que en el segundo. Sin embargo, el modelo no permite explorar diferentes soluciones al problema de cómo mantener la cooperación, sólo es posible ver algunas formas en las que se cambian, reinterpretar o redistribuyen los beneficios entre los

jugadores. En otras palabras, no nos proporciona ningún detalle acerca de cómo se generan las interacciones entre individuos que llevan a un beneficio mutuo. Además, no se ocupa de ninguna habilidad adicional que los individuos puedan necesitar a fin de garantizar o asegurar la participación en actividades colectivas. El éxito de la caza del ciervo bien podría requerir la capacidad de coordinar acciones dentro del grupo, algo que no es necesario si un jugador elige cazar únicamente liebres, lo que no es captado por la matriz.

A partir de lo anterior, y empleando las matrices de pago para modelar interacciones sociales, se ha establecido una distinción entre cooperación y altruismo sobre la base de la relación entre los costos y beneficios que entraña la emisión de una conducta:

Efectos sobre el autor	Efecto sobre el receptor	
	+	-
+	Beneficio Mutuo (Cooperación)	Egoísmo
-	Altruismo	Rencor (<i>Spiteful</i>)

En este esquema, se denomina egoísmo al comportamiento que es beneficioso para el actor y costoso para el receptor (+/-) y altruismo a aquel que es costoso para el actor y beneficioso para el receptor (-/+). Cuando un comportamiento es costoso para el autor y para el receptor (-/-), se dicen que existe una conducta rencorosa, donde ninguno de los individuos que interactúa se beneficia.

Dedicaré lo que resta de esta sección a analizar a detalle el concepto de cooperación, ya que es el que a mayor confusión se presta en la literatura académica sobre comportamiento social (West *et al.* 2007). Siguiendo la lógica anterior, se define a la cooperación como aquel comportamiento que resulta benéfico tanto para actor como para receptor; este uso implica que la cooperación (y cualquier otra conducta social) siempre sea entendida en términos de sus beneficios directos sobre el *fitness*. De entrada, esto es coherente con los postulados de Trivers (1985) y Lehmann y Keller (2006). Sin embargo, otros emplean

cooperación para referirse, de manera más general, a cualquier comportamiento que resulte benéfico para el destinatario, independientemente de sus efectos sobre el emisor (Hamilton, 1964; Axelrod y Hamilton, 1981; West *et al.* 2006); en estas propuestas, el altruismo sería un *tipo* de cooperación. Esta pluralidad en el uso de los términos genera confusión a la hora de comparar los diversos modelos teóricos; en esta tesis, comparto la noción que establece que, *en términos de administración*, la cooperación resulta benéfica para todos los implicados (+/+); aunque, como se verá a continuación, es necesario ir más allá de la sola administración del beneficio.

Aunado a lo anterior, una definición de altruismo y cooperación planteada puramente en términos de la relación beneficio/costo (como las preferidas por aquellos que se interesan sólo en el problema de la administración del beneficio surgido de las interacciones sociales como Hamilton 1964, Trivers 1971, Axelrod y Hamilton 1981, entre otros) resulta demasiado amplia y no permite diferenciar entre instancias que intuitivamente se aceptarían como ejemplos de cooperación (+/+) y aquellas donde, aunque ambos individuos se vean beneficiados (+/+), no se estaría dispuesto a considerarlas como una instancia genuina de este fenómeno.

Por ejemplo, la mariposa búho (*Caligo Sp.*) muestra en sus alas un patrón que asemeja dos grandes ocelos; cuando se ve amenazada por un predador, ella extiende totalmente sus alas, aparentando la cabeza de un búho, lo que ahuyenta a las aves depredadoras. Algunas especies del género *Caligo* presentan hábitos gregarios, por lo que se podría dar una situación en la que dos mariposas que se encuentren próximas se vean amenazadas por un mismo predador; imagínese que sólo una de ellas percibe su presencia e inmediatamente extiende las alas, con lo que logra alejarlo.

Analizando dicha situación desde la perspectiva de administración del beneficio, se observa que ambas mariposas se ven favorecidas con la huida del depredador al no ser comidas (+/+ beneficio mutuo), por lo que se cumple el criterio para ser considerada como un ejemplo de cooperación. Sin embargo, habría de ser claro que hay algo en la situación que intuitivamente nos lleva a rechazar la posibilidad que esto cuente como cooperación. Se

podría argumentar que, por ejemplo, dado que sólo una de las mariposas reaccionó ante la presencia del depredador, en realidad ellas no están cooperando. No obstante, exigir que los dos individuos implicados en una interacción social actúen tampoco conlleva, necesariamente, que esa situación merezca ser llamada cooperación; retomando el mismo ejemplo, imagínese que ambas mariposas perciben al depredador y extiende sus alas, causando que éste se aleje. De nuevo, nos encontramos ante una situación donde ambos individuos se benefician (+/+) y en la que, además, hay una acción de parte de cada uno de ellos; sin embargo, aquí también hay algo que intuitivamente nos lleva a rechazar esta instancia como un caso de cooperación. Es importante observar que, en ambos casos, la conducta de despliegue de las alas es una respuesta a la proximidad del depredador, no a lo que hace la otra mariposa; dicho de otro modo, si las mariposas se encontraran aisladas una de otra, sería de esperar que actuaran de la misma forma.

Si lo dicho hasta aquí es correcto, se hace evidente la necesidad de trascender el análisis beneficio/costo de las interacciones sociales para considerar aspectos estructurales concretos de ese tipo de escenarios y comprender así cómo es que ese beneficio de hecho se genera para sólo, posteriormente, ser repartido entre los agentes implicados en la interacción. Perfilar una definición de altruismo y cooperación en estos términos será el objetivo del siguiente apartado.

3.2 LA GENERACIÓN DE BENEFICIO¹⁵

Así pues, definiendo que una de las cuestiones centrales en esta discusión pasa por determinar cuál es la mejor forma de comprender la relación entre los conceptos de altruismo y cooperación. Sin embargo, no queda claro que exista un consenso sólido sobre este tema. Algunos autores parecen entender estos dos términos como si fueran equivalentes, mientras que otros establecen distinciones que no siempre son compatibles entre sí. De este modo, resulta importante intentar establecer una distinción conceptual

¹⁵ En esta tesis la generación de beneficio es entendida en los términos de Calcott (2008) como el otro problema de la cooperación; que se centra en conocer cómo se genera el beneficio dentro de un grupo y en comprender cómo los individuos al estar en un grupo puede (al menos en principio) obtener mayor beneficio que actúan de manera solitaria. Asimismo, entender cómo dicho problema puede interactuar con otras formas de mantener la cooperación.

clara entre estos dos términos que nos permita analizar la manera en que los diversos proyectos han intentado dar cuenta de la relación imperante entre ellos.

Sin entrar en un examen exhaustivo de la literatura, resulta útil revisar la forma en que distintos autores han comprendido estos dos conceptos e intentar extraer los elementos comunes entre ellos. De este modo, Tomasello (2009), a partir de su investigación sobre el comportamiento social de chimpancés y humanos, entiende al altruismo como el sacrificio que realiza un individuo en favor de otro y a la cooperación como un fenómeno donde varios individuos trabajan juntos persiguiendo un beneficio común (una especie de acuerdo entre las partes). En el mismo sentido, de Waal (2014) define el altruismo como un comportamiento que tiene un costo para quien lo emite (por ejemplo, correr un riesgo o gastar energía) pero genera un beneficio para quien lo recibe y a la cooperación como “el actuar voluntario y conjunto de dos o más individuos que produce, o podría potencialmente producir, una situación final que beneficia a uno, a ambos o a todos ellos en una forma que no pudo haber sido alcanzada individualmente” (Brosnan y de Waal 2002, citado en Silk 2007, p. 3). Dugatkin (1997), reconociendo que la explicación de la conducta social constituye un gran reto para las ciencias, entiende a la cooperación como el resultado de la interacción entre individuos quienes, más allá de los costos potenciales que sus acciones podrían acarrearles, obtienen un beneficio en tanto grupo por medio de algún tipo de acción colectiva. De forma similar, Gordon (2013) entiende que comprender qué es la cooperación equivale a comprender cómo es que los individuos construyen grupos, al tiempo que Sterenly (2012) y Calcott (2008) sugieren que el problema central de la cooperación es la coordinación, es decir, cómo se organiza la acción colectiva para que genere un beneficio. Por su parte, MacKinnon y Fuentes (2011), refiriéndose a homínidos, entiende que “la cooperación puede ser más generalmente definida como interacciones sociales que tienen costos para el actor y benefician a otros coespecíficos” (p. 125) y donde “acciones altruistas emergen como un subproducto de las adaptaciones fisiológicas y conductuales necesarias para negociar efectivamente redes sociales de alto nivel y complejidad” (p.128).

En esta misma lógica recapituladora, Silk (2007) presenta las definiciones de cooperación ofrecidas por diversos autores:

Cooperation means different things to different people. Boyd and Richerson (2006) define cooperation as “costly behavior performed by one individual that increases the payoff of others.” In contrast, Noë (2006) suggests that we use the word cooperation “for all interactions or series of interactions that, as a rule (or ‘on average’), result in net gain for all participants. The term includes all other terms that have been used for mutually rewarding interactions and relationships: reciprocity, reciprocal altruism, mutualism, symbiosis, collective action and so forth.” Sachs et al.’s definition focuses on the behaviors that benefit others, regardless of the effect on the actor (Sachs et al., 2004). Bronstein (2003) differentiates between mutually beneficial interactions with members of the same species and members of other species. She applies the term cooperation to the former and mutualism to the latter [...] Stevens and Hauser (2004) adopt Clements and Stephens’s (1995) definition of cooperation as “joint action for mutual benefit.” There is one common element of all these definitions of cooperation: benefits are provided to other conspecifics, but no consensus about the impact on the actor (p. 3)

Teniendo en cuenta lo anterior, considero que es posible extraer ciertos acuerdos relativos sobre las características fundamentales que definen aquello que cuenta como altruismo y aquello que es cooperación:

- **Altruismo:** Es una acción puntual que *siempre* conlleva un costo significativo para quien la emite y una ganancia para aquel o aquellos a los que la acción va dirigida.
- **Cooperación:** Es un *conjunto de acciones coordinadas* en el que dos o más individuos interactúan para obtener un beneficio *mutuo*.

