

TESIS DOCTORAL

2022

**CULTURA HUMANA Y EVOLUCIÓN:
UNA PERSPECTIVA BIOLÓGICA DESDE LA
ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO Y LA
TEORÍA DE LA HERENCIA DUAL**

ÁLVARO MORENO MARÍN


**FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS
UNIVERSIDAD DE MÁLAGA**

Director: D. Antonio Diéguez Lucena
Programa de Estudios Avanzados en Humanidades.
Línea 3: Filosofía, Ciencia y Ciudadanía



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

AUTOR: Álvaro Moreno Marín

 <https://orcid.org/0000-0002-7060-5684>

EDITA: Publicaciones y Divulgación Científica. Universidad de Málaga



Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional:

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/legalcode>

Cualquier parte de esta obra se puede reproducir sin autorización pero con el reconocimiento y atribución de los autores.

No se puede hacer uso comercial de la obra y no se puede alterar, transformar o hacer obras derivadas.

Esta Tesis Doctoral está depositada en el Repositorio Institucional de la Universidad de Málaga (RIUMA): riuma.uma.es





DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y ORIGINALIDAD DE LA TESIS PRESENTADA PARA OBTENER EL TÍTULO DE DOCTOR

D./Dña ÁLVARO MORENO MARÍN

Estudiante del programa de doctorado ESTUDIOS AVANZADOS EN HUMANIDADES de la Universidad de Málaga, autor/a de la tesis, presentada para la obtención del título de doctor por la Universidad de Málaga, titulada: CULTURA HUMANA Y EVOLUCIÓN: UNA PERSPECTIVA BIOLÓGICA DESDE LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO Y LA TEORÍA DE LA HERENCIA DUAL.

Realizada bajo la tutorización de D. ANTONIO DIÉGUEZ LUCENA y dirección de D. ANTONIO DIÉGUEZ LUCENA (si tuviera varios directores deberá hacer constar el nombre de todos)

DECLARO QUE:

La tesis presentada es una obra original que no infringe los derechos de propiedad intelectual ni los derechos de propiedad industrial u otros, conforme al ordenamiento jurídico vigente (Real Decreto Legislativo 1/1996, de 12 de abril, por el que se aprueba el texto refundido de la Ley de Propiedad Intelectual, regularizando, aclarando y armonizando las disposiciones legales vigentes sobre la materia), modificado por la Ley 2/2019, de 1 de marzo.

Igualmente asumo, ante a la Universidad de Málaga y ante cualquier otra instancia, la responsabilidad que pudiera derivarse en caso de plagio de contenidos en la tesis presentada, conforme al ordenamiento jurídico vigente.

En Málaga, a 05 de ENERO de 2022

Doctorando/a	Fdo.: ANTONIO DIÉGUEZ LUCENA Tutor/a
Fdo.: ANTONIO DIÉGUEZ LUCENA Director/es de tesis	





**Departamento de Filosofía
Facultad de Filosofía y Letras
Universidad de Málaga
Campus de Teatinos
29071 Málaga**

AUTORIZACIÓN PARA LA LECTURA DE TESIS

Antonio Diéguez Lucena Catedrático del Área de Lógica y Filosofía de la Ciencia en el Departamento de Filosofía de la Universidad de Málaga, director y tutor del alumno de doctorado Álvaro Moreno Marín expone:

Que, después de haber llevado a cabo una amplia revisión de la tesis doctoral realizada por el alumno Álvaro Moreno Marín, del Programa de Doctorado "Estudios Avanzados en Humanidades" de la Universidad de Málaga, bajo el título "CULTURA HUMANA Y EVOLUCIÓN: UNA PERSPECTIVA BIOLÓGICA DESDE LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO Y LA TEORÍA DE LA HERENCIA DUAL.", y en vista de que cumple con los criterios de calidad científica necesarios, concede su autorización para que se lleve a cabo su defensa pública.

Así mismo, da el visto bueno a la relación de publicaciones que se presentan para avalar la tesis e informa que éstas no han sido utilizadas como parte de otras tesis doctorales registradas en la Universidad de Málaga o en otras universidades y centros de investigación.

En Málaga, a 16 de febrero de 2022

Fdo. Antonio Diéguez Lucena

A mis padres

TABLA DE CONTENIDOS

PARTE I. CUESTIONES PRELIMINARES.

Capítulo 1. Introducción: el estudio evolutivo de la cultura y el comportamiento humanos	13
1.1. Cultura y evolución.....	15
Capítulo 2. Uso de modelos en la ciencia.....	23
2.1. Caracterización y uso de modelos en la ciencia.....	24
2.2. Representación y predicción en biología.....	26
Capítulo 3. Niveles de selección.....	31
3.1. Explicaciones causales del cambio evolutivo: Lamarck y Darwin.....	31
3.2. Unidades, niveles y beneficiarios de la selección natural.....	36
3.3. Selección de grupo y selección multinivel.....	40
Capítulo 4. El concepto de adaptación.....	51
4.1. Adaptación: definiciones históricas y no-históricas.....	51
4.2. Definiciones históricas.....	55
4.3. Definiciones no-históricas o de utilidad actual.....	58

PARTE II. CULTURA Y EVOLUCIÓN: APROXIMACIONES BIOLÓGICAS.

Capítulo 5. Cultura como comportamiento adaptativo.....	61
5.1. El comportamiento desde una óptica evolutiva: la visión de la Ecología del Comportamiento.....	61
5.2. Supuestos teóricos.....	63
5.2.1. Eficacia biológica (<i>fitness</i>).....	63
Hacia una definición de eficacia biológica.....	65
Número de descendientes como valor de la eficacia biológica.....	66
Eficacia biológica como contribución a la siguiente generación.....	67
Eficacia biológica como resultado del proceso selectivo.....	67
Componentes de la eficacia biológica.....	68
5.2.2. El carácter adaptativo de los rasgos.....	71
La adopción de un concepto no-histórico de adaptación.....	73
5.2.3. Estrategia fenotípica (<i>phenotypic gambit</i>).....	77
5.2.4. Comportamiento social: cooperación y maximización de la eficacia biológica..	81
El problema de la cooperación.....	81
Cooperación y Teoría de la Eficacia Biológica Inclusiva.....	83
Beneficios indirectos en la eficacia (<i>indirect fitness benefits</i>).....	86
Beneficios directos en la eficacia (<i>direct fitness benefits</i>).....	89
El Dilema del prisionero.....	91
Estrategias evolutivamente estables (EEE).....	94

Optimización de los rasgos.....	98
Análisis y modelos de optimización en Ecología del Comportamiento.....	99
La acción optimizadora de la selección natural y los paisajes adaptativos.....	101
5.3. Cultura y comportamiento adaptativo en la Ecología del Comportamiento.....	106
5.3.1. La estrategia fenotípica como una "aproximación de caja negra".....	106
5.3.2. El papel de los mecanismos proximales en la explicación de la conducta humana.....	109
5.3.3. Las diferencias culturales como resultado de la flexibilidad adaptativa local...	112
5.3.4. Variabilidad en los sistemas de apareamiento como respuesta adaptativa local	115
5.3.5. Comportamiento maladaptativo.....	125
Capítulo 6. Cultura como información adaptativa.....	135
6.1. Mecanismos de aprendizaje social.....	135
6.2. Imitación y teoría de la mente en primates.....	139
6.3. Sobreimitación.....	147
6.4. Evolución del aprendizaje social.....	150
6.4.1. El modelo de Rogers (1988).....	152
6.4.2. El modelo de variación guiada de Boyd y Richerson (1985).....	154
6.4.3. El modelo de aprendizaje selectivo de Boyd y Richerson (1995).....	158
6.5. La transmisión cultural como un sistema adaptativo de herencia en la Teoría de la Herencia Dual.....	163
6.5.1. El origen de la Teoría de la Herencia Dual.....	163
6.5.2. Evolución cultural acumulativa.....	165
6.5.3. Fuerzas de evolución cultural.....	172
6.5.4. Selección natural y aprendizaje social en la Teoría de la Herencia Dual.....	180
6.5.5. Altruismo, adaptación y selección cultural de grupo.....	185
El aprendizaje conformista permite mantener la variación inter-grupal, aunque por sí solo es insuficiente.....	188
La estabilización del castigo fomenta la cooperación de manera indirecta.....	194
La competición entre grupos culturales da lugar a un proceso de selección.....	196
La selección cultural de grupo da lugar al surgimiento de una psicología prosocial	204

CONCLUSIONES.

Conclusiones.....	207
Bibliografía.....	217

De los animales somos alumnos en lo más importante: de la araña, en el tejido y el zurcido; de la golondrina, en la albañilería; de los animales canoros –el cisne y el ruiseñor–, en el canto, por imitación.

Demócrito (DK 68 B154).

PARTE I. CUESTIONES PRELIMINARES.

CAPÍTULO 1.

INTRODUCCIÓN: EL ESTUDIO EVOLUTIVO DE LA CULTURA Y EL COMPORTAMIENTO HUMANOS.

La mayor contribución de la teoría de Darwin a la filosofía fue revelar que el ser humano es una especie animal que ha estado sujeta a los mismos procesos evolutivos que cualquier otra. Los desarrollos teóricos de la teoría evolutiva durante el siglo XX, apoyados en los descubrimientos de la genética evolutiva y de la paleoantropología, han reforzado esta afirmación. La secuenciación y análisis del genoma humano ha mostrado correspondencias genéticas compartidas con el resto de seres vivos (Rubin *et al.*, 2000; Simakov *et al.*, 2015) que trazan un patrón de desarrollo evolutivo rastreado millones de años atrás. A su vez, el descubrimiento y datación de especies homínidas fósiles ha permitido reconstruir parcialmente el proceso filogenético de nuestra especie desde su separación con el linaje que desembocó en las especies actuales de chimpancés y bonobos. La existencia en el registro paleoantropológico de especies homínidas con unas características morfológicas transicionales¹ en relación a la nuestra, ha aportado así el marco temporal indispensable para estudiar la manera en que los diferentes procesos evolutivos han ido configurando el equipamiento cognitivo y anatómico de los humanos actuales.

Las similitudes anatómicas con el resto de primates que existen en la actualidad son claras, aunque no lo son tanto en lo que refiere a la cognición. Menos aún en los comportamientos y en los productos de dichos comportamientos (Ayala, 2007). Si nos centramos en las diferencias anatómicas, claramente las adaptaciones para la marcha bípeda y el tamaño inusual del cerebro nos distinguen del resto de primates, pero en general el resto de diferencias son de poca magnitud. Sin embargo, en cuanto al comportamiento, la

¹ Entiéndase por tal una semejanza relativamente progresiva en los rasgos que en ningún caso ha de entenderse como una anticipación a la forma actual.

diversidad del ser humano es extraordinariamente superior si la comparamos con la de cualesquiera de nuestros parientes evolutivos actuales más cercanos.

Las poblaciones humanas se caracterizan por un alto grado de variabilidad en lo tocante a los comportamientos individuales y sociales, ya sea en las reglas de conducta, la vestimenta, la organización social o el lenguaje, no siendo tarea sencilla encontrar un denominador común o universal en el comportamiento humano. No obstante, a nivel genético, las diferencias entre poblaciones no son lo suficientemente altas como para dar cuenta de esta diversidad conductual. Su extraordinaria capacidad adaptativa le ha permitido al ser humano habitar en entornos tan dispares como los desiertos y las selvas tropicales, las costas insulares y las cumbres montañosas, e incluso en el espacio fuera de la atmósfera terrestre. Para ello ha dispuesto de una tecnología sumamente compleja. Ha transformado los entornos ecológicos casi a su antojo, hasta el punto de convertirse en una amenaza a la existencia del resto de las especies con las que cohabita. Ha creado barcos, locomotoras y aviones; pero también universidades, templos y todo un universo simbólico plasmado en el arte y el lenguaje.

Todos estos comportamientos y creaciones diversas del ser humano pertenecen al ámbito de lo que habitualmente consideramos como cultura. Decimos así que usar corbata, jugar al golf o asistir a un concierto de ópera son comportamientos o actividades que se realizan generalmente como resultado de la pertenencia de los individuos a un determinado grupo cultural, como también lo son los tatuajes faciales maoríes o la amputación ritual de los dedos de la mano que practica la *yakuza*. La realización o no de estos comportamientos depende entonces de que un individuo *adopte* dicho comportamiento, adquiera algo que no poseía previamente.

A primera vista, podría resultar extraño tratar de justificar que alguno de estos comportamientos perteneciera a lo que de una manera ordinaria podríamos entender como nuestra *naturaleza* humana, en el sentido de ser una característica incorporada universalmente en nuestra manera de comportarnos en el mundo. Lo cultural viene a aparecer entonces como un añadido, un elemento superpuesto al componente natural, incorporado con posterioridad. En general, cualquier individuo sano es perfectamente capaz de adoptar, en mayor o menor grado y con diferentes resultados, cualesquiera de las normas y prácticas habituales de la sociedad en la que se cría, con independencia del origen de sus progenitores biológicos (Richerson *et al.*, 2005). De esta manera, los

comportamientos y normas de una sociedad concreta parecerían no pertenecer a aquello que la naturaleza ha puesto en sus integrantes, constituirían un dominio separado de lo natural y superpuesto a él. Podríamos entender entonces, siguiendo este razonamiento, lo natural como aquello que no ha sido "contaminado" por lo cultural, y viceversa. Sin embargo, al margen de los ejemplos citados, no siempre está tan clara la separación entre lo supuestamente natural y cultural en relación a determinados comportamientos. ¿Pertenecen también con exclusividad al ámbito de lo cultural, por ejemplo, los emparejamientos monógamos, el tipo de dieta o el grado de solidaridad hacia los demás? Como veremos, la línea que separa en dos ámbitos independientes a la naturaleza y a la cultura ha ido difuminándose a raíz de la incorporación de la teoría evolutiva en el estudio del comportamiento humano y de los aportes de la biología. Los avances en etología y en la biología del comportamiento han permitido abordar el comportamiento animal desde la óptica de la teoría evolutiva, y durante el siglo XX han sido varios los intentos por aplicar esta metodología al estudio del comportamiento y a la cultura humanas. La cuestión fundamental vendrá a ser entonces si la cultura puede ser explicada empleando los mismos métodos que se utilizan en el estudio del comportamiento del resto de los seres vivos. Para ello debemos comenzar por analizar con mayor profundidad qué es aquello a lo que refiere el término *cultura*.

1.1. CULTURA Y EVOLUCIÓN.

La incorporación de los modelos evolutivos procedentes de la biología al estudio del fenómeno cultural dio lugar a una importante controversia dentro del campo de la antropología. En un influyente artículo, Keesing (1974) distingue dos bloques principales dentro de las principales propuestas de definición del término *cultura*. Separa de este modo los enfoques que entienden la cultura como un sistema que contribuye a la adaptación de los individuos y comunidades al entorno ecológico en el que se desenvuelven, de los enfoques que la conciben en términos puramente ideacionales (cognitivos, estructurales y simbólicos) para los cuales ésta se constituye en un sistema interrelacionado de ideas que existe únicamente en la mente de un grupo de individuos. Desde este primer punto de vista las culturas son entendidas como *sistemas adaptativos*, sobre los cuales puede aplicarse un modelo evolutivo de selección natural que explique el surgimiento de características culturales concretas y su transformación a lo largo del tiempo. El aprendizaje cultural

permite al ser humano lidiar con las condiciones ecológicas particulares y de esta forma genera una serie de elementos y características sociales que le permiten articular, en mayor o menor medida, el proceso de adaptación.

Los defensores del enfoque adaptacionista vendrían a estar generalmente de acuerdo en las siguientes afirmaciones (Keesing; *op. cit.*, pp. 75–77).

1. Las culturas son sistemas de pautas de conducta transmitidas socialmente que relacionan a las comunidades humanas con sus entornos ecológicos. Los elementos característicos de una población, como su modo de organización social y de conducta, así como su tecnología, intervienen en dicha relación.
2. El cambio cultural ocurre como resultado de un proceso de adaptación al entorno. De esta manera la cultura tiende a reajustarse en dirección a un equilibrio con el entorno cuando éste último se modifica.
3. Los aspectos ligados a la producción son los más importantes en el proceso de adaptación, ya que en ellos ocurren en primer lugar los cambios adaptativos que después se extienden al resto de elementos culturales de una sociedad.
4. Los aspectos ideacionales de la cultura también pueden tener consecuencias adaptativas, aunque más sutiles.

Los partidarios de este enfoque priorizan las explicaciones causales frente a las reconstrucciones históricas a la hora de estudiar las diferencias y transformaciones culturales (Moore, 2009), en clara oposición a las posiciones boasianas predominantes a principios del siglo XX. Franz Boas (1911) defendió una visión particularista e historicista de las prácticas culturales, según la cual éstas prácticas únicamente pueden ser entendidas en relación a los contextos culturales específicos en los que se desarrollan. Boas se distanciaba así de las posiciones evolucionistas de Edward B. Tylor y L. H. Morgan que mantenían una visión progresiva y universal del desarrollo cultural, en la medida en que las transformaciones culturales irían acercando a las sociedades hacia mayores niveles de civilización. Tylor (1871) consideraba la existencia de rasgos similares a las culturas paleolíticas (como la presencia de útiles de piedra) en algunas sociedades contemporáneas como auténticos vestigios que reflejaban estadios iniciales de la cultura humana que habían sido conservados por alguna limitación en el progreso de la civilización, entendida ésta como el «aumento general en la humanidad por medio de un mayor nivel de organización

del individuo y la sociedad, con el fin de promover a la vez la bondad, el poder y la felicidad del hombre» (1871, p. 24). Para Morgan (1877) las culturas humanas representan diferentes estadios dentro de una única escala de progreso unilineal, con independencia de su distribución temporal y geográfica. El grado de desarrollo cultural de una sociedad queda así localizado dentro de uno de los tres «periodos étnicos» que se superponen en esta escala, correspondientes a los estadios de salvajismo, barbarie y civilización.

De la misma manera en que es innegable que porciones de la familia humana han existido en un estado de salvajismo, otras porciones en un estado de barbarie y aún otras porciones en un estado de civilización, parece también igualmente que estas tres condiciones distintas están conectadas entre sí en una secuencia de progreso natural y necesaria (Morgan, 1877, p. 3).

Para Boas, por el contrario, las culturas particulares son el resultado de procesos históricos específicos de cada sociedad humana y no pueden ser comparadas bajo ninguna pauta de desarrollo lineal. La existencia de aspectos culturales semejantes entre sociedades que no han tenido contacto entre sí puede explicarse por diferentes causas (por ejemplo, por su difusión) y no habría motivos para defender que estos aspectos pertenecieran a un mismo estadio dentro de una pauta evolutiva común. Por el contrario, esta supuesta pauta no vendría a reflejar sino una reconstrucción etnocéntrica, elaborada sin la meticulosidad científica necesaria y a partir de un trabajo de campo y una recogida de datos insuficiente. Boas se distancia de los prejuicios raciales imperantes en el ambiente académico y social de su época, y recalca la dificultad de derivar leyes universales desde determinados aspectos culturales, como puede apreciarse en esta cita de William McGee:

Posiblemente la sangre anglosajona es más potente que la de las otras razas; pero ha de recordarse que el lenguaje anglosajón es el más simple, el más perfecta y simplemente simbólico que el mundo ha visto jamás; y que gracias a él el anglosajón guarda su vitalidad y energía para la conquista, en lugar de desperdiciarlas en la Juggernaut de un mecanismo engorroso para la comunicación del pensamiento (McGee, 1895, p. 281; citado en Harris, 1979, p. 222).

El hombre europeo, y más concretamente anglosajón, venía a ser considerado por muchos antropólogos como la máxima expresión de la civilización humana, y no por una

especie de suerte particular en su devenir histórico, sino por una pretendida relación entre el origen racial de los individuos y la cultura de su sociedad, relación a la que se opone Boas.

Cada tipo humano parece tener sus propias invenciones, sus propias costumbres y creencias, y generalmente se da por sentado que raza y cultura han de estar íntimamente asociadas, que el origen racial determina la vida cultural. Debido a esta impresión el término 'primitivo' tiene un doble significado. Se aplica tanto a la forma corporal como a la cultura. Estamos acostumbrados a hablar tanto de razas primitivas como de culturas primitivas, como si ambas estuvieran necesariamente relacionadas. No sólo creemos en una estrecha asociación entre raza y cultura, sino que estamos dispuestos a sostener la superioridad de nuestra raza sobre todas las demás. (Boas, 1911, p.3).

La insistencia con la que Boas y sus seguidores atacaron los intentos por establecer marcos explicativos evolucionistas dio lugar a que las posiciones historicistas se hicieran predominantes dentro del estudio antropológico (principalmente en la antropología estadounidense) hasta la década de 1940 (Moore, 2009), frenando los intentos de encontrar leyes generales que fundamentaran una teoría sobre el cambio cultural.

No fue hasta después de la Segunda Guerra Mundial cuando produjo un retorno al paradigma evolucionista, principalmente de la mano de los enfoques materialistas de Leslie White, Julian Steward y Marvin Harris. Los descubrimientos arqueológicos dificultaban una explicación basada en la difusión de rasgos culturales para dar cuenta de las similitudes entre sociedades que no habían podido tener ningún tipo de contacto, como las que se observan en el desarrollo de los estados e imperios del Viejo y Nuevo Mundo (Harris, 2018, p. 597). Sin embargo, a diferencia de las explicaciones evolucionistas anteriores, esta vez tratarán de establecer una pauta general de cambio cultural que no se asiente sobre la base de apreciaciones personales o meramente intuitivas, sino en un marco explicativo que conecte dicho cambio con algún aspecto de la vida material de las sociedades. Para White (1949) este aspecto consiste en la cantidad y eficiencia con que una sociedad es capaz de utilizar la energía disponible en su entorno. La transformación cultural de una sociedad a lo largo del tiempo depende de su aprovechamiento de la energía, en la medida en que el aspecto central de la cultura consiste precisamente en el modo en que la maneja. Esto es, el aspecto tecnológico determina en gran medida todos los demás órdenes de la cultura,

que según White (*ibid.*) consisten fundamentalmente en tres niveles o subsistemas: tecnológico, sociológico e ideológico. La cultura permite la adaptación de las sociedades a los entornos particulares que habitan, y por ello pueden establecerse leyes universales con respecto a algún parámetro que indique cuán satisfactoria es dicha adaptación. Para White, como hemos dicho, este parámetro es el aprovechamiento energético.

Steward (1973), en cambio, distingue dentro de la cultura entre un núcleo, relacionado con los aspectos sociales y tecnológicos que inciden fuertemente en la subsistencia, y el resto de aspectos secundarios que tienen una escasa o nula incidencia. Los aspectos que integran el núcleo cultural tienen una mayor probabilidad de transformarse en respuesta a los cambios del entorno, mientras que el resto (instituciones sociales, creencias religiosas, etc.) permanecerá más o menos invariante debido a su menor significación adaptativa (Tucker, 2013). La cultura es un sistema que se organiza de manera coherente, reajustándose para adecuarse a las condiciones ecológicas. Son ellas, y no los individuos, los que se adaptan. El proceso adaptativo va generando así determinados rasgos culturales que permiten a las sociedades habitar en diferentes entornos. Los casos de similitud cultural que se observan en sociedades que no han tenido contacto se explican entonces por la necesidad de proporcionar soluciones semejantes a los retos ambientales: las culturas que se enfrentan a unas características ecológicas similares tenderán a parecerse en los aspectos de su núcleo cultural. De la misma manera, dos culturas semejantes pueden hacerse distintas si las condiciones ecológicas se vuelven también distintas. Esto conduce a la existencia de un conjunto de soluciones probables dependiendo de las condiciones de partida del entorno que da lugar a regularidades en las características del núcleo cultural del conjunto de sociedades humanas, así como líneas paralelas de desarrollo cultural, por lo que la evolución de las culturas no puede entenderse como un proceso lineal sino más bien *multilineal*.

Tanto White como Steward coinciden en señalar los aspectos productivos de las sociedades como los más relevantes para explicar las transformaciones culturales. Las características de los medios por los cuales una sociedad consigue resolver sus necesidades materiales afectan en cierta medida al resto de elementos culturales. Adoptando una visión tripartita derivada de Marx y Engels, Marvin Harris (1979; 1982) distingue tres categorías distintas en la descripción de todo sistema sociocultural. En primer lugar, los modos de producción relacionados con la subsistencia, junto con los modos de reproducción o medios para «acrecentar, limitar o mantener el tamaño de la población» constituyen la

infraestructura (Harris, 1982, p. 68). En segundo lugar se encuentra la *estructura*, que queda constituida por los procesos de organización económica relativos al ámbito doméstico y político. Por último, «los fines, categorías, reglas, planes, valores, filosofías y creencias sobre el comportamiento de carácter consciente o inconsciente que manifiestan los propios participantes o que el observador infiere por sí mismo» configuran la *superestructura* (*ibid.*, p. 70). La infraestructura se constituye en la principal interfaz o zona de comunicación entre la cultura y la naturaleza en tanto que en ella es donde se ponen a prueba los intentos por aprovechar o superar las restricciones que ésta impone. Las características de las otras dos categorías quedan determinadas por la manera en que la cultura intenta resolver los problemas prácticos que suscita la naturaleza dentro de la primera categoría. La infraestructura posee así una prioridad causal, en la medida en que los cambios producidos en cada una de estas categorías no afectan al resto de la misma manera. Cuando se produce una innovación en la estructura o en la superestructura, la infraestructura no resulta tan afectada como cuando sucede lo contrario. Un cambio a nivel de la infraestructura influye enormemente en los otros dos aun en el caso de que dicho cambio sea incompatible con el estado actual de la estructura y la superestructura, lo que raramente ocurre al revés.

Otorgar prioridad estratégica a la superestructura mental, como preconizan los idealistas culturales, es apostar mal. A la naturaleza le da lo mismo que Dios sea un padre amantísimo o un sanguinario caníbal. Pero no le es indiferente que el período de barbecho de un campo cultivado por el método de roza dure un año o diez. Sabemos que existen poderosos constreñimientos en el nivel infraestructural; por ello, no nos equivocaremos al apostar que tales constreñimientos condicionan también a los componentes estructurales y superestructurales (*ibid.*, p. 73).

A pesar de la introducción de un enfoque darwinista en el estudio de la cultura, así como la incorporación de conceptos procedentes de las ciencias naturales, como el de *energía*, o puramente biológicos como los de *adaptación* o *ecología*, la cultura y el comportamiento social humano siguieron siendo objeto de investigación casi exclusivo de la antropología y las ciencias sociales. Sólo a partir de la década de los años 70 comienzan a desarrollarse los primeros programas de investigación que abordan la cultura y el comportamiento social humano desde una perspectiva estrictamente biológica, con el surgimiento y desarrollo de la Sociobiología (Wilson, 1975).

En esta investigación vamos a analizar en exclusividad los enfoques derivados de los planteamientos biológicos sobre el comportamiento y la cultura humanas, en la medida en que éstos inciden directamente sobre la eficacia biológica de los individuos u organismos a los que pertenecen. Dejaremos así de lado otros planteamientos que se apoyan en la teoría de la evolución por selección natural para abordar este mismo objeto de estudio, bien porque consideren más relevantes los efectos de la dinámica cultural sobre sus propias unidades constituyentes (Teoría Memética), o bien porque lo hagan desde una perspectiva centrada en la conformación evolutiva de las características mentales o psicológicas de los individuos (Psicología Evolucionista).

Los programas de investigación que abordaremos serán por tanto aquellos procedentes exclusivamente del campo de la biología y cuyo objeto de estudio guarde relación con la contribución de la cultura y del comportamiento a la eficacia biológica de los organismos. Esto nos llevará a centrar nuestra investigación en los enfoques de la Ecología del Comportamiento Humano y de la Teoría de la Herencia Dual. Para ello comenzaremos abordando ciertas cuestiones introductorias que resultarán de utilidad para ubicar el curso de esta investigación. En el Capítulo 2 se expondrá una aproximación al uso de modelos en la práctica científica, deteniéndonos a analizar algunas consideraciones referentes a la aplicación de modelos en el campo de la biología. Pasaremos a introducir los fundamentos de la teoría de la evolución por selección natural en el Capítulo 3, junto con una exposición del debate sobre la selección de grupo a partir de los estudios de Wynne-Edwards, Williams y Maynard-Smith, y posteriormente por los trabajos de Sober y D.S. Wilson. El Capítulo 4 tratará de precisar el concepto de adaptación delimitando dos de los sentidos en los que suele emplearse en los estudios evolutivos sobre el comportamiento. Abordaremos las consecuencias que la adopción de uno u otro sentido conllevan a la hora de entender el papel de la selección natural en la conformación de los rasgos de comportamiento.

Tras estas consideraciones, pasaremos a desarrollar en profundidad los aspectos teóricos referentes a los dos programas de investigación a los que se orienta esta Tesis. Así, en el Capítulo 5 analizaremos detalladamente cómo la Ecología del Comportamiento Humano aborda la cultura humana entendiéndola principalmente como *comportamiento* adaptativo, mientras que dedicaremos el Capítulo 6 a indagar cómo la Teoría de la Herencia Dual la considera como *información* adaptativa.

Dado que ambos programas investigan los efectos sobre la eficacia biológica aplicando modelos procedentes de la biología a los aspectos culturales y sociales de las poblaciones humanas, pasaremos pues a abordar inmediatamente las cuestiones relacionadas con la aplicación de modelos en biología.

CAPÍTULO 2.

USO DE MODELOS EN LA CIENCIA.

La pluralidad de variantes culturales que pueden observarse en cualquier población, independientemente del subconjunto de individuos que estudiemos, muestra una extraordinaria complejidad. Tratar de estudiar la dinámica cultural incorporando todas las contingencias, peculiaridades y factores que influyen en la transmisión de variantes haría inviable el análisis, no ya de los mecanismos y procesos que determinan dicha dinámica en un pequeño grupo, sino tan siquiera en el caso más sencillo de la interacción entre dos individuos. Por ello, a la hora de establecer la dinámica de un determinado proceso cultural es frecuente el uso de modelos. Podemos empezar afirmando que el empleo de modelos en el estudio de la dinámica cultural proporciona tres beneficios inmediatos (Richerson *et al.*, 2005):

- *Simplificación.* Reducen la cantidad de información a manejar, descartando factores indirectos o superfluos al proceso en cuestión.
- *Claridad conceptual.* Los modelos aplicados a la dinámica cultural provienen generalmente de disciplinas con un alto grado de formalismo matemático, por lo que comparten un fuerte componente de precisión terminológica.
- *Generalización.* Permiten reconocer patrones de dinámica cultural en poblaciones distintas, cuyas contingencias históricas impiden aparentemente establecer similitudes².

A pesar de estos beneficios, su empleo conlleva también la necesidad de sacrificar la atención a características particulares en favor de una visión idealizada o abstracta de la dinámica cultura, aunque es preciso puntualizar que este es un sacrificio inevitable en todo análisis científico del comportamiento de sistemas complejos (Lewens, 2015).

² Este tercer punto no está exento de controversia, no sólo debido a las implicaciones epistemológicas que se derivan de su afirmación, sino también por las consecuencias sociales y políticas derivadas de los intentos por comparar sistemas culturales desde planteamientos evolutivos (véase Gould *et al.*, 1979).

2.1. CARACTERIZACIÓN Y USO DE MODELOS EN LA CIENCIA.

La reflexión sobre el uso de modelos en la ciencia comienza en la década de los sesenta como reacción a la *concepción sintáctica* de las teorías propia del empirismo lógico (Odenbaugh, 2008). Esta respuesta, conocida como *concepción semántica*, propone entender el uso de modelos como una práctica central de la ciencia, considerando las teorías científicas en tanto que conjuntos de éstos y no como un conjunto de enunciados axiomáticos (Weisberg, 2007). La interpretación de los datos se realiza siempre desde un modelo (estructura interpretativa) para un conjunto de enunciados, que mantiene relaciones de semejanza con el sistema real. Para esta concepción, por tanto, las teorías científicas no versan sobre fenómenos, como sostenía el empirismo lógico, sino sobre sistemas físicos, cuyo comportamiento y estructura tratan de representar los modelos (Morrison *et al.*, 1999).

En este sentido, Godfrey-Smith (2006) recoge dos ideas centrales en la concepción semántica. Por un lado, la visión de las teorías científicas como conjunto de modelos se aplica a todas las teorías. Su descripción no se circunscribe a un ámbito o práctica científica determinada, sino a toda teoría considerada científica. Por otro, lo que se entiende por modelo es algo muy parecido al "modelo" en sentido lógico, en tanto que interpretación que hace verdadero a un determinado conjunto de enunciados. Estas dos ideas sitúan a los modelos en el lugar central de la explicación científica, como elementos fundamentales para la comprensión de los sistemas del mundo real. Las teorías científicas, al proporcionar modelos que tratan de representar un sistema real, asumen una determinada relación entre ambos.

Con respecto a este último punto, podemos distinguir con Odenbaugh (2008) entre una versión conservadora y una versión liberal dentro de la concepción semántica, teniendo en cuenta el tipo de relación que puede establecerse entre modelo y sistema real. La versión conservadora, defendida principalmente por van Fraassen (1980), establece que la relación entre ambos ha de ser preferentemente una relación de isomorfismo, o "*identidad total de la estructura*" (*ibid.*, p. 43). La definición de modelo que se adopta en esta versión proviene de la semántica formal, en la que un modelo es entendido como un objeto, o conjunto de objetos, que satisfacen un conjunto de axiomas. De esta manera, en la medida en que un modelo sea entendido de manera matemática podrá establecerse una comparación entre sus propiedades matemáticas y la descripción (matemática) de un sistema real. Se observa así

que, en la construcción del modelo, habrá de buscarse una relación de equivalencia (isomorfismo) entre la estructura de este y la del sistema real.