Quiero llamar la atención en que, aunque la definición de altruismo aquí esbozada es muy cercana a la propuesta clásica (que lo entiende a partir de la administración del beneficio como un comportamiento que implica un costo para quien lo emite y provoca una beneficio para otro individuo, -/+), considero innecesario limitar el análisis beneficio/costo a la restrictiva noción clásica de *fitness* (que se entiende exclusivamente en términos de éxito reproductivo y/o genes legados a generaciones futuras). En este sentido, MacKinnon y Fuentes (2011) ya consideran la posibilidad de que “múltiples instancias de altruismo puedan ser experimentadas a través del tiempo de vida de los individuos sin costos efectivamente negativos sobre el *fitness*” (p. 127), una cuestión que discutiré con más detalle en la sección siguiente. Aunado a lo anterior, Kim Sterelny (2006) hace notar que, a pesar de lo importante que resulta el concepto de *fitness* para el proyecto neodarwiniano,

hasta el día hoy nadie ha tenido éxito al ofrecer una noción general de “bondad de ajuste biológico” (*goodness of fit*) aplicable a organismos de diferentes tipos en diferentes ambientes. Las ventajas de comprender de forma más amplia la relación beneficio/costo serán abordadas con más detalle al discutir la relación entre cooperación y altruismo.

En relación al concepto de cooperación, y como se viene discutiendo desde el apartado anterior, resulta útil comprender este fenómeno a partir del procesos de generación del beneficio, donde la administración de éste es sólo una parte. En este sentido, mientras que el altruismo se define en términos de acciones aisladas, la cooperación es entendida como una *interacción* (es decir, como un conjunto de acciones relacionadas de un modo determinado) que requiere, como mínimo, que los organismos *coordinen* sus acciones para la obtención de un beneficio mutuo. La noción de coordinación resulta central en los proyectos teóricos de autores como Sterelny (2013, 2014), Calcott (2006, 2008) y Gordon (2013, 2014), aunque (al parecer) ninguno de ellos la ha formulado de forma explícita; para los fines de esta investigación, haré uso de la siguiente definición mínima:

- ✓ **Coordinación:** Dos o más individuos coordinan sus acciones cuando lo que hace uno depende de las acciones realizadas por los otros y, a su vez, repercute sobre ellas.

Quiero llamar la atención al hecho de que, tal como está planteada, esta caracterización mínima de la coordinación deja abierta la posibilidad de que existan conjuntos de acciones coordinadas que no sean cooperativas. Esto podría ser evidente en la competencia por los recursos entre los miembros de ciertas especies, siempre y cuando sus patrones de consumo sean sensibles a las estrategias de forrajeo seguidas por otros. Por ejemplo, Clayton, Emery y Dickinson (2006) han demostrado experimentalmente que los arrendajos californianos (*Aphelocoma californica*, conocidos en inglés como *western scrub jays*), así como otros córvidos (que han sido ampliamente estudiados por su sofisticación cognitiva y gran capacidad de memoria), varían sus comportamientos de ocultamiento y recuperación de alimento dependiendo de las circunstancias de su entorno social: cuando un arrendajo se ve

obligado a almacenar semillas en la presencia de alguna otra ave (que lo pueda observar y robar su alimento), tenderá a reubicarlo cuando se encuentre solo.

Es importante observar que aquí la competencia no consiste sólo en consumir individualmente la mayor cantidad de recursos posibles, sino que el comportamiento de cada ave es altamente sensible a lo que hacen sus coespecíficos y, a su vez, repercute sobre ellos. Un ejemplo más general de acciones coordinadas no cooperativas es el tipo de interacción que se suele establecer entre un cazador y su presa. Recientemente, Sterelny (2003, 2006) ha argumentado que este tipo de dinámicas competitivas complejas (donde las acciones de los individuos implicados están en función de lo que hagan sus rivales) constituyen presiones selectivas de gran relevancia para la evolución de capacidades cognitivas con sofisticación creciente. De este modo, se hace evidente la importancia de considerar a la generación de *beneficio mutuo* como un componente muy importante de una definición de cooperación: es perfectamente plausible que existan acciones coordinadas que resulten ventajosas sólo para uno de los implicados (+/-, como las dinámicas cazador-presa) o incluso que terminen por ser desventajosas para todo ellos (-/-, como es el caso en ciertas dinámicas de venganza); en estos casos, nos encontramos ante *interacciones competitivas*.

Esto también hace evidente, una vez más, la importancia de ir más allá de la sola administración del beneficio en el análisis de las dinámicas colectivas. Por ejemplo, resulta extraño decir que, en términos de la interacción entre cazador y presa, el león es “egoísta” cuando se alimenta o que la cebra lo es cuando huye (con éxito) del león; ambos casos de una distribución de beneficio (-/+). Aun aceptando que se puedan calificar como “egoístas” estos comportamientos, pienso que es claro que esta descripción deja de lado cuestiones estructurales importantes que no pueden ser ignoradas a la hora de intentar dar una explicación biológica convincente de este tipo de situaciones. Con todo, se podría objetar que en este caso, al tratarse de una interacción entre individuos de diferentes especies (*interespecífica*), no se podría hablar de genuina distribución del beneficio. No obstante, y como argumento más adelante, no parece haber razones *a priori* de peso para suponer que el análisis beneficio/costo deba de restringirse a aquellas interacciones cooperativas que tienen lugar entre los miembros de una misma especie (*intraespecíficas*): resulta bastante

plausible defender que existe genuina cooperación entre miembros de especies diferentes. Exactamente lo mismo se puede decir de la existencia de interacciones competitivas interespecíficas; lo que es más, la competencia por los recursos, tanto entre los miembros de una población como entre poblaciones de especies distintas, es uno de los presupuestos básicos de la teoría evolutiva.

Regresando a las consecuencias de esta forma de comprender la coordinación para el estudio de la cooperación, y siguiendo a Calcott (2006), es importante tener presente que “el beneficio se genera como resultado de la interacción de las partes (los individuos de menor nivel) y su organización (la forma en que interactúan unos con otros)” (p. 89), por lo que resulta indispensable indagar cómo se establecen estas interacciones, qué elementos las definen y cuál es su papel en la organización del mundo biológico, intentando así justificar evolutivamente por qué estar en grupo genera mayor beneficio que actuar de manera solitaria.

En este sentido, el hecho de que los organismos se agrupen debe garantizarles que obtendrán mayores beneficios que si actuaran solos. Para que las interacciones cooperativas sean viables, los individuos deben, en principio, ganar algo de estas interacciones; esto no equivale a decir que estar en grupo resulte siempre ventajoso (por ejemplo, agruparse facilita la propagación de enfermedades, Krause y Ruxton 2002, Carranza, 1997), sino sólo que tiende a acarrear mayores ventajas que desventajas.

De este modo, es evidente que se pueden extraer mejores dividendos al actuar en grupo que al hacerlo de manera individual. Por ejemplo, unirse a un grupo puede reducir significativamente los costos energéticos causados por la resistencia del aire o el agua (como en la formación de bandadas o cardúmenes) y estar muy juntos puede favorecer el aumento de temperatura, generar una defensa más efectiva contra los depredadores. De otro lado, la ventaja numérica puede proporcionar beneficios no lineales en el combate: una superioridad numérica, independientemente de la capacidad de lucha, puede jugar un papel importante en la resolución de un combate (Calcott, 2006, 2008). Además, el estar en grupo reduce el riesgo y mejora la optimización de la búsqueda de alimento.

Ahora bien, si estar en grupo resulta más conveniente que actuar de manera solitaria, es necesario, entonces, determinar si todo beneficio producto del agrupamiento puede ser considerado como resultado de la cooperación. En este sentido, habría de ser claro que aquellos casos en que el beneficio resulte del sólo agrupamiento, sin que esté implicado un proceso de coordinación entre las acciones de los individuos, no podrían ser considerados como instancias de cooperación, dado que no cumplirían con el *criterio de coordinación* expuesto anteriormente.

Considérese, por ejemplo, a los rumiantes que se congregan para pastar juntos; en estos casos, del hecho de agregarse, cada individuo se ve beneficiado al reducir su riesgo de ser atacado por un predador, ya que, de estar pastando sólo, sería mucho más probable que éste dirigiera su atención sobre él (mientras que, al estar en grupo, la probabilidad de ser atacado se distribuye entre todos los individuos congregados). En estos casos, es evidente que cada animal se ve beneficiado al estar en grupo; sin embargo, también es claro que, al menos en lo que tiene que ver con su conducta alimentaria, no hay coordinación entre sus acciones y las de aquellos que se encuentran pastando junto a él. Sin lo anteriormente dicho es correcto, el *criterio de coordinación* permitiría discriminar aquellos casos de generación colectiva de beneficio que cuenta como cooperación de aquellos donde el beneficio es un resultado directo del sólo hecho de agregarse. Desde esta definición, es claro que la coordinación es un aspecto central de la cooperación.

Quisiera complementar la anterior definición con la propuesta de John Maynard Smith y Eörs Szathmáry quienes, en su influyente libro *The major transitions in evolution* (1995), argumentan que la cooperación no es una función periférica de la historia de vida ni una forma de comportamiento que se encuentra sólo en unas pocas especies de animales sociales, sino que está presente a lo largo de los diferentes procesos evolutivos y se hace evidente en al menos ocho “grandes transiciones” en la evolución de la complejidad de los seres vivos, las cuales transformaron de forma radical los contextos sobre los que opera la evolución. Entre estas transiciones me gustaría destacar las siguientes: el origen de los

cromosomas, el origen de los eucariotas, el origen de la reproducción sexual, el origen de organismos multicelulares y el origen de grupos sociales.

Para estos autores, una tendencia general en la historia de la vida es el aumento en complejidad que se puede explicar a partir de unas pocas transiciones evolutivas que comparten el siguiente aspecto común: “Entidades que eran capaces de replicarse independiente antes de la transición después de ella sólo lo pueden hacer como parte de un todo más grande” (p. 6). En otras palabras, cada "transición importante" parece producir (o ser producida) por una nueva forma de cooperación. En segundo lugar, estas transiciones descansan en un “cambio en el método de transmisión de información” (p. 6) que conduce a un nivel de organización orgánica superior.

La propuesta de Maynard Smith y Szathmáry de que la aparición de formas vivas más complejas (metazoos, colonias de insectos, eusociales) han surgido de interacciones cooperativas más simples, me brinda algunos elementos para poder continuar hilando el argumento sobre la relación entre cooperación y altruismo. En este sentido, la cooperación lleva implícita la noción de interacción de varias entidades o individuos que se coordinan en respuesta a las condiciones cambiantes del medio (del cual ellos mismos forman una parte fundamental) para llevar a cabo una tarea conjunta.