Por el contrario, Giere (1988) considera que los modelos no guardan una relación de isomorfismo con el mundo, sino de similitud (*similarity*). Si tenemos en cuenta la manera en que los modelos son usados en la práctica científica, los casos en que estos persiguen reflejar una equivalencia estructural con el mundo real son muy reducidos. Más bien al contrario, la mayoría de modelos pretenden recoger únicamente determinados aspectos del objeto a representar tratando de parecerse a él en ciertas propiedades, lo cual no limita su capacidad representativa. De esta manera, afirma que:

Para ninguno de los ejemplos citados en los textos de mecánica estándar, por ejemplo, hay ninguna afirmación de isomorfismo. De hecho, a menudo señalan explícitamente los aspectos en los que el modelo no es isomorfo con el sistema real. En otras palabras, los textos suelen descartar de manera explícita las afirmaciones de isomorfismo. (*ibid.*, p. 81).

Lo que nos encontramos en los modelos científicos, en lugar de una *equivalencia* estructural, es una *similitud* estructural. Esta similitud no ha de entenderse de manera coloquial, como un cierto parecido general con el objeto representado, sino como una relación entre aspectos muy concretos del modelo y del objeto. Así, podemos afirmar que un modelo se asemeja en mayor o menor grado al objeto representado en la medida en que podamos establecer la mayor o menor semejanza con determinados aspectos considerados relevantes previamente. Sin embargo, si nos atenemos a la versión "conservadora" de los modelos científicos, en la medida en la descripción del sistema objeto se realiza de manera matemática, ¿cómo puede un modelo matemático establecer relaciones de semejanza con determinados aspectos mientras difiere parcial o totalmente en otros, y seguir siendo un modelo válido? Para entender esta relación de grado hay que precisar que para Giere un modelo científico fija esta relación de similitud con un sistema real por medio de hipótesis que, en tanto que entidades lingüísticas, son susceptibles de verdad o falsedad (*ibid.*, p. 80). El modelo en sí mismo, por el contrario, no puede ser susceptible de verdad o falsedad al no ser una entidad lingüística.

Para Giere, por lo tanto, los modelos no son verdaderos ni falsos. Sólo las hipótesis que los conectan con un sistema real lo son. Esta conexión entre modelo y sistema real refleja

un aspecto paradigmático de la concepción semántica, en la medida en que el estudio científico de la realidad se hace únicamente posible mediante el empleo de modelos. Pero, como hemos apuntado, para Giere los modelos sólo se relacionan con un sistema real en la medida en que presentan una mayor o menor similitud con él. Las teorías no conectan directamente con los fenómenos mediante algún tipo de reglas de correspondencia, sino que definen un modelo sobre el que se establecerán relaciones de similitud con un sistema real. Es decir, la teoría es un conjunto de enunciados que definen o delimitan una clase de modelos que pueden satisfacer a dichos enunciados. A su vez, estos modelos se conectan con un sistema real mediante una serie de hipótesis sobre la similitud entre ambos, esto es, en la medida en que pueda identificarse un subconjunto de propiedades compartidas por el modelo y el sistema real. La identidad compartida de estas propiedades es precisamente lo que permite que el modelo cumpla la función de representar a su objeto aun siendo muy diferente en otras.

En este sentido el conjunto de los modelos que pueden representar a un sistema real no ha de restringirse a aquellos que posean una equivalencia estructural (isomorfismo) con éste (da Costa *et al.*, 2003). La noción de similitud estructural permite incluir como modelos a todos los que contienen una relación de isomorfismo con un sistema real pero no se restringe a ellos (Suárez, 2003). La representación es una cuestión de grado y no exclusivamente de isomorfismo, por lo que han de incluirse aquellos modelos que comparten tan sólo ciertas propiedades con el sistema representado.

2.2. REPRESENTACIÓN Y PREDICCIÓN EN BIOLOGÍA.

El uso de modelos, como hemos comentado, busca construir una representación de un sistema real mediante el cual estudiar de manera indirecta ciertas propiedades de este último. Así, dentro de la concepción semántica, la teoría no conecta con el sistema real sino de manera *indirecta*, a través de los modelos que define. Sin embargo, algunos autores señalan que esta no es la única forma de representación que podemos encontrar en la ciencia. Esto es, no toda representación de un sistema real se realizaría exclusivamente por medio de un modelo.

Para Weisberg (2007) la actividad científica no se limita a la posibilidad de trabajar con modelos. Los fenómenos también pueden estudiarse mediante un tipo de estrategia que permita representarlos *directamente*, mediante la construcción de un sistema que

proporcione una identificación y descripción de sus partes y funciones. Es lo que denomina como "representación directa abstracta" (*abstract direct representation*). Mediante esta estrategia, el investigador no se centra en el estudio de una descripción simplificada de un sistema real, sino que trata de recoger directamente los elementos del sistema objeto y tratar de comprenderlo sin la construcción de un modelo idealizado. No trata de hacer predicciones o descubrir ciertas propiedades examinando un sistema hipotético más simple (Godfrey-Smith, 2006) sino mediante el examen de los elementos identificados directamente en el objeto de estudio. Para entender esta estrategia, Weisberg propone tomar como ejemplo el descubrimiento de la periodicidad de los elementos químicos por medio del desarrollo de la tabla periódica. Con el objetivo de dar una estructura coherente a la química inorgánica, Mendeléyev desarrolló un sistema de clasificación de los elementos conocidos en su tiempo, basado en la ordenación de los mismos en función de determinadas propiedades (masa atómica, valencia, etc.). Sin embargo, aunque dicha tabla pudiera parecer simplemente una mera clasificación, no se limita a ello. La ordenación de los elementos de una manera determinada permitió a Mendeléyev realizar predicciones acerca de aquellos que restaban aún por descubrir, cuya existencia y propiedades químicas infirió de los huecos presentes en la tabla.

[Mendeléyev] examinó las propiedades elementales, determinó qué propiedades eran esenciales y cuáles podían abstraerse, y luego construyó un sistema de representación que dilucidó las estructuras y patrones importantes entre los elementos. Esta actividad científica constituye la construcción de la teoría, pero no el modelado. (Weisberg, 2007, p. 215).

Las descripciones y propiedades que recoge la tabla periódica no son descripciones o propiedades de un sistema idealizado, construido desde una teoría particular, sino de los elementos en sí mismos. Sin embargo, al permitir realizar predicciones, su papel iría más allá de la mera clasificación para constituirse en una verdadera teoría. Se consigue así, según Weisberg, llevar a cabo una actividad propiamente científica mediante la representación *directa* del fenómeno.

Esta propuesta de Weisberg resulta, sin embargo, de poca utilidad a la hora de entender la manera en que suelen abordarse los fenómenos biológicos. Las predicciones que pudo realizar Mendeléyev partían de la detección de una regularidad. Esto es, la existencia y

propiedades de los elementos desconocidos surgieron por medio de un proceso inductivo que presuponía la existencia de características fisicoquímicas universales en los mismos. De ahí que Mendeléyev pudiera enunciar su "ley periódica". Por el contrario, en biología, es poco frecuente encontrar predicciones basadas en leyes universales.

Recordemos que lo esencial en la propuesta de Weisberg es que el resultado de la representación directa abstracta es en sí mismo una teoría, con poder predictivo, más allá de una mera descripción de los fenómenos. No se trata ya de analizar su descripción en base a una teoría previamente aceptada, sino que la representación de estos se constituye en teoría. De esta manera el estudio de unos pocos casos permite la caracterización de propiedades universales, permitiendo la predicción en base a esta representación. Esta estrategia, que pudiera tener cierta utilidad dentro del ámbito de la física y la química, encuentra grandes dificultades en su aplicación a la biología, pues para emplearla tendríamos que aceptar previamente la existencia de regularidades universales en los seres vivos. Así, en los casos en que es posible la predicción de ciertas características en los organismos, esta suele llevarse a cabo desde una teoría desde la que interpretar los datos obtenidos, más que desde los datos en sí mismos. Darwin (1862), a partir del análisis de las características del espolón de la orquídea *Angraecum sesquipedale*, pudo inferir la existencia de una mariposa cuyo probóscide fuese lo suficientemente largo como para superar los aproximadamente 45 centímetros del espolón de sus flores y alcanzar el néctar (Ridley, 2004). Años más tarde, el descubrimiento de la mariposa *Xanthopan morgani* confirmó la predicción.

Sin embargo, esta predicción no fue realizada estableciendo una regularidad en la distribución de los datos sobre correlación entre longitud del espolón y longitud de la probóscide del insecto polinizador, sino que requirió de la interpretación de los datos con arreglo a una teoría. La mera observación de una tabla que registrase la correlación entre estos datos no habría bastado para inferir la existencia de un elemento faltante. Podría establecerse la correlación entre, por ejemplo, la longitud del espolón de las orquídeas y el número de patas en el insecto polinizador sin que dicha tabla permitiera realizar predicciones acerca de los elementos faltantes. En cambio, para poder realizar la predicción, tendríamos que aceptar previamente algo parecido a la siguiente afirmación: *los individuos cuyas características morfológicas permitan maximizar la obtención de alimento serán los que puedan competir con mayores posibilidades de supervivencia y*

reproducción, por lo que es de esperar que encontremos individuos con una morfología adaptada a las características persistentes de los recursos.

Solo así encontraríamos justificación a la hora de postular la existencia de elementos desconocidos. La mera representación directa de los datos, sin la presuposición de una regularidad, no podrá proporcionar una justificación de nuestras predicciones.

CAPÍTULO 3.

NIVELES DE SELECCIÓN.

En nuestra investigación sobre los enfoques evolutivos de la cultura debemos detenernos previamente a analizar qué es aquello que entendemos por evolución por selección natural y cuál es su dinámica.

3.1. EXPLICACIONES CAUSALES DEL CAMBIO EVOLUTIVO: LAMARCK Y DARWIN.

A comienzos del siglo XVIII, la idea de evolución o de transformación sucesiva de las especies contaba ya con la aceptación de algunos naturalistas. La evidencia que aportaba el registro fósil sobre la presencia en el pasado de numerosas especies que no existían en la actualidad, llevó a algunos naturalistas a considerar la posibilidad de una modificación gradual de las mismas. Las especies que aparecían en este registro, tan diferentes a las actuales, no habrían resultado extintas, sino que habrían sufrido una transformación progresiva por la cual los descendientes actuales poco se parecerían a sus ancestros originarios. Esta idea, central a la hora de entender el ambiente intelectual en el que Darwin propone su teoría, es lo que se conoce como *transformismo* (Lewens, 2018, p. 4). La evolución consistiría así en una serie de modificaciones producidas dentro de un linaje determinado (la especie), pero en la cual no se produce nunca una fisión del mismo (anagénesis) (Ridley, 2004, p. 44).

Aunque la posibilidad de la evolución de las especies era una idea presente en el debate científico, será Jean-Baptiste Lamarck el primero en proponer un mecanismo que trate de explicar la manera en que tiene lugar el cambio. Puede considerarse así como el primer naturalista en tratar de fundamentar de manera científica el paso de un mundo biológico estático a otro cambiante (Moreno Klemming, 2003). Para Lamarck, la presencia de especies fósiles que no se corresponden con las actuales se debe a la transformación de los linajes ancestrales por efecto del ambiente³.

³ De forma complementaria, Lamarck admite también la extinción de ciertas especies como debida a la acción del hombre (Wilkins, 2009, p. 109).

Esta transformación es el resultado de un doble proceso. Primero, la inevitable tendencia al incremento de la complejidad en la materia viviente. Esto es, la presencia de estructuras complejas en organismos dotados de numerosos órganos y habilidades es el resultado de un plan dispuesto por la naturaleza misma, que impele a los seres vivos a pasar sucesivamente desde estados de mínima complejidad (organismos simples) hasta alcanzar las máximas cotas. Esta tendencia es por tanto inmanente y las especies pueden clasificarse en una escala reglada por el grado de complejidad adquirido progresivamente en su desarrollo temporal.

Segundo, la acción del ambiente, que imprime modificaciones en los organismos, las cuales a su vez son heredables. Los seres vivos, en su constante escalada hacia estados de mayor complejidad, incorporan en su estructura orgánica los efectos producidos por la acción del entorno sobre sus antepasados.

La interpretación de este segundo proceso, sin embargo, no resulta sencilla. Algunos autores han querido ver en Lamarck un precursor del adaptacionismo, al colocar al entorno como factor determinante en la aparición de novedades evolutivas. Otros, por el contrario, consideran que para Lamarck la acción del ambiente sobre el organismo tan sólo produce deformaciones en la especie, adulterando así la tendencia inmanente a subir de rango en la escala de la complejidad (Caponi, 2007). De esta manera la especie no produce novedades en su comportamiento o en su diseño como respuesta a las condiciones del entorno, sino que acumula pasivamente las anomalías que éste produce en ella.

[E]l objetivo de esta teoría auxiliar no es explicar la adecuación del viviente a las circunstancias sino explicar los descaminos de la serie. Lamarck no quería saber cómo hacían los seres vivos para adaptarse al ambiente y sobrevivir; lo que él quería saber era por qué esos seres no subían lineal y ordenadamente por la escala del ser (*ibid.*, p. 6).

El efecto del ambiente es, por tanto, perturbador, causa de que los seres vivos no asciendan de manera lineal por la escala de la complejidad a la que inmanentemente tienden. El orden del cosmos creado impone esta dirección progresiva en la transformación de los organismos.

Lamarck ofrece una explicación causal de las transformaciones a pequeña escala (modificaciones individuales) mediante la apelación a una fuerza a gran escala (tendencia immanente hacia una mayor complejidad) que sufre las interferencias del ambiente (Gould, 2002, p.23). Las especies sobreviven a pesar de las perturbaciones del entorno, acumulando tanto los efectos beneficiosos como los perniciosos. Únicamente cuando las modificaciones acumuladas son tan nocivas como para impedir la supervivencia, las especies se libran de los individuos menos "capaces". De esta manera el concepto posterior de "selección natural" darwiniano está ya presente en cierta medida, aunque entendido como filtro que evita las desviaciones excesivas de la esencia creada (*ibid.*, p. 139) en la medida en que estas desviaciones fueran incompatibles con la vida de los individuos para el entorno en que habitan. El ambiente tiene así una acción negativa sobre el desarrollo de esa esencia la cual, para Lamarck, tiende naturalmente hacia niveles de mayor complejidad. Sin embargo, la trayectoria que discurre hasta el nivel superior de complejidad es forzada a desviarse o limitar su ritmo de ascenso debido a las perturbaciones que el ambiente genera sobre las posibilidades de supervivencia de los individuos.

La originalidad de Darwin residirá en la transformación de este principio depurador en una fuerza *creativa* (Lewens, 2007b, p. 53). El mecanismo por el cual los organismos dotados de determinados rasgos perecen sin dejar descendencia va a ser planteado ahora como una fuerza creadora de novedades, causa del cambio evolutivo.

Para Darwin, la transformación de las especies a lo largo del tiempo obedece a la acción continuada de un mecanismo que permite la conservación y propagación de los rasgos que son beneficiosos para los individuos. El hombre, observa Darwin, consigue modificar las características de las especies domésticas mediante la reproducción de los individuos poseedores de determinados rasgos. De esta forma, el ganadero interesado en obtener caballos más veloces, ovejas más lanudas o bueyes más dóciles, aparea a aquellos individuos que poseen estos rasgos en mayor grado, siendo así que las crías resultantes poseen generalmente los atributos de sus progenitores. Y de la misma manera la naturaleza transforma las especies, mediante la selección de determinados individuos que serán los únicos que transmitan sus rasgos a la siguiente generación. La naturaleza, al igual que el ganadero, "selecciona" ciertos rasgos en perjuicio de otros. Pero a diferencia de él, la naturaleza es capaz de seleccionar a un nivel mucho mayor, más radical, siendo capaz de modificar por completo los atributos de la especie.

El hombre sólo puede actuar sobre los caracteres externos y visibles: la naturaleza no se preocupa por las apariencias, excepto en tanto que puedan ser útiles para algún ser. La naturaleza puede actuar sobre cualquier órgano interno, sobre cada matiz de diferencia constitucional, sobre la maquinaria completa de la vida. El hombre selecciona sólo por su propio bien; la naturaleza sólo por el de los seres de los que se ocupa. (Darwin, 1859, p. 83).

Esta selección no es, por supuesto, consciente o intencional, sino la consecuencia que se deriva de tres aspectos de los seres vivos. Primero, los individuos de una misma especie poseen generalmente diferencias en sus rasgos, siendo así que, por ejemplo, dentro de una misma manada de ovejas podemos encontrar individuos con las patas más largas, con el pelaje más oscuro, con mayor resistencia física o con la cornamenta más desarrollada. Esto es, existe *variación* entre los individuos de una misma población o especie.

Segundo, algunas de las características de los individuos se heredan de manera vertical. Es decir, existe una transferencia de rasgos desde los progenitores hacia la prole, lo cual implicará que las variaciones presentes en los ancestros estén generalmente presentes en la descendencia. Con ello tenemos que en toda población los individuos varían, pero a su vez que dicha variación es mantenida en las sucesivas generaciones debido a la *herencia* de los rasgos. Para Darwin, sin embargo, el mecanismo por el cual estos rasgos son transmitidos a la siguiente generación era desconocido, aunque defendió sin mucho acierto la teoría de la pangénesis, según la cual los órganos envían partículas (llamadas gémulas) a los órganos reproductores, que los transfieren a la prole. A su vez, de igual manera en que la cuestión acerca de *cómo* tenía lugar esta transferencia quedaba irresoluble para Darwin, la pregunta sobre *qué* se heredaba permanecía igualmente abierta. Así, por ejemplo, defenderá explícitamente la herencia de los caracteres adquiridos (Darwin, 1872). Esto no resta, sin embargo, validez a su argumentación, pues ésta sólo necesita que, de hecho, se dé una relación de semejanza entre los progenitores y sus descendientes, sea cual sea la manera en que se lleve a cabo.

Ahora bien, si sólo actuaran los procesos de variación y herencia de los rasgos nos encontraríamos con una incesante transformación de las especies, sin ningún tipo de restricciones. La explicación de los cambios evolutivos en las especies necesita, por tanto,

de un tercer aspecto que recoja la manera en que se limita la variabilidad potencial de los seres vivos.

Aquí es donde va a introducir Darwin un elemento central en su argumentación, clave en la dinámica de la transformación de las especies, en la medida en que conduce a la fijación de unos determinados rasgos, y no de otros, en las sucesivas generaciones. Es el concepto de *lucha por la existencia*⁴, extraído de los planteamientos malthusianos sobre la limitación de recursos en relación al ritmo de crecimiento de la población.

En toda población suelen nacer más individuos de los que pueden sobrevivir, lo cual genera una lucha por hacerse con los recursos y, en último término, sobrevivir y reproducirse.

Por lo tanto, a medida que se producen más individuos de los que posiblemente pueden sobrevivir, deberá haber en todos los casos una lucha por la existencia, ya sea un individuo con otro de la misma especie, o con los individuos de especies distintas o con las condiciones físicas de vida (Darwin, 1859, p. 63).

Los individuos, cuyas características morfológicas y de comportamiento difieren entre sí, compiten por unos recursos limitados. Precisamente es esta variación la que, en la lucha por la existencia, hace que algunos estén mejor dotados para la competición. La existencia de variación implicará por tanto que algunos individuos tengan ventaja sobre los demás. E igualmente, puesto que las diferencias en los rasgos son heredables, ocurrirá que aquellos que favorecen el éxito en la competición estarán presentes con mayor frecuencia en la siguiente generación, hasta quedar, con el tiempo preservados. Este principio de preservación de las características que mejor dotan a los individuos en la lucha por la existencia es lo que Darwin denomina *selección natural*.

[...] si las *variaciones útiles* a un ser orgánico están presentes, no cabe duda de que los individuos así caracterizados tendrán *las mayores posibilidades de ser preservados en la lucha por la vida*; y desde el fuerte *principio de herencia* tenderán a reproducir

⁴ Darwin utiliza indistintamente las expresiones "lucha por la existencia" (*struggle for existence*) y "lucha por la vida" (*struggle for life*).

descendencia con características similares. Este principio de preservación lo he llamado, por una cuestión de brevedad, Selección Natural. (*ibid.*, p. 127, cursivas añadidas).

Vemos, como comentábamos al principio, que la selección natural se constituye como una fuerza creativa, en la medida en que lleva a cabo una preservación diferencial de los rasgos, imprimiendo una dirección determinada a la evolución. La selección natural, al igual que la selección realizada por el hombre, es capaz de modificar a las especies hasta hacerlas irreconocibles. Pero, a diferencia de aquella, no precisa de una inteligencia consciente que guíe el proceso de retención de variantes heredables que sean beneficiosas para los organismos. Sin embargo, lo más importante que cabe destacar de todo ello es que la selección natural actúa únicamente cuando, como consecuencia de esta lucha por la supervivencia, se produce una diferencia en el éxito en la reproducción. Y, para Darwin, puesto que la reproducción es llevada a cabo por individuos, este va a ser el nivel de la jerarquía biológica al que actúe la selección natural.

No obstante el propio Darwin reconoció la dificultad de situar la acción de la selección natural exclusivamente al nivel del individuo, en la medida en que impedía ofrecer una explicación para ciertos comportamientos observados en la naturaleza. Por ejemplo, la existencia de castas estériles en determinadas especies de insectos no tenía sentido desde el punto de vista de la selección operando a nivel estrictamente individual (*ibid.*, p. 203). Lo mismo ocurre con la moralidad humana (Darwin, 1871, p. 163), fundamentada en una solidaridad igualmente difícil de explicar desde la perspectiva individual. Estos casos requieren que se desplace el nivel de acción de la selección natural, ubicando su operación en un nivel supraindividual. No obstante, esta solución resulta problemática desde el punto de vista teórico, como veremos más adelante.

3.2. UNIDADES, NIVELES Y BENEFICIARIOS DE LA SELECCIÓN NATURAL.

Richard Lewontin (1968; 1985) propuso entender la evolución por selección natural como un mecanismo explicable desde tres principios:

1. Existe variación en los rasgos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento entre los miembros de una especie (Principio de Variación).

2. La variación es en parte heredable, de tal manera que los individuos se parecen más a sus parientes que a los individuos no emparentados y, en particular, la descendencia se parece a sus progenitores (Principio de Herencia).

3. Las diferentes variantes dejan un número diferente de descendencia, ya sea en las generaciones inmediatas o en las remotas (Principio de Eficacia Diferencial). (1985, p. 76).

La selección natural así entendida puede entonces operar sobre cualquier cosa que exhiba variación, reproducción y herencia (Lewontin, 1970), sin importar si nos referimos a una entidad biológica o artificial. Todo lo que hace falta para que tenga lugar la evolución por selección natural es que esos tres principios se cumplan, lo que genera una transformación de dichas entidades a lo largo del tiempo. Y esto, en el caso de las entidades biológicas, supone *generalmente* el cambio en las frecuencias génicas entre generaciones sucesivas.

Pero es necesario realizar aquí una distinción clave. Cuando, en el sentido propuesto, entendemos la evolución como un cambio en la distribución de los genes en una población, debemos tener presente que este cambio es el *resultado* del proceso de selección. La distribución final es producto de la selección natural. Ahora bien, como hemos visto, la selección consiste en la reproducción diferencial como consecuencia de variaciones heredables. Debe haber por lo tanto algo que se reproduzca, varíe y se herede. Así, para entender la manera en que la selección natural produce cambios en las sucesivas generaciones, debemos identificar previamente la unidad (o unidades) sobre la que actúa, la cual debe satisfacer los tres requisitos mencionados (Okasha, 2008).

Sin embargo, la unidad sobre la que actúa la selección no tiene por qué coincidir siempre con la unidad cuya distribución resulta modificada por dicha acción. O, dicho de otro modo, es posible que las entidades que modifican su frecuencia en las sucesivas generaciones lo hagan como resultado de la acción de la selección natural sobre otras entidades de distinta naturaleza.

Para Darwin, la selección natural opera sobre los individuos, lo que da como resultado una preservación diferencial de determinados rasgos en la siguiente generación. Los individuos poseen variación en sus rasgos y son capaces de reproducirse generando descendencia con un cierto grado de semejanza. La selección natural, por tanto, puede

operar en la medida en que sus tres requisitos son satisfechos, lo que permite entender al individuo como unidad de selección. Sin embargo, es preciso señalar que, al menos en el caso de las especies con reproducción sexual, lo que encontramos en las sucesivas generaciones no es una redistribución de las frecuencias relativas de los individuos, sino de los rasgos. Los individuos no se reproducen de manera unitaria (produciendo copias de sí mismos) sino transmitiendo a su progenie los rasgos que poseen. Por lo tanto, la redistribución de frecuencias producto de la selección natural afectará a los rasgos y no a los individuos. En este sentido podemos introducir una nueva distinción, diferenciando así entre la *unidad* de selección y el *beneficiario* de la selección (Lloyd, 2018).

Por definición, la unidad (o entidad) sobre la que actúe la selección natural debe ser capaz no sólo de reproducirse, sino de hacerlo diferencialmente en función de sus propiedades, lo que implica que ha de poder competir directamente con otras por los recursos presentes en el medio. Sin embargo, la operación de una entidad con estas características puede repercutir en la frecuencia en que otra entidad esté presente en sucesivas generaciones. El ejemplo más claro lo encontramos, por supuesto, en los genes.

Cuando los organismos se reproducen (sexual o asexualmente) transmiten su material genético a la descendencia. Estos genes se encargarán de producir, en interacción con las condiciones ambientales presentes durante desarrollo, un organismo dotado de ciertas características más o menos adecuadas para lograr su propia reproducción. Así, al contrario que los individuos, los genes son transmitidos de generación en generación por medio de una lucha que generalmente tiene lugar, no directamente entre los propios genes, sino entre los organismos que éstos producen.

Por lo tanto, sobre esta unidad (el gen) la selección natural no siempre actúa de manera directa, aunque sí recibe los efectos indirectos de la selección sobre otra unidad (el organismo). Podemos decir por ello que es el beneficiario de la acción de la selección natural, en la medida en que ésta regula y ajusta su reproducción y por tanto su presencia en las siguientes generaciones. De la misma manera podemos afirmar que es una unidad de selección, puesto que los genes se reproducen diferencialmente debido a variaciones heredables expresadas en las características de los individuos que producen. Ahora bien, aunque los genes compiten con otros genes (son unidades de selección), su lucha no siempre tiene lugar al nivel puramente genético, siendo llevada a cabo generalmente por

medio de los organismos que estos crean. Vemos de esta manera que, al menos en el caso de los genes, el nivel de selección y la unidad de selección no siempre coinciden.

Existen, no obstante, excepciones a esta disparidad en el nivel de selección. En determinados casos sí podemos hablar del nivel genético como un verdadero nivel de selección. Tal es el caso del llamado "ADN ultraegoísta" (Hurst *et al.* 2001), que incluye genes como los distorsionadores de la segregación, transposones, genes citoplasmáticos causantes de esterilidad masculina, etc. En estos casos la reproducción diferencial de los genes no se debe a la acción de la selección natural en su expresión fenotípica, sino a la competición directa por aumentar su presencia en relación al resto de genes, aun a costa de perjudicar potencialmente al individuo que los porta.

En conclusión, para entender cómo actúa la selección natural, además de distinguir entre unidad y beneficiario de la selección, hemos de diferenciar a su vez el *nivel* de selección (véase Tabla 1). Esto es, el grado de organización biológica en el que se produce la competición entre unidades que da lugar a su reproducción diferencial. De esta manera, el nivel de selección puede coincidir con el nivel biológico en el que se sitúan las unidades de selección, pero no ha de ser así forzosamente.

Tabla 1. Definiciones

- **Selección natural:** reproducción diferencial debido a la competición entre unidades poseedoras de variaciones heredables.
- **Unidad (o entidad) de selección:** aquello que se reproduce diferencialmente debido a variaciones heredables.
- **Nivel de selección:** grado de organización biológica donde tiene lugar directamente la selección natural.
- **Beneficiario de la selección:** unidad cuyas frecuencias son ajustadas por la selección natural.

Modificado de Crespi (2001) y Lloyd (2018).

3.3. SELECCIÓN DE GRUPO Y SELECCIÓN MULTINIVEL.

Como hemos apuntado, los genes constituyen un nivel especial de selección dentro de la jerarquía biológica. Y esto se debe a que, aunque en este nivel se encuentran unidades de selección y beneficiarios de ésta, la competición entre genes no siempre tiene lugar a nivel estrictamente genético. Queda sin embargo por analizar la cuestión de si otras unidades y niveles de la jerarquía biológica pueden ser calificados asimismo como unidades, beneficiarios o niveles de selección.

Aunque esta cuestión, como vimos, fue ya abordada por el propio Darwin, fue en la segunda mitad del siglo XX cuando, desde los planteamientos de la síntesis evolutiva moderna, se llevó a cabo un tratamiento formal y riguroso de la misma. Surge así lo que se conoce como el debate sobre la selección de grupo, o más exactamente sobre la posibilidad de que la selección natural actúe en los niveles superiores al organismo individual.

El origen de este debate, uno de los más intensos y de mayor alcance dentro de la biología evolutiva y la filosofía de la biología (D. S. Wilson, 1983), se encuentra principalmente en la publicación de la obra de Wynne-Edwards (1962) *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Previamente a la publicación de esta obra, algunos biólogos evolutivos habían ya defendido posiciones cercanas a la selección de grupo de manera informal (Okasha, p. 175). E incluso con posterioridad a ella muchos se mostraron cercanos a los planteamientos que de manera vaga e imprecisa sustentaban la selección de grupo (Gould, 2002, p. 544). Pero a diferencia de estos planteamientos informales, la importancia de la obra de Wynne-Edwards reside en que constituye el primer intento por plantear un modelo teórico para la selección de grupo, afrontando desde una posición crítica y argumentada lo que otros denominaron como "selección de grupo ingenua" (Plotkin, 2002, p. 222; D. S. Wilson, 2007, p.50). Los defensores de esta selección de grupo ingenua proponían que, en determinados contextos, los individuos obran en beneficio del grupo⁵ o de la especie, aun a costa de perjudicarse a sí mismos. Esto es, lejos de buscar su propia supervivencia o provecho individual, los organismos actúan movidos por un interés en favorecer la supervivencia del grupo o de la especie, anteponiéndola en muchos casos a su propio interés.

⁵ Entiéndase por grupo un conjunto de individuos sin relaciones cercanas de parentesco, localizados en una determinada área geográfica.

Estas afirmaciones, sin embargo, tan sólo se apoyaban en la observación de ciertos comportamientos difíciles de encajar desde una perspectiva individualista, sin proponer un mecanismo que explicase cómo podía haber evolucionado el comportamiento en beneficio del grupo.

Para Wynne-Edwards (1962) lo que explica este "sacrificio" de los individuos por el bien del grupo es el intento por evitar la sobreexplotación de los recursos presentes en el entorno. Según este razonamiento, de la misma manera en que los humanos han de regular su actividad pesquera o agrícola para evitar el agotamiento de los recursos naturales, las especies han debido dotarse de mecanismos que eviten su propia extinción (*ibid.*, p.7). Si cada individuo consume estos recursos tratando de maximizar su parte, el incremento demográfico exponencial al que tienden las poblaciones agotaría rápidamente estos recursos y la especie desaparecería. Sin embargo, puesto que observamos que las especies se mantienen en el tiempo, debe estar operando en ellas un mecanismo que suprima estos comportamientos egoístas.

Pero no de cualquier modo, puesto que la restricción en el acceso a los recursos sería perjudicial cuando éstos fuesen abundantes (limitaría la tasa de crecimiento). E igualmente, si esta estrategia se activara cuando los recursos fuesen ya muy escasos, la extinción sería inevitable, puesto que el tamaño de la población sería superior a los recursos necesarios para mantenerla. Para que la supresión del libre acceso a los recursos sea efectiva, tanto en los humanos como en el resto de las especies, debe activarse en un momento de abundancia previo al decaimiento de los recursos. De esta manera es posible alcanzar un tamaño óptimo de la población en relación a los recursos, tamaño que será necesario mantener mediante una regulación activa.

Para lograr este óptimo, sería claramente necesario poner un límite a la densidad de población *desde el principio*, mientras el recurso estaba aún sin explotar. La necesidad de restricción en medio de la abundancia, como resultado, debe aplicarse a todos los animales cuyo número está limitado en última instancia por los alimentos, ya sean depredadores en el sentido ordinario de la palabra o no (*ibid.*, p. 8, cursivas en el original).

Debe haber por tanto, según Wynne-Edwards, un umbral relativo a la densidad de población en el que se ponga en marcha la estrategia de supresión de los comportamientos

egoístas. Un ejemplo que apoya esta idea sería el canibalismo observado entre miembros del pez *Lebistes reticulatus*, especie en la cual, al alcanzar un umbral de densidad de población, los individuos más fuertes engullen a los más débiles y jóvenes, comportamiento que vendría a evitar el incremento de la población (*ibid.*, p. 543). El tono y la intensidad del croar de las ranas (*ibid.*, p.203) o la estridulación producida por ciertos insectos (como el canto de los grillos) (*ibid.*, p.47) actuarían como indicadores para la puesta en marcha de las estrategias de restricción, censurando la reproducción. El ejemplo más famoso de entre los propuestos por Wynne-Edwards es el de la regulación en el número de la puesta de huevos en el caso de algunas especies de aves (*ibid.*, Cap. 9, p. 145–164). Siguiendo esta estrategia, dichas aves limitarían el número de polluelos por puesta cuando la densidad de población fuese elevada, posibilitando así la supervivencia de la población a costa de un sacrificio reproductivo.