Quisiera ilustrar el anterior punto con el siguiente ejemplo; las bacterias *Myxococcus xanthus*, cuando hay escasez de nutrientes en el medio, forman agregados que se conocen como cuerpos fructificantes (similares al moho mucilaginoso *Myxogastrea sp.*), donde miles de células individuales cooperan para formar un cuerpo fructífero que produce esporas. Este tipo de bacteria se puede mover en superficies sólidas por un mecanismo denominado “deslizamiento”. Según las investigaciones, la motilidad de *M. xanthus* está regulada por dos sistemas: motilidad A (adventurous), que generalmente se describe como el desplazamiento de células aisladas, y motilidad S (social) que se describe como el movimiento coordinado de grupos de células grandes y es fundamental en la formación del cuerpo fructífero.

Para que se genere motilidad S y el desarrollo normal del cuerpo de fructificación, es necesario que las bacterias se reconozcan por medio de dos apéndices (un pili específico y fibrillas de hidratos de carbono). Este reconocimiento requiere un aumento en la producción de fibrillas y posibilita la unión entre las células y el establecimiento de un “enjambre” que permita hacer frente de forma colectiva a las demandas del medio. Los investigadores han determinado que, aunque la producción de fibrillas implica un costo para los individuos, la motilidad S produce mayor expansión de la población (Velicer y Stredwick, 2002).

El anterior caso muestra que la noción de cooperación, que ofrecí anteriormente, puede ser bien aplicada a las dinámicas colectivas entre bacterias y que, siguiendo la propuesta de Maynard Smith y Szathmáry (1985), es factible pensar que la cooperación es un fenómeno muy amplio presente a lo largo de la evolución biológica. Por otro lado, este ejemplo permite analizar otros mecanismos que actúan en la generación de beneficio a través de acciones colectivas coordinadas, tema que será desarrollado a continuación.

3.2.1 Otros mecanismos para la cooperación

Siguiendo la noción de Calcott (2006), al comprender el problema de la cooperación desde la generación de beneficio, se debe tener en cuenta la existencia de las capacidades de comunicación y división del trabajo que resultan necesarias para la creación de un entorno cooperativo. Este autor llama la atención sobre algunos elementos que permiten a los individuos generar beneficio de manera colectiva, como la diferenciación interna, la plasticidad comportamental y la sensibilidad a las señales locales procedentes de otros miembros del grupo. Estas cuestiones son claramente relevantes para la comprensión de la cooperación en una amplia gama de interacciones en los diferentes niveles de organización biológica.

De igual forma, Sterelny (2014) al referirse a la evolución de la cooperación destaca la importancia de mecanismos como la especialización y la división del trabajo.

Some forms of profitable collective action require only minimal coordination—that agents assemble at the same time and place, and are focused on the same task. But others demand

some division of labor and role specialization. It is for this reason that power scavenging very likely evolved before systematic hunting. For power scavenging requires only minimal coordination: a noisy mob can drive a solitary carnivore from a kill, but systematic hunting often requires planning, coordination, and a division of labor (p. 267).

A continuación, se exponen algunos elementos sobre la comunicación y la división del trabajo como mecanismos que subyacen a la acción colectiva. Es preciso aclarar que estos temas merecen una revisión a profundidad que no podrá ser realizada en esta investigación. Sin embargo, considero necesario enunciar algunas cuestiones generales al respecto que resultan relevantes para la presente discusión.

- **La comunicación**

A lo largo de esta sección se ha justificado la relevancia de la coordinación como requisito mínimo para la generación de comportamientos cooperativos. Sin embargo, se presentan otros elementos cruciales como la comunicación definida, en palabras de Sperber y Wilson (1994), como:

[...] un proceso que implica la existencia de dos dispositivos de procesamiento de la información. Uno de los dispositivos modifica el entorno físico del otro. En consecuencia, el segundo dispositivo construye unas representaciones semejantes a las que ya estaban almacenadas en el primero. [...] El estudio de la comunicación suscita dos cuestiones importantes: en primer lugar, qué se comunica, y en segundo lugar, como se consigue la comunicación (p. 11)

En este sentido, se asume que para lograr acciones colectivas coordinadas se requiere de un proceso de transmisión de información de un organismo (u entidad) a otro, alterando el estado de conocimiento del organismo que recibe la información. Retomando a Maynard Smith y Szathmáry (1995), es importante recordar que el almacenamiento, la transmisión y la traducción de la información han jugado un papel fundamental en las explicaciones evolutivas de la vida.

Cómo he venido documentado a lo largo de este trabajo, son varias las investigaciones empíricas sobre el comportamiento cooperativo que indican la importancia de la comunicación para lograr la cooperación; se destacan investigaciones con bacterias donde se exploran algunos mecanismos de comunicación y reconocimiento celular (Diggle *et al.* 2007; Benjamin y Nowak, 2013). De igual forma, varias son las investigaciones

relacionadas con señales y gestos en aves y mamíferos (Dawkins y Krebs, 1978; Maynard Smith y Harper, 2013). En este punto quisiera llamar la atención sobre los modelos formales de cooperación basados en el dilema del prisionero, en donde ambos jugadores tienen que tomar su decisión de forma simultánea sin comunicarse con su pareja (Luce y Raiffa, 1989). Aunque la mayoría de los modelos de cooperación basados en el dilema del prisionero dan por sentado el *presupuesto de no comunicación*, esto, sin embargo, entra en conflicto con lo que se puede observar en la naturaleza.

Continuando con la conceptualización alrededor de la generación de beneficio, quisiera llamar la atención sobre el proceso de señalización, como una disposición comunicativa esencial para la cooperación. Entiendo una señal como una característica del entorno que puede ser utilizada por un organismo como una guía para su comportamiento; en palabras de Maynard Smith y Harper (2003) una señal es un comportamiento que altera el funcionamiento de otro organismo y es una adaptación evolutiva.

Las señales pueden afectar el comportamiento y las respuestas de los individuos en un grupo si y sólo si, los individuos son sensibles a las señales dadas por otros o a los cambios de su medio ambiente local. El reconocimiento de señales se hace evidente en los animales, en los procesos de caza grupal, dado que los organismos generan y cambian sus estrategias basados no solo en las señales locales, sino también en la información de los otros cazadores. En este sentido, el éxito en la generación de beneficio depende del reconocimiento y transmisión de la información¹⁶.

En este sentido, Tomasello (2014), retomando la propuesta de Maynard Smith y Szathmáry (1995), resalta que:

The most recent major transition, in this account, was the emergence of human cooperative societies (cultures) structured by linguistic communication. Our ultimate goal is to give an account of this emergence, with a specific focus on the new forms of thinking that it engendered. But we cannot go directly from competitive great ape societies to cooperative human cultures in one giant leap. The problem is that there are thousands of human

¹⁶ Noë (1995, 2003) argumentar que el proceso de señalización es esencial y facilita los procesos de cooperación, sin embargo, hace notar que este proceso genera un nuevo dilema y es el problema de la señalización honesta, problema que ha sido estudiado ampliamente en el contexto de la selección sexual

cultures, and each of them has conventionalized, normativized, and institutionalized a particular set of cultural and communicative practices (p. 32).

Aunque sus investigaciones están centradas en primates, Tomasello (1999, 2008, 2014) reconoce que la comunicación juega un papel clave en la evolución de la cooperación en sociedades humanas. Este autor sostiene que los aspectos fundamentales de la comunicación específicamente humana son adaptaciones biológicas para la interacción social cooperativa en general y que su dimensión exclusivamente lingüística está constituida por convenciones y construcciones culturales creadas y transmitidas en el seno de determinados grupos culturales.

En relación a esta situación, es importante enfatizar que no todo proceso comunicativo es equivalente a cooperación; como criterio para discriminar el tipo de comunicación, se requiere un ambiente cooperativo y (siendo consecuente con las definiciones dadas anteriormente) de interacciones colectivas coordinadas que lleven a la generación de beneficio mutuo para los individuos que interactúan.

- **División del trabajo**

La división del trabajo (*division of labour*)¹⁷, lejos de ser un evento reciente en la historia de la vida, se presenta cuando surge la especialización de las unidades o partes (Maynard Smith y Szathmár, 1995). En un principio, uno puede imaginar un mundo de entidades biológicas multifuncionales autosuficientes que dieron paso a entidades especializadas que debieron asociarse para subsistir. Si se está interesado en conocer las condiciones propicias para una transición de la conducta individual independiente a las interacciones cooperativas, entonces es importante conocer aquellos mecanismos que se requieren en un grupo para llevar a cabo acciones coordinadas. En palabras de Sterenly *et al.* (2013) “Groups become new evolutionary individuals as the members of those groups go through an evolutionary transition from independence through contingent cooperation to mandatory cooperation” (p. 5).

¹⁷ Hart (2013) defiende que es importante diferenciar entre división del trabajo (*division of labour*) y subdivisión de tarea (*task partitioning*), argumentando que este último concepto permite capturar algunos elementos de la organización de la actividad en algunas colonias de insectos que quedarían de lado si sólo se analizaran a partir de la noción de división del trabajo.

La división del trabajo entre un grupo de especialistas es un evento que se hace presente en las múltiples funciones de la organización celular, en los organismos unicelulares, multicelulares y hasta en sociedades animales especializadas (hormigas, abejas y seres humanos). Cada organismo tiene muchos componentes (moléculas, células, segmentos, órganos, etc.) y la historia evolutiva de éstos se ha visto caracterizada por la diferenciación y la especialización de funciones; dichos proceso de división del trabajo también puede ocurrir entre organismos dentro de una población y requiere de disposiciones comunicativas.

Por ejemplo, las volvocales, un grupo de algas que ha recibido mucha atención por parte de los investigadores, son consideradas el prototipo de la diferenciación y división del trabajo; ellas ilustran un posible camino desde los organismos unicelulares, pasando por células independientes, hasta organismos formados por células interdependientes (Calcott y Sterelny 2011, Margulis y Dolan 2002, Maynard Smith y Szathmáry 1995). Volvox, uno de los géneros más complejos de volvocales, ha cruzado el límite entre colonialismo y verdadera pluricelularidad, dado que presenta diferenciación celular que en algunas especies llevó a la especialización reproductiva (Margulis y Dolan, 2002).