El aspecto esencial de este enfoque es, por tanto, la idea de que los individuos pueden, bajo ciertas condiciones, reproducirse a un ritmo menor del de su capacidad. Y, además, que los grupos cuyos miembros hacen esto obtienen una ventaja con respecto a los grupos que basan su estrategia en el éxito individual. De esta manera, la supervivencia diferencial de estos grupos hace que la mejor estrategia individual sea la de "colaborar" con los demás miembros, contribuyendo a la reducción del tamaño del grupo cuando se alcanza una cierta densidad de población. El éxito reproductivo no dependería ya de una estrategia maximizadora confrontada con las restricciones del entorno, sino de un sistema interno de autorregulación que permite un mayor éxito reproductivo a largo plazo. La selección en el nivel individual y en el nivel colectivo se armonizan así sin mayores dificultades.

Es parte de nuestra herencia darwiniana aceptar la visión de que la selección natural opera en gran medida o en su totalidad a dos niveles, discriminando por un lado a favor de los individuos que están mejor adaptados y, en consecuencia, dejan más progenie superviviente que los demás; y, por otro, entre las especies en conflicto y cuyos intereses se solapan, y en la que una demuestra ser más eficiente para ganarse la vida que la otra. (Wynne-Edwards, 1962, p. 18).

A pesar del entusiasmo inicial de los defensores de la selección de grupo, este mecanismo fue rápidamente puesto en duda. Maynard Smith (1964) y George Williams (1966) criticaron duramente la obra de Wynne-Edwards y defendieron que, aunque la

selección de grupo es posible en teoría, las condiciones para que esta se dé en la naturaleza son tan estrictas que la hacen prácticamente irrealizable.

El motivo para tal desconfianza es el siguiente. Para que se fijen aquellos rasgos que benefician al grupo y perjudican a su vez a su portador, es necesario que la selección actúe al nivel de grupo. Esto es, los grupos cuyos miembros poseen estos rasgos han de competir en mejores condiciones contra otros grupos cuyos miembros actúan en su propio beneficio. Pero al conferir estos mismos rasgos una desventaja a su portador, la selección natural también actuará limitándolos. Nos encontramos por lo tanto en un escenario en el que la selección individual y la selección de grupo imponen direcciones opuestas con respecto a los rasgos que serán conservados. La cuestión está en resolver cuál de estos dos niveles tiene un mayor peso (o si puede mantenerse un equilibrio entre ambos).

Para Williams, la selección individual se impone a la selección de grupo. Aunque la selección en niveles superiores al organismo pueda tener lugar, es impotente a la hora de mantener adaptaciones de grupo que se sustenten en el sacrificio individual. Por lo tanto, la selección de grupo no es capaz de producir mecanismos diseñados para promover el éxito de una población particular (Williams, 1966, p. 97). Esto se debe a que la selección individual actúa de manera mucho más rápida que la selección de grupo, por lo que la primera dotará antes a los organismos de rasgos que los beneficien individualmente. Las supuestas adaptaciones de grupo, por tanto, no son más que características que pueden ser explicadas en términos de selección individual⁶. En un grupo de altruistas, un individuo egoísta se beneficiaría enormemente del sacrificio de los demás miembros y, con el tiempo, esta mayor eficacia biológica individual de los egoístas se traduciría en un mayor porcentaje de individuos egoístas que de altruistas dentro del grupo. Para que la selección de grupo tenga lugar, por tanto, es necesario que todos los miembros del grupo sean genéticamente idénticos o compartan una cierta similitud genética que proporcione a todos ellos el rasgo altruista (Maynard-Smith, 1976). Sin embargo esta situación es altamente improbable, puesto que requiere de unas condiciones muy estrictas. Primero, que los grupos

⁶ Williams trata de sustentar su argumentación en un principio de parsimonia (1966, p.19). Puesto que las características de los grupos consisten tan sólo en la agregación de características de menor nivel, pueden explicarse sin hacer referencia más que a la acción de la selección natural en este nivel más bajo. Las explicaciones a nivel de grupo son, por tanto, superfluas. Gould (2002, p. 552) y Sober *et al.* (1998, p. 125–126), entre otros, criticaron la validez del uso que hace Williams de este principio, por entenderlo de manera distorsionada.

sean pequeños o generados a partir de una sola pareja de progenitores. Segundo, que el rasgo altruista, que por definición supone un perjuicio al individuo que lo posee, no le sea demasiado perjudicial (o acabaría por desaparecer). En tercer lugar, que el flujo genético producido por la inmigración desde otros grupos sea pequeño, para que no se introduzcan genes que produzcan un comportamiento antisocial (Maynard-Smith, 1964). Todo esto hace que la explicación de Wynne-Edwards sobre la restricción en el consumo de recursos o en el tamaño de la puesta no sea más que una malinterpretación de la acción de mecanismos operando a nivel puramente individual, cuyo resultado se debe a un intento frustrado de reproducirse máximamente.

La obra de estos dos autores supuso el rápido descrédito de la selección de grupo. Como advirtió D. S. Wilson, "el golpe fatal no vino de un experimento crucial o de un nuevo desarrollo teórico, sino simplemente de la elegancia y claridad del pensamiento de Williams a la hora de interpretar el desarrollo de las tres décadas previas" (D. S. Wilson, 1983, p. 159). Sin embargo, aunque denostada, la selección de grupo no desapareció por completo; contrariamente a la causa de su declive inicial, una serie de experimentos de laboratorio y un nuevo desarrollo teórico propiciaron su revitalización a comienzos de la década de 1980.

Los primeros sugerían la existencia de determinados comportamientos que no podían explicarse apelando exclusivamente a la selección en el nivel genético o individual, resultando imprescindible acudir a una explicación que contemple su acción en un nivel superior de la jerarquía biológica. Tal es el caso de un cierto número de comportamientos altruistas observados en diferentes especies, en los que individuos genéticamente no idénticos o ni tan siquiera emparentados llevan a cabo un comportamiento aparentemente en beneficio de los demás miembros del grupo (Wade, 1977; D. S. Wilson *et al.*, 1981; Goodnight *et al.* 1997; Velicer 2003). La explicación del comportamiento altruista en individuos emparentados no reviste de una especial dificultad a la hora de ser abordada desde el punto de vista estrictamente genético, cuestión que se tratará en el apartado 5.2.4. Baste por ahora señalar que ciertos casos de aparente sacrificio en beneficio del grupo, como la esterilidad de las abejas obreras que tanto desconcertaba a Darwin, pueden explicarse sin recurrir a la selección de grupo. En estos casos, también lo que a primera vista puede parecer un comportamiento desventajoso a nivel individual es perfectamente comprensible si nos desplazamos a otro nivel, sólo que a uno más bajo.

Por ejemplo, en el caso de la esterilidad de las abejas obreras, Hamilton (1964) propuso una explicación basada en el sistema que determina del sexo de los himenópteros, conocido como haplodiploidía (Bourke *et al.* 1995, p. 77–82; West-Eberhard, 1975, p. 23). Para las abejas obreras, cuyo grado de parentesco con sus hermanas es del 75% ($r=3/4$) frente al que pudieran tener con su propia progenie ($r=1/2$), el comportamiento en beneficio de la colonia es una estrategia favorable desde el punto de vista genético. Esto se debe a que la colonia se desarrolla en la mayoría de los casos a partir de una sola hembra reproductora, por lo que los genes de las hijas obreras consiguen una mayor tasa de reproducción si estas no se reproducen por sí mismas (de ahí su esterilidad), sino ayudando a su madre a producir más hermanas. Los machos (zánganos), desarrollados a partir de óvulos no fecundados, comparten con sus hermanos y hermanas tan sólo la mitad del genoma ($r=1/2$), mientras que transmiten todo su material genético a su descendencia hembra ($r=1$). De esta manera, sería una estrategia desventajosa desde el punto de vista genético destinar tiempo y recursos a la producción de hermanos y hermanas a cambio de perjudicar su propia reproducción. De ahí que los machos tengan un comportamiento en relación al grupo completamente diferente a de las hembras. Sin salir del nivel puramente genético podemos, por lo tanto, explicar tanto el comportamiento social como la supresión de la reproducción en las abejas obreras.

Sin embargo, en otros casos la interpretación desde este nivel se vuelve problemática. Ejemplo de ello es la reducción en la tasa de reproducción de ciertos virus cuando varias cepas distintas infectan a un mismo hospedador (May, 1983). Por ejemplo, el virus causante de la mixomatosis (*Myxoma virus*), introducido en Australia para acabar con las plagas de conejos y luego extendido a otras partes del mundo, muestra un comportamiento social sorprendente. Desde un punto de vista estrictamente genético, cuando varias cepas del virus (genéticamente diversas) infectan a un mismo individuo, el comportamiento más ventajoso para los virus de cada cepa sería el de reproducirse a mayor velocidad que los del resto. Para ello habrían de utilizar el máximo de recursos presentes en el hospedador en su propio beneficio, evitando así que los otros virus se aventajaran en la competición por la reproducción. En otras palabras, la selección natural habría de favorecer a aquellos virus que fuesen capaces de reproducirse a una mayor velocidad. Sin embargo esto no es lo que ocurre. En lugar de maximizarla, estos virus limitan su tasa reproductiva; un comportamiento que es problemático si nos limitamos a su estudio desde una perspectiva de bajo nivel. Pero cuando ascendemos en el grado de organización biológica y nos

situamos en la perspectiva de grupo, este comportamiento cobra sentido. Como hemos apuntado, los virus necesitan consumir recursos del hospedador para poder reproducirse. Sin embargo, una tasa de reproducción muy alta conlleva también un uso muy alto de estos recursos, lo cual, superado un determinado umbral, provoca la muerte prematura del hospedador. Si éste muriese, los virus no dispondrían de tiempo suficiente para infectar a otros hospedadores, por lo que su rápida reproducción no les sería de utilidad. De esta manera los virus con tasas de reproducción más bajas son favorecidos por la selección natural (Soler, 2003, p. 80).

Al igual que en los ejemplos aducidos por Wynne-Edwards nos encontramos aquí con una explicación basada en el sacrificio de la eficacia biológica individual en favor de la supervivencia del grupo. Pero existe una diferencia clave. Recordemos que Williams y Maynard-Smith, sus mayores críticos, no negaron la posibilidad teórica de la selección de grupo, sino la de que se dieran las estrictas condiciones necesarias para que ésta tuviera lugar. Como apuntamos, la selección actúa a nivel individual de manera mucho más rápida que a nivel colectivo, acelerándose incluso si existe flujo genético con otros grupos. Sin embargo en el caso del *Myxoma virus* la duración de los grupos es relativamente baja. Se forman y se disuelven en un plazo de unos pocos días, volviendo a formarse con una configuración nueva en cada hospedador. De esta manera, la corta duración de los grupos disminuye la probabilidad de que los individuos egoístas se hagan con el control de éstos, debilitando así el peso de la selección en el nivel individual a favor de la selección de grupo (Okasha, 2006, p. 177). Por lo tanto, a diferencia de las poblaciones estables en el tiempo a las que hacía referencia Wynne-Edwards, en aquellos casos en los que los grupos se forman y se disuelven en un corto plazo de tiempo, existe la posibilidad de que la selección de grupo supere a la selección individual.

Otro ejemplo bien estudiado es el de la ameba *Dictyostelium discoideum*. Esta ameba habita en entornos húmedos en los que se alimenta de bacterias, principalmente *Escherichia coli*. Cuando el medio en el que se encuentran posee recursos abundantes, cada una de estas amebas se alimenta y se desplaza de manera individual. Sin embargo, cuando el alimento comienza a escasear, despliegan un comportamiento social fuera de lo común (Okasha, 2006; Velicer, 2003; Bahar, 2017; Romeralo *et al.*, 2013). Miles de estas amebas comienzan a agruparse y a formar una masa móvil con apariencia de gusano. Cuando han terminado de agruparse, comienzan a coordinar sus movimientos haciendo que la masa se desplace realizando ondulaciones, evitando los obstáculos e incrementando su tamaño a

medida que más individuos se van incorporando. Finalmente, después de haber migrado, comienzan a formar una estructura vertical que eleva al grueso de las amebas concentradas en el gusano. Las amebas de la parte inferior de la estructura (disco basal y tallo), que forman en torno al 20% del total (Velicer, 2003, p. 334), mueren. Las de la parte superior se reproducen liberando esporas que se depositarán en otro entorno. Resulta asombroso el alto porcentaje de individuos que mueren para favorecer la reproducción de otros con los cuales no están emparentados y contra los que, en principio, deberían competir. Volvemos de nuevo entonces al problema de presentar una explicación a nivel genético que dé cuenta de este comportamiento sin recurrir a la acción de la selección en un nivel más alto. De la misma manera que en el ejemplo anterior, debe existir una presión selectiva para que los organismos se hagan con un mayor número de recursos a costa de sus semejantes, pero esta queda superada por una selección para sincronizar la reproducción maximizando las posibilidades de supervivencia de la progenie al completo (un tallo más alto dispersa las esporas a mayor distancia). De nuevo aquí la selección de grupo parece proporcionar una explicación que la selección a nivel exclusivamente genético no puede dar.

Para que este comportamiento individual se revele como ventajoso hemos de elevar, en consecuencia, el plano desde el que tratamos de explicarlo. Ciertamente, la perspectiva de grupo es en estos casos esclarecedora, pero este no es un criterio para la validez de dicha perspectiva: podemos aducir razones por las que un comportamiento aparecería como ventajoso desde una perspectiva a gran escala como, por ejemplo, un ecosistema, la población de todo un continente o una especie al completo. Sin embargo, la cuestión no está en si adoptando una perspectiva diferente conseguimos que ciertos comportamientos cobren sentido. Este fue el error de los defensores de la selección de grupo ingenua, sin conseguir ofrecer un mecanismo que explicara de manera satisfactoria cómo se mantienen los comportamientos en beneficio del grupo. Parecería por lo tanto que caemos en el mismo error: la perspectiva de grupo tan sólo se mostraría como una exposición esclarecedora a la hora de interpretar los comportamientos altruistas, mostrándolos como ventajosos. Pero sin un marco teórico nuevo no tendríamos motivos para justificar que, más allá de esto, la selección natural estuviera actuando de hecho en ese nivel. La cuestión fundamental no es si la perspectiva de grupo es mejor, sino si es justificable.

Proporcionar este nuevo marco teórico ha sido precisamente el objetivo de aquellos que entendieron que las críticas contra la selección de grupo habían ido demasiado lejos. El resultado es la Teoría de Selección Multinivel, o la posibilidad de que la selección natural

actúe en varios niveles simultáneamente, creando adaptaciones que posibilitan y mantienen ciertos comportamientos beneficiosos para el grupo aunque sean desventajosos desde el punto de vista individual (D. S. Wilson, 1997; Sober *et al*, 1998). No obstante, para articular este nuevo marco es necesario revisar lo que entendemos por grupo.

Si por grupo entendemos únicamente una colección arbitraria pero estable de individuos, emparentados o no, localizados en un área determinada, resulta difícil que los individuos egoístas no acaben por ser mayoría. Como hemos apuntado, para evitar esto haría falta que los miembros estuvieran fuertemente emparentados y que la migración con otros grupos fuese mínima. Pero D. S. Wilson (1975) y Sober *et al.* (1998) proponen entender los grupos de una manera distinta. En lugar de definirlos en base a la proximidad espacial o al grado de parentesco de sus miembros, proponen hacerlo en base a la interacción de éstos con respecto a un rasgo. De esta manera, para que un conjunto de individuos constituya un grupo (y no una mera agregación), han de interactuar con respecto a un rasgo particular (*trait*), de ahí que su versión de la selección de grupo se ciña a lo que denominan como "*trait-groups*" (Sober y D. S. Wilson, 1998, p. 93).

[...] los grupos están definidos exclusivamente en términos de efectos en eficacia biológica y cualquier otra cosa acerca de ellos, como su duración y la manera en que compiten con otros grupos, se sigue de la naturaleza de la interacción. (Ibid).

Esta definición de grupo fundamentada en la interacción entre miembros permite la inclusión de un individuo particular en múltiples grupos distintos a la vez, en función de las diferentes interacciones que establezca con otros individuos. Permite hacerlo incluso si esta interacción se lleva a cabo con miembros de otras especies (*ibid.*, p. 118). Todo lo que se requiere es que estas interacciones afecten a la eficacia biológica del individuo, ya sean interacciones de cooperación o de competición.

Al entender así los grupos, las condiciones restrictivas que aducían los críticos de la selección de grupo se debilitan. Los grupos, dentro de una misma población, pueden crearse y disolverse a diferentes velocidades, abarcando desde interacciones puntuales que no van más allá de unos pocos segundos hasta relaciones de varias generaciones (D. S. Wilson, 2015, p. 27). Recordemos que el mayor problema al que se enfrentaban los partidarios de la selección de grupo no era el de justificar si los grupos con mayoría de altruistas prevalecen frente a los grupos de egoístas, algo que los críticos no negaban. La dificultad

para presentar un modelo de selección de grupo convincente residía en resolver la cuestión de si es posible que estos grupos de altruistas se mantengan en el tiempo sin sucumbir a la presencia de individuos egoístas en su seno. Aquí es donde va a cobrar sentido la propuesta de Wilson y Sober de entender los grupos como redes de interacción con respecto a un rasgo: si estas redes se disuelven y se reconstituyen periódicamente, la selección en el nivel de grupo puede prevalecer frente a la selección individual (D. S. Wilson, 1975).

El razonamiento es el siguiente. Si los grupos de altruistas poseen un mayor éxito reproductivo general que los grupos de egoístas, unido esto a un proceso periódico de fragmentación y reconstitución aleatoria de los mismos de tal manera que la selección individual no tenga tiempo de prevalecer, la selección en el nivel de grupo podrá mantenerse. De esta forma se hace posible que los grupos con composiciones distintas tengan un éxito diferencial en su supervivencia, originándose un proceso competitivo entre ellos y la consiguiente aparición y conservación de adaptaciones a nivel de grupo que explican la organización funcional de estos. Sin este éxito diferencial a nivel de grupo, el altruismo entre individuos no emparentados no podría surgir, debido a que es desventajoso al nivel estrictamente individual. Debe haber, por lo tanto, un componente de selección entre grupos que exceda al componente de selección negativo del altruismo dentro del grupo. Así, para que la selección entre grupos se mantenga sin que la selección individual domine dentro de cada uno de ellos han de darse las siguientes condiciones. Primero, que los grupos varíen en la proporción de miembros altruistas frente a no altruistas. Segundo, que aquellos con más altruistas se reproduzcan más rápidamente. Tercero, que los grupos se fragmenten periódicamente y formen nuevas combinaciones. Pero además, como cuarta condición, ha de existir un flujo de dispersión tal que mantenga la suficiente variación entre grupos, evitándose así que el incremento global de altruistas que se vaya generando sea destruido por la selección individual dentro de cada grupo (Sober y D. S. Wilson, 1998). Esto último contraviene el requisito que aducían los críticos de la selección de grupo de limitar la incorporación de inmigrantes en los grupos para evitar que se "infiltran" individuos egoístas, siendo una aportación novedosa de la Teoría de Selección Multinivel:

Según la teoría de selección multinivel, la variación genética entre grupos no es suficiente para la evolución del altruismo. Si los grupos permanecen aislados entre sí, el aumento global en la frecuencia de altruistas será transitorio y la selección individual finalmente seguirá su curso dentro de cada grupo. Los grupos altruistas deben de alguna manera exportar su progenie a otras partes del paisaje para que el altruismo evolucione

[...]. La dispersión limitada crea áreas de altruistas y no altruistas, pero la gran cantidad de descendientes producidos por las áreas altruistas tienden a caer en la misma área y no son exportadas a otras regiones del paisaje. Al mismo tiempo, las ventajas del egoísmo son locales, lo que permite que las áreas altruistas sean devoradas por invasores egoístas. (Sober y D. S. Wilson, 1998, p. 95).

La Teoría de Selección Multinivel no da prioridad a ningún nivel de manera general, sino que para cada caso es necesario calcular el efecto medio que la selección natural a diferentes niveles tiene sobre la partícula que nos interese. Así, para conocer la eficacia biológica de una partícula es necesario sumar los vectores que refieren al componente de selección individual y al de selección de grupo (Okasha, 2006). De esta manera, aunque se afirme que la selección a bajo nivel no es la única operando, no se resta importancia al nivel genético. La selección a varios niveles produce como resultado el cambio en las frecuencias génicas, lo cual deja intacto la preeminencia de los genes como beneficiarios de la selección.

De esta manera se ha permitido encajar la selección de grupo en un modelo razonable sin violar la consideración de los genes como constitutivos de un nivel especial, lo que ha posibilitado su resurgimiento. Muchos de aquellos que adoptaron posturas muy críticas en época de la obra de Wynne-Edwards han suavizado sus reticencias o se han mostrado abiertamente partidarios de la selección de grupo. Así, Williams (1992) aceptó la selección de grupo, aunque siguió objetando que los problemas analizados por la Teoría de Selección Multinivel pueden ser analizados con modelos de selección individual si se considera a los demás miembros del grupo simplemente como parte del entorno del individuo. Sin embargo, aunque sus características formales puedan ser objeto de debate, la posibilidad de que el componente de selección en el nivel de grupo sea un factor imprescindible a la hora de entender el desarrollo evolutivo de los seres vivos es algo que no ha de desestimarse.

CAPÍTULO 4.

EL CONCEPTO DE ADAPTACIÓN⁷.

No es difícil maravillarse ante la complejidad que presentan la mayoría de las manifestaciones culturales humanas. Dejando a un lado los ejemplos comúnmente empleados para señalar la complejidad de los sistemas culturales (como los actos religiosos, la estructura militar o la organización política), basta con detenemos a analizar algunos comportamientos cotidianos y más "simples", como la forma de caminar, saludar o asearse, para advertir que esta simplicidad es tan sólo aparente. Cada comportamiento aparece entonces revestido, conectado y entremezclado con un sinfín de elementos pertenecientes al conjunto de rasgos culturales de una determinada comunidad. Junto con esta complejidad interna, los diferentes sistemas culturales muestran a su vez una enorme variabilidad temporal y geográfica, lo cual nos lleva a plantear las siguientes cuestiones: ¿guardan relación los rasgos culturales con las necesidades del entorno ecológico o constituyen un ámbito desconectado e independiente de éste? ¿Pueden entenderse como una adaptación al entorno?

Antes de responder a estas preguntas hemos de abordar qué es aquello que entendemos por *adaptación*, ya que, en buena medida, la respuesta va a depender de ello. Detengámonos por tanto en el concepto de adaptación dentro del ámbito de la teoría evolutiva.

4.1. ADAPTACIÓN: DEFINICIONES HISTÓRICAS Y NO-HISTÓRICAS.

De manera habitual, en el marco de la teoría evolutiva, el término adaptación suele utilizarse con dos significados distintos (Sober, 1984; Lewens, 2007a; van Schaik, 2015). Cuando decimos que A es una adaptación, podemos estar indicando dos cosas:

1. Que A es un *proceso*, como cuando hablamos de la adaptación de *H. sapiens* a los climas fríos o a los entornos a mucha altitud.

⁷ Parte de este capítulo aparece incluido en Moreno-Marín (2022).

2. Que A es un *rasgo*. En este sentido nos referimos, por ejemplo, a los efectos fenotípicos de los genes *EGLNI* y *PPARA* como adaptaciones a la vida en entornos a mucha altitud (Simonson, 2010).

Según el primer significado, con el término adaptación hacemos referencia a la acomodación o ajuste de una entidad biológica a un determinado entorno por la acción de un mecanismo subyacente bien delimitado: la selección natural. Así, decimos que las rapaces del orden de los estrigiformes están adaptadas a la vida nocturna, el gorrión común a la vida urbana o, como apuntábamos más arriba, que nuestra especie está adaptada a los climas fríos. Nótese que no se hace referencia a la manera en que esta acomodación es llevada a cabo (ni si es de tipo genético, de desarrollo o cultural), sino tan sólo a que el organismo, el grupo o la especie en cuestión es capaz de desenvolverse ante ciertas características de un entorno. Lo que es importante destacar de este sentido es que al emplear así el término adaptación nos comprometemos a dotar a la selección natural de un papel central en la producción de dicha acomodación. Esta referencia a un proceso la encontramos, por ejemplo, en la definición de adaptación propuesta por Stearns (1989), que la define como "un cambio en el fenotipo que ocurre en respuesta a una señal ambiental específica y que tiene una clara relación funcional con esa señal. La relación debe resultar en una mejora en el crecimiento, la supervivencia o la reproducción". También para Futuyma (2005), que la define como "un proceso de cambio genético en una población por el cual, como resultado de la selección natural, el estado promedio de un carácter es mejorado en relación a una función específica, *o por el cual una población parece haberse ajustado a alguna característica de su entorno*" (cursivas añadidas).

Sin embargo, el término adaptación es utilizado más frecuentemente para referir a un rasgo, característica o atributo de una entidad biológica (Lewens, 2007a). Hemos de tener en cuenta que, aunque pudiera parecerlo, este segundo significado no es contrapuesto al anterior, sino que en cierta medida lo incorpora, pues se sigue considerando al rasgo de que se trate, implícita o explícitamente, como resultante de un proceso. Evidentemente, cuando decimos que por adaptación hacemos referencia exclusivamente a rasgos, no afirmamos que necesariamente todo rasgo sea una adaptación. Nos referimos solamente a un subconjunto de rasgos en los cuales identificamos un componente esencial: que hayan estado, *o estén actualmente*, sujetos a un proceso de selección natural.

Esta última precisión es de suma importancia. Si bien es ampliamente aceptado que se califique de adaptación exclusivamente a aquellos rasgos que están sujetos a la acción de la selección natural, hay una clara controversia en torno a cómo valorar la dimensión temporal de dicha acción. Hay quienes se posicionan a favor de considerar la acción de la selección natural en el pasado como factor constitutivo de una verdadera adaptación, frente a otros que tan sólo tienen en cuenta su operación en el presente⁸. Así, sin dejar de considerar a la adaptación como un rasgo, se distinguen tradicionalmente dos maneras de definirla (Reeve *et al.*, 1993; Lewens, 2007a; Fox *et al.*, 2010), en base a la consideración del momento y las circunstancias en que tiene lugar la acción de la selección natural sobre dicho rasgo. Distinguimos entonces entre definiciones históricas (cuyo denominador común es la atención a los procesos selectivos que hicieron surgir a un rasgo) y definiciones no-históricas o de "utilidad actual" (cuya atención se dirige a la acción de la selección natural en un momento aislado y determinado, generalmente presente, sin tener en cuenta la historia evolutiva del rasgo).

Además del aspecto temporal de la acción de la selección natural, se han propuesto otras particularidades de dicha acción como elemento que permita definir a las adaptaciones. Tal es el caso de las definiciones teleonómicas (Ayala *et al.*, 1974; Wuketis *et al.*, 2005, p.82; Williams, 1966), que tienen en cuenta la complejidad que alcanzan ciertos rasgos como indicador de que un proceso de selección natural ha intervenido en su conformación. Cuando descubrimos características propias de un buen diseño (en el sentido de correspondencia entre forma del rasgo y la tarea que realiza) en un rasgo complejo, la probabilidad de que éste hayan surgido por un proceso distinto al de la selección natural es baja. Por lo tanto, dado que la complejidad que exhibe apunta a que la selección natural es la que ha conformado el rasgo, podemos identificar a éste como una adaptación. Esta manera de entender la adaptación adolece sin embargo de una serie de limitaciones que la hacen poco propicia para elaborar una definición del término. Tres son las críticas que

⁸ Téngase en cuenta que al hablar del pasado o del presente, estas definiciones no hacen referencia necesariamente a *nuestro* pasado o presente, sino al de la entidad biológica en cuestión, independientemente de que ésta exista actualmente o no. Así, por ejemplo, al hablar de la estatura media de *H. erectus* podemos distinguir entre una descripción de las presiones selectivas pasadas (anteriores a un momento en el tiempo) que dieron lugar a dicho rasgo, frente a otra sobre la acción de la selección natural presente o actual, esto es, *en el momento en que dicho rasgo estaba materializado como presente*. La diferencia con el nuestro radica en que situamos como presente un punto de referencia en relación, no a nosotros, sino al de la entidad biológica de que se trate.

generalmente se vierten sobre las definiciones teleonómicas (Reeve *et al.*, 1993; Fox *et al.*, 2010). Primero, que introduce una noción subjetiva al establecer el criterio de aquello que se considera como evidencia de buen diseño. En segundo lugar, desde la perspectiva teleonómica, los rasgos que no son lo suficientemente complejos para contar como adaptación no pueden ser reconocidos como tales aunque la selección natural haya participado en su conformación. Y finalmente, aunque encontremos rasgos que no posean una gran complejidad ni características de un buen diseño, podría suceder que igualmente hubieran sido favorecidos por la selección natural, puesto que ésta última sólo trabaja con aquello que está disponible, sea complejo o simple. Estas tres limitaciones han hecho del principio teleonómico del buen diseño un criterio práctico que puede ser utilizado como heurístico en la búsqueda de adaptaciones, pero que es poco conveniente a la hora de ser empleado de manera teórica.

Debemos señalar que hemos colocado aquí a las definiciones teleonómicas como una categoría independiente de las definiciones históricas y no-históricas. Otros, sin embargo, las incluyen dentro de las definiciones históricas (Reeve *et al.*, 2001), puesto que desde la óptica teleonómica el tiempo necesario para que surja un rasgo complejo y permita realizar una tarea también compleja ha de ser elevado, lo que implicaría que estas definiciones tendrían en cuenta la historia selectiva de los rasgos. No obstante, aquí no las incluimos dentro de ninguna de estas categorías debido a que debemos tener presente que el elemento diferenciador entre las definiciones históricas y no-históricas no es el que estas últimas excluyan por completo un elemento histórico en la acción de la selección natural sobre los rasgos. Los defensores de las definiciones no-históricas no olvidan ingenuamente el hecho de que muchos rasgos surgen como consecuencia de la acción en el tiempo de la selección natural. Si excluyen el criterio de la selección en el pasado es porque consideran que las definiciones de tipo no-histórico son más apropiadas y de mayor interés, por las razones que enseguida veremos. De esta manera, el criterio temporal se mantiene, sólo que centrado exclusivamente en un momento determinado de la acción de la selección natural: el presente. En las definiciones teleonómicas, por el contrario, se da más importancia a un criterio de tipo estructural o de diseño frente al criterio temporal.

4.2. DEFINICIONES HISTÓRICAS.

Como mencionábamos, algunas definiciones acentúan el componente histórico a la hora de definir la adaptación. Así, por ejemplo, Gould y Vrba (1982), apuntan a que "debemos designar como *adaptación* cualquier característica que promueva la eficacia biológica y que haya sido construida por la selección para su papel actual" (p. 6, cursivas en el original). Este "y" es especialmente interesante. Para que un rasgo sea considerado como adaptación, no basta con que tenga una incidencia positiva en el la eficacia biológica del organismo: el rasgo en cuestión ha de haber sido transformado por la selección natural *para el uso que actualmente tiene*. Esta precisión que hacen Gould y Vrba responde a su propuesta de poner en relieve la existencia de rasgos cuyo uso actual, aun contribuyendo a la eficacia biológica del organismo, no es la causa de que fueran promovidos originariamente por la selección natural. Así, un organismo puede estar dotado de muchos rasgos que le sean beneficiosos, e incluso puede que muchos de ellos hayan estado sujetos al proceso de selección natural. Pero afirmar solamente esto deja incompleta la descripción de las causas por las que el rasgo en concreto sigue presente en el organismo, ya que una característica de un organismo que actualmente le sea beneficiosa puede deber su existencia a tres procesos diferentes (Gould *et al.*, 1982):

1. Que la selección natural la haya modelado para su uso actual.
2. Que en el pasado haya sido modelada por la selección natural para un uso diferente, pero que haya sido reutilizada para su nuevo uso.
3. Que su origen no se deba a la acción de la selección natural, pero que posteriormente se le haya dado el uso actual.

Sólo en el primero de estos casos estaríamos ante una verdadera adaptación. Si tenemos presente la definición que hacen del término, la característica de que se trate habrá de promover la eficacia biológica del organismo y además su papel actual habrá de ser producto de la selección natural. En los otros dos casos, también nos encontramos con características que son beneficiosas desde el punto de vista de la eficacia biológica, pero con un origen que no guarda relación con la utilidad actual de las mismas. Al no ser producto de la selección natural y no contar, por tanto, como auténticas adaptaciones, Gould y Vrba proponen nombrar a las características que, surgidas para otro uso (o ninguno), han sido reutilizadas para una utilidad actual, como *exaptaciones* (*ibid*).

De esta forma, el hecho de saber que un rasgo es utilizado en la actualidad de una manera tal que repercute positivamente en la eficacia biológica del organismo es irrelevante para considerarlo una adaptación. No nos aporta nada en cuanto a los procesos selectivos que hicieron surgir al rasgo.

Si muchas características que operan como adaptaciones bajo regímenes actuales de selección natural fueron exaptadas desde características ancestrales con orígenes no-adaptativos -y no fueron construidas como adaptaciones directas para sus usos actuales, o exaptadas desde características ancestrales con orígenes adaptativos para funciones diferentes- no podemos explicar todas las rutas de cambio evolutivo bajo una mecánica funcionalista de la teoría de selección natural. [...] muchos rasgos importantes (y actualmente adaptativos) se originaron por razones no-adaptativas que no pueden ser en absoluto atribuidas a la acción directa de la selección natural y, además, no pueden ser inferidas desde la utilidad exaptiva del rasgo en las especies vivientes. (Gould, 2002, p. 1247–1248)

Nos encontramos ya con uno de los principales motivos aducidos para la defensa de definiciones históricas, a saber, que una definición que no tenga en cuenta los procesos que dieron lugar a la aparición de los rasgos queda irremisiblemente incompleta. La adaptación, desde esta postura, sólo puede entenderse empleando un criterio histórico: el rasgo fue conservado *porque* fue ventajoso en un pasado remoto o cercano. Habrá de existir por ello una relación causal entre la ventaja proporcionada y su conservación en el pasado. El hecho de que sea ventajoso en la actualidad no indica nada acerca de esta relación causal.

En esta línea apuntan igualmente Harvey *et al.* (1991, citado en Reeve *et al.*, 1993) al indicar que "para que un carácter sea considerado como una adaptación, debe ser un carácter derivado que evolucionó en respuesta a un agente selectivo específico" (p. 13). Pero, sin duda, la definición histórica más conocida es la proporcionada por Sober (1984), que la define así: "A es una adaptación para la tarea T en una población P si y sólo si A se hizo prevalente en P porque hubo selección para A, donde la ventaja selectiva de A fue debida al hecho de que A ayudó a llevar a cabo la tarea T" (p. 208). En definitiva, lo que la definición de Sober viene a decir es que un rasgo o característica es una adaptación si dicho rasgo o característica tuvo en el pasado una contribución positiva en la realización de una tarea desempeñada por una entidad biológica, lo que provocó que fuese conservado y

difundido por un proceso de selección natural. Adviértase que utilizamos "conservado" y "difundido", pero no "construido", "modelado", "transformado" u otras formas de indicar que la selección natural "configuró" al rasgo (recordemos la definición de Gould y Vrba (1982) expuesta más arriba, cuando requerían "*que haya sido construida por la selección para su papel actual*"). Sober, en cambio, utiliza un lenguaje que no le compromete con una noción configuradora de la selección natural. Especifica que el rasgo "se hizo prevalente" (*became prevalent*) porque hubo "selección para A" (*selection for A*). En consecuencia, lo característico de un rasgo en tanto que adaptación es el hecho de que la selección lo difundiera y lo hiciera preponderante en la población P, sin ser necesario, según su definición, que la selección fuese la causa de su configuración.

Esto trae, sin embargo, consecuencias problemáticas (Reeve *et al.*, 1993; Lewens, 2007a). Si un rasgo ha sido difundido por un proceso no selectivo (por ejemplo, debido a la deriva genética), pero posteriormente es mantenido por un proceso de selección natural (al contribuir positivamente a la tarea T), este rasgo no podría ser considerado como una adaptación, ya que su difusión no fue consecuencia de la selección natural. Sin embargo, en este caso, su conservación sí que lo fue, al contribuir positivamente a realizar una tarea T, por lo que resulta difícil no considerarlo como una adaptación. Por contra, al incidir en que la acción de la selección natural se haya realizado en el pasado, sí considera como adaptaciones a los rasgos que hoy en día pudieran ser desventajosos pero que se hubieran difundido en el pasado por un proceso de selección natural (Reeve *et al.*, 1993).

Otro de los problemas de la definición de Sober es que, según ésta, lo que nos asegura que un rasgo es una adaptación es la constatación de que su manera de realizar una tarea fue la que produjo que fuese seleccionado. Pero esto reduce el ámbito de las adaptaciones a sólo aquellos rasgos de los que tuviéramos una suficiente cantidad de información sobre las condiciones en las que se difundieron, de tal manera que pudiéramos estar seguros de que su difusión se debió a la acción de la selección natural y no a otros procesos. Sin embargo, disponemos de poca información de este tipo para la gran mayoría de los rasgos, por los que no podríamos calificar de adaptación más que a unos pocos (Endler, 1986). Las definiciones históricas, por lo tanto, son muy exigentes a la hora de calificar a un rasgo como adaptación, lo cual ha provocado que hayan sido mejor recibidas en el ámbito de la filosofía de la biología que de la biología misma (Amundson, 1996).

4.3. DEFINICIONES NO-HISTÓRICAS O DE UTILIDAD ACTUAL.

Un segundo tipo de definiciones es el de aquellas que excluyen el criterio de la acción de la selección natural en el pasado sobre el rasgo en cuestión. En ellas no se alude a la historia de selección como criterio para a un rasgo como una adaptación. El factor que lo constituye como tal es la utilidad que le confiere al organismo que lo posee, independientemente de si la selección natural es la responsable de su aparición, o lo es cualquier otro proceso no selectivo. Como mencionábamos más arriba, los partidarios de este tipo de definiciones no niegan que la acción de la selección natural en el pasado sea la responsable de que muchos rasgos estén presentes hoy en día. Pero consideran problemático calificar a un rasgo como adaptación basándose en esta razón.

Un primer motivo es, como apuntábamos en el apartado anterior, la dificultad de relacionar esta acción pasada con la presencia actual del rasgo. Puesto que las definiciones históricas ponen el acento en la necesidad de conocer la historia selectiva para entender por qué el rasgo está actualmente presente, son muy exigentes a la hora de considerarlo como una adaptación. Pero, además de ello, otro problema que suscita las reticencias de sus críticos es el hecho de que estas definiciones consideran a los rasgos como entidades aisladas, con una historia evolutiva propia. Esto, sin embargo, daría lugar a una visión distorsionada acerca de cómo actúa la selección natural.

[L]as 'adaptaciones' definidas de esta manera no pueden ser entidades independientes, cada cual con una historia evolutiva propia que es libre de perseguir a voluntad. Porque cada 'adaptación' está insertada en un organismo individual o taxón, cada uno de los cuales incorpora cientos, si no miles de atributos que podemos identificar como adaptados. [...] tendemos a pensar sobre la selección natural como un proceso de ajuste en cualquiera de los sistemas funcionales que se nos venga a la mente. Pero una breve reflexión nos muestra que esto no es posible. La selección natural sólo puede votar a favor o en contra del éxito del organismo al completo, no de sus componentes individuales (Tattersal, 1999, p. 115–116).

Desde esta crítica, cuando hablamos de la historia selectiva de un rasgo, debemos tener en cuenta que su presencia no se debe exclusivamente a la manera en que realiza aisladamente una tarea. El rasgo siempre está presente en compañía de otros, por lo que las ventajas que se derivan de su presencia siempre hay que considerarlas con respecto al

conjunto de rasgos del organismo al completo. Las definiciones de tipo no-histórico tratan de evitar estos problemas definiendo la adaptación sin hacer referencia a su historia de selección. Así, Reeve y Sherman la definen como "una variante fenotípica que resulta en una mayor eficacia biológica de entre un conjunto de variantes especificado en un entorno dado" (1993, p. 9). A consecuencia de ello, para reconocer una adaptación debemos especificar previamente un conjunto de fenotipos alternativos, que se compararán entre sí con respecto a la eficacia biológica que proporcionan. Aquél fenotipo que resulte en un mayor beneficio será considerado como una adaptación.

Esta definición se encuentra con una dificultad obvia: especificar el conjunto de fenotipos a comparar. Reeve y Sherman nos dicen que el conjunto "no necesita estar restringido a las variantes existentes en la naturaleza" (*ibid.*, p. 10). Nos remiten a un conjunto de todos los fenotipos posibles bajo el único requisito de que sean "plausibles de haber surgido durante el tiempo evolutivo del linaje" (2001, p. 3). Para determinar si un fenotipo puede ser considerado como una adaptación debemos especificar el conjunto de fenotipos que podrían haber surgido y determinar si el existente es el que reporta un mayor beneficio en términos de eficacia biológica. Al definir así a las adaptaciones, necesariamente hemos de denegar tal denominación a todas las variantes que no resulten en el mayor beneficio, por lo que sólo una podrá ser considerada como tal.

Esto conlleva sin embargo una consecuencia problemática. Si en una población hay rasgos que son variables, bajo esta definición de adaptación habríamos de concluir que en dicha población sólo habría unos pocos individuos que estuvieran adaptados (Fox *et al.*, 2010). Ello hace de la adaptación un concepto relativo, en la medida en que a un fenotipo tan sólo se le puede denominar como tal *en relación* a las alternativas que se hayan especificado previamente (Reeve *et al.*, 1993). No podemos decir de un rasgo que sea una adaptación si no es comparándolo con otros rasgos o variantes fenotípicas que podrían haber surgido en su lugar.

De esta forma, el que consideremos a un rasgo como una adaptación no está en relación alguna con los procesos que dieron lugar a que fuese ese rasgo en concreto el que se materializase o no, sino con los motivos por los que se mantiene en el presente. No se hace referencia ni a qué se debe su presencia ni a cómo surgió el rasgo. Lo importante de una adaptación no es la tarea que desempeñó en el pasado, sino la utilidad *actual* del fenotipo,

siempre entendida en relación con la utilidad de otros fenotipos que suponen una alternativa plausible⁹.

⁹ Adviértase aquí cómo la definición de Reeve y Sherman y en general las definiciones de tipo no-histórico coinciden con los argumentos de Gould y Vrba (1982) y Gould y Lewontin (1979) acerca de la invalidez de los argumentos que se basan en la utilidad actual de los rasgos para inferir su historia de selección.

PARTE II. CULTURA Y EVOLUCIÓN: APROXIMACIONES BIOLÓGICAS.

CAPÍTULO 5.

CULTURA COMO COMPORTAMIENTO ADAPTATIVO.

5.1. EL COMPORTAMIENTO DESDE UNA ÓPTICA EVOLUTIVA: LA VISIÓN DE LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO.

La Ecología del comportamiento (en adelante EC) analiza el comportamiento de los seres vivos desde planteamientos evolutivos, examinando la correspondencia entre éste y las características de un determinado contexto ecológico y social, partiendo del supuesto de que el comportamiento está moldeado por la selección natural en base a las consecuencias que tiene sobre la eficacia biológica de los individuos que lo llevan a cabo (Winterhalder *et al.*, 1992).

Esta disciplina tuvo su comienzo a finales de la década de los 70 como reformulación de los principios de la Sociobiología, conservando de ésta el interés fundamental por desvelar el carácter adaptativo del comportamiento. A diferencia de ésta, la EC estudia la manera en que el comportamiento de los organismos está adaptado a las características particulares del entorno en el que se desenvuelven, en lugar de afanarse en revelar un supuesto carácter universal de las adaptaciones, precisando así de un concepto de adaptación que le permita evaluar esta relación. No obstante, delimitar la noción misma de adaptación se constituye en una tarea problemática en la medida en que la consideración de un rasgo en tanto que adaptación puede realizarse desde posiciones que defienden la necesidad de que la selección natural haya operado en el pasado conservar al rasgo, o desde posiciones que excluyen dicho criterio temporal. Hemos analizado ya estas dos maneras de entender las adaptaciones, y veremos las razones por las que la EC se decanta por emplear una noción de adaptación de tipo no-histórico.

Durante la segunda mitad del siglo XX se publicaron una serie de trabajos que comenzaban a aplicar los principios y herramientas procedentes de la síntesis evolutiva moderna para explicar el carácter adaptativo del comportamiento humano y animal. La

obras de Wilson (1975) y Alexander (1974), entre otros, impulsaron el estudio evolutivo del comportamiento humano desde una óptica similar a la empleada en el estudio del comportamiento animal y abrieron un nuevo campo que aspiraba a complementar, y en última instancia superar, los planteamientos de las ciencias sociales. Estos primeros esfuerzos, englobados dentro del programa de investigación de la Sociobiología, entendían los rasgos de comportamiento como adaptaciones firmemente dirigidas a incrementar la eficacia biológica de los organismos, generalmente universales para los miembros de una misma especie. Para apoyar estas afirmaciones se valieron de herramientas estadísticas y matemáticas procedentes de la genética de poblaciones, de las que concluyeron predicciones a menudo demasiado generales, y siempre desde el supuesto de una correspondencia estrecha entre genotipo y comportamiento, lo que convirtió a la Sociobiología en un campo muy controvertido y atacado desde posiciones políticas así como científicas y filosóficas (Kitcher, 1985).

Pronto comenzaron a surgir planteamientos alternativos, que dejaban de lado la búsqueda de estos componentes universales para centrarse en explicar la variabilidad de los comportamientos y su relación con las características del entorno en el que los organismos se desenvuelven. Surgió así, como reformulación de los principios sociobiológicos (Laland *et al.*, 2002), el campo de la Ecología del Comportamiento.

A diferencia de la Sociobiología, esta disciplina presta una mayor atención a las condiciones específicas del contexto social y ecológico de los organismos, intentando esclarecer cómo se vincula la variabilidad de los comportamientos con los beneficios que éstos reportan en su contexto particular, en términos de contribución a la eficacia biológica. Desde la óptica de la EC, la variabilidad conductual de una población es entendida como la manifestación de estrategias diferentes que los organismos ponen en marcha en su intento por responder adaptativamente a las características particulares del entorno ecológico y social. Empleando la teoría de juegos y modelos de optimización, la EC ha tratado de desarrollar y testar diversas hipótesis sobre cómo varían estas estrategias de maximización de la eficacia biológica, investigando los factores que dan lugar a que un determinado comportamiento sea seleccionado frente a otros posibles, lo cual incluye la multitud de estrategias reproductivas, de supervivencia, de comportamiento social o de obtención de los recursos presentes en la naturaleza que repercuten en la eficacia biológica de los organismos.

La publicación de la obra de Krebs y Davies, *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (1997) suele considerarse el comienzo de este nuevo campo de estudio. En esta obra, Krebs y Davies aplican al estudio del comportamiento animal los modelos evolutivos desarrollados a lo largo de las décadas de reformulación de la teoría evolutiva, desde comienzos de la síntesis moderna hasta los trabajos de Hamilton, Williams y Trivers, a partir de la premisa de que el comportamiento tiende a la maximización de la eficacia biológica de los individuos. Dicho comportamiento no es homogéneo entre los individuos de una especie, siendo necesario cuantificar de la manera más precisa posible la incidencia evolutiva de cada uno de ellos. La variación, y no la universalidad del comportamiento (a diferencia de los planteamientos sociobiológicos) será por tanto el marco en el que la EC desarrolla su análisis.

La aplicación de los métodos y objetivos de la Ecología del comportamiento al estudio del comportamiento humano comenzó con el empleo de modelos de optimización, en especial los modelos de forrajeo óptimo, a las decisiones de los grupos de cazadores-recolectores. Comienza así la Ecología del Comportamiento Humano (en adelante ECH) o el estudio del comportamiento humano desde el empleo de modelos y conceptos evolutivos, utilizados para analizar la relación en términos de eficacia biológica existente entre diferentes estrategias de comportamiento y las características específicas del contexto ecológico y social de las distintas poblaciones humanas. La ECH se apoya para ello en los trabajos en Ecología Evolutiva, reformulando los planteamientos de Steward (véase Capítulo 1), así como los estudios de autores como Lack, Orians, Charnov y MacArthur (Winterhalder *et al.*, 1992). En este capítulo se desarrollará la concepción de la cultura humana que realiza la ECH entendida como *comportamiento* adaptativo, a través del análisis de la manera en que la aplicación de estos modelos evolutivos es llevada a cabo, así como por medio de la reflexión sobre las consecuencias y problemas de tipo metodológico y filosófico que tanto los planteamientos como los resultados de esta disciplina suscitan en el debate filosófico actual.

5.2. SUPUESTOS TEÓRICOS.

5.2.1. EFICACIA BIOLÓGICA (*FITNESS*).

El concepto de eficacia, aptitud o adecuación biológica es uno de los conceptos de mayor importancia dentro de la teoría evolutiva, lo que no ha evitado, primero, que exista un

desacuerdo general acerca de cómo definirlo y, en segundo lugar, que aunque se acepte una definición de entre las decenas (si no cientos) de las que se han propuesto, tampoco haya consenso acerca de cómo medirlo (Byerly *et al.*, 1991).

Darwin no empleó inicialmente el término *fitness*. Lo incorporó en la quinta edición de *El Origen de las Especies* en 1869, tomándolo de la afirmación de Herbert Spencer acerca de la "supervivencia del más apto" (*survival of the fittest*). Previamente sólo había utilizado el verbo *to fit*, para hacer referencia al "encaje" de los caracteres de un organismo con las demandas del entorno en el que se desenvolvía (Hunt *et al.*, 2010). Este encaje explicaría el éxito diferencial de aquellos individuos sujetos a la selección natural, y después, como una manera de evitar un posible antropomorfismo en el concepto de selección natural, introdujo, para referir al proceso selectivo, la supervivencia y reproducción de aquellos poseedores de los rasgos que mejor encajan (*fittest*) con su entorno.

Para Darwin, son precisamente los organismos poseedores de las características que mejor "encajan" con las demandas del entorno los que aumentan su representación en la población. Puesto que los mejor dotados serán los que tendrán más probabilidad de sobrevivir y reproducirse, dejarán más descendencia, y así la acción de la selección natural aumentará progresivamente la proporción de organismos con estas características en las generaciones sucesivas. Esto, que parecía claro para Darwin, no es aceptable desde el punto de vista de la teoría genética (Ariew *et al.*, 2004) por dos motivos:

1. Los efectos de la segregación y recombinación de genes en organismos con reproducción sexual impiden establecer una relación directa entre la tasa de reproducción de los organismos y la tasa de reproducción de los tipos genéticos.

2. La edad a la que un organismo produce descendencia es un factor determinante en las poblaciones cuyos miembros se reproducen continuamente y existe solapamiento de generaciones (Fairbairn *et al.*, 2001).

Esto hace que la dirección que tome el cambio evolutivo de una población no pueda ser predicho únicamente a partir las características de sus miembros, ni mucho menos teniendo solamente en cuenta a la selección natural en tanto que proceso que modifica la proporción de fenotipos en la siguiente generación. La difusión de un rasgo no es un proceso determinista; más bien al contrario, en ella intervienen factores azarosos que convierten la posibilidad de difusión de los rasgos en una propiedad estadística (Hunt *et al.*, 2010).

Junto a esto, es preciso tener en cuenta que la estimación de la eficacia biológica no puede hacerse únicamente en relación a los individuos aislados, sino teniendo en cuenta las interacciones entre los miembros de la población, pues las estimaciones de la aptitud a nivel individual y a nivel de población no miden necesariamente lo mismo (Brommer *et al.*, 2004). La aptitud de cada fenotipo dentro de una población polimórfica ha de medirse en muchas ocasiones en relación a la aptitud del fenotipo alternativo, lo que se conoce como selección dependiente de la frecuencia (*frequency-dependent selection*) (Charlesworth, 2009; Fontdevila, 2007; Hamilton, 2011; Losos *et al.*, 2014), en la que un mismo fenotipo puede ser o no ventajoso en función de la frecuencia con la que se dé en la población. Esta situación hace muy difícil estimar la eficacia de cada fenotipo, y es mejor estudiada, como veremos en el Capítulo 5, entendiendo cada uno como una *estrategia* y analizada con las técnicas de la teoría de juegos.

Hacia una definición de eficacia biológica.

En un sentido muy general, suele entenderse por eficacia algo parecido a una medida de la contribución genética, o de descendientes, de un organismo a la siguiente generación (Fairbairn *et al.*, 2001; Brommer *et al.*, 2004). Esta contribución puede expresarse tanto en términos absolutos como relativos. Así, si hablamos del *eficacia absoluta* de un alelo, nos estamos refiriendo al número medio de descendientes producidos por un individuo poseedor de dicho alelo, teniendo en cuenta la viabilidad y fecundidad de su portador. Por contra, su *eficacia relativa* será su eficacia absoluta comparada con el de otro alelo de referencia, y esta es la medida que generalmente suele emplearse para contabilizar la eficacia (Fontdevila, 2007). Definido así no parece haber problema alguno a la hora de entender en qué consiste la eficacia biológica y cómo medirla; sin embargo, los problemas aparecen nada más tratar de aplicar esta definición a un caso complejo, por ejemplo, el de los organismos con reproducción sexual. Consideremos a tal ejemplo la siguiente definición:

La eficacia biológica darwiniana de un genotipo puede ser definida operativamente como la contribución media que un poseedor de un genotipo, o de una clase de genotipos, hace al acervo genético de la siguiente generación, en relación a las contribuciones de otros genotipos (Dobzhansky, 1968, p. 17).

Esta definición es precisa y, aparentemente, sencilla. Sin embargo, si nos fijamos en sus detalles podemos precisar ciertas implicaciones que de ella se derivan:

(i). La eficacia del genotipo es una función del número de descendientes de su poseedor. Esto es, la capacidad reproductiva, y no el "encaje" de las características del organismo a su entorno, es la propiedad relevante para establecer la eficacia.

(ii). La eficacia es medida con respecto a la contribución realizada en la generación inmediatamente posterior.

(iii). La eficacia es medida *a posteriori*, por medio de un recuento, y no previamente a partir de las características fenotípicas del organismo.

De estas implicaciones surgen una serie de problemas, que precisamos a continuación¹⁰.

Número de descendientes como valor de la eficacia biológica.

Teniendo en cuenta (i), podemos asignar un valor en eficacia para el número de descendientes que el organismo consiga producir. De esta forma, un genotipo que no consiga producir descendencia tendrá una eficacia cero y, a mayor cantidad de descendientes, mayor valor en eficacia biológica se le podrá asignar. Esto, sin embargo, no es posible en todos los casos, pues existen algunos en los que el organismo poseedor de un alelo es incapaz de tener descendencia, pero aún así, dicho alelo puede incrementar su frecuencia en la siguiente generación. Como apunta Maynard-Smith (1991), en el caso de la anemia falciforme o drepanocítica, los homocigóticos para el alelo (recesivo) causante de esta enfermedad suelen morir antes de tener descendencia, pero aun así el alelo puede aumentar su presencia en la siguiente generación. Puesto que los heterocigóticos adquieren una ventaja adaptativa frente a los homocigóticos AA, debido a la acción protectora frente a la malaria del alelo causante de la anemia falciforme, dicho alelo no ha de reducir su

¹⁰ Es preciso advertir, sin embargo, que estas implicaciones no son las que se derivan necesariamente de la concepción clásica de eficacia biológica que se ejemplifica aquí en la definición de Dobzhansky, ni son todas ellas asumidas por sus defensores. Sirva este análisis de aproximación a ciertos aspectos relacionados con las definiciones de eficacia biológica que no pretende ser exhaustiva.

frecuencia relativa y puede incluso crecer. De esta forma, aunque los individuos homocigóticos del alelo no lleguen a reproducirse, la eficacia del mismo puede tener un valor positivo. No es posible, por lo tanto, establecer una correlación entre la tasa de crecimiento de la frecuencia relativa de un gen con la tasa de incremento reproductivo de los organismos poseedores del gen.

Eficacia biológica como contribución a la siguiente generación.

Aunque (ii) es aceptable para organismos con reproducción asexual, en el caso de los organismos con reproducción sexual aparecen complicaciones. Por ejemplo, no tiene en cuenta los posibles efectos retardados que a veces aparecen en la descendencia (Krimbas, 2004), como consecuencia de la combinación de los genotipos de los progenitores. Si estos efectos son letales poco tiempo después del nacimiento, poco importa el número de descendientes que un organismo (o pareja de organismos) produzca, ya que aunque la eficacia de los progenitores tendrá un valor positivo su contribución genética no tendrá continuidad.

De estas dos precisiones se deriva una conclusión importante: basar la medida de la eficacia biológica únicamente en el recuento, o en la frecuencia relativa, de los descendientes producidos por un organismo (o pareja de organismos) no proporciona una estimación fiable.

Eficacia biológica como resultado del proceso selectivo.

En (iii) nos encontramos con el nudo gordiano de las definiciones de la eficacia biológica. Si bien hasta ahora hemos traducido el término anglosajón *fitness* como eficacia biológica, conviene en este momento emplear la otra posible traducción del término utilizada en la bibliografía, pues resulta más intuitiva para nuestro propósito: la de *aptitud* biológica. Cuando se habla de aptitud, se hace necesariamente referencia a una cualidad, la de ser *apto*. Ahora bien, ¿en qué consiste ser apto? Evidentemente, según establezcamos lo que es ser apto, habremos de hacer referencia a una cosa u otra cuando utilicemos el término *aptitud*. Supongamos el caso de un organismo que poseyera unas características que, de entrada, nos harían suponer que es perfectamente apto para lidiar con algo que le suponga, tanto a él como a los demás individuos que posean esa característica, una demanda a suplir,

o un problema a resolver: por ejemplo, evitar a un depredador muy veloz. Imaginemos que este organismo es miembro de una población en la que existen dos fenotipos alternativos que tienen una determinada incidencia en la supervivencia de sus poseedores, ya que disminuyen la probabilidad de ser devorado por el depredador al que antes referíamos. Los del tipo V están dotados de una gran velocidad en carrera, suficiente para, en caso de ser detectados por el depredador, escapar la mayoría de las veces. Son por ello menos corpulentos, y con una cornamenta reducida. Los del tipo C poseen una enorme cornamenta, lo que reduce su velocidad, pero al mismo tiempo les confiere una ventaja defensiva frente al depredador, que no lo tendrá fácil para abatirlo. ¿Cuál de los dos tipos es el más apto? En este caso parece claro que no es posible determinar *a priori* cuál de los dos lo es. Pero existen casos en los que podríamos estar tentados a decantarnos intuitivamente por una de las alternativas cuando, en realidad, la situación es más compleja.

Por ejemplo, supongamos que existe de nuevo una población con dos fenotipos alternativos concernientes a la edad a la que se lleva a cabo la reproducción. Si nos atenemos una definición de aptitud que mida ésta en función del número de descendientes producidos, una edad más temprana de reproducción incrementará la aptitud, ya que el número de descendientes producidos *per cápita* será mayor si la duración total de la vida es la misma. Visto así, habríamos de afirmar que aquellos individuos que sean capaces de reproducirse a una edad más temprana tendrán una aptitud *esperada* mayor que los que se reproducen a mayor edad. Pero no es tan sencillo. La aptitud dependerá no sólo de la capacidad reproductiva individual, sino de la dinámica reproductiva de la población en su conjunto (Ariew *et al.*, 2004). Así, en el caso de una población con generaciones solapadas y cuyo tamaño crece a un ritmo constante, la tasa reproductiva neta de cada individuo particular puede ser un buen indicador de su aptitud. Sin embargo, si el tamaño de la población se mantiene estable, o decrece, la edad a la que se reproducen los individuos es determinante, ya que el genotipo que se reproduce de forma más temprana es seleccionado negativamente (Krimbas, 2004), de tal manera que la capacidad de explotación de los recursos será favorecida frente a la edad de reproducción.

Componentes de la eficacia biológica.

Hechas estas consideraciones, podemos preguntarnos ahora si debemos entender la eficacia biológica como una propiedad del organismo o, por el contrario, como una

evaluación posterior del éxito reproductivo. O dicho de otro modo, si puede entenderse en sí misma como como causante de la contribución diferencial de un organismo en la siguiente generación, o si se reduce tan sólo a una descripción numérica del resultado del proceso reproductivo.

Ya hemos apuntado que el problema de establecer una definición de eficacia biológica es el siguiente: que tanto si se entiende la eficacia como (a) una propiedad o característica de los rasgos de un individuo que lleva a un determinado éxito reproductivo, o como (b) el resultado reproductivo mismo, surgen inevitablemente dificultades que hacen imposible una definición universalmente válida. Asimismo también hemos señalado que, de manera muy general, por eficacia se entiende una medida de una cierta contribución de un organismo a las sucesivas generaciones. Tenemos por tanto dos posibles soluciones a la pregunta acerca de *qué es* la eficacia biológica, dos definiciones diferentes, pero con ninguna de las dos podemos responder a una pregunta previa: independientemente de qué sea aquello que mide la eficacia biológica, ¿a qué se deben las *diferencias* en esa medida?

La respuesta a esta pregunta ha de ser una explicación causal. Presentar una mera descripción de los resultados reproductivos no permite dar cuenta de por qué se dan las diferencias en eficacia, por lo que hemos de exponer las razones biológicas (Endler, 1986) para estas diferencias. ¿Cómo es posible proporcionar una explicación de *por qué* se producen diferencias en eficacia? Para hacer esto, para que la estimación de la eficacia de un organismo sea significativa desde el punto de vista biológico y no del meramente estadístico, lo que entendamos por eficacia ha de hacer referencia, directa o indirectamente, o incorporar en su definición, alguna propiedad del organismo que explique el resultado reproductivo. Por lo tanto, no se trata ya de que la eficacia sea en sí misma una característica del organismo, sino que ha de ser consecuencia, o resultado, de características presentes en él.

Podemos entender ahora algunos de los ejemplos que aparecen en las recopilaciones de definiciones de eficacia biológica, como estas citadas por Barker (2009):

- La habilidad relativa de un organismo para sobrevivir y transmitir sus genes a la siguiente generación (King *et al.*, 1990).
- La capacidad relativa de los portadores de un genotipo para transmitir sus genes al acervo genético de la siguiente generación constituye el valor adaptativo, o eficacia darwiniana, de ese genotipo. El valor adaptativo es, entonces, un concepto estadístico

que representa la eficiencia reproductiva de un genotipo en un determinado entorno (Dobzhansky, 1951, p. 78).

- La habilidad relativa de diferentes genotipos para transmitir sus alelos a las generaciones futuras (Hedrick, 1983, p. 120).
- Eficacia reproductiva: número de descendencia fértil superviviente a la edad reproductiva con la que contribuye cada individuo. Las características que contribuyen a la eficacia incluyen fertilidad masculina, fecundidad femenina, cuidado parental, supervivencia de la descendencia y fertilidad de la descendencia (Frankham *et al.*, 2002, p. 543).
- (Una medida numérica de) la habilidad para sobrevivir y reproducirse en un entorno particular (Brown, 1993).

En todas ellas se hace referencia a características o habilidades de los organismos. Pero, como señalábamos, no es posible entender la eficacia biológica como una característica por sí misma. La eficacia es consecuencia de determinadas características, y en ese sentido estas definiciones proporcionan una explicación causal.

Estas características son lo que se conocen como *componentes* de la eficacia biológica, las distintas variables que ocurren en distintas etapas de la vida de los organismos (Hunt *et al.*, 2010) y que afectan en mayor o menor medida a su capacidad reproductiva. La eficacia biológica total resultará entonces de la combinación de todas estas variables, a lo largo de las diferentes fases del ciclo biológico (fecundidad, viabilidad, longevidad, etc.)¹¹. No es posible en todos los casos, sin embargo, medir estos componentes de manera directa, ni tampoco la proporción de descendientes con la que cada organismo contribuye a la siguiente generación. Por este motivo se suelen tener en cuenta otras variables más fácilmente observables, pero con un cierto grado de relación con los componentes de la eficacia. Son lo que se conoce como *proxis* de la eficacia biológica: variables que proporcionan una estimación de la eficacia con respecto a un problema o situación

¹¹ Es necesario señalar, sin embargo, una cierta arbitrariedad en la determinación de los componentes, ya que pueden ser subdivididos bajo diferentes criterios no siempre compatibles entre sí (Orr, 2009).

particular a corto plazo, en la medida en que (i) pueden emplearse como sustitutos de los componentes de la eficacia ya que se correlacionan con ellos y (ii) son más accesibles que éstos (Hunt *et al.*, 2010; Schutkowski, 2006). Entre los proxis de eficacia más comúnmente empleados se encuentran el tamaño corporal, la duración y el ritmo de desarrollo, el atractivo sexual, la ingesta energética, el éxito en el apareamiento o el número de cópulas en un determinado período de tiempo (Hunt *et al.*, 2010).

5.2.2. EL CARÁCTER ADAPTATIVO DE LOS RASGOS¹².

Veámos en el Capítulo 4 cómo el concepto de adaptación es empleado de dos maneras distintas, ya sea para referir a procesos o a rasgos y, dentro de estos últimos, diferenciábamos entre nociones de tipo histórico y de tipo no-histórico. Vamos a detenernos ahora a analizar cuál es el significado del término adaptación con el que opera la ECH. De entrada, podemos avanzar que los objetivos de la ECH exigen decantarse por definiciones de tipo no-histórico.

Como hemos apuntado, la EC estudia el comportamiento de los organismos siempre en relación a su contexto o entorno natural. De esta manera, para entender el comportamiento del organismo debemos especificar y conocer con un alto grado de precisión cuáles son los factores ambientales a los que se enfrenta. Esto hace que una noción de adaptación de tipo no-histórico resulte más operativa cuando el objeto de estudio son especies actuales, aunque plantee dificultades a la hora de estudiar el comportamiento de especies extintas.

Cuando el entorno a tratar es actual y accesible, es posible analizar el grado de influencia de las diversas variables ambientales sobre el comportamiento de los organismos. Esto es, pueden precisarse en mayor o menor medida los diferentes componentes ambientales que se pretenden estudiar. Sin embargo, cuando esto mismo se intenta con una especie extinta, dado que los rasgos de comportamiento no fosilizan, nos topamos irremediabilmente con el problema que los defensores de ambos tipos de definición señalan: la dificultad de extrapolar desde la utilidad del rasgo en la actualidad a la utilidad pasada. En estos casos, puesto que resulta imposible determinar de manera directa el grado de influencia de los distintos factores ambientales sobre los rasgos de comportamiento, los estudios

¹² Parte de esta sección aparece incluida en Moreno-Marín (2022).

paleontológicos han de tratar de inferir, primero, cuáles son esos rasgos de comportamiento y, segundo, la relación entre ellos y el ambiente. Si bien lo primero plantea serias dificultades (Plavcan, 2013; Ross, 2002), establecer la relación existente entre unos rasgos que han sido determinados de manera aproximada y un entorno remoto (y por lo tanto siempre sujeto a un mínimo grado de incertidumbre) se torna una empresa problemática.