Este mismo principio se ilustra en las castas de insectos. Wilson (1975) y Jaisson (2000) muestran que hay una división del trabajo a nivel de la reproducción, limpieza de colonia, forrajeo entre otras. Vale la pena mencionar que en las sociedades animales la división del trabajo no es necesariamente rígida; como lo documenta Gordon (2013), las hormigas pueden variar sus tareas de acuerdo a las condiciones cambiantes de sus ambientes: demografía, clima, disponibilidad de alimento, ciclo de vida.

En síntesis, se asume la coordinación como un requisito mínimo para la generación de acción colectiva. Sin embargo, han estado presentes a lo largo de la historia de la vida, otros mecanismos fundamentales como la comunicación y la división del trabajo.

3.2.2 El problema del *free rider*

Antes de dar paso a la siguiente sección, llamaré la atención sobre el problema del “gorrón” (en adelante *free rider*), empleado para describir a aquel individuo que no coopera y que, al estar expuesto a incentivos para negarse a contribuir, opta por usar el beneficio generado por otros sin pagar ningún costo. Este tema ha sido ampliamente trabajado desde la perspectiva de administración del beneficio, despertando gran interés especialmente en el estudio de las sociedades humanas. No obstante, y como se argumentó en la sección anterior, considero que el problema del *free rider* es posterior al establecimiento de las acciones colectivas y está directamente vinculado con los mecanismos anteriormente presentados de coordinación y comunicación.

Entre los problemas que los modelos de administración intentan explicar está aquel que tiene que ver con la existencia de desertores o *free riders* en las interacciones grupales. Como se hace evidente en el modelo de Trivers (1971), al generarse un comportamiento condicionado (a la reciprocidad), es posible que dos individuos colaboren y ambos obtengan un beneficio a largo plazo; pero también puede pasar que el primer individuo en recibir la ayuda no devuelva el favor o lo haga en un menor grado (para evitar o disminuir los costos que implica su acción). Es evidente que en las situaciones de altruismo recíproco se genera la posibilidad de hacer trampa, sin embargo, sostengo que este problema es común a todas las propuestas clásicas.

Como se desarrolló en el capítulo I, el problema de reconocimiento de parientes conlleva la posibilidad de que surjan mecanismos encaminados a obtener un beneficio al hacer creer a otros organismos que se forma parte de su grupo parental. Adicionalmente, en la teoría evolutiva de juegos las matrices de pago se construyen bajo el presupuesto de que existen sólo dos estrategias posibles: cooperar o engañar-defraudar. En este sentido, la mayoría de los modelos formales dedicados al estudio de la cooperación están basados en el supuesto de control de compañero. Por ejemplo, la teoría de juegos da por sentado la formación de alianzas y se centra en el estudio de las estrategias que cada participante usa para evitar ser engañado por los demás. Evidentemente, la tarea de identificar en una interacción social a

los tramposos es cognitivamente demandante. Algunos individuos aparentan ser cooperadores confiables y su engaño es difícil de desenmascarar (lo cual resulta aun más exigente cuando la interacción se realiza con extraños).

En los modelos clásicos se entiende que, aunque la cooperación sea potencialmente rentable, el problema del *free rider* provoca que sea propensa a disminuir, dado que conlleva una frecuencia relativamente alta de engaño entre los individuos. Esto daría lugar a escenarios evolutivos donde surgen interrogantes encaminadas a establecer cómo y por qué los individuos engañan (¿cuáles son los mecanismos de engaño?) y, por otro lado, determinar cuáles son los mecanismos de detección de engaño necesarios para contrarrestar el problema del control (¿cómo puede un agente influir en sus pagos o en los de su pareja, de forma tal que lo induzca a responder de forma cooperativa?). Una enorme cantidad de literatura sobre cooperación se ha centrado en este último punto (Hammerstein, 1998). Además, esto abre grandes retos para la biología al tener que explicar cómo es que evolucionaron los mecanismos de engaño y detección del engaño.

El problema del *free rider* es propio de las discusiones clásicas que priorizan la cuestión de cómo se distribuye el beneficio entre los individuos que interactúan. No obstante, Sterelny (2013) propone que en nuestros antepasados homínidos, dado el tamaño pequeño de los grupos, los individuos se encontraban muy bien informados de la reputación de los otros; en este sentido, los socios en las actividades de forrajeo se conocían, razón por la cual, podían contar con el trabajo del otro para lograr concretar los objetivos perseguidos. El problema que enfrentaban los agentes era mantener la reputación a través del compromiso a largo plazo:

In most small-scale, traditional social worlds, that choice is informed by local reputation...The problem is particularly vivid when defection consists not just of passive free riding but active and aggressive exploitation, when bullies seek to appropriate collectively produced resources (p.103).

Estoy de acuerdo con el argumento del *free rider* que propone Sterelny. Sin embargo, tal cual está planteado, detectar a los tramposos parece demandar de procesos cognitivos muy sofisticados que, de entrada, parecen ser exclusivos de los humanos. Esto nos lleva a

cuestionar si es posible evidenciar este problema en otros organismos: ¿el problema de detectar tramposos es inherente a la cooperación en todo el mundo biológico o es exclusivo de las dinámicas cooperativas de unas pocas especies? Ello me lleva a conjeturar que debe haber un problema mayor, directamente relacionado con la cooperación, que es previo al problema del *free rider*.

Por ejemplo, Nöe (1985; 2004), Sterelny (2012, 2013) y Calcott (2008) proponen que, más que la detección de tramposos, la cuestión importante para comprender el establecimiento de relaciones cooperativas es la de elegir adecuadamente un socio¹⁸ (el “mejor” cooperador) para establecer una coalición. Estos modelos enfatizan la presencia de compañeros alternativos que pueden proveer una influencia sobre el compañero actual, forzándolo a que mejoren sus compromisos colaborativos (Noë y Hammerstein 1995, Tomasello 2014), algo que ha sido dejado de lado por las propuestas clásicas que están centradas únicamente en el problema de los pagos entre un agente y otro. La elección de un compañero implica la búsqueda y evaluación de los “mejores” socios según la situación o demanda del medio (forrajeo, caza, etc.), lo que conlleva un costo (tiempo o gasto energético) y en muchos casos la toma de algunos riesgos. Por ejemplo, el costo de la búsqueda depende de varios factores, como la densidad de la población, la velocidad con la cual un individuo puede moverse en el medio ambiente, la proporción de socios confiables potenciales y los costos de señalización necesarios para establecer el primer contacto entre los socios. Es importante destacar que los costos del muestreo o elección de socios son compensados por los beneficios de hacer una buena elección. Además, vale la pena subrayar que el problema de la elección de compañero, dadas los condicionamientos y requerimientos cognitivos, se ha centrado únicamente en primates, son muy pocas las investigaciones teóricas y empíricas que se han realizado en otro grupos de animales.

¹⁸ La elección de los socios implica una serie de mecanismos bien conocidos de la teoría de la selección sexual, por ejemplo, juzgar la calidad de la pareja, recordar la calidad y ubicación del compañero, estrategias de búsqueda, calificar la honestidad de señales, entre otros. Sin embargo los estudios experimentales sobre cooperación excluyen la posibilidad de elegir o cambiar pareja y socio, siendo estos elementos cruciales para la comprensión de la cooperación (Noë 1992, Simms y Taylor 2002, West et al. 2002, Hammerstein 2003; Sachs et al. 2004).

No obstante, me gustaría evidenciar que esta solución no hace más que invertir el problema, pues la sofisticación cognitiva necesaria para hacerle frente, al igual que en el *free rider*, parece estar más allá de las capacidades disponibles para la mayor parte de los organismos (desde bacterias e insectos y hasta el grueso de los mamíferos). De este modo, considero que tanto la detección de tramposos como la elección de socios presuponen la existencia de la capacidad de coordinar una acción colectiva como un elemento esencial a cualquier dinámica cooperativa.

De un modo similar, según Gordon (2013), los intentos teóricos para demostrar cómo la cooperación puede evolucionar a partir de un interés propio a menudo llevan a la generación de modelos que describen a los que no cooperan como tramposos o desertores. Sin embargo, los procesos de grupos cooperativos son más complejos; por ejemplo, según sus investigaciones con *Pogonomyrmex barbatus*, hay individuos que en un momento dado no cumplen una función específica en la colonia, y terminan aprovechando los beneficios que en ésta se generan. A los ojos de la teoría de juegos, estos individuos serían considerados tramposos o desertores; no obstante, Gordon propone que los procesos al interior de los grupos cooperativos no se entienden fácilmente y que hay elementos que por su naturaleza se resisten a la explicación a partir de los modelos evolutivos clásicos que, generalmente, exigen considerar al individuo como separado del grupo o de la colonia. Ella propone que, para especificar los beneficios de un individuo al interior del grupo, se tiene que lidiar con el problema de la caracterización de cómo el bienestar del individuo y el del grupo están relacionados.

3.3 ESCLARECIENDO LA RELACIÓN ENTRE ALTRUISMO Y LA COOPERACIÓN

Después de esclarecer la definición de cooperación y de altruismo, a continuación expongo la posible relación entre estos dos conceptos. Como se intentó justificar en la sección anterior, la cooperación constituye un proceso evolutivo muy general: presente en diferentes niveles de organización biológica. De este modo, se podría entender que la cooperación es un fenómeno antecedente a la aparición de conductas altruistas. Dicho en otros términos, sugiero aquí que, a lo largo de la historia de la vida, la aparición de acciones

altruistas dirigidas hacia los no-parientes¹⁹, ha tenido lugar en *algunos* escenarios cooperativos.

Como lo hacen ver MacKinnon y Fuentes (2001) “the concepts of cooperation and altruism are closely related. However, while it is commonplace to argue that forms of social cooperation characterize many primate societies, we still have a great deal to investigate in regards to specific patterns of reciprocity and the possibility that altruism, outside of reciprocal exchanges, occurs” (p. 125). Estos autores argumentan que, aunque los individuos no son uniformemente altruistas, en los grupos de primates pueden aparecer actos altruistas que no son seleccionados en contra al interior de las poblaciones. Para estos autores una acción altruista surge como un subproducto de las adaptaciones fisiológicas y de comportamiento, y se requieren para negociar eficazmente un alto nivel de redes sociales complejas, donde las coaliciones, las negociaciones sociales multipartidistas y la reciprocidad son las avenidas principales para el éxito social y reproductivo.