Volvemos de esta manera a colocar a las definiciones históricas de adaptación en una encrucijada. Recordemos que según la definición de Sober (1984, p. 208) "A es una adaptación para la tarea T en una población P si y sólo si A se hizo prevalente en P porque hubo selección para A, donde la ventaja selectiva de A fue debida al hecho de que A ayudó a llevar a cabo la tarea T". Sin embargo, ¿cómo podemos determinar que la selección natural fue la responsable de la prevalencia de un rasgo si no poseemos una información fiel y completa del entorno en el que dicho rasgo era utilizado? Como ya observamos, las definiciones históricas de adaptación son muy restrictivas, pues requieren conocer la historia evolutiva del rasgo (cómo surgió) para determinar que éste haya sido producido por la selección natural (excluyendo todos los procesos no selectivos). No obstante, puesto que no es posible demostrar en todos los casos que la selección natural fue la responsable de que determinados rasgos quedaran fijados en la población, las definiciones históricas sólo permiten identificar como adaptaciones a un número muy limitado de ellos. Son, además, igualmente inoperativas con respecto a los rasgos actuales, pues aquello que consideremos como adaptación ha de ser necesariamente el producto de la acción de la selección natural en un momento *anterior* a la preeminencia del rasgo, lo que nos sitúa de nuevo ante las mismas dificultades.

En el caso de las especies actuales es posible cuantificar de manera detallada diferentes variables ecológicas (ej. temperatura, humedad, distribución y accesibilidad de los recursos, diversidad nutricional, orografía, etc.) y sociales (tamaño promedio del grupo, estructura social, número de parejas sexuales, organización de la propiedad, etc.), lo que permite disponer de un marco fiable de datos sobre el que evaluar la incidencia de un rasgo sobre el organismo que lo posee. De esta manera las definiciones de tipo no-histórico, y más concretamente la que proponen Reeve y Sherman (1993), son asumidas explícita o implícitamente por los investigadores en EC (Fox *et al.*, 2010). Veamos por qué.

La adopción de un concepto no-histórico de adaptación.

Recordemos la definición de adaptación propuesta por Reeve y Sherman como la "variante fenotípica que resulta en una mayor eficacia biológica de entre un conjunto de variantes especificado en un entorno dado" (1993, p. 9).

Esta definición contiene tres componentes bien definidos que han de concretarse para catalogar a un rasgo como una adaptación (Reeve et. al., 1993; 2001):

- En primer lugar (C_1), la operatividad de esta definición requiere del establecimiento previo de un *conjunto fenotípico* o grupo de fenotipos cuya eficacia biológica se va a comparar.
- En segundo lugar (C_2), una *medida de la eficacia biológica*, la cual, como vimos en la sección anterior, será normalmente sustituida en la práctica por una medida intermediaria o *proxy*.
- Tercero (C_3), el *contexto ambiental*, entendido como entorno biótico y abiótico, en el que se evaluará la eficacia biológica particular de cada fenotipo a comparar.

Este tercer componente, el contexto ambiental, es determinante en la elección de este tipo de definición por la EC. Puesto que en los estudios en EC se pretende estudiar a los organismos en su entorno natural, le es imprescindible disponer de un conocimiento detallado del entorno en el que tienen lugar las conductas a analizar. Precisa así de un concepto de adaptación que incorpore un elemento evaluativo que sirva como marco para realizar la comprobación de sus hipótesis, el cual se lo confiere esta referencia directa al entorno. La definición de Reeve y Sherman, una vez determinados los tres elementos anteriormente citados, permite disponer de un marco teóricamente muy potente para evaluar el papel de los rasgos desde un punto de vista evolutivo que el que proporcionan las definiciones de tipo histórico.

Otra característica importante de esta definición que la hace especialmente apropiada para la EC es la ausencia de una alusión directa a la noción de función. Cuando se comparan los distintos fenotipos posibles (C_1), dicha comparación no se realiza en base a la manera en que cada uno de los rasgos alternativos realiza una función específica. La comparación se lleva a cabo únicamente con respecto a la eficacia biológica (C_2) que proporciona la posesión o no del rasgo en un determinado contexto (C_3), sin tener en cuenta la manera en que éste "encaja" mejor o peor en la realización de una tarea. No es posible entonces

establecer *de entrada* cuál será el rasgo óptimo, sino una vez se hayan comparado sus resultados con respecto a los beneficios en la eficacia biológica. La razón, según Orzack *et al.* (2001), de excluir los aspectos funcionales de los rasgos es que este tipo de definiciones aportan una mayor operatividad, al centrarse en los aspectos *cuantificables* de sus consecuencias sobre la eficacia biológica, permitiendo así un mejor estudio y comparación de los mismos.

La definición de Reeve y Sherman no exige conocer nada acerca de qué función desempeñan los rasgos o cómo lo hacen, sino sólo si el organismo que lo posee tiene o no una mayor eficacia biológica. En este sentido, el concepto de adaptación es un concepto relativo, en la medida en que un rasgo será considerado o no como adaptación únicamente en relación al conjunto de rasgos alternativos (C_I) frente a los que se haya evaluado. No importa la historia evolutiva del rasgo, ni si su origen está en un proceso de selección natural. Cualquier proceso no selectivo puede constituirlo como adaptación. Lo único que cuenta para que sea una adaptación es su utilidad, medida siempre en comparación con la de los rasgos alternativos.

Como mencionábamos antes, la utilidad actual de un rasgo no permite establecer su historia evolutiva, los antecedentes de su existencia. Pero si bien no puede utilizarse de manera retrospectiva (Gould *et al.*, 1979), sí que puede emplearse de manera prospectiva (Fox *et al.*, 2010) partiendo de esta noción de tipo no-histórico. Desde la óptica de la EC, siempre que las condiciones ambientales se mantengan estables, los rasgos que tengan una mayor aportación a la eficacia biológica individual de entre los que están presentes en una población tendrán una mayor probabilidad de persistir. Así, desde el momento en que tienen una mínima incidencia en la eficacia biológica del organismo, estarían sujetos a un proceso de selección natural. El carácter prospectivo de esta noción de adaptación implica que la selección natural es tan sólo de interés en la medida en que interviene seleccionando los rasgos que ya están presentes. De esta manera, sólo interesa su operación desde el momento presente¹³ en adelante.

Otro aspecto aún más importante de esta visión prospectiva de las definiciones no-históricas es que le permite evitar las versiones más fuertes de la crítica adaptacionista, en la medida en que los rasgos que consideran como adaptaciones no han de ser

¹³ Véase nota 7.

exclusivamente aquellos surgidos por un proceso de selección natural¹⁴. La crítica al denominado "programa adaptacionista" (Gould *et al.*, 1979), "ultradarwinismo" (Eldredge, 1995; Rose, 2001; Bowler, 2003) o "panadaptacionismo" (Segerstrale, 2000; Diéguez, 2012; Ruse, 2001; Gould, 2002), señala el carácter predominante o casi exclusivo de la selección natural como proceso conformador de los rasgos con algún tipo de utilidad, en relación a otros factores evolutivos (Godfrey-Smith *et al.*, 2007; Clarke, 2017). De esta manera, refiere a

[...] la casi omnipotencia de la selección natural para forjar el diseño orgánico y confeccionar el mejor de entre los mundo posibles. Este programa considera a la selección natural como tan poderosa, y a las constricciones sobre ella tan pocas, que la producción directa de la adaptación por medio de su operación se convierte en la causa primaria de casi todo comportamiento, función y forma orgánica. (Gould *et al.*, 1979, p. 584–585).

No entraremos aquí a considerar en mayor detalle las causas y el desarrollo del debate sobre el adaptacionismo en la biología evolutiva, cuestión que por otro lado ya ha sido ampliamente abordada y estudiada (Mayr, 1983; Segerstrale, 2000; Godfrey-Smith, 2009b; Lewens, 2008). Lo importante a señalar de esta crítica es que se dirige a quienes confunden el hecho de que un rasgo proporcione alguna ventaja a su portador con que su presencia se deba a la acción de la selección natural (Godfrey-Smith *et al.*, 2007). Sin embargo, es necesario puntualizar que la EC queda protegida frente a esta crítica al adoptar para sí un concepto de adaptación que no recurre a la historia selectiva del rasgo. Cuando Gould y Lewontin (1979) señalan que la función actual es irrelevante para descubrir adaptaciones, el concepto de adaptación que están empleando es bien distinto al que proponen Reeve y Sherman, pues parten de una noción de tipo histórico, limitando como adaptación únicamente al subconjunto de rasgos que han sufrido un proceso de selección natural. La crítica adaptacionista se dirige a quienes defienden que la utilidad actual de un rasgo sea suficiente para componer una explicación de por qué ese rasgo persiste, basándose en la acción de la selección natural sobre dicha utilidad. Las definiciones de tipo no-histórico

¹⁴ Una crítica que, por el contrario, sí es aplicable a la Psicología Evolucionista (Godfrey-Smith *et al.*, 2007).

superan esta dificultad al asignar como irrelevante el proceso evolutivo (selectivo o de otro tipo) constituyente del rasgo. Para quienes entienden así las adaptaciones, el que la presencia o las características de éstas se deban a la acción de la selección natural, a la deriva genética, o a alguna restricción particular, es irrelevante, lo que desactiva la crítica adaptacionista. Lo que la EC busca es estudiar la manera en que las distintas variantes fenotípicas (morfológicas o conductuales) afectan a la eficacia biológica una vez operan en un entorno concreto, para determinar después cuál de ellas es la que contribuye más positivamente. Es en este punto, y no antes, en el que importa la medida en que la selección natural incide en el rasgo.

El proceso responsable de su origen o persistencia no es de interés a la hora de decidir cuál de los fenotipos posibles es el más adecuado. Todo lo que interesa para determinar esto es conocer la medida en que el rasgo contribuye a la eficacia biológica, esto es, en qué medida el rasgo es *adaptativo*¹⁵. Un rasgo que proporcione una ventaja al organismo, incidiendo positivamente en su eficacia biológica, será considerado como adaptativo. Por el contrario, serán considerados como maladaptativos aquellos que le sean desventajosos. Denominar así los rasgos, en lugar de tratar de catalogarlos como adaptaciones o no, permite esquivar el debate sobre el alcance de la selección natural en su conformación, superando así las dificultades de corroboración del proceso responsable.

El de adaptación es un concepto que mira hacia el pasado; decir que un rasgo es ahora una adaptación es hacer una afirmación sobre su historia. Ser adaptativo (o ventajoso) es un concepto que mira hacia el futuro; decir que un rasgo es ahora adaptativo es decir que promueve la supervivencia y/o el éxito reproductivo. (Sober *et al.*, 2011, p. 462–463).

De esta manera, cuando se etiqueta a la EC como "adaptacionista" (Daly *et al.*, 1999; Krebs *et al.*, 1997; Nettle *et al.*, 2013) ha de tenerse en cuenta que lo es tan sólo en la medida en que considera como adaptación simplemente a cualquier rasgo que sea útil para el organismo, sin comprometerse con su historia evolutiva. Como afirmábamos antes, las nociones de tipo no-histórico no niegan la importancia de la selección natural en la conformación de muchos de los rasgos. Lo que proponen es delimitar el estudio de ésta a

¹⁵ Gould y Vrba (1982) acuñaron el término "*aptación*" para referir al rasgo que contribuye actualmente a la eficacia biológica, sea cual sea su origen evolutivo.

los rasgos ya presentes, de manera que podamos cuantificar y comprobar sus efectos en la persistencia de aquellos que contribuyen a aumentar la eficacia biológica del organismo. En este sentido, puesto que resalta que todo rasgo contribuyente a la eficacia biológica sufre un proceso de selección, puede catalogarse como "adaptacionista", pero debemos tener siempre presente su carácter prospectivo: todo rasgo contribuyente a la eficacia biológica está sujeto a un proceso de selección natural, sea o no ésta la responsable de su presencia.

Decir que un rasgo es una adaptación es hacer una afirmación sobre la causa de su presencia; decir que es adaptativo es hacer una observación sobre sus consecuencias para la supervivencia y la reproducción. (Sober, 1984, p. 211).

Como veremos, la ECH apuesta por que esta intervención de la selección natural sobre los rasgos que contribuyen a la eficacia biológica resultará en un incremento progresivo de aquellos que maximizan esta contribución. La selección natural tenderá entonces a optimizar la manera de conseguir la mayor eficacia biológica posible.

5.2.3. ESTRATEGIA FENOTÍPICA (*PHENOTYPIC GAMBIT*).

Una de las características más destacadas de la EC que se deriva del énfasis en la noción de adaptabilidad es la conocida como estrategia, táctica o apuesta fenotípica (*phenotypic gambit*) (Grafen, 1984). Como decíamos, al adoptar una noción de adaptación de tipo no-histórico, la EC evita apelar al proceso configurador de los rasgos, poniendo el foco únicamente en el carácter adaptativo de los mismos. Esto es, no trata de explicar los mecanismos que subyacen al cambio o persistencia de los rasgos, sino los efectos que, al operar en un determinado entorno, tienen en la eficacia biológica del organismo.

La EC no se compromete con una explicación determinada sobre cómo se produce la herencia de los rasgos fenotípicos, sino tan sólo con que la selección natural favorecerá aquellos que tengan una mayor incidencia en la eficacia biológica, sin tener en cuenta los procesos genéticos, cognitivos, culturales o de desarrollo que los sustentan (Brown *et al.*, 2013; Smith, 2000). De esta forma asume que cualquier fenotipo es posible¹⁶, sin entrar en

¹⁶ Recordemos que la única limitación que establecen Reeve y Sherman es que sean "plausibles de haber surgido durante el tiempo evolutivo del linaje" (2001, p. 3).

los detalles acerca de las constricciones que los limitan. En esto consiste la estrategia fenotípica, en apostar por dejar a un lado los mecanismos subyacentes a la transmisión de los rasgos morfológicos o conductuales, con el objetivo de alcanzar una mejor comprensión de su evolución, entendida como el resultado de la interacción de dichos fenotipos con el entorno, de tal manera que se simplifiquen los modelos, se permita la generación de hipótesis y se puedan comprobar las predicciones que de estas se derivan.

Esta estrategia contiene dos elementos (Grafen, 1984):

(i) Un conjunto estratégico, o conjunto de los estados posibles del rasgo; es decir, las distintas estrategias, elecciones, decisiones o comportamientos que podría realizar el organismo (Smith, 1992; Parker *et al.* 1990).

(ii) Una regla que permita establecer el éxito de los distintos estados en el conjunto estratégico, que será la medida de la eficacia biológica que se acepte como más adecuada en la circunstancia de que se trate.

Con estos dos elementos podemos ya determinar cuál de los posibles rasgos (o estados, estrategias, comportamientos, etc.) es el que se revelará como más adaptativo y, por tanto, será la estrategia óptima en un contexto determinado. Ahora bien, para justificar de manera teórica este paso, es preciso puntualizar dos supuestos que subyacen a esta estrategia.

Por un lado, la estrategia fenotípica está basada en el supuesto de que los rasgos con una mayor eficacia biológica serán favorecidos por la selección natural, independientemente de los detalles de la herencia (Smith, 1992). Esto quiere decir que la mayoría de las variantes fenotípicas en una población presentarán una desviación no muy alta con respecto al fenotipo óptimo. Su distribución, sin embargo, no tendrá por qué ser homogénea, como en el caso de los rasgos cuya utilidad depende de su propia frecuencia en la población, en el que las diferentes alternativas pueden alcanzar un equilibrio. Por otro, que la divisa (*currency*) que se seleccione como indicador de la eficacia biológica tenga, en efecto, una alta correlación con ella.

Grafen (1984, p. 63) plantea la estrategia fenotípica como la forma de "examinar la base evolutiva de un carácter como si estuviera controlado por el sistema genético más simple", en definitiva, como si cada estado, estrategia o comportamiento alternativo estuviera representado por un alelo en un locus genético haploide. Esto, obviamente, es una

simplificación deliberada, pues son pocos los rasgos interesantes desde un punto de vista conductual que estén controlados por un único gen. No obstante, existe una serie de razones por las que esta simplificación es conveniente.

En primer lugar, se desconoce la arquitectura genética subyacente a la mayoría de comportamientos complejos (Birch, 2017), lo que impide establecer con certeza y en cada caso la manera en que los mecanismos de herencia y producción del comportamiento afectan a su realización. De igual forma podríamos añadir que los mecanismos específicos de transmisión cultural y la arquitectura neuronal¹⁷ subyacentes al procesamiento y producción de distintos patrones de conducta compleja resultan en su mayoría desconocidos. Todo ello hace que no sea posible construir un modelo detallado y completo para cada rasgo, por lo que rechazar la estrategia fenotípica reduciría el rango de los comportamientos que podrían ser estudiados desde una perspectiva evolutiva (Grafen, 1984, p. 65).

Segundo, al poner el foco en las demandas que las condiciones del entorno imponen al organismo y en las soluciones que éste puede desarrollar, cuando se sabe cómo afectan estas condiciones al comportamiento, aunque se desconozcan los mecanismos que lo producen, la estrategia fenotípica permite realizar predicciones contrastables.

La estrategia fenotípica proporciona una aproximación robusta a un amplio rango de modelos, que pueden por tanto decirnos más que la solución exacta de un modelo genético más específico. El punto clave es que la estrategia fenotípica proporciona predicciones aproximadas que pueden ser aplicadas a todo un rango de organismos, facilitando la comprobación empírica por medio de experimentos y estudios comparativos. (Davies *et al.*, 2012).

De esta manera, el uso de modelos que parten de esta estrategia fenotípica no arroja mucha luz acerca del proceso evolutivo que ha configurado al rasgo, pero sí permite generar hipótesis que orienten la investigación evolutiva. Es, por lo tanto, un heurístico (Birch, 2017) que requiere de un "salto de fe" (Grafen, 1984, p. 65) que algunos autores consideran

¹⁷ Fawcett *et al.* (2013) denominan a esta estrategia de eludir deliberadamente las constricciones a los mecanismos psicológicos que subyacen a la toma de decisiones, en contraposición a la que evita las que afectan a los mecanismos genéticos, como estrategia conductual (*behavioral gambit*).

injustificado, a veces desde planteamientos que distorsionan el motivo original por el que se opta por esta estrategia (Nettle *et al.*, 2013). Así Hadfield *et al.* (2007), partiendo del estudio sobre correlaciones entre datos genéticos y fenotípicos realizado por Cheverud (1988), consideran como una aplicación de la estrategia fenotípica el tratar de inferir, a partir de los datos fenotípicos, la genética subyacente a éstos. Según la entienden, la estrategia fenotípica consistiría en asumir que los datos fenotípicos son buenos predictores de su contrapartida genética, lo cual no estaría justificado más que para un pequeño número de casos. Vista así, no sería aceptable en la mayoría de los casos, por lo que debería ser descartada, pero esta crítica no está justificada si consideramos la formulación inicial de la misma. Cuando Grafen propone esta estrategia, no afirma que el mecanismo subyacente sea genético: puede ser de cualquier tipo, ya sea genético, de desarrollo o cultural. Tampoco afirma que pueda ser inferido a partir del fenotipo. Lo que sí defiende es que, aun ignorando los detalles del mecanismo que transmite y controla al fenotipo, podemos seguir estudiando su dinámica si asumimos que el mecanismo subyacente no va a afectar a los detalles de esta dinámica. De igual modo, aunque aceptáramos la existencia de una correlación entre genotipo y fenotipo, únicamente podría inferirse el primero a partir del segundo en los casos en que fuera posible descartar la influencia cultural y del entorno en la conformación del rasgo.

Una crítica más ajustada es la que reprocha la excesiva simplificación con respecto a las alternativas conductuales sin tener en cuenta las limitaciones cognitivas. Según Heyes (2016) la estrategia fenotípica plantea una postura de "caja negra" con respecto a los procesos cognitivos que implementan las distintas estrategias conductuales, lo que ha dado lugar a planteamientos erróneos y a conclusiones prematuras con respecto a la naturaleza de estos mecanismos. Para Fawcett *et al.* (2013) esta estrategia ha sido utilizada con excesiva confianza y ha impedido la integración de los avances en las ciencias cognitivas con el estudio evolutivo de la conducta. Al limitar su atención exclusivamente a los resultados conductuales, en lugar de los mecanismos psicológicos subyacentes, la EC ha sido incapaz de proporcionar una explicación del comportamiento adaptativo, que debido a constricciones de tipo cognitivo no siempre da lugar a comportamientos óptimos.

Sin embargo, es necesario tener presente que el uso de la estrategia fenotípica no implica comprometerse con una determinada explicación del comportamiento, sino que, como hemos afirmado, es tan sólo un heurístico, una guía que permite construir modelos bajo los criterios de máxima generalidad y simplicidad. De este modo, no supone una negación de

los efectos limitadores de las características propias de los mecanismos que controlan la conducta, sino el reconocimiento de que, dada su complejidad, si hubiéramos de esperar a tener un conocimiento completo de los mismos, no podríamos avanzar en la comprensión de la manera en que tiene lugar la relación entre conducta y entorno.

5.2.4. COMPORTAMIENTO SOCIAL: COOPERACIÓN Y MAXIMIZACIÓN DE LA EFICACIA BIOLÓGICA.

Acercándonos ya a la manera en que la EC aborda el fenómeno cultural, vamos a estudiar primeramente en qué consiste el comportamiento social desde los planteamientos de la teoría evolutiva. Podemos avanzar que todo comportamiento, en la medida en que afecte a la eficacia biológica del individuo que lo realiza y a la de otro individuo, puede considerarse como un comportamiento social (Hamilton, 1964a; West *et al.*, 2007; Gardner *et al.*, 2010).

En el Capítulo 3 analizamos la solución propuesta por los defensores de la Teoría de la Selección Multinivel para el problema que suponen los comportamientos altruistas desde una perspectiva evolutiva. Sin embargo, dejamos sin abordar la explicación de estos comportamientos en individuos emparentados, así como las explicaciones alternativas a la selección de grupo para el comportamiento altruista en los no-emparentados.

Veámos también el problema que supone la presencia de comportamientos que disminuyen la eficacia biológica del individuo que los realiza y que aumentan la de otro. La ventaja de quienes se benefician del sacrificio de los demás, sin aportar nada a cambio, se traduce en una mayor presencia de estos individuos "egoístas" en las siguientes generaciones, lo que a largo plazo da lugar a la desaparición de los individuos "altruistas" en la población. ¿Cómo pueden explicarse entonces los comportamientos de cooperación?

El problema de la cooperación.

Los comportamientos cooperativos manifiestan una dificultad teórica a la hora de ser abordados desde una óptica evolutiva. Puesto que la selección natural favorece los comportamientos que proporcionan al individuo una eficacia biológica mayor, cualquier forma de comportamiento de ayuda habría de estar bajo una selección negativa (Bshary, 2010). ¿Cómo es posible entonces que surjan y se mantengan comportamientos

cooperativos, si lo que cabe esperar de ellos es su desaparición? O dicho de otra forma, ¿por qué debería un individuo realizar una acción en beneficio de otro, o del grupo al que pertenece? La respuesta de la Teoría de Selección Multinivel, como vimos, era que la interacción aleatoria y de corta duración entre individuos reducía las posibilidades de consolidación de los individuos egoístas dentro de los grupos de interacción y permitía que la ventaja de los grupos (*trait-groups*) de altruistas no quedase minada desde dentro (véase Capítulo 3). Dirige así la explicación del fenómeno cooperativo de los individuos a un nivel superior dentro de la jerarquía biológica, haciendo referencia exclusivamente a la dinámica de los grupos. Veamos ahora si es posible presentar una explicación de estos comportamientos desde niveles inferiores.

La vida en sociedad presenta una serie de dificultades que determinan la poca frecuencia de poblaciones no humanas con una organización compleja (Richerson *et al.*, 1996; Alexander, 1974). Un individuo que opte por agruparse con sus semejantes ha de hacer frente a varios problemas, como son el estar expuesto a un mayor índice de propagación de enfermedades o la proximidad a sus mayores competidores por los recursos, que no son otros sino los miembros de su propia especie. De esta forma, si bien la vida en grupos muy numerosos se observa en algunas especies, dicha agrupación ha de deberse a la presencia de otros factores que posibiliten que los beneficios superen a los perjuicios. Por ejemplo, las grandes manadas de ñus en la sabana africana permiten que sus integrantes, al desplazarse por un entorno abierto donde hay pocas posibilidades de ocultarse, reduzcan el contacto con sus depredadores (éstos han de retomar la búsqueda de la manada después de cada cacería) reduciendo así los niveles de depredación (Richerson *et al.*, 1996). La vida en grupo de una manada queda entonces reducida a una simple agrupación de individuos, con un grado de cooperación y coordinación muy bajo.

Aun así son muchas las ventajas que aportaría el paso desde una simple agregación de individuos a un grupo cooperativo y organizado. La cooperación de todos los miembros de un grupo hace surgir nuevos beneficios, como una mayor supervivencia a los depredadores si todos cooperan en las tareas de vigilancia, o una mayor eficacia en la caza si ésta se hace de forma organizada y colaborativa. Por ello es inevitable preguntarse a qué se debe el hecho de que, al margen de algunos invertebrados, como los insectos sociales, y de unas pocas especies de mamíferos, como la nuestra (Wilson, 1975, 2005), los grupos animales con un alto grado de cooperación sean tan poco frecuentes.

Una respuesta que puede darse desde posiciones evolutivas, como veíamos antes, es la facilidad con la que un individuo egoísta se beneficiaría de la colaboración de los demás miembros sin sufrir los costes de su propia colaboración. Lo cual da la vuelta a la pregunta que nos hacemos, y permite enlazarla con la cuestión que analizaba también la Teoría de Selección Multinivel. La dificultad no está ahora en explicar por qué son tan infrecuentes los grupos con un alto grado de cooperación, sino en resolver de nuevo cómo es posible que existan estos grupos sin que sean destruidos por los individuos egoístas. Si centramos nuestro análisis en niveles inferiores al nivel de grupo, la presencia de miembros cooperativos habrá de deberse necesariamente a la existencia de algún tipo de beneficio que puedan obtener con su comportamiento, o la selección natural se habría encargado de eliminarlos. Pero, ¿en qué se beneficia un individuo cooperando con los demás? La aproximación con la que vamos a abordar ahora esta pregunta será la propuesta por la Teoría de la Eficacia Biológica Inclusiva (*Inclusive Fitness Theory*).

Cooperación y Teoría de la Eficacia Biológica Inclusiva.

Avanzábamos al principio de este apartado que los comportamientos que tienen consecuencias en la eficacia biológica tanto para el individuo que los realiza como para otro individuo receptor de ese comportamiento, pueden considerarse como comportamientos sociales. Hamilton (1964a) propuso clasificar estos comportamientos en función de los efectos positivos o negativos en ambos individuos, estableciendo cuatro tipos de comportamiento social (véase Tabla 2).

De esta manera, podemos distinguir entre comportamientos que afectan:

- Positivamente a la eficacia del actor y del receptor (+/+).
- Positivamente a la eficacia del actor, pero negativamente a la del receptor (+/-).
- Negativamente a la eficacia del actor, pero positivamente a la del receptor (-/+).
- Negativamente a la eficacia del actor y del receptor (-/-).

En la medida en que un comportamiento reporta un incremento en la eficacia biológica de quien lo realiza (beneficio mutuo (+/+) y egoísmo (+/-)), no es difícil entender cómo la selección natural puede conservar y promover dicho comportamiento. Sin embargo, para

comprender cómo se mantienen los que le suponen un perjuicio necesitamos ampliar el concepto de eficacia biológica.

En el apartado anterior veíamos que la eficacia biológica refería a una medida relacionada con el éxito reproductivo del individuo. Entendida así, esta noción no permite dar cuenta de cómo la disminución en el éxito reproductivo del individuo podría suponer alguna ventaja desde un punto de vista evolutivo. Fue Hamilton (1964ab) quien proporcionó esta ampliación del concepto de eficacia biológica, añadiendo el incremento en la eficacia de los parientes a la del propio individuo. De esta manera no sólo es importante el éxito reproductivo personal, esto es, la propia aportación o representación genética en la descendencia, sino también la de los parientes.

Tabla 2. Clasificación de los comportamientos sociales.

		Efectos en la eficacia biológica (directa) del receptor	
		(+)	(-)
Efectos en la eficacia biológica (directa) del actor	(+)	Beneficio mutuo	Egoísmo
	(-)	Altruismo	Maldad
		(Comportamientos cooperativos)	(Comportamientos no-cooperativos)

Adaptado de Hamilton (1964, 1970) y West *et al.* (2007)

La eficacia biológica, como hemos comentado anteriormente, pertenece, en último término, al genotipo copiado en el acto reproductivo que el organismo lleva a cabo. Lo cual conlleva que todas las copias existentes de esos genes que consigan reproducirse, independientemente del organismo que los reproduzca, supongan una *misma* aportación a la generación subsiguiente. De esta manera, si un organismo consigue aumentar el número de copias de su genotipo, ya sea aumentando sus descendientes directos o ayudando a otros que comparten su genotipo a que aumenten su propio número de descendientes, el resultado, desde el punto de vista del genotipo, es el mismo. Esto es lo que se conoce como

eficacia biológica inclusiva (inclusive fitness), que es el resultado de sumar la eficacia biológica directa con la eficacia biológica indirecta (Hamilton 1964a).

Hamilton se percató de que si un comportamiento reduce la eficacia biológica directa, pero a cambio aumenta la eficacia indirecta, la eficacia biológica inclusiva (total) del genotipo puede ser mayor que si sus acciones se dirigen exclusivamente a aumentar su eficacia directa. Podemos entender ahora cómo un comportamiento altruista (-/+) puede ser favorecido por la selección natural, pues lo que a primera vista pudiera parecer un comportamiento desfavorable podría ser en realidad muy favorable desde el punto de la eficacia biológica. Un comportamiento altruista puede ser, en definitiva, adaptativo.

Para que un gen pueda aumentar su eficacia biológica inclusiva ha de estar presente tanto en el organismo que realiza el comportamiento altruista como en el receptor de dicho comportamiento. En otras palabras, los receptores de la acción altruista deben poseer una copia de dicho gen, o por el contrario la acción no producirá beneficios indirectos en la eficacia biológica del individuo altruista. Por lo tanto, para que un comportamiento altruista produzca estos beneficios indirectos, ha de estar dirigido preferentemente hacia aquellos que poseen una mayor probabilidad de compartir el genotipo del individuo altruista. De esta manera el altruismo sólo podrá evolucionar por selección natural si quienes se benefician de él poseen con quien realiza la acción una similitud genética superior a la media de la población, o dicho de otro modo, si están emparentados con él.

El grado de parentesco entre dos individuos determinará en qué medida una acción altruista produce beneficios indirectos. Con estos elementos, Hamilton pudo elaborar una elegante regla que establece cuándo un comportamiento social es favorecido por la selección natural: $rb - c > 0$, en la que:

r es el coeficiente de parentesco (*relatedness*) genético entre los dos individuos.

b es el beneficio en eficacia biológica individual para el receptor del comportamiento.

c es el coste en eficacia biológica individual para quien produce el comportamiento.

Así, para que un comportamiento muy costoso para el altruista sea seleccionado positivamente, éste ha de tener, si el grado de parentesco es bajo, un impacto beneficioso muy alto en la eficacia biológica del receptor. Si la similitud genética es alta, el beneficio puede ser menor. Por lo tanto, el grado de parentesco va a determinar en qué medida compensa para el individuo altruista asumir un coste que proporcione a otro un cierto

beneficio. Sin embargo, el parentesco no es el único factor que determina a quién van dirigidas las acciones altruistas, algo que no siempre es tenido en cuenta (Smith *et al.*, 1992). De hecho, un comportamiento altruista puede ser seleccionado positivamente incluso si r tiene un valor muy bajo, siempre y cuando la diferencia entre los valores de b y c sea tal que el resultado siga siendo mayor que 0.

La regla de Hamilton pone de relevancia la importancia no sólo del factor genético que determina el parentesco (r), sino también de los factores ambientales, que afectarán a los costes y beneficios de las acciones (Bourke, 1997). El impacto de los comportamientos en la eficacia biológica inclusiva no puede realizarse al margen del estudio de las circunstancias sociales y ecológicas que determinan el valor de los componentes b y c , cuya magnitud dependerá siempre de éstas¹⁸.

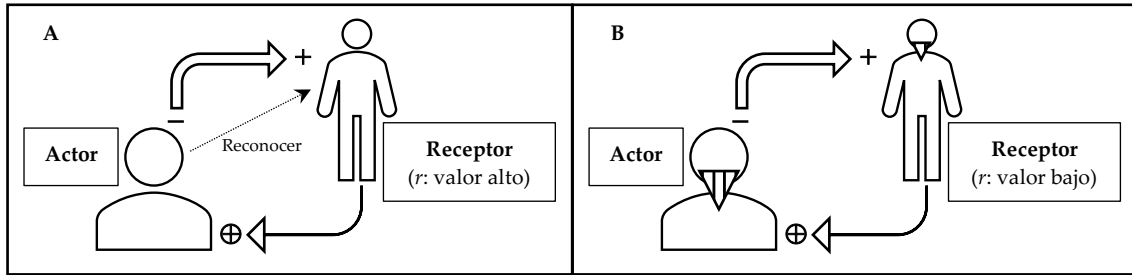
A su vez, puesto que toda expresión de un rasgo de comportamiento social conlleva dos efectos, representados por los componentes b y c de la regla (Marshall, 2016), las explicaciones teóricas para la evolución de estos comportamientos pueden dividirse en dos categorías (West *et al.*, 2007). Así, teniendo en cuenta el efecto sobre la eficacia biológica, si es beneficioso con respecto a la eficacia personal (disminuye el valor de c), el comportamiento proporciona un *beneficio directo*. En caso de proporcionar un beneficio a la eficacia de otro individuo (aumenta el valor de b), siempre que el valor de r permita que la regla se siga cumpliendo, el comportamiento da como resultado un *beneficio indirecto* en la eficacia.

Beneficios indirectos en la eficacia (*indirect fitness benefits*).