Veamos, por ejemplo, el caso de los murciélagos vampiros (*Desmodus rotundus*) documentado en Costa Rica por Wilkinson (1986); cuando estos organismos encuentran una presa, suelen tomar una buena cantidad de sangre para contrarrestar las altas tasas de fracaso en la búsqueda de alimento. Al regresar al grupo, es común que los que han tenido una noche exitosa regurgiten sangre para otros individuos que no lograron alimentarse. Un murciélago vampiro hambriento solicita alimento a un probable altruista por medio de una conducta denominada “*grooming*”, o acicalamiento social, que comienza en el área del

¹⁹ Vale la pena aclarar que las acciones altruistas dirigidas a parientes puede ser explicadas a través de aptitud inclusiva (Hamilton, 1964) o la teoría de cuidado parental. Esta última explica por qué un organismo reproductor no se limita a producir copias de su material genético, sino que además emplea parte de su presupuesto en aumentar las posibilidades reproductivas de esas copias, incluso a costa de su propia reproducción futura. Este tipo de adaptaciones biológicas permite establecer una relación entre el costo energético en el que incurren los progenitores y el cuidado dado a las crías. A través de dicha teoría se podría explicar comportamiento “altruistas” en especies que no son gregarias o sociales, como es el caso de la araña pisáurida, una cazadora errante que depende de su velocidad, agilidad y excelente visión para atrapar insectos, pequeñas ranas y lagartijas. Sin embargo, esta forma de vida tiene un inconveniente. Las arañas que atrapan el alimento en sus telarañas pueden vigilar constantemente sus huevecillos, pero una araña cazadora que está en constante movimiento debe llevarlos con ella o abandonarlos a merced de los depredadores. La araña pisáurida carga sus huevos en una bola sedosa que está pegada a sus colmillos. Mientras los huevos se desarrollan, la araña no puede cazar porque no puede comer. Aun así, sigue moviéndose de un lugar soleado a otro para mantener calientes los huevecillos. Como en todas las especies, sin el calor adecuado no puede haber incubación ni crías que perpetúen la especie. Cuando las crías están por nacer, la madre hace una pequeña hendidura en la bolsa que las contiene y construye una tienda de seda alrededor de la bolsa, sobre la cual se sienta hasta que las crías se hayan marchado para valerse por sí mismas, comportamiento similar realiza la araña lobo guardan sus huevos en bolsas de seda, pero los cargan a la espalda.

estómago y continúa hasta contactar la boca del donador, quien responde regurgitando sangre. Este tipo de conducta incrementa la posibilidad de que un murciélago que no encontró alimento lo reciba por parte de algún miembro del grupo, lo que aumenta, a su vez, sus probabilidades de éxito futuro.

Al analizar este caso, vemos un claro acto altruista, dado que un organismo disminuye su aptitud (cuando regurgita su alimento) para favorecer a otro individuo con el que no se encuentra emparentado. Teniendo en cuenta la relación que se pretende establecer entre altruismo y cooperación, se afirma que, para que este tipo de comportamientos tenga lugar, es necesaria la coexistencia de un contexto cooperativo mucho más amplio en las colonias de estos organismos. En el caso particular de los murciélagos vampiros, varias investigaciones indican que estos animales muestran diferentes tipos de interacciones cooperativas.

Se ha documentado que *Desmodus rotundus* vive en grupo de 7 a 12 hembras que comparten dormideros (*roosting*), espacios que ofrecen protección contra el clima adverso o los depredadores y en los que tiene lugar la digestión de los alimentos, se llevan a cabo actos de apareamiento, hibernación, crianza de jóvenes y se promueven las interacciones sociales. Los dormideros son de suma importancia para el éxito de la especie y han desempeñado un papel relevantes en su evolución ecológica (Kunz, 1982).

Un comportamiento que se ha registrado en los grupos de murciélagos vampiros es el aseo social con fines de control de ectoparásitos; Wilkinson (1986) ha demostrado que hay una correlación entre los comportamientos de regurgitación y de aseo, aunque este último se presenta con mayor frecuencia. Él sugiere que el comportamiento de aseo facilita la identificación de socios para compartir los alimentos, permitiendo a un murciélago monitorear el potencial de otros animales para dar o recibir sangre.

Por consiguiente, enfatizo que un comportamiento altruista, como lo es la regurgitación de alimento en los murciélagos vampiros, tiene lugar en un contexto cooperativo mucho más amplio. Teniendo en mente la propuesta de MacKinnon y Fuentes (2011), para quienes

conocer los patrones y contextos de complejidad social de los primates constituye un buen camino para comprender los mecanismos y evolución de los sistemas de comportamiento que pueden producir actos altruistas, se podría sugerir que este comportamiento altruista de los murciélagos vampiros ayuda a consolidar los grupos e incide sobre su éxito reproductivo y social. Se aclara que esta relación no implica que, todo contexto cooperativo genere o este direccionado hacia actos altruistas: Aunque se presenten grupos que coordinen sus acciones colectivas y manifiesten otros mecanismos como la comunicación o la división del trabajo, ello no implica directamente que en todos los contextos cooperativos se presenten actos altruistas.

En suma, la relación entre altruismo y cooperación aquí propuesta debe ser revisada a profundidad teniendo en cuenta las investigaciones empíricas y teóricas sobre el tema (este podría ser un buen punto de partida para investigaciones futuras). Además, como se ha argumentado a lo largo de este capítulo, la cooperación constituye un fenómeno más general que el altruismo, dado que juega un papel clave en el aumento de la complejidad de las formas orgánicas y al cual subyacen algunos mecanismos que son transversales a los diferentes niveles de organización biológica. Lo anterior podría ser una de las causas por las cuales la mayoría de las investigaciones actuales sobre comportamiento social centran su atención en la cooperación. Yo sugiero que si se conoce con mayor profundidad el tema de la cooperación, se tendrán más y mejores elementos para continuar comprendiendo la evolución y naturaleza del altruismo.

3.3.1 UN POSIBLE CAMINO A SEGUIR

Como último punto de este capítulo quisiera señalar el posible camino para futuras investigaciones sobre la evolución del altruismo y de la cooperación

Como se intentó mostrar en los capítulos I y II, persisten en la literatura intentos de establecer modelos explicativos que den cuenta de la evolución de la cooperación y el altruismo y de la relación existente entre ambos. Como lo indica Calcott (2008), el desarrollo de modelos matemáticos formales ha desempeñado un papel fundamental en esta dirección, dado que permiten capturar las relaciones de dependencia entre ciertos factores

clave como el parentesco, la tasa de migración y el mantenimiento de las interacciones cooperativas en una población (por ejemplo, Axelrod y Hamilton, 1981; Boyd y Richerson, 1985; Dugatkin *et al.* 1994; Boyd *et al.* 2003, entre otros).

Calcott (2008) argumenta que los modelos formales sobre la distribución del beneficio resultan muy útiles por que presentan un amplio margen de generalización dado por su capacidad de producir predicciones a partir de la abstracción del comportamiento y sus mecanismos. Además, esta capacidad resulta particularmente útil al analizar conceptos como el de *fitness*, ya que es posible construir generalizaciones muy amplias que apliquen a su cálculo en poblaciones y organismos muy diversos. Calcott concluye que gran parte de la capacidad explicativa de estos modelos proviene, precisamente, de la amplitud que adquieren por el método de abstracción.

Sin embargo, los modelos formales existentes dejan de lado el establecimiento de las interacciones y se concentran en el análisis de los costos y pagos que entrañan para los individuos sus acciones altruistas, con lo que se explica cómo se distribuye el beneficio, pero no cómo se genera. En un intento de superar estas limitaciones, Calcott propone desarrollar modelos que incluyan la forma como se organiza la acción colectiva y permitan describir la complejidad de las interacciones:

We can easily imagine situations in which cooperation occurs and the details of how benefit is generated are much simpler. In these cases, there would be a lot less to explain. But if we focus solely on the final distribution of benefit, then the difference between such simple cases of cooperation and the kind of rich, coordinated, differentiated actions in the bank heist is obscured. It is not simply that one case has more cooperation than the other; there are qualitative differences that are not captured by models concerned solely with the distribution of benefit. Explaining how benefit is generated captures exactly this kind of missing detail (2008, p. 183).

Otro punto fundamental de la estructura de los modelos formales existentes es que obligan a considerar a los organismos como separados de un grupo (Gordon, 2013). Dichos modelos no alcanzan a contemplar las interacciones ecológicas de los individuos al interior del grupo y con su medio ambiente, dejando de lado aspectos tan importantes como las relaciones sociales. Sumado a ello, los estudios empíricos sobre la cooperación en los

grupos de animales revelan redes de interacciones que no son fáciles de enmarcar en modelos como los que presenta la teoría evolutiva de juegos.

Siguiendo la propuesta de Calcott (2008), esta investigación apoya la iniciativa de que los modelos futuros sobre cooperación también deberían tener como problema rector la generación de beneficio, sin desconocer la importancia y trascendencia de la pregunta por la administración de beneficio: cómo se explicó anteriormente, para conocer cómo se genera el beneficio se requiere entender cómo se coordinan las acciones, el tipo de comunicación requerido y en algunos casos la especialización y división del trabajo entre los individuos que interactúan.

Como precisa Wilson (2011), el problema de la coordinación y la distribución en conjunto proporcionan el material para una teoría sobre la evolución de la cooperación y el altruismo. Sin embargo reconoce que el problema de la administración se le ha dado mayor importancia.

Coordination and distribution together provide the subject matter for an evolutionary theory of cooperation/altruism. It is important to appreciate that both are interesting and complicated subjects in their own right and even more interesting and complicated when they interact with each other. Historically, interest in distribution has tended to overshadow interest in coordination (p. 225).

Definitivamente es necesario distinguir entre administración y generación del beneficio, ya que existen diferencias cualitativas que no son capturadas por los modelos formales disponibles (como la regla de Hamilton, el dilema del prisionero o la estrategia TFT), por lo que es fundamental desarrollar modelos que se centren en el análisis de los factores que intervienen en la generación del beneficio. En este sentido, a lo largo del capítulo II, se intenta mostrar cómo, en las propuestas de Gordon y de Mackinnon y Fuentes, se hace evidente que la pregunta por la evolución de la cooperación y el altruismo deja de estar en función de la relación costo/beneficio analizada bajo el fin estratégico de maximización de *fitness*; aquí los problemas tienen que ver más con la forma cómo se organiza la acción colectiva, de qué manera se genera un beneficio y qué mecanismos originan dichos comportamientos.