Dentro de los beneficios que un comportamiento cooperativo puede proporcionar, el primer escenario que puede considerarse siguiendo la regla de Hamilton es, como ya hemos comentado, aquel en el que el actor disminuye su eficacia directa para aumentar la de otro individuo emparentado con él (Figura 1, A).

¹⁸ También es importante tener en cuenta que aunque la regla de Hamilton sea comúnmente empleada para referir a los comportamientos altruistas, es igualmente aplicable a cualquiera de los otros tres posibles tipos de comportamiento social (Gardner *et al.*, 2010).

Figura 1. Escenarios para un beneficio indirecto en la eficacia biológica.



En el escenario A, quien realiza la acción altruista ha de reconocer primero al receptor como pariente (valor de r superior al de la media de la población). De esta manera su acción, que disminuye su propia eficacia biológica directa (-) y aumenta la del receptor (+), puede a su vez incrementar su eficacia biológica indirecta (\oplus).

En el escenario B, un gen para el altruismo produce como efecto pleiotrópico un rasgo que le permite reconocer sus propias copias en otros individuos y predispone a su portador a dirigir las acciones altruistas de manera preferente a los portadores del mismo gen.

Hemos mencionado cómo este tipo de comportamiento no puede ser conservado ni promovido por la selección natural a menos que el individuo reciba un beneficio indirecto en su eficacia (representado por \oplus en la figura). Actor y receptor reciben así un beneficio (indirecto y directo, respectivamente) que se traduce en una situación que puede ser mantenida por la selección natural. Sin embargo, la acción altruista que proporcione beneficios indirectos en la eficacia ha de estar dirigida a uno o más individuos que estén emparentados, lo que inevitablemente requiere de poseer la capacidad de reconocer a estos individuos. Maynard Smith (1964) ya apreció la posibilidad de este escenario, denominándola como "Selección por Parentesco" (*Kin Selection*) precisamente para incidir en la importancia de un alto grado de parentesco para que la persistencia de los comportamientos altruistas sea posible.

Por selección por parentesco me refiero a la evolución de características que favorecen la supervivencia de los parientes cercanos del individuo afectado, por medio de procesos que no requieren de discontinuidades en la estructura reproductiva de la población. En este sentido, la evolución de la placenta y del cuidado parental [...] son debidos a la selección por parentesco, siendo los parientes favorecidos los hijos del individuo afectado. Pero la selección por parentesco también puede ser efectiva por medio de favorecer a los parientes del individuo afectado [...] y presumiblemente por favorecer a parientes más distantes. (Maynard Smith, 1964, p. 1145).

Para que pueda tener lugar la selección por parentesco, el altruista debe poseer algún mecanismo que le permita distinguir el grado de parentesco del otro individuo (cf. Penn *et al.*, 2010), o al menos darse la circunstancia de que los miembros de una población no se dispersen con mucha frecuencia, lo que conlleva que los parientes estén relativamente concentrados en el mismo lugar y sea muy probable que una acción dirigida a un individuo al azar sea recibida por un pariente del individuo (Hamilton, 1964a).

Sin embargo, al menos en teoría, no es necesario que exista siempre una relación de parentesco muy alta entre los dos individuos. Existe otro escenario en el que pueden obtenerse beneficios indirectos en la eficacia biológica aun cuando la acción altruista sea dirigida a individuos que no sean parientes (Figura 1, B).

Incluso cuando el grado de parentesco sea muy bajo¹⁹, dos individuos pueden compartir un mismo gen. Como decimos, suponiendo que dicho gen predisponga a sus portadores a realizar acciones altruistas, si estas acciones realizan de manera indiscriminada este gen tenderá a desaparecer en la población. Sin embargo, si dicho gen generara a su vez otros efectos fenotípicos que pudieran ser identificados por todos los individuos que también lo poseyeran, permitiendo dirigir hacia ellos las acciones altruistas, sí que podría ser favorecido por la selección natural. Es lo que Dawkins (1976; 1982) denominó como "Efecto de la Barba Verde" (*Green-Beard Effect*), en alusión a un hipotético efecto pleiotrópico de dicho gen que dotara a sus portadores con una barba de color verde. Esta barba sería un rasgo fenotípico reconocible por todos los miembros de la población, por lo que si las acciones altruistas de quienes portan de ese gen se dirigieran exclusivamente a los individuos que mostrasen dicha barba (indicativo de ser también otro poseedor del gen para las acciones altruistas), tal gen podría aumentar eficacia biológica, al contribuir positivamente a su propia reproducción (Griffiths *et al.*, 2001).

Dawkins, desde el momento de su formulación (1976) reconocía el carácter meramente ilustrativo de dicho efecto, sin considerar como posibilidad real el que se diese con frecuencia en la naturaleza, al menos de esta forma tan simple (Dawkins, 1986). Ello se debe a que adolece de un problema difícilmente eludible, aunque bien sencillo: otro gen

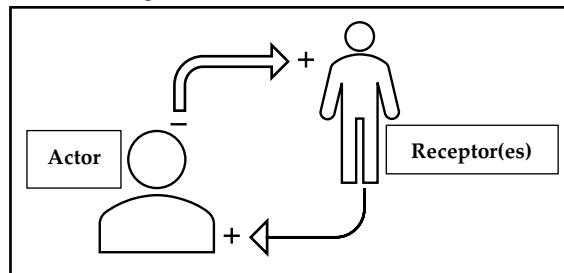
¹⁹ Es preciso tener en cuenta que en una especie, o en una población, todos los miembros poseen una cierta similitud genética y poseen antepasados comunes. Es decir, todo individuo está vinculado con los demás, en mayor o menor medida, por medio de una genealogía común.

podría producir el mismo rasgo fenotípico (la barba verde) y se beneficiaría de las acciones altruistas de los demás, con lo que su eficacia biológica aumentaría y podría acabar reemplazando al gen altruista en la población.

Beneficios directos en la eficacia (*direct fitness benefits*).

Algo parecido podríamos esperar de una población en la que los individuos altruistas no obtuvieran beneficios indirectos, y aun así la selección natural los favoreciera. Dicha acción habría de proporcionar beneficios directos en la eficacia (+) para quien la lleva a cabo (Figura 2).

Figura 2. Escenario para un beneficio directo en la eficacia biológica.



En este escenario, quien realiza la acción altruista recibe, en un momento posterior a su acción, una recompensa en su eficacia biológica directa (+). Aumenta así su eficacia, no por medio de incidir en la de aquellos con los que comparte una cierta similitud genética, sino en la suya propia.

Fue Trivers (1971) quien mostró cómo la cooperación con individuos no emparentados puede ser favorecida y mantenida por la selección natural a través de un beneficio en la eficacia biológica directa. Esta situación únicamente es posible cuando el coste a corto plazo de una acción cooperativa es inferior a los beneficios que proporciona el ser receptor de una acción altruista en el medio o largo plazo. Es decir, si cooperar con un individuo supone un coste, pero el cooperador se ve recompensado en un momento posterior por el receptor inicial de su acción, dicha cooperación puede ser favorable desde un punto de vista evolutivo. La presencia de este tipo de comportamientos cooperativos es posible, por lo tanto, únicamente en interacciones que sean recíprocas. Trivers (1971) lo denominó "altruismo recíproco" (*reciprocal altruism*), para señalar la necesidad de este componente de correspondencia en las acciones que suponen un coste al actor. Sin embargo, volviendo

a la clasificación de los comportamientos sociales propuesta por Hamilton (1964), analizada más arriba, habríamos de incluir al altruismo recíproco entre los comportamientos con un resultado beneficioso tanto en el actor como en el receptor (+/+), lo que revela que estos comportamientos no pueden identificarse como verdaderamente altruistas. Por ello, como proponen algunos autores (Gardner *et al.*, 2010; West *et al.*, 2007), "cooperación recíproca" o simplemente "reciprocidad" son términos más correctos para referir a este tipo de acciones.

La cuestión clave está en que, a diferencia de los escenarios anteriores, en éste el individuo cooperativo ha de asegurarse de que el otro también coopere. Existen diferentes maneras de forzar la cooperación, pero la posibilidad de evitar los costes de la misma y beneficiarse de los demás es una dificultad muy seria para el mantenimiento de cualquier tipo de comportamiento cooperativo. Para comprender la dificultad de este escenario supongamos que la cooperación no se dirige a un individuo en particular, sino que cualquiera de los demás miembros de la población puede beneficiarse de él: en este caso, el comportamiento produce un *bien público* (Bshary, 2010; Henrich *et al.*, 2006), accesible a todos los demás miembros. Hardin (1968) denominó a esta situación como Tragedia de los Comunes (*Tragedy of the Commons*), en la cual una situación en la que todos los miembros pueden beneficiarse del uso de un bien público acaba destruyéndose por la sobreexplotación ejercida por estos, debido a que todos tienen una misma motivación para mirar únicamente por su propio interés. Hardin (*ibid.*, p. 1244) ilustra esta situación con el ejemplo de un terreno de pasto en el que todos los habitantes de las tierras aledañas pueden utilizar para alimentar a su ganado. El terreno, sin embargo, puede alimentar a un número limitado de animales, por lo que si los ganaderos mantienen el número total de reses por debajo de la capacidad de dicho terreno, todos pueden alimentar a su propio ganado y todos salen beneficiados. El problema de esta situación es que es altamente inestable. En efecto, un ganadero que, en tanto que agente racional, sopesara las ventajas y desventajas de aumentar el número de su ganado en una res, se encontraría con que dicha acción le beneficiaría por entero a él (beneficio +1), mientras que el perjuicio de la sobreexplotación del terreno (beneficio -1) sería compartido con el resto de ganaderos (su perjuicio real sería tan sólo una fracción de -1). Por tanto, la decisión racional es, para todos y cada uno de los ganaderos, maximizar el número de reses, lo que da lugar a la "tragedia", la ruina de todos los ganaderos.

Para evitar esta tragedia es necesaria la presencia de algún mecanismo de supresión de los comportamientos que rompen la situación de beneficio de todos los miembros del grupo. El comportamiento cooperativo, en este caso, no sería *evolutivamente estable*, pues el beneficio que proporciona es obtenido únicamente en la medida en que no se rompa el delicado compromiso de todos los ganaderos por no beneficiarse individualmente. Así, quien sigue limitando la cantidad de reses que posee (coopera) cuando otros la aumentan (no cooperan) tiene todas las de perder. Lo mejor que puede hacer en ese caso es aumentarla también, disminuyendo así su desventaja frente a otros ganaderos, pero precipitando la ruina aún más rápidamente.

El Dilema del prisionero.

Hemos mencionado el concepto de *estabilidad evolutiva*, proveniente de la incorporación de los métodos de la teoría de juegos al estudio de la evolución por selección natural. Desarrollada inicialmente por Von Neumann y Morgenstern (1953) e introducida en el estudio de la evolución por Hamilton (1967), Lewontin (1961) y principalmente por Maynard Smith y Price (1973), la teoría de juegos permite determinar cómo actúa la selección natural cuando el resultado de un comportamiento depende de la estrategia adoptada por el individuo y por el compañero (o compañeros) de interacción (Smith *et al.*, 1992). Las herramientas que proporciona la teoría de juegos resultan especialmente útiles para analizar la resolución de conflictos, dado que permiten determinar la mejor estrategia a seguir (si la hubiera) de entre las diferentes opciones que un individuo puede elegir.

Uno de los ejemplos más simples y de mayor importancia por sus implicaciones en multitud de ámbitos (Dawkins, 1976) es el conocido como *Dilema del prisionero*. Supongamos que dos delincuentes han sido detenidos por el atraco a un banco y son interrogados por un policía, que les ofrece dos opciones: declararse culpable o guardar silencio. Los beneficios o perjuicios derivados de cada una de estas dos opciones dependen a su vez de la opción que elija el otro prisionero, y ambos delincuentes no pueden comunicarse entre sí, por lo que deben calcular por separado cuál es la mejor opción a elegir.

Supongamos también que ambos se habían fugado de la cárcel, donde cumplían una condena de 30 años por un delito anterior. Como la policía no tiene pruebas para implicarlos en el robo del banco, les ofrecen una rebaja de condena (beneficio) de 5 años sobre esta

condena a cambio de acusar al otro, en cuyo caso le sumarían a éste, por el atraco al banco, dos años sobre la condena anterior (sanción = -2). Si ambos cooperan recibirán, en compensación por haber admitido el delito, una disminución de la condena de 3 años. Y si ninguno delata al otro, al no poder formalizar una acusación contra ellos se librarán de la condena por este delito, pero tampoco recibirán la rebaja sobre la condena de 30 años.

Veamos pues cómo quedaría representado este escenario en una matriz de pagos:

		Prisionero B	
		Cooperar con el otro prisionero	No cooperar con el otro prisionero
Prisionero A	Cooperar con el otro prisionero	3 , 3	-2 , 5
	No cooperar con el otro prisionero	5 , -2	0 , 0

En efecto, si el prisionero A cooperase con el otro prisionero (no le delatase), y éste a su vez también cooperase, ambos se encontrarían en la situación que mayores beneficios totales ($3+3$) reportaría. Pero, y aquí es donde comienza el cálculo estratégico para este prisionero, si decidiese cooperar pero su compañero no lo hiciera (recordemos que están incomunicados), se encontraría en la peor de las situaciones, pues recibiría la sanción y habría ayudado al otro a obtener el mayor beneficio. Cooperar con el otro no es, por lo tanto, una buena opción.

¿Qué ocurriría si decidiera no cooperar? Vemos que en el caso de que su compañero decida cooperar, sería él el que recibiría el mayor beneficio posible, lo que convierte a la no cooperación en una buena elección. A su vez, si el compañero hubiera decidido no cooperar, la mejor elección posible para el prisionero sería no haber cooperado tampoco, pues en caso contrario sería él el más perjudicado. Ello hace que la estrategia de no cooperar sea la mejor para ambos prisioneros. Ambos jugadores se decantarán por la opción de no cooperar aun sabiendo que, si hubieran cooperado, se habrían encontrado en la mejor situación para los dos (ambos conocen la matriz de pagos), lo cual pone de manifiesto que la mejor estrategia para el grupo no siempre es la mejor estrategia para el individuo.

Esta es la estructura típica del dilema del prisionero, cuyos valores empleados para componer la matriz de pagos no han de ser necesariamente los que hemos utilizado. Todo lo necesario para que nos encontremos ante un dilema del prisionero es que se cumpla lo siguiente para ambos actores (el juego sea simétrico):

		Prisionero B	
		Coopera	No coopera
Prisionero A	Coopera	C = compensación	S = sanción
	No coopera	B = beneficio	E = escarmiento

- (i) Si los dos cooperan, cada uno recibe C.
- (ii) Si uno coopera y el otro no, el que coopera recibe B y el que no coopera recibe S.
- (iii) Si ninguno coopera, cada uno recibe E, cuyo valor es tal que se cumple lo siguiente: $S < E < C < B$.

En nuestro ejemplo, por lo tanto, ambos prisioneros están, siempre que actúen tratando de maximizar los beneficios y de minimizar los perjuicios, condenados a no poder alcanzar el resultado óptimo. La dificultad es la misma que señalábamos para los casos de altruismo recíproco: el reto de asegurar que el compañero también coopere. Si logran encontrar la manera de ponerse de acuerdo, o de confiar plenamente en el otro, los dos prisioneros optarían por situarse en C, pero el desconocimiento sobre lo que el otro va a hacer les impide llegar a esa situación. Con estas condiciones, la cooperación no puede evolucionar.

Sin embargo, en las interacciones entre individuos en el mundo real pocas veces se dan estas condiciones. Los individuos suelen elegir a sus compañeros de interacción basándose a menudo en las interacciones previas con ese individuo, o en la observación de su comportamiento frente a las acciones cooperativas de otros (van Schaik, 2015). Esta es la situación que trataron de modelar Axelrod y Hamilton (1981) mediante la repetición de las interacciones entre prisioneros en un número determinado de veces. En este caso, los prisioneros desconocen el número de interacciones que van a tener pero, como pueden

comprobar lo que hace el otro, cabe la posibilidad de ir tanteándose entre sí de tal forma que surja una cierta confianza entre los dos. Ambos autores pidieron a varios expertos en teoría de juegos que propusieran estrategias para realizar una competición entre todas las propuestas y comprobar así cuál de ellas era la que obtenía mejores resultados en el dilema del prisionero. La que resultó ganadora fue la más sencilla de todas (Axelrod, 2006), conocida como *Tit for Tat* (TFT), que podemos traducir por *toma y daca* o simplemente *una por otra*. Esta estrategia consiste sencillamente en cooperar en la primera interacción, para luego copiar el comportamiento previo del otro. El jugador que sigue la estrategia TFT se perjudicará por una primera acción cooperativa si el otro jugador no coopera también, pero tras esta primera interacción fallida dejará de cooperar. Si, por el contrario, se encuentra con un jugador cooperativo, ambos gozarán de las ventajas de la cooperación, y si se diera el caso de que el oponente dejara de cooperar en algún momento, la estrategia TFT rompería de inmediato la cooperación, por lo que se minimizaría el perjuicio y el adversario perdería su posición de ventaja. La estrategia TFT premia de esta forma los comportamientos cooperativos del oponente y castiga las desviaciones de la situación de cooperación²⁰.

Estrategias evolutivamente estables (EEE).

Al estudiar las dificultades que surgen en el dilema del prisionero hemos hecho referencia a una cuestión de vital importancia para entender cómo la introducción de la teoría de juegos en el estudio de la cooperación favorece la comprensión de los procesos evolutivos. Los jugadores, tanto en la versión de una sola interacción como en la de varias, no pueden optar simplemente por cooperar siempre, aunque sea esta estrategia la que aporta un mayor beneficio (*situación óptima*) si es adoptada por los dos participantes. Podemos considerar provisionalmente esta estrategia de cooperar siempre como la *estrategia óptima*, entendida como la estrategia que lleva a la situación óptima para un conjunto de n individuos que interactúan potencialmente entre sí (una población).

²⁰ Algunas variaciones de la estrategia TFT consiguen aún mejores resultados. Una de ellas consiste en una estrategia de doble TFT o *Tit for Two Tats*, consistente en castigar cuando el jugador recibe dos engaños seguidos (Axelrod, 2006).

En la versión de una sola interacción, si los jugadores son racionales, el comportamiento cooperativo sería el comportamiento óptimo, pero al carecer de información sobre la acción del otro ambos deben optar por un comportamiento subóptimo (no cooperar), el cual, al menos, minimiza las sanciones. En la segunda versión, si un jugador adopta la estrategia TFT tiene posibilidades de alcanzar la situación óptima, pero sólo por medio de emplear una estrategia que es también subóptima (la estrategia TFT).

Ahora bien, puesto que la estrategia TFT vence al resto de estrategias en la segunda versión del dilema, podría parecer a primera vista que, aunque es subóptima, sería al menos *evolutivamente estable*. Maynard Smith y Price (1973) definen una estrategia evolutivamente estable (*evolutionarily stable strategy*) como aquella que, si es adoptada por todos los miembros de una población, ninguna otra puede invadir a dicha población. De esta manera distinguen entre estrategias puras ("utilizar siempre la misma regla para elegir la acción a realizar") y estrategias mixtas ("utilizar diferentes estrategias con una probabilidad p ") (*ibid.*, p. 17). Así, siendo $E(A,B)$ la variación promedio en la eficacia biológica para un individuo que utilice la estrategia A contra otro que utilice la estrategia B , una estrategia I es una *estrategia evolutivamente estable* (EEE) si para toda estrategia J tal que $I \neq J$ se cumple una de estas dos condiciones:

$$(1) \quad E(I,I) > E(J,I)$$

$$(2) \quad E(I,I) = E(J,I) \text{ y } E(I,J) > E(J,J).$$

Es decir, una estrategia I es una EEE cuando nos encontramos con una de estas dos situaciones:

- El incremento en la eficacia biológica proporcionado por I cuando se enfrenta consigo mismo es mayor que el proporcionado por J cuando se enfrenta con I .
- El incremento en la eficacia biológica proporcionado por I cuando se enfrenta consigo mismo es igual al proporcionado por J cuando se enfrenta con I , y además el incremento proporcionado por I cuando se enfrenta con J es mayor que el proporcionado por J cuando se enfrenta consigo mismo.

¿Es la estrategia TFT una EEE? Para que así sea vemos que ha de ser resistente a cualquier invasión una vez adoptada por todos los individuos. Veamos entonces qué ocurre en una población de no cooperadores cuando se introduce en ella un mutante TFT.

Tomemos como referencia para determinar el incremento o disminución de la eficacia biológica la matriz de pagos utilizada en la sección anterior y determinemos cuáles son los resultados de la interacción entre un individuo que siga la estrategia TFT y otro que siga la estrategia de nunca cooperar (NC).

<u>1ª interacción</u>		<u>2ª interacción</u>		<u>3ª interacción</u>	...
$(\text{TFT}, \text{NC}) = -2$	→	$(\text{TFT}, \text{NC}) = 0$	→	$(\text{TFT}, \text{NC}) = 0$	
$(\text{TFT}, \text{TFT}) = 3$	→	$(\text{TFT}, \text{TFT}) = 3$	→	$(\text{TFT}, \text{TFT}) = 3$	
$(\text{NC}, \text{TFT}) = 5$	→	$(\text{NC}, \text{TFT}) = 0$	→	$(\text{NC}, \text{TFT}) = 0$	
$(\text{NC}, \text{NC}) = 0$	→	$(\text{NC}, \text{NC}) = 0$	→	$(\text{NC}, \text{NC}) = 0$	

En la primera interacción, la estrategia TFT proporciona un perjuicio de -2 cuando interactúa con la estrategia NC y un beneficio de 3 cuando interactúa consigo misma. La estrategia NC proporciona un beneficio de 5 cuando interactúa con la estrategia TFT y 0 cuando interactúa consigo misma. En la primera interacción (o en situaciones de una única interacción), como hemos visto, la mejor opción consiste en seguir la estrategia NC.

Sin embargo, a medida que se van sucediendo las interacciones, los individuos que siguen la estrategia TFT van aumentando sus beneficios con respecto a los que siguen la estrategia NC. Como un individuo TFT dejará de cooperar con un NC, el resultado de dicha interacción en la segunda y sucesivas interacciones del juego será el mismo que el de las interacciones (NC,NC), mientras que las interacciones (TFT,TFT) seguirán proporcionando un beneficio para ambos. De esta forma, dado que los individuos TFT tendrán un incremento mayor en la eficacia biológica, la estrategia TFT invadirá la población.

Pero volvamos a la pregunta de si la estrategia TFT es una EEE. Según hemos visto, la estrategia TFT es capaz de desbancar a una estrategia no cooperativa, pero esto no es suficiente según la formulación de Maynard Smith y Price (1973). Recordemos que lo esencial para una EEE es que no pueda ser invadida por otra estrategia una vez ha sido adoptada por todos los miembros de una población. La estrategia TFT se defiende bien ante estrategias de tipo no cooperativo porque implica un plan de acción muy prudente, y a la vez muy rencoroso con quienes se aprovechan de los beneficios de la cooperación de otros.

Sin embargo esto no impide que en una población cuyos miembros han adoptado la estrategia TFT no puedan infiltrarse otras estrategias que sean muy cooperativas. Por ejemplo, una estrategia que consista en cooperar siempre (CS). Si todos los miembros han adoptado la estrategia TFT, marginarán a una estrategia no cooperativa, pero no podrán hacer lo mismo con CS. Puesto que los individuos TFT son máximamente cooperativos entre sí, si la población se compone sólo de ellos, en la práctica actuarán como CS, por lo que esta estrategia podrá ir permeando en la población (Dawkins. 1976; Boyd *et al.*, 1987). Podrá ir infiltrándose hasta el momento en que aparezca un mutante no cooperativo, cuando la estrategia CS se muestre en desventaja y acabe por ser reemplazada. Esto es, siguiendo la formulación anterior de Maynard Smith y Price, no se cumple (1), pues tenemos que

$$E(TFT,TFT) = E(CS,TFT)$$

ya que ambos cooperan en la primera interacción y continúan haciéndolo siempre. La eficacia biológica proporcionada por una TFT cuando se enfrenta a una CS es entonces la misma que cuando se enfrenta a otra TFT, ya que no hay diferencia en el resultado que se obtiene en la interacción. De igual modo tampoco se cumple (2), pues

$$E(TFT,TFT) = E(CS,TFT) \text{ pero } E(CS,TFT) \text{ no es mayor, sino igual a } E(CS,CS).$$

La estrategia TFT, por tanto, no es una EEE, ya que no es resistente a otras estrategias de tipo cooperativo (Hawkes, 1992).

Como vemos, la repetición de las interacciones introduce la posibilidad de que la cooperación sea una opción beneficiosa para los individuos de una población, ya que permite que estas estrategias cooperativas generen beneficios a largo plazo que superan a los beneficios a corto plazo de la no cooperación. La teoría de juegos refuerza por lo tanto la tesis de Trivers (1971) sobre el altruismo recíproco como una de las maneras en que puede evitarse el problema que toda situación de cooperación genera, el cual, como ya hemos mencionado, era que un individuo pueda beneficiarse más explotando la cooperación de los demás que cooperando con ellos. La estrategia TFT es la estrategia del altruismo recíproco, en la cual un individuo coopera con otro esperando que en un momento posterior éste último también coopere con él, no volviendo a cooperar con aquellos que no devuelven el favor.

Optimización de los rasgos.

Hemos mencionado que las estrategias evolutivamente estables pueden ser subóptimas desde el punto de vista de la maximización total de la eficacia biológica, pero óptimas con respecto a las condiciones ambientales (de tipo social) contra las que tienen que lidiar. En este sentido, puesto que al desviarse de ella un organismo tendería a obtener resultados más bajos en su eficacia biológica, podemos decir que una EEE, bajo condiciones de interacción social, es una *estrategia óptima* (la mejor a seguir). Esto conlleva que podamos entender a una EEE como una adaptación, pues como veíamos en el Capítulo 4, las definiciones no-históricas de adaptación entienden como tal al rasgo óptimo de entre un conjunto de alternativas posibles, siendo este el que reporta mayores beneficios en términos de eficacia biológica para un contexto determinado.

¿Quiere esto decir que en una población habrá de estar siempre presente un rasgo óptimo? Si seguimos la definición de Reeve y Sherman (1993, p. 9) por la cual una adaptación es aquella "variante fenotípica que resulta en una mayor eficacia biológica de entre un conjunto de variantes especificado en un entorno dado" (ahora podemos llamarla simplemente *rasgo óptimo*), si este rasgo no se encuentra más que en unos pocos individuos, o ni siquiera está presente en la población, habremos de concluir que estos individuos no están adaptados a la variable ambiental para la que se especifique tal rasgo óptimo. De esta manera, al no estar presente el óptimo, no podría hablarse de un organismo (o conjunto de organismos) *adaptado* a dicho entorno.

De igual forma, puesto que cuando el valor de las estrategias depende de cuál adopten los demás (selección dependiente de la frecuencia) la que resulta a largo plazo en un mayor beneficio son las EEE, la selección natural habría de propiciar su aumento de frecuencia en las sucesivas generaciones y su difusión progresiva a todos los individuos de una población, con lo que esta estrategia habría de ser finalmente la única presente. La realidad, sin embargo, dista de ser parecida a estas afirmaciones, ya que lo más frecuente es encontrar una mezcla de fenotipos diversos (variación intraespecífica).

¿A qué se debe, por tanto, la presencia de comportamientos subóptimos y el hecho de que no hayan sido reemplazados por una estrategia óptima gracias a la acción de la selección natural?

Análisis y modelos de optimización en Ecología del Comportamiento.

Hemos definido una estrategia óptima como aquella que repercute de manera más positiva en la eficacia biológica de entre un conjunto de alternativas posibles, lo cual es válido tanto para los escenarios en los que el valor de dicha repercusión depende de las estrategias de otros individuos como para aquellos en que estas últimas no tienen ningún efecto. Como hemos apuntado, *una EEE es una estrategia óptima en la medida en que, dado un conjunto de estrategias posibles, su elección sería la que reportaría un mayor beneficio a largo plazo*. Esto es, se constituye en una estrategia óptima únicamente cuando dicho reporte de beneficios depende de la frecuencia en que esta y otras estrategias tienen lugar y no sólo de la magnitud del beneficio que proporciona, cada vez que es empleada, en comparación con las demás. Por el contrario, cuando los beneficios reportados no dependen de las estrategias que otros individuos adoptan, la estrategia óptima será simplemente aquella que se traduzca en un mayor beneficio absoluto en eficacia biológica.

En el primer caso, como hemos indicado, la manera en que puede determinarse cuál de las estrategias posibles es la mejor a seguir es el empleo de las herramientas de la teoría de juegos. En el segundo caso (estrategias cuya repercusión en la eficacia es independiente de la frecuencia del resto de estrategias), la estrategia óptima suele determinarse mediante un tipo especial de análisis denominado *análisis de optimización*.

Este tipo de análisis es una de las herramientas más utilizadas por la EC, y a la vez una de las más controvertidas por las limitaciones y dificultades que conllevan (Driscoll, 2009). Desde la óptica de la EC, para determinar si un rasgo es o no una adaptación, según hemos mantenido, es preciso compararlo con aquel que se considere como el más ventajoso. Teniendo esto en cuenta, el establecimiento de este rasgo óptimo se lleva a cabo por medio del empleo de un modelo matemático que incluye los siguientes elementos (Smith *et al.*, 1992):

- Un *actor* u organismo que exhibe las variantes fenotípicas.
- El *conjunto estratégico*, o conjunto de los estados posibles del rasgo, al que ya hemos aludido.
- Una *divisa*, o aquello que se espera que sea maximizado en función de las características de los rasgos presentes en el conjunto estratégico, y que se correlaciona generalmente con la eficacia biológica.

· Un conjunto de *constricciones* que afectan al desempeño y al resultado de las distintas variantes.

Teniendo en cuenta estos elementos se lleva a cabo el análisis, para lo cual

(i) se realiza un mapeo de los valores de la divisa elegida sobre cada uno de los ítems del conjunto estratégico, y

(ii) se determina, en base al método analítico empleado, cuál de los miembros del conjunto estratégico, teniendo en cuenta (i), es el óptimo (Driscoll, 2009; Parker et al., 1990).

De esta forma un análisis de optimización no es más que la descripción de los valores fenotípicos que pueden tener los miembros de un determinado conjunto de rasgos T_1, T_2, \dots, T_n teniendo en cuenta las constricciones a las que están sometidos cada uno de ellos, permitiendo establecer la contribución de cada uno de los ítems a la eficacia biológica del organismo bajo las condiciones del entorno c_1, c_2, \dots, c_n y determinar así cuál de los miembros del conjunto estratégico es el que maximiza la eficacia biológica del organismo (Driscoll, 2009; Bull, 2010; Parker *et al.*, 1990).

No es difícil advertir entonces que todo análisis de optimización parte esencialmente de dos suposiciones: (S1) que para todo conjunto de condiciones ambientales c_1, c_2, \dots, c_n habrá un rasgo, o un grupo de rasgos, que será considerado superior en cuanto a la maximización de la divisa utilizada; y (S2) que la acción de la selección natural conduce hacia un estado de maximización de la eficacia biológica.

De esta manera, partiendo de S1, empleando (i) puede llevarse a cabo (ii), determinando qué rasgo T, o qué subconjunto de rasgos de igual valor en (i), es óptimo. Ello no permite, sin embargo, afirmar que la causa de la optimización sea la selección natural partiendo de S2, puesto que la existencia de un rasgo óptimo no conduce necesariamente a que éste sea el resultado de la acción de la selección natural. S2 es empleada para entender el papel de las constricciones cuando la observación empírica indica la ausencia de rasgos óptimos en una población.

Entendiendo que la selección natural opera conservando y difundiendo los rasgos que maximizan la eficacia biológica, es posible determinar los factores que intervienen en la ausencia de rasgos óptimos. Recordemos que la selección natural favorece a las variantes que conllevan un mayor beneficio en eficacia biológica de entre las que están presentes en

la población, no a la mejor desde un punto de vista ideal. De esta forma no tiene por qué siempre conducir a la conformación de organismos cuya interacción con el entorno en que se desenvuelven (social o ecológico) sea máximamente provechoso.

La acción optimizadora de la selección natural y los paisajes adaptativos.

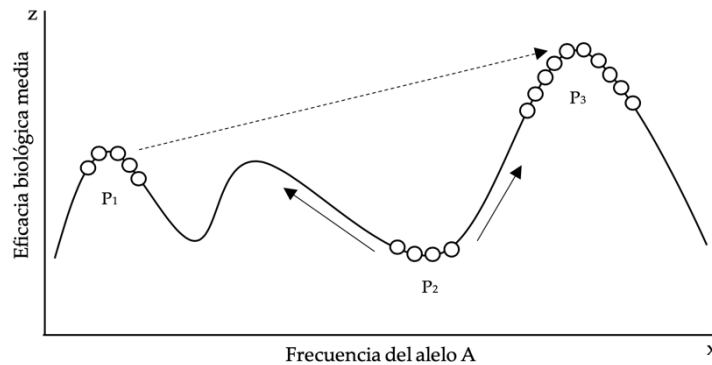
Una manera de representar este *empuje* de la selección natural hacia rasgos óptimos son los paisajes adaptativos o de eficacia biológica²¹ propuestos por Wright (1932a; 1932b). Éstos no son más que un gráfico que representa de manera tridimensional la relación existente entre la distribución de las frecuencias alélicas en dos locus cromosómicos y la eficacia biológica de un individuo o de una población. Los dos ejes que forman el "suelo" del paisaje (x e y) representan la frecuencia alélica en un locus, respectivamente, y el tercer eje (z) representa la eficacia de la combinación de las frecuencias alélicas en los dos locus. Se forma de esta manera una superficie irregular donde pueden identificarse picos (áreas de alto valor en z) y valles (áreas de bajo valor en z), que relacionan las frecuencias alélicas en los dos locus con la eficacia biológica que proporcionan (Orr, 2009). De esta manera, si partimos de S_2 , habremos de esperar que la selección natural incremente la eficacia biológica de una población, situándola en los picos de este "paisaje".