Por otro lado, propongo que los modelos centrados en la generación de beneficio, deben estar acompañados no solo de investigaciones teóricas sólidas, sino de, un riguroso trabajo empírico, por lo tanto se considera que para complementar esta investigación filosófica es necesario prestar mayor atención a las investigaciones empíricas sobre el comportamiento social que están teniendo lugar en la actualidad. Lo anterior está justificado en el hecho de que muchas de las preguntas más prominentes de la filosofía de la ciencia pueden beneficiarse de una inmersión profunda en la investigación de campo, al tiempo que el trabajo empírico también puede sacar gran provecho del rigor conceptual propio de los análisis filosóficos. Siguiendo a Prinz (2008):

We need people who are rewarded for collecting data and people who are rewarded for reflecting, sometimes quite speculatively, on what it all means [...]. The academy should not be seen as a collection of isolated intellectual fiefdoms but as a constellation of research methods and traditions that can collectively contribute to understanding the world and our place in it (p. 207).

En este sentido, destaco la importancia del trabajo de Noë (2006), quien reconoce que en las últimas décadas un gran número de experimentos se han realizado, principalmente en vertebrados, con el objetivo de analizar cómo se benefician los individuos de las interacciones cooperativas. Algunas de las motivaciones para llevar a cabo tales experimentos son: (1) determinar los mecanismos básicos de la cooperación; (2) analizar las estrategias específicas de comportamiento cooperativo y (3) probar los modelos de teoría de juegos.

Sin embargo, este autor manifiesta que los investigadores que han realizados experimentos, especialmente en las dos últimas categorías, hacen uso de dispositivos altamente artificiales que simulan la impresión de la cooperación. Dado que los animales, en algunos casos, son puestos a prueba, inmediatamente después de haber sido entrenados con algún dispositivo o aparato antes del experimento. Estos resultados pueden explicarse más parsimoniosamente como el producto del aprendizaje instrumental, a este tipo de experimentos Noë los denomina “cooperación instrumental” (Noë, 2006, p. 1). Además, destaca que los resultados experimentales de la segunda categoría manifiestan la importancia de la

comunicación, lo que hacen necesario reevaluar la pertinencia de la teoría de juegos, específicamente el Dilema del Prisionero, ya que las condiciones que se presentan en este tipo de juegos iterados casi nunca se cumplen en la naturaleza y es muy difícil que se cumplan en los experimentos.

Por lo tanto, y apoyada en las sugerencias de Noë, considero importante que los futuros experimentos sobre cooperación hagan hincapié en el papel de la comunicación y la elección de compañero con el objetivo de explicar la aparición y el mantenimiento de las formas de cooperación presentes en la naturaleza y que los experimentos de laboratorio sean complementados con experimentos en animales en su entorno natural.

Finalmente, espero haber proporcionado al lector una visión global sobre el problema del altruismo y la cooperación, pero más modestamente haber llamado la atención sobre la importancia de abordar el otro problema fundamental de la cooperación: la generación de beneficio.

CONCLUSIONES

ALCANCE DE ESTE PROYECTO Y PROBLEMAS PARA INVESTIGACIONES POSTERIORES

La presente investigación se organizó en tres secciones. En primer lugar, se presentan las explicaciones clásicas sobre la evolución del altruismo y la cooperación, poniendo de manifiesto la importancia histórica que ha tenido el problema de la administración del beneficio. En segundo lugar, se exponen dos trabajos recientes que abordan la evolución del altruismo y la cooperación a través del problema de la generación de beneficio. Por último, se discuten las implicaciones de abordar el estudio de estos fenómenos en términos de administración y generación de beneficio. Las conclusiones de esta investigación se recopilan en los siguientes puntos:

1. Administración y Generación de Beneficio

La administración de beneficio se refiere a aquellas propuestas cimentadas en la maximización del *fitness*, idea que se pueda rastrear hasta el proyecto darwiniano. Según la teoría de la selección natural, los caracteres hereditarios que se asocian con mayor éxito reproductivo tienden a propagarse al interior de las poblaciones biológicas, propiciando su maximización. Las ideas de Darwin fueron posteriormente formalizadas en términos matemáticos por Fisher (1930), quien mostró que los genes que están asociados con una mayor aptitud aumentarán en frecuencia; por lo tanto, la selección natural opera para aumentar la adaptabilidad promedio de los individuos en una población.

Hamilton (1964), como parte del proyecto neodarwiniano, propone que un “gen altruista” aumenta su frecuencia en la población, cuando hay una relación genética entre el receptor y el emisor de un acto altruista, y el beneficio reproductivo adicional para el receptor es mayor que el costo reproductivo que sufre el donante. Por su parte, Trivers (1971) propone que el altruismo podría evolucionar sin que haya una relación de parentesco entre actor y receptor. Cuando su comportamiento está condicionado a la reciprocidad, argumentado que los individuos (especialmente seres humanos) deciden actuar sobre la base del coeficiente beneficio/costo; si el beneficio es mayor que el costo, los individuos actúan esperando que

en un futuro este costo sea retribuido. Finalmente, Axelrod y Hamilton (1981) utilizaron la teoría de juegos (particularmente el juego del dilema del prisionero iterado) para predecir cuándo el llamado “altruismo recíproco” debería evolucionar. Ellos propusieron que en *Tit For Tat* la estrategia individualista de defección (que busca la maximización en el corto plazo) no funciona porque, cuando la probabilidad de volverse a encontrar es alta, los agentes no estarán dispuestos a ser explotados y repelerán la traición; por lo tanto, si se coopera una vez, lo más probable es que se cooperará en las siguientes ocasiones.

Por otro lado, la generación del beneficio se refiere a aquellas propuestas que tienen como objetivo principal comprender cómo se establecen las acciones colectivas que producen beneficio mutuo, y explicar por qué estar en grupo genera mayor beneficio que actuar solo; lo que lleva a la necesidad de reconocer los mecanismos evolutivos que han dado paso a estos comportamientos. De igual forma, el problema de la generación de beneficio ofrece elementos adicionales para continuar tejiendo la relación entre dichos fenómenos.

Desde esta perspectiva, Gordon (2013) considera que la cooperación en hormigas es un proceso que va más allá de la explicación de la esterilidad de las castas obreras; es necesario comprender por qué un individuo actúa de manera colectiva, cómo se establecen las relaciones al interior y al exterior de la colonia, básicamente entender cómo se produce el beneficio, ya que sólo después es posible medir cómo éste se distribuye entre los individuos. Por su parte, MacKinnon y Fuentes (2011) muestran cómo la cooperación, la vinculación social, y la construcción de nicho, pueden contribuir a la comprensión del altruismo: argumentando la posibilidad de que, en las sociedades primates, dicho comportamiento puede ser un subproducto de la construcción de nicho social.

De este modo, queda claro que los dos grandes grupos explicativos aquí desarrollados responden a preguntas distintas: por un lado, la administración del beneficio y, por otro, la generación de beneficio. Sin embargo, se considera que no son excluyentes una de la otra, y que es posible conciliar estas visiones, para lograr una mayor comprensión de la evolución del comportamiento social. Planteo que, tanto las propuestas clásicas como las “emergentes” son dos proyectos explicativos que coexisten, y podrían llegar a ser

propuestas complementarias, reconociendo que cada grupo teórico tiene sus límites y alcance explicativo.

Aunque estas dos propuestas generan la idea de una tensión, en esta investigación no se perciben como enfoques rivales que recurran a mecanismos evolutivos opuestos. Por lo tanto, no se pretende desdeñar la enorme importancia de la aptitud inclusiva, del altruismo recíproco o de la teoría de juegos evolutiva, al contrario se reconoce que estas explicaciones han permitido importantes descubrimientos y han generado un progreso real en el estudio del comportamiento social; es gracias al enfoque concreto de cada teoría que se ha logrado un avance en la comprensión del tema.

Las explicaciones que tienen como eje la administración de beneficio no se contraponen a los modelos encaminados a entender cómo se genera el beneficio. Es claro que la rentabilidad de las acciones y los tipos de interacciones que los individuos establecen, en parte, están determinados por la estructura de pagos. No obstante, si también prestamos atención al proceso de la generación del beneficio y la comprensión de las diferencias cualitativas de la cooperación, se podría lograr una visión más compleja del comportamiento social. Siguiendo a Calcott (2008), se concluye que al centrarnos únicamente en el estudio de la distribución final del beneficio nos perderemos de conocer el establecimiento de las interacciones de la acción coordinada y de los mecanismos que subyacen a este comportamiento, ya que hay diferencias cualitativas que no son capturadas por los modelos formales o clásicos. Por lo tanto, esta investigación intenta justificar la necesidad de centrar las investigaciones futuras sobre el problema de la generación de beneficio sin desconocer la importancia de su administración.

2. Generación de beneficio

Al analizar el problema de la generación de beneficio surgen las siguientes cuestiones conceptuales que requieren un estudio detallado: a) definir y caracterizar una acción colectiva, b) determinar los mecanismos de generación de beneficio mutuo, y c) establecer la posible relación entre cooperación y altruismo.

Se establece que la cooperación es una interacción colectiva que genera beneficio mutuo, pero a diferencia de otros comportamientos sociales que podrían generar beneficio, la cooperación requiere de acciones *coordinadas*, ello significa que lo que hace un individuo depende de las acciones realizadas por los otros y, a su vez, repercute sobre ellas. Consecuentemente, y basada en la propuesta de Maynard Smith y Szathmáry (1995), se considera a la cooperación un proceso transversal a la historia de la vida de gran relevancia para el aumento de la complejidad. Son múltiples las investigaciones (en organismos como bacterias, insectos y aves y mamíferos) que demuestran la diversidad de interacciones cooperativas. Por otro lado, comprender el problema de la cooperación desde la generación de beneficio lleva a reconocer la existencia de otros mecanismos, como las capacidades de comunicación y división del trabajo, que resultan necesarios para la creación de un entorno que generen beneficio mutuo y son relevantes para entender la cooperación en los diferentes niveles de organización biológica.

De este modo, la relación entre cooperación y altruismo puede ser entendida en los siguientes términos: dado que la cooperación juega un papel clave en el aumento de la complejidad de las formas orgánicas, se puede entender que es un proceso más general y amplio que el altruismo, que solo pudo haber surgido como un corolario del establecimiento de contextos cooperativos complejos.