La selección natural puede ser entendida entonces como un proceso de escalada por las laderas de los picos, previniendo (seleccionando negativamente) aquellas desviaciones dirigidas hacia abajo de la localización media de los organismos, representados como nubes de puntos sobre el paisaje. La acción de la selección natural tenderá a agrupar a dichos puntos, acercándolos a la cumbre del pico más cercano (óptimo local), ya que los organismos que estén en una posición más alta, sea cual sea, se reproducirán con mayor frecuencia que los que se sitúen más abajo, lo que moverá progresivamente la nube de puntos hacia una posición media más alta (Figura 3). De esta forma, mientras siga existiendo variación y fidelidad de herencia (Godfrey-Smith, 2009a), se mantendrá el

²¹ La diferencia entre los paisajes adaptativos (*adaptive landscapes*) y los paisajes de eficacia biológica (*fitness landscapes*), radica en que en los primeros el eje z representa la eficacia biológica de genotipos individuales y, en los segundos, la eficacia biológica media de las poblaciones. Esta diferenciación, aunque problemática (Pigliucci *et al.*, 2006), no es siempre asumida por los biólogos evolutivos, que suelen referirse a los dos tipos de paisajes de manera indistinta.

empuje de escalada. La evolución de una determinada población depende, por lo tanto, de la estructura del paisaje adaptativo en que se halla (Pigliucci *et al.*, 2006).

Figura 3. Sección bidimensional de un paisaje adaptativo.



La población P_1 se encuentra situada en un *óptimo local*. Para acceder al *óptimo global* habría de atravesar dos zonas de baja eficacia biológica (valles), lo cual es altamente improbable. La población P_2 está situada en un valle, y la selección natural podrá dirigirla hacia el pico de la izquierda o de la derecha. La población P_3 está situada en el *óptimo global*.

¿Qué determina entonces la estructura de este paisaje adaptativo? Como hemos visto, para construir estos gráficos es necesario estimar el valor en eficacia biológica para cada uno de los valores en la frecuencia de los alelos, estimación que ha de realizarse cotejando cómo afectan las distintas constricciones a la eficacia biológica resultante. De esta forma, al incorporar ya los efectos de las constricciones, el paisaje adaptativo siempre mostrará los *óptimos posibles* (alcanzables) para los organismos.

Una vez se sitúen los organismos en estos picos será imposible que alcancen otra cumbre, a menos que intervengan procesos adicionales como la deriva genética o unas tasas de mutación y migración extremadamente altas. Las poblaciones, siempre que dispongan de suficiente tiempo, se encontrarán en torno a la cima de algún pico, el cual no ha de ser el *óptimo global* (aquel con el valor z más alto), sino generalmente el que se encuentre más cerca en la situación de partida. Una vez allí, para alcanzar otro pico, las poblaciones habrían de atravesar un valle (área con un valor z muy bajo), movimiento que la selección

natural se encarga de prevenir (Gilchrist *et al.*, 2001). En un paisaje adaptativo, por lo tanto, las condiciones iniciales, como la localización de partida y la tasa de variación junto a la fidelidad de la herencia, limitan los posibles estados finales del proceso.

De esta forma, cuando una población se encuentre en la cima de un pico que sea el óptimo local, tendrá muy difícil alcanzar el óptimo global (pico más alto), lo cual permite entender los casos en que los rasgos más frecuentes dentro de una población no son los óptimos de entre aquellos considerados en el conjunto estratégico.

En contra de esta interpretación, Gavrillets (2004) propone que el carácter aislado de los picos adaptativos no es más que el resultado de la excesiva simplificación que supone estimar la eficacia biológica exclusivamente en relación a dos alelos. Si consideramos las correlaciones en eficacia biológica que se establecen como resultado de la interacción de todos los genes, el resultado es un paisaje multidimensional en el que los picos quedan conectados entre sí por crestas, que hacen las veces de enlaces o puentes.

La diferencia más importante entre los paisajes tridimensionales y multidimensionales es que aunque las crestas que conectan genotipos de gran eficacia biológica son altamente improbables en tres dimensiones, dichas crestas son inevitables en los espacios genotípicos reales, los cuales tienen una dimensionalidad extremadamente grande. Esta propiedad lleva a una visión de los paisajes de eficacia biológica diferente a la que implica la descripción de Wright y a unas aproximaciones diferentes a la hora de describir (y modelar) los procesos de especiación y diversificación genética (Gavrillets, 2004, p. 82).

Los paisajes adaptativos han sido muy controvertidos en cuanto a la simplificación que establecen con respecto a la relación entre genotipo y eficacia biológica (Pigliucci *et al.*, 2006) (ya que requieren de una correlación uno a uno en los valores de presencia alélica y la supuesta eficacia biológica correspondiente), o la aparente fijeza del paisaje frente a unos organismos cambiantes (Godfrey-Smith, 2009a), lo que no tiene en cuenta cómo la evolución altera a su vez la supuesta correspondencia entre genotipo y eficacia biológica a lo largo del tiempo, lo que va modificando progresivamente la forma del paisaje.

Sin embargo, la cuestión que más interesa a la Ecología del Comportamiento no es exactamente la correspondencia existente entre la eficacia biológica y el genotipo, sino la que se establece entre la primera y el fenotipo (comportamiento), lo cual entraña una

dificultad adicional: cómo estimar correctamente la eficacia biológica incorporando los efectos de las constricciones genéticas, ambientales y de desarrollo, de manera que el paisaje describa adecuadamente el "terreno" adaptativo por el que puede ir desplazándose una población. Para conseguir esto ha de tener en cuenta no sólo la influencia del genotipo en la eficacia biológica, sino también la de su expresión (fenotípica), para lo cual ha de incorporar correctamente todos los factores que influyen en su conformación y desempeño.

Simpson (1944) modificó la propuesta de Wright, remplazando la variación genotípica representada en los ejes x e y por la variación fenotípica, confrontándola de nuevo con la eficacia biológica resultante. Los puntos representan así organismos poseedores de un determinado valor fenotípico y su correspondiente valor de eficacia biológica asociado a él (Pigliucci *et al.*, 2006). Esta versión, sin embargo, adolece de las dificultades prácticas a las que hemos aludido: junto a la dificultad de establecer un valor en eficacia biológica que sea adecuado para cada valor fenotípico, resulta muy problemático incorporar la medida en que la variación ambiental afecta al desempeño de los rasgos. Las constricciones de tipo ambiental son imprevisibles, lo que unido a la posible flexibilidad fenotípica del organismo hace muy difícil estimar el resultado en eficacia biológica para un rasgo fenotípico particular.

Debemos reconocer, sin embargo, que aunque presenten una visión excesivamente simplificada de la relación entre la acción de la selección natural y los valores fenotípicos (o genotípicos) y de eficacia biológica, los paisajes adaptativos aportan una comprensión bastante intuitiva de los procesos de optimización. En este sentido, puede decirse que cumplen, al menos, una función heurística (Skipper, 2004) en el estudio de las limitaciones de la optimización del comportamiento y de la presencia de maladaptaciones, lo que los convierte en una herramienta muy útil para estos propósitos.

Gracias a la herramienta de los paisajes adaptativos podemos entender ahora una de las suposiciones de la que parten los modelos de optimización, esto es, que la selección natural conduce a un estado de maximización de la eficacia biológica (S_2). Pero hemos de volver a preguntarnos a qué se debe entonces el hecho de que las poblaciones no sean homogéneas, no estén compuestas por entero de organismos con rasgos óptimos. En un entorno que se mantuviera estable a largo plazo la ausencia de variación sería lo esperable, pues la selección natural tendería poco a poco a situar a la población en la cima de un pico del paisaje adaptativo (difundiría el rasgo óptimo), con lo que cualquier desviación

(desplazamiento sobre el paisaje) conllevaría un movimiento descendente. ¿A qué podría deberse entonces la presencia de variación?

Unas tasas de mutación o de migración elevadas pueden introducir nuevos rasgos en la población, aumentando así la variación. Pero hay que tener presente que, cuando ésta aumenta, también lo hace la fuerza con la que actúa la selección natural. De esta manera, cuando la población está aún en un momento de ascenso, el aumento de la variación resulta positivo, la acerca más rápidamente a los picos del paisaje. Sin embargo, una vez situada en el pico, lo esperable sería que la selección natural redujese la variación interna al difundir el rasgo óptimo entre sus miembros. La introducción de nuevos rasgos por medio de la mutación o la migración podría alterar la prevalencia del rasgo óptimo aumentando la variación, pero a largo plazo la acción *correctora* de la selección natural acabaría por disminuirla. De esta manera, para que se produjera un movimiento descendente, las tasas de mutación o migración tendrían que ser altísimas, tanto como para que la acción de la selección natural no pudiera evitar la difusión de estos rasgos subóptimos, o al menos mantenerlos en una proporción residual.

Esta visión, sin embargo, constituye de nuevo una simplificación excesiva, ya que requiere que el entorno en el que se desenvuelve una población sea estable, y esto raramente ocurre salvo en condiciones experimentales. El entorno social y ecológico de los organismos es generalmente cambiante, lo cual va transformando progresivamente la correspondencia entre valores de eficacia biológica (o de una divisa particular) y valores de los ítems del conjunto estratégico. Ello puede provocar que la proporción de los rasgos presentes en la población vaya transformándose a lo largo del tiempo, explicándose así que, en un momento dado, coexistan rasgos diferentes (polimorfismo) al considerado como óptimo. Si el entorno para el que fueron seleccionados sufre una transformación, es posible que la selección natural no haya tenido suficiente tiempo para homogeneizar la distribución de los rasgos.

Dejando a un lado la inestabilidad del entorno, la variación puede deberse simplemente a que las constricciones que afectan a una población no lo hacen de la misma manera en todos sus miembros (Smith *et al.*, 1992): algunos de ellos pueden carecer temporal o permanentemente de las habilidades necesarias para maximizar la divisa seleccionada, o estar sujetos a constricciones propias que impidan establecer una comparación entre rasgos, como ocurre entre los miembros de sexo masculino y femenino.

Por último, como ya hemos comentado, es posible que el rasgo o estrategia óptimos dependan de aquellos presentes en el resto de la población. De esta manera, si no se dan las condiciones para que pueda tener lugar una EEE, la frecuencia relativa de los rasgos o estrategias pueden ir variando de manera cíclica, como ocurre en los casos de coevolución entre parásito y hospedador, en que la resistencia desarrollada por este último hace que los rasgos del parásito que maximizan su eficacia biológica no puedan ser mantenidos durante mucho tiempo (Abrams, 2001), lo cual da lugar a la coexistencia temporal de rasgos diferentes.

5.3. CULTURA Y COMPORTAMIENTO ADAPTATIVO EN LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO.

A lo largo de los anteriores apartados hemos podido comprobar cómo la aplicación de la teoría evolutiva a los comportamientos humanos conlleva entenderlos en tanto que *rasgos*, sujetos a la acción de la selección natural. Ello implica que el entorno en el que tienen lugar las presiones selectivas (sea cual fuere, actual o pasado, como veremos más adelante) ha de ser entendido como elemento crucial en la conformación de los mismos.

Visto así, en la medida en que exista variación en las respuestas a las necesidades de supervivencia de los organismos, la selección natural irá conformándolas de tal forma que se incremente el rendimiento (maximización) en la satisfacción de estas necesidades impuestas por el entorno, lo que se espera repercuta finalmente sobre la eficacia biológica del organismo. Lo cual lleva a afirmar que el comportamiento está, al menos en cierta medida, moldeado por la selección natural para maximizar la eficacia biológica.

Sin embargo, la estrategia fenotípica que adopta la EC aboga por obviar los mecanismos relacionados con la herencia y producción de los rasgos de comportamiento. ¿Cómo podemos abordar entonces la especificidad del fenómeno cultural desde una perspectiva estrictamente biológica?

5.3.1. LA ESTRATEGIA FENOTÍPICA COMO UNA "APROXIMACIÓN DE CAJA NEGRA".

Para responder a esta pregunta es preciso advertir ahora una particularidad metodológica asociada a la estrategia fenotípica, que circunscribe su utilidad a un ámbito muy delimitado de la investigación evolutiva. Como vimos, la adopción de esta estrategia supone declararse

agnóstico con respecto a los mecanismos que subyacen a los distintos comportamientos, para centrarse en las consecuencias que estos tienen en la eficacia biológica del organismo. Esto quiere decir, en otros términos, que la EC sostiene de manera metodológica una preferencia por las explicaciones distales (*ultimate explanations*) frente a las explicaciones proximales (*proximate explanations*).

Mayr (1961) y Tinbergen (1963) establecieron la distinción ya clásica entre los dos tipos de causas que conforman cualquier rasgo biológico. De esta manera, cualquier comportamiento es el resultado de la interrelación entre causas:

- Proximales: aquellas que refieren al estado del organismo y del entorno.
- Distales: aquellas que refieren a los orígenes evolutivos del rasgo.

Cualquier intento por explicar la causa de un comportamiento ha de distinguir por tanto entre estos dos tipos de causa, generándose así dos tipos diferentes de explicación. Las explicaciones proximales hacen referencia a la manera en que se genera el comportamiento, esto es, responden a la pregunta "*¿cómo se produce el rasgo?*" o "*¿qué mecanismos neurocognitivos o fisiológicos generan el rasgo?*". Las explicaciones distales, por el contrario, refieren a la función evolutiva del mismo, respondiendo así a la pregunta "*¿por qué el rasgo ha sido favorecido por la selección natural?*" (Scott-Phillips, 2011; Winterhalder *et al.*, 1992).

Podemos afirmar ahora que la estrategia fenotípica consiste en evitar las consideraciones sobre los mecanismos proximales que generan el comportamiento de que se trate, tratando de averiguar únicamente la incidencia del mismo sobre la eficacia biológica del organismo. El estudio del comportamiento mediante esta estrategia se asemeja así a una metodología particular, proveniente de la teoría de sistemas, consistente en obviar los detalles del funcionamiento interno de un elemento, considerándolo como una "caja negra" o elemento opaco. De igual manera que en la estrategia fenotípica, en una aproximación de caja negra sólo interesa cómo se comporta (*outputs* producidos) el elemento de que se trate, no cómo produce tal comportamiento. Se asume entonces que la manera en que lo genera no es relevante para entender la función que realiza en el sistema al que pertenece, por lo que se dejan a un lado los detalles internos del elemento. En la adopción de la estrategia fenotípica se asume de igual modo que ha de haber una conexión entre los mecanismos proximales y el comportamiento producido (*outputs*), pero se obvia

esta conexión para centrarse únicamente en la *función evolutiva* de los comportamientos producidos.

Puesto que los rasgos son seleccionados en función de que repercutan positivamente en la eficacia biológica de los organismos, a medida que el entorno de selección vaya cambiando, de igual modo cambiarán los rasgos que la selección natural mantenga y difunda. Cuando las condiciones del entorno cambian, los que resultaban óptimos en las condiciones pasadas no necesariamente habrán de ser óptimos en las nuevas condiciones, y generalmente otros rasgos (o nuevas configuraciones de los anteriores) serán seleccionados con mayor fuerza. Recordemos que la EC adopta la teoría de juegos en el estudio de la evolución del comportamiento, entendiendo que, cuando los resultados de las acciones de los organismos dependen de las acciones de los demás, los comportamientos óptimos son realizados en base a ciertas estrategias, las cuales habrán sido incorporadas de algún modo en el mecanismo de toma de decisiones del organismo. De esta manera, cuando analizamos las EEE no hicimos referencia a la manera en que dichas estrategias son implementadas, ni a cómo el organismo evalúa y decide cuál de ellas adoptar.

Para los defensores de la EC, de nuevo adoptando una aproximación de caja negra, la manera en que el organismo ajusta de forma adaptativa su comportamiento a los cambios del entorno es mediante lo que denominan como *estrategias condicionales* (Gardner, 1987; Smith, 2000; Tomkins, 2007). Estas estrategias tienen la forma: "en el contexto X, comportarse de manera A; en el contexto Y, comportarse de manera B; en el contexto Z, comportarse de manera C;...". Una vez implementadas estas estrategias condicionales el organismo puede comportarse de manera flexible, acompañando los cambios en el entorno con un cambio en el comportamiento. Por supuesto, tal flexibilidad depende a su vez de que los mecanismos neurofisiológicos que producen el comportamiento sean capaces de generar uno que sea adecuado en cada contexto, pero incorporar estos detalles, según los defensores de la estrategia fenotípica, supondría entrar en aspectos aún no del todo claros. Bastará entonces con considerar el comportamiento como una respuesta adaptativa a la variación ambiental: desde un punto de vista evolutivo y siguiendo esta estrategia, lo único que importa es que el comportamiento sea apropiado para el contexto en el que habita.

Ha de aceptarse entonces una cierta correlación entre las características del entorno en el que se desenvuelve un organismo y el comportamiento que exhibe. Contextos diferentes dan lugar al *despliegue* de comportamientos diferentes, habiendo sido estos últimos

seleccionados previamente por su contribución a la eficacia biológica del organismo. Entorno y comportamiento están, por tanto, ligados por la acción de la selección natural.

En el caso de las especies no humanas, los estudios que evidencian cómo la mayoría de los comportamientos están ajustados a las demandas del entorno son numerosísimos. En nuestra especie, sin embargo, la enorme variación de comportamiento exhibida entre poblaciones indica una flexibilidad conductual extremadamente alta, lo que nos lleva a una cuestión esencial: ¿es la variación conductual humana el resultado del carácter adaptativo y flexible del comportamiento humano? O dicho de otro modo: ¿en qué medida afecta la diversidad de contextos ambientales a la diversidad de comportamientos humanos?

5.3.2. EL PAPEL DE LOS MECANISMOS PROXIMALES EN LA EXPLICACIÓN DE LA CONDUCTA HUMANA.

Es preciso tener en mente que la adopción de la estrategia fenotípica conlleva obviar los mecanismos proximales que intervienen en la adaptación, por lo que asume que la selección natural actúa sobre los mecanismos neurocognitivos en que están incorporadas las estrategias independientemente de cómo sean estos (Mcnamara *et al.*, 2006). Sin embargo, la pregunta que nos hacíamos antes refiere directamente a los detalles de la relación entre entorno y comportamiento, no entre comportamiento y eficacia biológica, lo que sitúa su respuesta en el nivel de los mecanismos proximales.

Aunque entrar en los detalles de la producción neurocognitiva del comportamiento humano nos alejaría de los objetivos de esta investigación, podemos diferenciar entre tres categorías de mecanismos generales que intervienen en la manera en que las estructuras neurocognitivas producen comportamiento adaptativo²². El hecho de que un organismo se comporte de manera adaptativa puede deberse entonces a que su configuración

²² Con respecto al tema que nos ocupa, no entraremos aquí a establecer el alcance de estos mecanismos (especialmente los de tipo genético y de desarrollo) sobre la conducta humana, cuestión que entronca con el debate sobre el determinismo genético y que suscita problemas prácticos y metodológicos lejos aún de estar resueltos en el campo de la filosofía. Bastará aquí con poner de manifiesto que la posibilidad de que los mecanismos de aprendizaje, especialmente los de aprendizaje social, den lugar a comportamientos con una dinámica y características particulares hace necesario tenerlos en cuenta en la explicación de la conducta humana. Si esto es así, no basta con tratarlos simplemente como otro tipo de mecanismo proximal de adaptación.

neurocognitiva sea el resultado de mecanismos *genéticos*, mediante los cuales genera comportamientos innatos, en respuesta o no al entorno. Otra posibilidad es que sea el resultado de mecanismos *epigenéticos y de desarrollo*, esto es, producto de la regulación en la expresión del genoma o de las constricciones impuestas por el entorno en la configuración del fenotipo, entendiendo por tal a las estructuras neurocognitivas. Finalmente, es posible que el comportamiento haya sido adquirido mediante algún mecanismo de *aprendizaje individual*, o por medio del *aprendizaje cultural o social*.

La EC, por lo general, asume que la flexibilidad de los mecanismos proximales da lugar a la variación en los rasgos de comportamiento (Audet, 2017) y, por lo tanto, es innecesario diferenciar entre ellos. Veamos, sin embargo, que si tenemos en cuenta la distinción entre mecanismos proximales a la hora de abordar la relación entre entorno y comportamiento, nos encontramos con consecuencias que hacen necesario matizar esta afirmación.

Una de las tesis centrales de la EC es la que afirma que "la variación en las condiciones ecológicas predice la variación en las estrategias de comportamiento" (Nettle, 2013, p. 1032), pero la variación en estas condiciones ecológicas no tiene sin embargo por qué afectar del mismo modo a los mecanismos proximales antes citados. Tomemos como ejemplo el tiempo de reacción de estos mecanismos frente a los cambios ambientales.

Cuando las condiciones ambientales se modifican, las nuevas presiones selectivas sobre los genes dan lugar a un cambio en las proporciones génicas de una manera relativamente lenta, por lo que generalmente se necesitan varias generaciones para que se extiendan los nuevos rasgos adaptativos por una buena parte de la población. Por el contrario, los cambios producidos por medio de los mecanismos epigenéticos o de desarrollo tienen lugar en el transcurso de la vida del organismo, aunque su reversibilidad es limitada y generalmente no son heredables. Mucho más rápidos son los que refieren a los mecanismos de aprendizaje, que pueden tener lugar inmediatamente después del cambio en el entorno y cuya reversibilidad es muy alta.

Estos mecanismos, sin embargo, no actúan de manera aislada. Los rasgos, incluidos los comportamientos, son generalmente el resultado de la interacción entre varios mecanismos proximales, de tal forma que la manera en que se produzca la respuesta a los cambios del entorno dependerá del grado de influencia de cada uno de ellos sobre dicha respuesta. No basta entonces con afirmar que el cambio ambiental dará lugar al cambio de estrategias, porque la producción de estas nuevas estrategias dependerá del grado de flexibilidad que

posea el organismo, lo cual dependerá a su vez de cuáles sean los mecanismos proximales que tengan un mayor peso en la adaptación de dicho organismo al entorno.

Aunque el organismo sea capaz de generar nuevas estrategias de comportamiento adaptadas a las nuevas condiciones del entorno, el ritmo al que sea capaz de producirlo es un factor crucial a la hora de determinar sus posibilidades de supervivencia. De igual forma es importante tener en cuenta que la flexibilidad supone un elevado coste (por ejemplo, energético) al organismo, por lo que existe una presión selectiva contra ella (Ghalambor *et al.*, 2010). A su vez, no todos los rasgos de un organismo exhibirán la misma flexibilidad, y aunque los rasgos de comportamiento muestran *generalmente* flexibilidad y reversibilidad, también existen diferencias de grado (Sih, 2004).

Pero no todos los comportamientos son flexibles ni reversibles. Cuando hablamos de la flexibilidad conductual de un organismo podemos referirnos a la flexibilidad propia de los rasgos de comportamiento o a la del repertorio conductual del mismo. Esto es, podemos decir que un organismo se comporta de manera flexible porque un determinado comportamiento exhibido es capaz de modularse en respuesta a los cambios en el entorno; o podemos indicar que el organismo posee recursos conductuales suficientes como para cambiar un comportamiento por otro y ajustarse así a los cambios.

La flexibilidad de los rasgos de comportamiento depende de su *norma de reacción*, o la manera en que su estado cambia en relación al estado del entorno. Se distingue entonces entre rasgos *canalizados*, o insensibles a la variación en el entorno y cuyo estado es relativamente constante; y rasgos *plásticos*, cuya expresión es variable (Machery, 2018; Stearns, 2014; Dingemans *et al.*, 2009). La flexibilidad conductual del organismo puede depender de que los comportamientos que exhiba posean una norma de reacción variable, aunque no necesariamente la misma: algunos rasgos variarán de manera continua o progresiva en relación a los cambios en el entorno, y otros lo harán de manera abrupta (Stearns, 1989). Sin embargo, dicha flexibilidad conductual tan sólo depende de que este sea capaz de ajustar su conducta a los cambios en el entorno, lo cual puede hacerse variando las propiedades o el estado del rasgo, o también alternando entre comportamientos invariantes. Si el organismo utiliza alguna referencia del entorno como indicador de que debe alternar un rasgo por otro, aunque los comportamientos exhibidos sean invariantes, se estará comportando de manera flexible.

Como vemos, la flexibilidad conductual es el resultado de la acción de mecanismos que difieren en su modo y tiempo de reacción frente a los cambios en el entorno. Ello hace que para entender y predecir el alcance de la capacidad adaptativa de una especie sea necesario comprender los procesos subyacentes a la producción del comportamiento flexible. De esta forma, aunque la estrategia fenotípica sea una estratagema, un heurístico para evitar entrar en detalles engorrosos y simplificar los modelos que no todos los investigadores suscriben de manera literal, la EC actual está en condiciones de evitarla e incorporar detalles más precisos en el estudio del comportamiento adaptativo (Heyes, 2016; Brown, 2013; Borgerhoff Mulder, 2013; West *et al.*, 2013; Barrett, 2013). El conocimiento de la acción de los mecanismos que dan lugar a la flexibilidad conductual es crucial, pues aunque la flexibilidad conductual sea adaptativa no todas las especies la exhiben en el mismo grado. Si queremos llevar a cabo un estudio riguroso del comportamiento humano que profundice en nuestra especificidad es esencial entender qué mecanismos están implicados en la flexibilidad de la conducta, por lo que la estrategia fenotípica ha de tomarse con cautela. Este paso abre la puerta al estudio de la relación entre los mecanismos de aprendizaje cultural y la adaptación del organismo al entorno.

5.3.3. LAS DIFERENCIAS CULTURALES COMO RESULTADO DE LA FLEXIBILIDAD ADAPTATIVA LOCAL EN LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO.

Pocos dudan de que el comportamiento humano es extremadamente variable. Nuestra especie ha colonizado prácticamente todos los hábitats de nuestro planeta, siendo capaz de residir en diferentes entornos con condiciones extremas de temperatura, humedad, recursos y orografía. Casi todas las regiones de la tierra están habitadas por nuestra especie (a excepción, quizás, de la Antártida, aunque disponemos de los medios técnicos para hacerlo), desplegando un repertorio conductual como ninguna otra. Tan sólo el orden de los roedores (Rodentia) tiene un rango geográfico y ecológico similar al nuestro²³, con la

²³ La rata de alcantarilla o rata noruega (*Rattus norvegicus*) posee un rango geográfico similar al nuestro, pero ello se debe precisamente a que habita en entornos creados por el hombre (ciudades, explotaciones agrícolas, etc.). Lo mismo ocurre con algunos parásitos intestinales y con ciertos ácaros (Boyd, 2018).

diferencia de que este orden está compuesto de más de dos mil especies, cada una fuertemente especializada, y la nuestra es una única especie (Boyd, 2018).

Si comparamos el modo de subsistencia o la organización social de un grupo de cazadores-recolectores de la etnia !Kung de Namibia, un grupo de pescadores Yupik del sur de Alaska, y otro de agricultores de la Alpujarra granadina, las diferencias son palpables. Ahora bien, según la EC, las estrategias de comportamiento varían en relación a las condiciones ecológicas, de tal modo que estas suelen producir comportamiento adaptativo para el entorno en el que el organismo se desenvuelve. La diversidad de modos de subsistencia o de organización social a la que aludimos sería así el resultado de la flexibilidad de los mecanismos proximales que producen el comportamiento, pues *los diferentes contextos ecológicos en que estos grupos humanos se desenvuelven demandan soluciones conductuales diferentes*. La vida bajo las condiciones ecológicas del desierto del Kalahari, del Mar de Bering o de las cumbres de Sierra Nevada requiere de encontrar soluciones para problemas distintos, por lo que los diferentes grupos humanos han de manifestar comportamientos que se ajusten a unas condiciones ambientales concretas que no siempre son válidos si estas condiciones cambian. El comportamiento adaptativo, en una especie como la nuestra que habita en entornos tan diversos, ha de serlo entonces de manera *local*.

Vimos antes cuáles eran los mecanismos proximales que dan lugar a comportamiento adaptativo. Podemos afirmar ahora que las diferencias en el comportamiento adaptativo local de los diferentes grupos humanos han de ser producidas por estos mismos mecanismos proximales. La variabilidad de los comportamientos humanos podrá explicarse entonces aludiendo a diferencias genéticas, de desarrollo (incluyendo las epigenéticas) o de aprendizaje individual o cultural.

La similitud genética de las poblaciones parece descartar el componente genético en la explicación de la variabilidad conductual humana. La flexibilidad conductual depende de sofisticadas estructuras neurocognitivas que son propias de nuestra especie y que están presentes en todas las poblaciones humanas, cuya conformación obedece por tanto, a la expresión de nuestro genoma. Sin embargo, la reducida variabilidad genética existente entre los grupos humanos, debida en parte al abundante flujo e intercambio genético entre poblaciones, dificilmente da cuenta de las enormes diferencias a nivel conductual (Long *et al.*, 2003). De igual modo, como vimos anteriormente, el tiempo de reacción de los

mecanismos genéticos es generalmente muy lento, lo cual descarta su implicación en aquellas situaciones en las que el cambio conductual tiene lugar de manera muy rápida, como en los casos de cambio en los patrones de comportamiento tras el contacto entre poblaciones. Igualmente, los estudios sobre el proceso de aculturación en niños adoptados a edad temprana por padres pertenecientes a sociedades diferentes muestran que éstos no suelen presentar dificultades a la hora de adquirir los rasgos de comportamiento de la sociedad de acogida (Richerson *et al.*, 2005).

Las diferencias pueden estar tal vez inducidas por mecanismos de desarrollo o epigenéticos. Por ejemplo, Quinlan (2007) ha mostrado cómo las decisiones sobre el esfuerzo parental en el cuidado de la prole o la edad del destete son sensibles a ciertos factores ambientales presentes en el desarrollo madurativo de ésta, como la presencia de patógenos o la escasez de alimentos. Otros (Belsky *et al.*, 1991) proponen que las condiciones sociales interfieren en las estrategias reproductivas. En un estudio realizado por Nettle *et al.* (2009) se muestra una correlación entre factores ambientales presentes en la edad temprana de las mujeres (bajo peso al nacer o bajo nivel de cuidado parental) y su desarrollo madurativo, lo que afecta a la edad de reproducción. Otros estudios conectan la esperanza de vida al nacer con la edad de reproducción (Low *et al.*, 2008). Estos trabajos, a pesar de sus limitaciones derivadas del uso de métodos correlacionales no siempre capaces de excluir explicaciones alternativas (Nettle, 2011), apuntan a la necesidad de tener en consideración a los mecanismos de desarrollo en la explicación de la conducta humana y no excluirlos de antemano, pues la influencia de éstos en el caso de otras especies de mamíferos (Cameron *et al.*, 2008), o las presiones selectivas para la existencia de estos mecanismos en determinados contextos (Nettle, 2011) apoyan la plausibilidad de los mismos.

Sin embargo, los mecanismos que mejor explican las diferencias en el comportamiento humano son, sin duda, los de aprendizaje. La flexibilidad adaptativa que proporcionan estos es muy superior a la de cualquier mecanismo genético o de desarrollo. Por medio del aprendizaje, individual o cultural, es posible generar un cambio relativamente rápido en el comportamiento como reacción a un acontecimiento ambiental (Pearce, 2008), lo que confiere a estos mecanismos una ventaja en los entornos con un alto grado de dinamismo: por ejemplo, los caracterizados por cambios azarosos en las condiciones climáticas, o por la distribución aleatoria de recursos, depredadores, etc. La variabilidad conductual a la que aludíamos antes y el ritmo al que las poblaciones son capaces de adaptarse a condiciones

ambientales diversas apuntan a una preponderancia de estos mecanismos frente a los dos anteriores. Así, dado que, como hemos afirmado, diferentes contextos demandan soluciones conductuales diferentes, y puesto que una misma especie (la nuestra) es capaz de habitar en entornos radicalmente diferentes, el foco del análisis sobre la capacidad adaptativa de nuestra especie ha de ponerse sobre los mecanismos de aprendizaje. Las causas de las diferencias entre los distintos grupos o sociedades humanas habrá que buscarlas en los procesos de aprendizaje, más que en los procesos de desarrollo o de tipo genético.

Queda aún sin resolver, sin embargo, la cuestión de si estas diferencias son el resultado de una diferente adaptación al entorno. Una cosa es afirmar que las diferencias entre sociedades se deban a la capacidad de generar comportamientos diversos (flexibles), pero de esto no se deriva que lo sean como respuesta a las demandas del entorno. En consecuencia, podemos afirmar ahora, integrando lo ya desarrollado hasta ahora, que para la ECH estas diferencias son entendidas como resultado de un proceso selectivo, que da lugar a la optimización de las estrategias de comportamiento en función de cómo afecten a eficacia biológica cuando son confrontadas con las variaciones en el entorno local. De esta forma la ECH se compromete con la afirmación de que los rasgos de comportamiento presentes en las distintas poblaciones evolucionan en la medida en que son el resultado de la adaptación al entorno en el que éstas habitan (Mesoudi *et al.*, 2006).