3. Niveles de selección un problema transversal de las explicaciones de la evolución del comportamiento social.

Un punto importante que atraviesa las discusiones sobre la evolución del comportamiento social y que se pone de manifiesto a lo largo de esta investigación, es la unidad sobre la cual opera la selección natural (gen, individuo, grupo, comunidad). Generalmente, se asume que Darwin concibió que la selección natural actúa a nivel del individuo. Sin embargo, otras líneas de interpretación sugieren que él apeló a la selección de grupo para explicar el altruismo y otros problemas morales.

La discusión sobre la unidad de selección a la que apeló Darwin sigue siendo un tema de debate en la filosofía de la biología y en la biología misma. En la primera mitad del siglo

XX, la selección de grupo parecía necesaria para explicar los rasgos que eran buenos para el colectivo aunque malos para los individuos que los poseían. Sin embargo, la teoría de Hamilton de la aptitud inclusiva, la de Trivers sobre altruismo recíproco, y la teoría de juegos de Maynard Smith y Price (específicamente la estrategia TFT de Axelrod y Hamilton) fueron capaces de explicar las conductas de ayuda sin apelar a la selección de grupo. Además, Dawkins robusteció el descrédito hacia la selección de grupo con su noción del “gen egoísta”. Por consiguiente, el rechazo a ésta teoría fue reconocido por la comunidad como un gran avance científico (Hamilton, 1963).

En este sentido, Sober y Wilson (1998) exponen que las explicaciones clásicas se han utilizado desafortunadamente en contra la selección de grupos: “...las teorías [neodarwinianas] se formularon de forma que ocultan el papel de la selección de grupos. Estas diferentes formulaciones pueden conducir a nuevos e importantes descubrimientos acerca de qué evoluciona mediante selección natural, pero no pueden utilizarse para argumentar contra el proceso de la selección de grupos” (p. 99).

A pesar de ello, en los últimos años la selección de grupo logró posicionarse de nuevo en el escenario de las explicaciones evolutivas; varios investigadores (Lewontin 1970, Sober y Wilson 1998, Okasha 2006, Godfrey-Smith 2009, Wilson y Wilson 2009) han contribuido significativamente a la revaloración de la selección de grupo en los debates biológicos sobre el comportamiento social. Además, las posturas “emergentes” consideran la importancia de la teoría de selección de grupo en sus modelos explicativos. De los autores retomados en esta tesis, Gordon (2013) desarrolla la idea de que las colonias de hormigas actúan como unidades ecológicas cohesivas, permitiendo la selección de la cooperación como un rasgo de la colonia. Ella parte de la premisa de que si los individuos de un grupo actúan productivamente juntos, se genera mayor beneficio que si actuaran de manera individual. Asume el beneficio de la cooperación como la sinergia de la acción colectiva, capaz de aprovechar el trabajo en equipo, la división de labores y la cantidad de individuos que participan de un grupo. Por otro lado, MacKinnon y Fuentes consideran que para entender la evolución del altruismo es importante considerar el grupo y sus relaciones con el ambiente. En este sentido, para comprender la emergencia de nuevas formas orgánicas y

de comportamiento, es necesario tener presente no sólo la estructura genética, bioquímica o celular de los individuos, sino también las relaciones que se establecen entre el organismo y su medio según el nivel de organización biológica.

4. La Teoría de Construcción de Nicho (TCN) y la cooperación

Esta tesis enfatiza que la propuesta de Mackinnon y Fuentes (2011), cimentada en la teoría de construcción de nicho, es un buen punto para continuar conceptualizando alrededor de la naturaleza y evolución del comportamiento social.

La TCN brinda elementos que permiten un acercamiento complejo al estudio del comportamiento social. Esta teoría hay que establece una relación dinámica entre el organismo y el entorno que generan bucles de retroalimentación. Esto explica el hecho de que los organismos a cambien sus entornos con el fin de hacerlos más adecuados. Pero las contribuciones de la TCN no se agotan en este punto. Puede que, incluso más importante que la reconceptualización de la dinámica evolutiva, sea su capacidad para dar cuenta no sólo del cambio biológico, sino también del cambio cultural. Como comentan Laland y O'Brien (2011): “A [...] implication is that there is no requirement for niche construction to result directly from genetic variation in order for it to modify natural selection. Humans can and do modify their environments mainly through cultural processes, and it is this reliance on culture that lends human niche construction a special potency” (p. 194); (véase Ingold, 2002, para ideas similares).

Por lo tanto, se propone que la TCN ofrece un posible camino para continuar explorando el problema de la cooperación y del altruismo, a partir del análisis de las relaciones entre los individuos y su medio ambiente. Especialmente, para las investigaciones relacionadas con primates donde la complejidad social (representada en coaliciones, plasticidad del comportamiento, y periodos prolongados de aprendizajes) es un elemento fundamental.

BIBLIOGRAFÍA

- Abbot, P., Alcock, J., Alizon, S., Alpedrinha, AP., Andersson, M., Andre, B., (2011) Inclusive fitness theory and eusociality. *Nature*, 471, E1-E4.
- Axelrod, R. (2004). *La evolución de la cooperación* (Trad. Luis Bou García). Madrid: Alianza.
- Axelrod, R., Hamilton, W. (1981). The Evolution of Cooperation. *Science*, 211: 1390-6.
- Benjamin A, Nowak, M. (2013). Cooperation and the Fate of Microbial Societies. *PLOS Biology*, 11(4), 1-3.
- Binmore, K. (1994). *Game Theory and the Social Contract: Volume 1: Playing Fair*. Cambridge, Mass: The MIT Press.
- Boomsma, J.J, Beekman, M., Cornwallis, C.K, Griffin, A.S., Holman, L., Hughes, W.O.H, Keller, L, Oldroyd, B.P. y Ratnieks, F.L.W. (2011). Only full-sibling families evolved eusociality. *Nature*, 471, E4-E5.
- Boyd, R., Gintis, H., Bowles, S., y Richerson, P. (2003). The evolution of altruistic punishment. *PNAS*, 100(6), 3531-3535.
- Boyd, R., y Richerson, P. (1985). *Culture and the evolutionary process*. Chicago: University of Chicago Press.
- Brosnan, F., y Waal, F. (2005) Una respuesta sencilla para el trueque en los chimpancés (*Pan troglodytes*). *Primates*, 46, 173-182.
- Calcott, B (2006). *Transitions in Biological Organisation*. Tesis doctoral. Australian National University.
- Calcott, B. (2008). The other cooperation problem: Generating benefit. *Biology & Philosophy* 23, 179-203.
- Calcott, B., y Sterelny, K (2011). Introduction: A Dynamic View of Evolution (pp. 1-15). En B. Calcott y K. Sterelny (ed.), *The Major Transitions in Evolution Revisited.*: The MIT Press.
- Calcott, B., y Sterelny, K, eds. (2011). *The Major Transitions in Evolution Revisited*. Cambridge, Mass: The MIT Press.
- Campbell, C., Fuentes A., MacKinnon K. Bearder S., Stumpf, R. (2010) *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press.

- Capra, F. (2003). *La trama de la vida. Una perspectiva de los sistemas vivos*. Barcelona: Anagrama.
- Carranza, J. (1997). *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. Mérida, España: Universidad Extremadura.
- Clayton, N., Emery, N. y Dickinson, A. (2006). The rationality of animal memory: Complex caching strategies of western scrub (pp. 197-216), en S. Hurley y M. Nudds (Eds.), *Rational Animals?* New York: Oxford University Press.
- Clutton-Brock, T.H. (2002). Breeding together: kin selection, reciprocity and mutualism in cooperative animal societies. *Science*, 296, 69–72.
- Crespi, B. (2001). The evolution of social behavior in microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution*. 16(4), 178–183.
- Darwin, C. (1859/2009). *El origen de las especies por medio de la selección natural*. México. UNAM/Academia Mexicana de Ciencia.
- Darwin, C. (1871/2009). *El origen del hombre*. Barcelona: Crítica,
- Dawkins, R. (1985). *The selfish gene*. New York: Oxford University Press.
- Dawkins, R., y Krebs, J.R. (1978). *Animal signals: information or manipulation. Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- De Waal, (2014). *El bonobo y los diez mandamientos: en busca de una ética entre primates*. México: Tusquets.
- De Waal, F. (2011). *La edad de la empatía: ¿Somos altruistas por naturaleza?* México: Tusquets.
- Di Castro, E. (2002). *La razón desencantada: un acercamiento a la teoría de la elección racional*. México: UNAM/Instituto de Investigaciones Filosóficas.
- Diggle, S. P., Griffin, A. S., Campbell, G. S., y West, S. A. (2007). Cooperation and conflict in quorum-sensing bacterial populations. *Nature*, 450(7168), 411-414.
- Diggle, S.P., Gardner, A., West, S.A. y Griffin, A.S. (2007). Evolutionary theory of bacterial quorum sensing: when is a signal not a signal? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 362 (1483). 1241-1249
- Dugatkin, L. (1997). *Cooperation Among Animals: An Evolutionary Perspective*. New York: Oxford University Press.

- Dugatkin, L., (2007). *Qué es el altruismo. La búsqueda científica del origen de la generosidad*. Buenos Aires: Katz Editores.
- Dunbar, R.I.M y Shultz, S (2007). Evolution in the Social Brain. *Science*, 317(5843), 1344-134.
- Ferriere, R. y Michod, R. E. (2011). Inclusive fitness in evolution. *Nature*, 471, E6-E8.
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Flack, J. C., Girvan, M., de Waal, F. B. M. y Krakauer, D. C. (2006). Policing stabilizes construction of social niches in primates. *Nature*, 439, 426–429.
- Fuentes, A. (2009). A new synthesis Resituating approaches to the evolution of human behavior. *Anthropology today*, 25(3), 12-17.
- Fuentes, A. (2011). *Biological anthropology: concepts and connections*. New York: McGraw-Hill.
- Gardner, A., West. S.A. y Barton, N.H. (2007) The relation between multilocus population genetics and social evolution theory. *American Naturalist*, 169, 207-226
- Gintis H, Henrich J, Bowles S, Boyd R, Fehr E (2008) Strong reciprocity and the roots of human morality. *Social Justice Research*, 21(2), 241-253.
- Gordon D. M. (2010). *Ant encounters: Interaction networks and colony behavior*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Gordon D. M. (2013) What We Don't Know about the Evolution of Cooperation in Animals, en K. Sterelny, R. Joyce, B. Calcott y B, Fraser (cops.), *Cooperation and Its Evolution*. Cambridge, Mass: The MIT Press.
- Gordon D. M. (2014). The Ecology of Collective Behavior. *PLOS Biology*, 12(3), e1001805- e1001805.
- Hamilton, W. D. (1963) The Evolution of Altruistic Behavior. *The American Naturalist*, 97(896), 354-356.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-52.
- Hamilton, W.D. (1996) *Narrow roads of gene land: I Evolution of Social Behaviour*. Oxford: W. H. Freeman.

- Hammerstein, P. (1998) What is Evolutionary Game Theory? (pp. 316), en L.A. Dugatkin y H.K. Reeve (comps.), *Game Theory y Animal Behavior*. New York: Oxford University Press,
- Hammerstein, P. (2003). *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*. Cambridge, Mass: The MIT Press.
- Henrich, J. (2007). Behavioral data, cultural group selection, and genetics. *Psychological Inquiry*, 18(1), 36-37
- Huxley, T. H., (1988/1894) *Evolution and Ethics*. New York: Princeton University Press.
- Jablonka, E., y Lamb, M. (2005). *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge, Mass: The MIT Press.
- Jaisson, P, (2000). *La hormiga y el sociobiólogo*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373–386
- Krause J, Ruxton GD (2002) *Living in groups, oxford series in ecology and evolution*. New York: Oxford University Press.
- Kropotkin, P. (1902/2009) *La Ayuda Mutua: un factor de la evolución*. Caracas: Monte Ávila Editores Latinoamericana.
- Kunz, T.H. (1982). Roosting Ecology of Bat (pp. 1-46), en T.H. Kunz (ed), *Ecology of Bats*. Boston: Plenum Press.
- Laland, K., O'Brien, M. (2012) Cultural Niche Construction: An Introduction *Biology Theory*, 6, 191-202.
- Lehmann, L., y Keller, L. (2006). The evolution of cooperation and altruism. A general framework and classification of models. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 1365–1378.
- Lewontin R, C. (1961). Evolution and the theory of games. *Journal of Theoretical Biology* 1, 382-403.
- Lewontin R, C. (1981). L'Evolution. *La Pensee*, 223, 16-24
- Luce, R.F. y Raiffa, H. (1989). *Games and Decisions: Introduction and Critical Survey*. New York: Wiley.

- MacKinnon, K., Fuentes, A. (2011) Primates, Niche Construction, and Social Complexity: The Roles of Social Cooperation, en R. Sussman y R. Cloninger (comps), *Origins of Altruism and Cooperation*. New York: Springer.
- MacKinnon, K., Fuentes, A. (2012) Construction: Primate Social Cognition, Human Evolution, and Niche A Core Context for Neuroanthropology, en D.H. Lende y G. Downey (eds), *The Encultured Brain. An Introduction to Neuroanthropology*. Cambridge, Mass: The MIT Press.
- Marechal P. (2009). Selección de grupo y altruismo: el origen del debate. *Scientiæ Zudia*, 7(3), 47-59.
- Margulis y Dolan, (2002). *Los inicios de la vida, la evolución en la tierra precámbrica*. Valencia: Universitat de València.
- Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the theory of games*. New York: Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J., y Szathrnary, E. (1995). *The major transitions in evolution*. New York: Oxford University Press.
- Maynard-Smith J, Harper D (2003) *Animal signals, oxford series in ecology and evolution*. New York: Oxford University Press
- Mayr, E. (1982). *The growth of Biological Thought*. Cambridge: The Belknap Press of Hartad University.
- Mérol, L. (1998) *Moral Calculations: Game Theory, Logic and Human Frailty*. New York: Springer.
- Noë, R. (2006). Cooperation experiments: Coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behaviour*, 71, 1-18.
- Noë, R. y Voelkl, B. (2013). Cooperation and Biological Markets: The Power of Partner Choice (pp. 89-108), en K. Sterelny, R. Joyce, B. Calcott y B. Fraser (eds.), *Cooperation and Its Evolution*. Cambridge, Mass: The MIT Press.
- Noë, R., y Hammerstein, P. (1995). Biological markets. *Trends in Ecology y Evolution*, 10, 336-339.
- Nowak M. A., (2012). Evolving cooperation. *Journal of Theoretical Biology*, 299, 1–8
- Nowak, M. A., Tarnita, C. E., y Wilson, E. O. (2010). The evolution of eusociality. *Nature*, 466, 1057-1062.

- Odling-Smee, E. D., Palkovacs, E., Feldman, M., Laland, K., (2013) Niche construction theory: a practical guide for ecologists. *The Quarterly Review of Biology*, 88(1), pp. 3-28.
- Odling-Smee, F. J., Laland, K. N. y Feldman, M. W. (2003). *Niche construction: The neglected process in evolution*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Okasha S (2007) Rational choice, risk aversion, and evolution. *Journal Philosophy*, 104. 217–235
- Okasha, S. (2006). *Evolution and the levels of selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Okasha, S., Binmore, K. (2012) *Evolution and Rationality: Decision, Cooperation, and Strategic Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Powers, S. (2010). *Social Niche Construction: Evolutionary Explanations for Cooperative Group Formation*. Tesis doctoral. University of Southampton.
- Prinz, J. (2008). Empirical Philosophy and Experimental Philosophy (pp. 189-2008), en J. Knobe y S. Nichols (eds.), *Experimental Philosophy*. New York: Oxford University Press.
- Queller, D. C. y Strassmann, J. E. (1998) Kin selection and social insects. *Bioscience*, 48, 165–175.
- Richerson, P. y Boyd, R. (2005). *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*. Chicago: University of Chicago Press.
- Rosas, A. (2005). La moralidad y sus sombras: la racionalidad instrumental y la evolución de las normas de la equidad. *Critica*, 37(110), 79- 104.
- Rosas, A. (2006). Selección natural y moralidad. *Ideas y valores*, 132, 53-73.
- Rousset, F y Lion, S. (2011). Much ado about nothing: Nowak et al.'s charge against inclusive fitness theory. *Journal of evolutionary biology*, 24, 1386–1392.
- Ruse, M. (2008). *Charles Darwin*. Garsington: Blackwell Publishing.
- Schulz, A. (2014). Niche construction, adaptive preferences, and the differences between fitness and utility. *Biol Philos*, 29, 315–335
- Shubik, Martin (2000). *Game Theory: Some observations*. Working Paper Series B. Operations Research. Yale School of Management. Working paper 132.
- Sigmund, K. (2010). *The Calculus of Selfishness*. Princeton: Princeton University Press

- Silk, J. B. (2007). The strategic dynamics of cooperation in primate groups. *Advances in the Study of Behaviour*, 37, 1-42.
- Skyrms, B. (2004). *The Stag Hunt and the Evolution of Social Structure*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sober, E. (1998). Three Differences between deliberation and Evolution (pp. 408-422), en P. Danielson (ed.), *Modeling Rationality, Morality, and Evolution*. New York: Oxford University Press
- Sober, E., y Wilson, D. (1998). *Unto others*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.
- Sole, R., y Goodwin, B. (2000) *Signs of Life. How Complexity Pervades Biology*. New York: Basic Books.
- Sperber, D., y Wilson, D. (1994). *La Relevancia: comunicación y procesos cognitivos*. Madrid: Visor.
- Sterelny, K., y Laland, K (2006). Seven reasons (not) to neglect niche construction, *Evolution*, 60(9), 1751-1762.
- Sterelny, K. (2006) Folk logic and animal rationality (293-311), en S. Hurley y M. Nudds (eds.), *Rational animals?* New York: Oxford University Press.
- Sterelny, K. (2007). Social Intelligence, Human Intelligence and Niche Construction, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 362(1480), 719-730.
- Sterelny, K. (2012). *The evolved apprentice*. Cambridge, Mass, The MIT Press.
- Sterelny, K. (2013). Life in Interesting Times: Cooperation and Collective Action in the Holocene (pp. 89-108), en K. Sterelny, R. Joyce, B. Calcott y B. Fraser (eds.), *Cooperation and Its Evolution*, Cambridge, Mass: The MIT Press.
- Sterelny, K. (2014). Constructing the Cooperative Niche (pp. 262-279), en G. Barker, E. Desjardins y T. Pearce (eds.), *Entangled Life. Organism and Environment in the Biological and Social Sciences*, New Yor: Springer.
- Stevens, J R. y Hauser, M D. (2004). Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(2), 60-65.
- Strassmann, J. E., Page, R. E. Jr, Robinson, G. E. y Seeley, T. D. (2011). Kin selection and eusociality. *Nature*, 471, E5-E6.
- Sussman y Cloninger (2011). *Origins of Altruism and Cooperation*. New York: Springer

- Tomasello, M. (1999). *The cultural origins of human cognition*. Cambridge Mass: Harvard
- Tomasello, M. (2008). *Origins of Human Communication*. Cambridge, Mass: The MIT Press.
- Tomasello, M. (2009). *Why we cooperate*. Cambridge Mass: The MIT Press
- Trivers, R. L.; Hare, H. (1976). Haplodiploidy and the evolution of the social insect. *Science*, 191(4224), 249–63.
- Trivers, R., (1971). The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46(1), 35-57.
- Velicer GJ, Stredwick KL. (2002) Experimental social evolution with *Myxococcus xanthus*. *Ant von Leeuwenhoek* 81: 155-164.
- West, S A., Griffin, A.S., y Gardner, A. (2007). Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 415–432.
- West, S.A., Griffin, A. S., y Gardner, A. (2008). Social semantics: How useful has group selection been? *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 374–385.
- West, S.A., Griffin, A.S., Gardner, A. y Diggle, S.P. (2006). Social evolution theory for microbes. *Nature Reviews Microbiology* 4, 597-607.
- Wilkinson, G. (1986). Social Grooming in the common Vampire Bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behavior*. 34. 1880-1889.
- Williams, G. C. (1966). *Adaptation and natural selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Wilson S, D., Wilson E, O. (2009). Evolución por el bien del grupo. *Investigación Ciencia*, enero 2009, 46-57
- Wilson, D, S. (2011). Cooperation and Altruism, en C. Fox, D. Roff, D y D. Fairbairn (eds.), *Evolutionary Ecology Concepts and Case Studies*. New York: Oxford University Press.
- Wilson, D. S. (1975). A general theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 72, 143-146.
- Wynne-Edwards, V.C. (1962). *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Edinburgh: Oliver y Boyd.