5.3.4. VARIABILIDAD EN LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO COMO RESPUESTA ADAPTATIVA LOCAL.

Uno de los ejemplos aducidos sobre estos rasgos culturales en tanto que resultado del proceso de adaptación al entorno es el de los diferentes sistemas de apareamiento o de emparejamiento que se observan en las distintas sociedades humanas (Borgerhoff-Mulder, 1987; Smith, 1998). Las posibles combinaciones de emparejamiento entre hombres y mujeres son equiparables a aquellas entre machos y hembras de otras especies animales (Borgerhoff-Mulder, 1987), las cuales han sido ampliamente estudiadas y clasificadas por la etología y la EC. Pueden encontrarse así emparejamientos *monógamos*, en los que los dos progenitores se dedican al cuidado de la prole; *polígamos*, cuando uno de los progenitores se aparea con varios individuos del sexo opuesto, dentro de los cuales puede diferenciarse entre emparejamientos *poligínicos* y *poliándricos* dependiendo de si este

individuo es el macho o la hembra, respectivamente; y *promiscuos*, donde los individuos tienen múltiples parejas reproductoras de manera más o menos aleatoria (Sanz, 2003; Carranza, 1994). Desde una perspectiva biológica, estas combinaciones no serían más que el resultado de un intento por maximizar el éxito reproductivo individual tanto por parte de los machos como de las hembras (Davies *et al.*, 2012), bajo una serie de factores que afectarían al sistema de emparejamiento óptimo en cada población.

Factores fisiológicos (o de historia de vida). Los machos y las hembras suelen realizar una inversión desigual en la producción de gametos, lo que lleva a la conformación de un fenómeno conocido como anisogamia, consistente en la producción de gametos de tamaño diferente y su posterior fusión en el acto reproductivo. Las hembras suelen producir gametos grandes, lo que permite acumular nutrientes para garantizar la supervivencia del cigoto, mientras que los gametos masculinos son muchísimo más pequeños. Esta diferencia en tamaño limita a su vez la cantidad de gametos que pueden producirse, siendo así que las hembras producen generalmente un número reducido de ellos. Según Parker *et al.* (1972) tales diferencias son el resultado de presiones selectivas distintas, como consecuencia de una carrera armamentística entre individuos que siguen la estrategia de invertir muchos recursos en unos pocos gametos y otros que tratan de aprovecharse de la inversión realizada por aquellos. Esto conlleva (Trivers, 1972) que quienes realizan una menor inversión en la producción de cada gameto tengan una mayor tasa potencial de reproducción, ya que con la misma cantidad de recursos pueden producir un número mayor de éstos. Los machos, al ser sus gametos relativamente más pequeños, generan una cantidad mayor en comparación con las hembras, lo que les permite generar potencialmente muchos más cigotos. De esta manera cada uno de los dos sexos maximizará su potencial reproductivo siguiendo estrategias diferentes: en el caso de las hembras, aumentando la tasa de recursos que son empleados en la viabilidad y supervivencia de la descendencia, mientras que para los machos la mayor tasa de reproducción se conseguirá al fecundar al mayor número posible de hembras. Ambos sexos buscarán, por tanto, obtener el máximo éxito reproductivo, y para ello intentarán que la pareja invierta lo máximo posible: los machos tratarán de reducir su inversión y aprovechar la de las hembras para así aumentar el número de éstas a las que fecundan, mientras que las hembras tratarán de que el macho restrinja sus esfuerzos reproductivos con otras hembras y dedique todos sus recursos a la crianza de la prole.

Factores sociales. Puesto que la hembra suele ser la que realiza una mayor inversión en términos de nutrientes y tiempo por cada cría, la deserción del macho en la crianza, cuando

esto supone un riesgo para la supervivencia de la prole, le supone por lo tanto un mayor coste. Esto hace que para las hembras la deserción sea una mala estrategia (Carranza, 1994). Sin embargo, para los machos ocurre a la inversa: los beneficios de desertar y que la hembra se encargue de la crianza, para dedicarse así a fecundar a otras hembras, son mayores. De esta manera la deserción será una estrategia que la selección natural favorezca más fuertemente entre los machos que entre las hembras (Maynard-Smith, 1977). Las hembras deberán ajustar sus preferencias de apareamiento hacia un macho adecuado, siendo así más selectivas que éstos, quienes deberán centrar sus esfuerzos en no reducir su potencial reproductor empleando sus recursos en una prole que no sea la suya (Sanz, 2003).

Factores ecológicos. Teniendo solamente en cuenta los factores fisiológicos y sociales mencionados parecería que la mejor y única estrategia a seguir sería la de la deserción por parte de los machos, habiéndose de resignar las hembras a la crianza en solitario. Sin embargo, existen ciertas restricciones ecológicas que van a alterar este esquema en el caso de las especies que requieren de cuidados parentales en edades tempranas. La estrategia a seguir por parte de cada sexo variará en función de lo que la pareja haga, ya que la ventaja potencial de la deserción depende de si el otro deserta o no a su vez. Como vemos, esta situación es del mismo tipo de la que analizamos cuando estudiamos el dilema del prisionero desde la perspectiva de la teoría de juegos, ya que la deserción es ventajosa siempre y cuando el otro participante no deserte, pues ambos comparten el mismo objetivo (la supervivencia de la prole), pero están apremiados a desertar (en mayor medida en el caso de los machos, aunque las hembras también se beneficiarían si la mayor inversión la realizaran aquellos, ya que podrían dedicarse a producir una nueva prole). Si ambos desertaran la prole moriría, de tal forma que ambos habrían malgastado una parte de su potencial reproductivo (mayor en el caso de las hembras). Sin embargo, la deserción no es siempre la norma en la naturaleza. Como hemos apuntado más arriba, es frecuente encontrar sistemas de apareamiento que no casan con la idea de que la deserción por parte de los machos es siempre la mejor estrategia. Para Emlen y Oring (1977), son las condiciones ecológicas las que determinan la configuración de estos sistemas de emparejamiento, en función de dos tipos de factores:

- La distribución espacio-temporal de los recursos, lo que supondrá que éstos puedan ser monopolizados o no.

· La distribución espacio-temporal de los individuos de ambos sexos, principalmente la de las hembras, de tal forma que sea posible seguir o defender a un conjunto de ellas e impedir el acceso a los competidores.

En cuanto a la monogamia, este sistema será una buena estrategia para la hembra, ya que el macho dedicará sus recursos exclusivamente a la crianza de su prole. Pero debido a lo que hemos mencionado antes, parecería que desde el punto de vista del macho esta es una estrategia subóptima, ya que podría alcanzar un mayor éxito reproductivo si invirtiera estos recursos en aparearse con más hembras. De esta manera la monogamia habrá de aparecer en aquellos entornos en los que la poligamia (que haría aumentar el éxito reproductivo de uno de los dos sexos) sea desventajosa frente a un sistema monógamo o existan restricciones ecológicas que limiten su frecuencia. Surgirá entonces en los casos en que los machos tengan que contribuir con todos sus esfuerzos a la crianza de la prole (ya que de otro modo ésta perecería y el resultado sería el mismo que el de la deserción), junto con el hecho de no poder monopolizar ni los recursos ni las hembras debido a la distribución espacio-temporal de éstos.

Esto provoca que la proporción de sistemas de apareamiento monógamos frente a polígamos difiera entre las aves y los mamíferos, dado que en estos últimos la desigualdad en términos de inversión parental es más desfavorable para las hembras que en el caso de las aves, donde el crecimiento de los embriones no requiere del aporte exclusivo de la hembra. En los mamíferos es la hembra la que aporta de manera directa los nutrientes necesarios para el desarrollo del embrión y sobre quien recae el esfuerzo de la lactancia tras el parto, lo cual disminuye la inversión relativa de los machos y les deja un mayor margen para distribuir sus esfuerzos entre varias hembras. En las aves la desigualdad en la inversión parental es menor ya que el desarrollo y crecimiento de la prole se realiza de forma extrauterina y ambos sexos pueden contribuir de la misma manera a la obtención de recursos. Dada esta semejanza en la contribución de los progenitores, los machos obtienen poco beneficio en la deserción si los costes de la crianza son altos y pueden contribuir activamente en la búsqueda de recursos, y al mismo tiempo las hembras evitarán aparearse con machos que ya se hayan apareado con otras hembras. De esta forma la monogamia en las aves es mucho más frecuente, al contribuir a un mayor éxito reproductivo para ambos progenitores (Lack, 1968), además de que las restricciones ecológicas para implicarse en un sistema polígamo hacen a éste menos deseable (Birkhead, 1987; Birkhead *et al.*, 1998).

La poligamia es por lo tanto el sistema de apareamiento más frecuente entre los mamíferos (Low, 2000). Dentro de ésta, la modalidad más extendida es la de la poliginia, debido a las diferencias en inversión parental que ya hemos apuntado²⁴. Cuando los recursos o las hembras pueden ser monopolizados y defendidos frente a los intrusos, los machos que puedan hacer esto tendrán un mayor éxito reproductivo apareándose con varias hembras. Mediante su monopolización podrán aparearse con las hembras que accedan a los lugares en que se encuentren recursos, o impedirán a otros machos que accedan a ellos. Por el contrario, si los recursos no pueden ser monopolizados, pero sí las hembras, podrán custodiarse éstas en forma de harenes y evitar que otros machos copulen con ellas.

Los machos, en esta situación, aumentarán su éxito reproductivo. ¿Ocurre lo mismo desde el punto de vista de las hembras? Partiendo del supuesto de que las hembras sean libres de aparearse con el macho que elijan, hacerlo con uno que ya se ha apareado con otras hembras y rechazar a otro que aún no lo haya hecho acarrea ciertas consecuencias. La más notoria es que los recursos que éste le ofrezca habrán de ser compartidos con las demás hembras y sus respectivas proles, por lo que es posible que le sean insuficientes para alimentar a la suya. Un macho que no se haya reproducido con otras hembras sería entonces una apuesta más segura. Sin embargo, en los casos en que la monopolización de los recursos sea posible, los machos más sanos y fuertes serán los que acaparen los de más valor o cantidad, mientras que los machos más débiles o jóvenes tendrán que conformarse con los de peor calidad o cantidad. Una hembra que decida aparearse con uno u otro tipo de macho, tratando de maximizar su éxito reproductivo (estrategia óptima), habrá de estimar el valor de los recursos que puedan ofrecerle.

Orians (1969) modeló esta situación estableciendo lo que denominó "umbral de la poliginia" (Figura 4). Este modelo representa la correlación idealizada entre el éxito reproductivo medio de una hembra, tanto para un emparejamiento monógamo como si se incorpora a un conjunto de hembras ya apareadas con un determinado macho, y la calidad del entorno (recursos) que controla el macho con el que se va a aparear, dando por supuesto que el primero está influido por el segundo. Para que la elección de aparearse de forma poligínica le sea conveniente a una hembra desde el punto de vista de su éxito reproductivo,

²⁴ El caso contrario, en el que una sola hembra se aparee con varios machos (poliandria), es mucho menos frecuente.

dicho éxito ha de ser al menos igual al que obtendría si se emparejara de manera monógama, pues de otra manera estaríamos frente a un caso de comportamiento maladaptativo.

Cuando la calidad de los recursos monopolizados por los machos aumenta, el éxito reproductivo de las hembras que se reproducen con él no suele sufrir un incremento similar. Como vemos en la Figura 3 se requiere una gran diferencia en la calidad del entorno (flecha *b*) para producir una pequeña variación (flecha *a*) que haga provechosa desde el punto de vista reproductivo la opción de convertirse en la segunda hembra para un macho. La distancia que representa en el modelo esta diferencia de calidad en el entorno necesaria para hacer de la poliginia una mejor opción (flecha *b*) es el "umbral de la poliginia". En el modelo representado puede observarse cómo, en un entorno con recursos de calidad *c*, la poliginia representa una peor opción para una hembra que la de buscar un macho aún no emparejado. Sólo cuando optar por un sistema reproductivo poligínico conlleva tener acceso a mejores recursos que repercutan en un mayor éxito reproductivo, será conveniente para una hembra decantarse por un macho que distribuya sus recursos entre varias hembras. Por supuesto, la monogamia con un macho que custodie estos recursos sería lo deseable; pero si no es posible, bastará con que el éxito reproductivo de la hembra sea mayor, aunque tenga que compartir los recursos con otras, para que aparearse con él sea una opción preferible a hacerlo con uno monógamo.

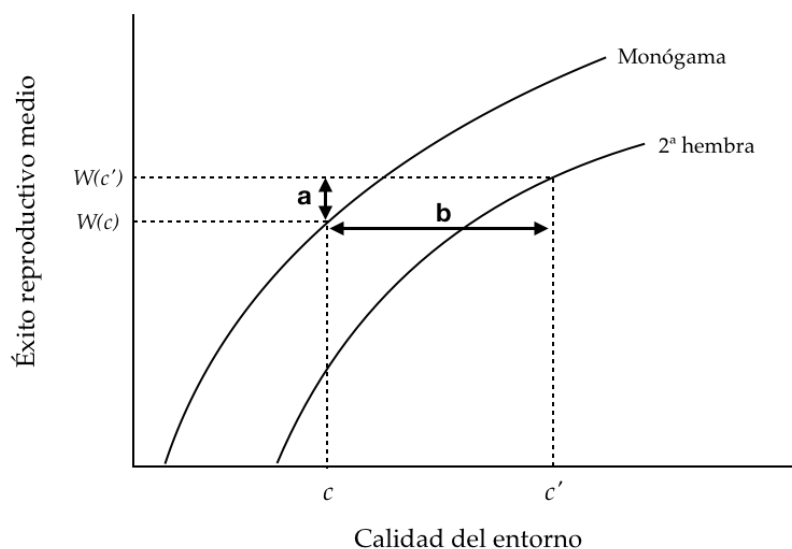


Figura 4. Umbral de la poliginia. Para que se produzca una diferencia a en eficacia biológica para un sistema poligínico es necesaria una diferencia *b* en la calidad del entorno. Modificado de Orians (1969) y Borgerhoff Mulder (1992).

Desde esta óptica, por lo tanto, los diferentes sistemas de apareamiento son el resultado de los esfuerzos de los individuos tratando de maximizar su éxito reproductivo (Davies *et al.*, 2012). Las diferencias ecológicas de los entornos que habitan los grupos humanos posibilitan la adopción de un sistema de apareamiento u otro; de esta manera, desde los supuestos de la EC, los individuos tratarán de ajustar su comportamiento reproductivo adoptando aquél que maximice su eficacia biológica *para ese entorno*. En los estudios sobre sistemas de apareamiento en animales no humanos, su correlación con las diferencias fisiológicas, sociales y ecológicas está bien documentada (Borgerhoff Mulder, 1992), siendo así que el sistema más frecuente entre los mamíferos, por las razones ya mencionadas, es el de la poliginia. Y en los humanos, como cabría esperar por pertenecer a esta clase, es la "estrategia por defecto" (Low, 2000, p. 66). ¿Significa esto que pueden aplicarse a nuestra especie los modelos que analizan la adopción de un determinado sistema de apareamiento en el mundo animal?

Numerosos estudios muestran la correlación entre el control diferencial de los recursos por parte de los hombres y el número de parejas reproductivas a las que acceden (Strassman, 2000; Grossbard, 1976), lo cual sugiere que el modelo del umbral de la poliginia puede ser valioso a la hora de analizar los casos humanos (Borgerhoff Mulder, 1992). Cuando los recursos pueden ser monopolizados por los machos, el modelo de Orians sugiere que aquellos que defiendan recursos muy atractivos (por su calidad o por su cantidad) aumentarán el número de parejas reproductivas. Los recursos que posee un hombre, su riqueza, incrementan generalmente su éxito reproductivo y el número de parejas sexuales potenciales, y en algunas poblaciones humanas esta correlación entre riqueza y número de parejas sexuales es muy acusada. Borgerhoff Mulder (1987, 1990) mostró cómo entre los Kipsigis el número de esposas que un hombre tiene se correlaciona con los recursos que posee, generalmente el tamaño de las tierras de cultivo y de pasto. Asimismo, las mujeres Kipsigis suelen elegir a sus esposos según los recursos que puedan ofrecerles, sin tener en cuenta el número de esposas que ya posean; esto redundará muchas veces en el perjuicio de éstas, ya que la incorporación posterior de nuevas esposas se traduce generalmente en una disminución de su éxito reproductivo.

Como vimos, del modelo del umbral de la poliginia se deriva que cuando los recursos que necesitan las hembras pueden ser monopolizados por los machos, la calidad de estos

recursos determinará el acceso a las hembras disponibles. Esta predicción se cumple en el caso de los Kipsigis: las mujeres suelen preferir a los hombres ya casados frente a los solteros si el tamaño de las tierras que poseen les permite criar a un número mayor de hijos. El tamaño de estas tierras influye en la disponibilidad de alimentos en los hogares (Borgerhoff Mulder, 1987), lo que se traduce en un mayor número de descendientes y en mayores posibilidades de supervivencia. De esta manera, la cantidad de recursos que posea el hombre se constituye en el factor determinante del éxito reproductivo de las mujeres.

La poliginia es la forma de emparejamiento más común en las sociedades no industrializadas (Ember, 1974; Murdock, 1981), siendo muy frecuente entre las sociedades hortícolas, donde las mujeres constituyen la mayor fuerza de trabajo y los hombres se dedican a las tareas militares y políticas (Richerson *et al.*, 1996). Generalmente se observa en entornos son muy productivos, con recursos que puedan ser defendidos por los hombres frente a los demás, y en los que su intervención en la crianza de la prole no sea necesaria; aunque raramente es la única forma de emparejamiento, y casi siempre suele coexistir con un cierto porcentaje de emparejamientos monógamos (Ember *et al.*, 2007).

Sobre los factores que explican la presencia de un tipo de emparejamiento u otro se han propuesto varias hipótesis. Uno de estos factores sería una supuesta inclinación natural por parte de los hombres a tener un número mayor de parejas sexuales, aspiración que podrían satisfacer los hombres más poderosos y acomodados de la sociedad (Linton, 1936). La presencia de la poliginia se explicaría entonces por las relaciones de poder y fuerza que tuvieran lugar en la sociedad, las cuales permitirían a algunos hombres satisfacer sus impulsos. Esta explicación, sin embargo, resulta insatisfactoria en la medida en que no contempla la posibilidad de la poliginia sea un sistema del que las mujeres puedan sacar provecho, entendiendo que se constituye exclusivamente a través de la explotación sexual de las mujeres por parte de los hombres (Koktvedgaard, 2008).

Para Whiting (1964) y Clignet (1970) la poliginia está asociada a las exigencias de los tabúes postparto. Cuando éstos prohíben las relaciones sexuales con las mujeres lactantes durante un tiempo muy prolongado, los hombres buscarían emparejarse con más mujeres para saciar así su frustración sexual y al mismo tiempo aumentar su éxito reproductivo. La duración de estos tabúes viene a ser mayor en entornos con poca disponibilidad de proteínas (MacCormack, 1982), en los cuales un mayor tiempo de lactancia contribuye a maximizar la supervivencia de la prole (Koktvedgaard, 2008), lo que incrementa las posibilidades de

que los hombres busquen parejas alternativas. Según Ember *et al.* (2007) esta hipótesis queda invalidada en la medida en que no tiene en cuenta la posibilidad de que éstos puedan tener relaciones con otras mujeres sin la necesidad de incorporarlas al hogar mediante el matrimonio: la posibilidad de tener relaciones extramatrimoniales hace entonces innecesaria la poliginia si el hombre busca satisfacer su deseo sexual. Esta crítica, no obstante, necesita ser matizada. Aunque las relaciones extramatrimoniales sean posibles, el grado en el que estas relaciones son socialmente aceptadas difiere entre distintas sociedades, ya sea a través de la censura moral o religiosa, o simplemente por la coerción social frente a conductas que puedan considerarse indecorosas y de mala reputación. Las diferencias sociales, culturales y religiosas influyen en el grado en que las relaciones extramatrimoniales son toleradas dentro de una población, por lo que la simple posibilidad de realizarlas no puede ser un impedimento para el surgimiento de una forma de emparejamiento institucionalizada y socialmente aceptada como la poliginia. No obstante, esta crítica sí es acertada en la medida en que las relaciones poligínicas conllevan generalmente un elevado coste, ya que el esposo, o su familia, suele pagar a la familia de la novia un "precio" por ella (*bride price*, o *excrex*) que en algunos casos, como los Kipsigis, puede suponer hasta un tercio de los recursos de que disponga (Borgerhoff Mulder, 1987). Una relación extramatrimonial, esporádica y sin ningún compromiso adicional, es ciertamente mucho más rentable si lo que se busca es simplemente descargar el deseo sexual, aunque los costes sociales si dicha acción es descubierta dependerán de las peculiaridades culturales de la sociedad que se trate.

Otras hipótesis tratan de explicar la existencia de la poliginia debido a la desproporción entre mujeres y hombres en edad de matrimonio. Para Ember (1974) esto puede deberse a la alta mortalidad masculina causada por la guerra, así como a la diferencia de edad a la que ambos sexos se casan (Ember, 1984), situaciones ambas que moverían a las mujeres a aceptar el matrimonio con un hombre ya emparejado. No obstante, Ember *et al.* (2007) reconocen que estos casos son normalmente circunstanciales, fruto de perturbaciones locales que ocasionan un desequilibrio temporal, lo que limita su aplicabilidad al conjunto de poblaciones humanas.

Betzig (1986) considera que la riqueza y el estatus dentro de la jerarquía social posibilitan a ciertos individuos aumentar el número de parejas, siendo así la poliginia el resultado de las desigualdades en la distribución de los recursos. Estos permiten a unos pocos controlar y mantener un harén, estando limitados el resto de individuos a la

monogamia. Esta hipótesis viene apoyada por la constatación de que incluso dentro de las sociedades consideradas igualitarias, los logros personales o el estatus social están generalmente asociados a la poliginia (Chagnon, 1979). Es necesario tener en cuenta, sin embargo, que el grado de acumulación de recursos por parte de unos pocos individuos viene determinado en gran medida, en las sociedades tradicionales o no industrializadas, por la productividad de los entornos ecológicos en que se desenvuelve una población (Crook *et al.*, 1988). Así, mientras que la poliginia suele ser muy frecuente en poblaciones que habitan entornos muy productivos, la monogamia y la poliandria son más frecuentes en los entornos con recursos muy limitados, en los que los hombres han de contribuir más activamente en la crianza de la prole (Low, 2000).

Una de las hipótesis más sorprendentes es la que afirma que la poliginia no es sino una estrategia evolutiva para hacer frente a la influencia de los patógenos. Low (1990) y Ember y Low (2007) proponen que las áreas con una mayor incidencia en la salud debida a patógenos favorecen los sistemas de emparejamiento que resultan en una mayor variabilidad genética en la descendencia, aumentando así la probabilidad de resistencia a éstos. En los entornos en que sea difícil saber qué fenotipos son los más adecuados para resistir a los patógenos, ya sea por su imprevisibilidad en el tiempo o por sus efectos, la mejor estrategia para conseguir la supervivencia de la prole es conseguir la mayor variabilidad genética posible para ella. De esta manera, en las zonas de alta exposición a patógenos, se observa que en las sociedades tradicionales la monogamia está ausente, que los hombres son más propensos a emparejarse con mujeres externas al grupo (exogamia) y que estas mujeres raramente están emparentadas entre sí (Low, 2000).

Estas características apuntan a una búsqueda de mayor variabilidad en la descendencia por parte del hombre. Por un lado, una relación poligínica le permite obtener una prole genéticamente más diversa. Por otro, si sus parejas no están emparentadas entre sí esta variabilidad genética aumenta, de ahí que el tipo de poliginia asociado a estas zonas con un alto nivel de patógenos sea del tipo no-sororal (las mujeres emparejadas con un mismo hombre no son hermanas). Las mujeres, a su vez, optarán por un emparejamiento poligínico en la medida en que accederán a los hombres mejor dotados, ya que pocos serán apropiados para resistir a los patógenos cuando su incidencia es alta, y es probable que estos hombres estén ya emparejados. De esta manera la elección de la pareja es extremadamente importante, siendo así que el emparejamiento de un hombre con varias esposas puede ser

indicativo de su calidad como hombre fértil y saludable, información que puede ser utilizada para decidir con cuál emparejarse.

5.3.5. COMPORTAMIENTO MALADAPTATIVO.

Como vimos al final del apartado 5.2.4., al integrar la teoría de juegos y los modelos de optimización en el estudio evolutivo del comportamiento, la existencia de variación dentro de las poblaciones podía explicarse: (1) por la presencia de unas tasas de mutación o mutación muy elevadas; (2) debido a que el entorno para el que se seleccionaron los comportamientos ha cambiado y la selección natural no ha tenido tiempo para evitar la coexistencia de distintas variantes; (3) por la diferente incidencia de las constricciones que afectan a la consecución del comportamiento óptimo; o bien por (4) la presencia simultánea de diferentes estrategias igualmente óptimas. De esta manera, desde el enfoque de la EC no sólo se afirma que la variación del entorno conlleva una variación en las estrategias de comportamiento, sino también que estas estrategias tenderán a acercarse al óptimo descrito por los modelos de optimización (Grafen, 2006). Para cada problema del entorno existirá entonces una o varias soluciones ideales óptimas, hacia la que las soluciones particulares, por efecto de la selección natural sobre las consecuencias que producen en la eficacia biológica, habrán de aproximarse. Los comportamientos que se conservan han de ser así ventajosos desde el punto de vista de la eficacia biológica, o al menos neutrales, pues de lo contrario la selección natural se habría encargado de eliminarlos. De esta manera se espera de los individuos que se comporten tratando de maximizar su eficacia biológica, por lo que la presencia de comportamiento maladaptativo, entendido como aquel que incide negativamente en su eficacia biológica, es una anomalía que requiere de una explicación adicional.

En el estudio del comportamiento maladaptativo desde enfoques evolucionistas es preciso tener en cuenta que estos enfoques se comprometen con un concepto de adaptación que puede ser diferente (Capítulo 4). En función del concepto que tengamos en mente (histórico o de utilidad actual) un mismo rasgo podrá ser considerado como adaptación o no, dependiendo de si entendemos que aquello que lo conforma como tal es la existencia de un proceso histórico de selección o su contribución actual a la eficacia biológica del organismo. De igual modo, al asumir un concepto de adaptación u otro, la explicación de por qué un rasgo es considerado como una maladaptación será también diferente.

Este es el problema de fondo que subyace a los debates sobre la adaptatividad de los rasgos por parte de los diferentes enfoques evolucionistas. La ECH defiende que el comportamiento humano, en la actualidad, es casi siempre adaptativo, debido a su compromiso con la existencia de estrategias condicionales implementadas en los mecanismos de toma de decisión que dotan de una flexibilidad extraordinaria a nuestra especie. De esta manera la selección natural favorecerá los rasgos que proporcionen una mayor contribución a la eficacia biológica, esto es, tiendan a optimizarla sea cual sea su historia selectiva, y por lo tanto la identificación del comportamiento maladaptativo requerirá del uso de los modelos de optimización, para descartar que aquello que a primera vista pudiera parecer un comportamiento maladaptativo no contribuya indirectamente de forma positiva en la eficacia biológica. Desde la EC se espera, por tanto, que el comportamiento desplegado sea casi siempre adaptativo, ya que la acción de la selección natural en el presente tenderá a eliminar los comportamientos maladaptativos.

La respuesta más enérgica a esta afirmación ha venido por parte de la Psicología Evolucionista (PE) y su defensa de que gran parte de los comportamientos humanos son subóptimos en los entornos actuales. La PE defiende que el comportamiento humano actual es producido por módulos cognitivos que evolucionaron como respuesta a problemas específicos del entorno que habitaron nuestros antepasados (*entorno de adaptación evolutiva*, o EAE), por lo que, en la medida en que el entorno actual difiera de aquél, la mayoría de los *outputs* conductuales no se corresponderán con las demandas que imponga el nuevo entorno. De esta manera, puesto que la selección natural no habría tenido tiempo para reajustar los comportamientos a los nuevos problemas a los que se enfrentan los humanos actuales, éstos reaccionarían a los *inputs* ambientales con una respuesta desfasada o desajustada; esto es, subóptima (Tooby *et al.*, 1992; 2015; Cosmides *et al.*, 1992).

Podemos distinguir cuatro componentes en esta crítica. En primer lugar, centra la explicación de la adaptatividad del comportamiento en los mecanismos psicológicos que lo producen. Para la PE, los comportamientos no pueden ser considerados como adaptaciones en la medida en que la acción de la selección natural no les alcanza directamente, pues estos no son heredables por vía genética (Buller, 2005): el alcance de la selección natural se limita a los mecanismos que *producen* tales comportamientos. Éstos no serían más que el resultado de la operación de esos mecanismos, los cuales sí podrían ser considerados propiamente como adaptaciones. En este sentido, afirmar que la poliginia u otro sistema de emparejamiento es una adaptación al entorno es un sinsentido (Symons,

1989): serán adaptaciones los mecanismos psicológicos que producen una preferencia por uno u otro modo de emparejamiento.

En segundo lugar, mantiene que dichos mecanismos psicológicos han sido seleccionados para resolver problemas específicos. O dicho de otro modo, que estos mecanismos producen respuestas que han sido ajustadas por la selección natural para responder a necesidades adaptativas pertenecientes a un ámbito muy preciso y delimitado. Para los defensores de la PE, la selección natural no puede diseñar un mecanismo cognitivo que elabore respuestas satisfactorias para todos los entornos posibles, ni mucho menos para satisfacer una tarea tan indeterminada como la de maximizar la eficacia biológica, por lo que favorecerá, por un lado, la *división modular* de los mecanismos cognitivos, y por otro, la *especialización* de los mismos en una tarea bien delimitada. De esta manera lo que se espera de la conducta humana desde un punto de vista evolutivo no es flexibilidad sino rigidez, y por ello la presencia de entornos novedosos producirá multitud de comportamientos maladaptativos. El hecho de que los modos organización social, cultural y económica de nuestra especie sean muy variables se deberá más bien a la poderosa capacidad de respuesta que proporciona la multitud de módulos cognitivos y su compleja interconexión (Tooby *et al.*, 1992), lo que permite obtener información relevante del entorno y producir una conducta apropiada, pero sin ninguna garantía de que ésta se aproxime a la conducta óptima para dicho entorno.

Tercero, el entorno de selección para las capacidades cognitivas humanas se limita a las características ecológicas y sociales a las que hubieron de hacer frente los humanos en el Pleistoceno. Por lo tanto, y puesto que la acción de la selección natural queda restringida a los mecanismos cognitivos, el hecho de que un comportamiento actual resulte no ser maladaptativo en un entorno novedoso será muy probablemente fruto de la casualidad.

Cuarto, que esto último es debido a que la selección natural no ha tenido tiempo suficiente, desde el fin del Pleistoceno hasta nuestros días, para operar sobre los mecanismos cognitivos que lo producen.

En referencia a la primera cuestión debemos decir que la EC no defiende que los comportamientos en sí mismos sean heredables, sino las estrategias condicionales de comportamiento, sin entrar en detalles sobre su implementación en los mecanismos proximales o los mecanismos de herencia que los reproduzcan en las sucesivas generaciones (Borgerhoff Mulder, 2007). Los defensores de la EC aluden al carácter

hipotético e inobservable de los módulos cognitivos defendidos por la PE, de tal manera que su inaccesibilidad hace más conveniente el estudio del comportamiento evitando referir a sus mecanismos de producción. De igual modo, y teniendo en cuenta que es poco probable que tales módulos sean los únicos responsables la producción del comportamiento (sin tener en consideración la interacción de los mecanismos psicológicos con la dinámica social y cultural), el foco de las explicaciones evolutivas no podría ponerse exclusivamente en ellos sino en la correspondencia (más amplia) entre el comportamiento desplegado y su incidencia en la eficacia biológica (Smith *et al.*, 2000).

Symons (1989) limita el alcance de las explicaciones evolutivas a los mecanismos psicológicos, en la medida en que son estos los que verdaderamente muestran diseño adaptativo. Como la mayoría de psicólogos evolucionistas, se empeña por poner de manifiesto que la teoría de la evolución por selección natural es esencialmente una teoría de la adaptación entendida en sentido histórico. En esta línea, afirma que lo que se entiende por adaptación en la EC²⁵ «difiere de la noción de adaptación que es común en la biología evolutiva moderna [...]. En la biología evolutiva moderna, se considera normalmente que una adaptación es un aspecto de un fenotipo (estructura, comportamiento, fisiología o mente) que fue diseñado por la selección natural para servir a una función específica» (*ibid.*, p. 132). De esta manera, poner foco exclusivamente en los comportamientos no aportaría nada en la comprensión del diseño fenotípico, pues éstos han de ser producidos por ciertos mecanismos psicológicos con un componente genético que haya posibilitado un proceso de selección. Una explicación que parta de la constatación de que un comportamiento maximiza la eficacia biológica, si no se complementa con una descripción del mecanismo psicológico que lo produce, carece del componente que la constituye como una explicación evolutiva. Así, si no existen uno o varios mecanismos psicológicos especializados en la producción de un comportamiento, dicho comportamiento no es una adaptación ni su efecto, por lo que el estudio de su incidencia en la eficacia biológica del organismo es irrelevante desde un punto de vista evolutivo. De esta manera, defiende que «[e]n el estudio de la adaptación, la cuestión clave no es si una característica fenotípica dada influye en el

²⁵ Symons hace referencia a la noción de adaptación utilizada en lo que denomina "Antropología Darwinista", que viene a corresponderse con la rama de la antropología que adopta los planteamientos evolucionistas aportados por la Ecología del Comportamiento.

éxito reproductivo, sino más bien si el éxito reproductivo diferencial influyó históricamente en la forma de la característica fenotípica» (p. 137).

Esta afirmación tan contundente responde a una posición extrema que en la práctica no es mantenida por todos los psicólogos evolucionistas, pero refleja el grado en el que la EC y la PE mantienen posiciones dispares con respecto a cuestiones metodológicas y conceptuales que son centrales en el estudio del comportamiento. Para Borgerhoff-Mulder (2007) son varias las razones por las que es importante tener en cuenta los estudios que analizan la incidencia de los rasgos en la eficacia biológica frente a los que se centran en el diseño, entre las cuales destacan que, en primer lugar, los rasgos de comportamiento no son inherentemente adaptativos o maladaptativos, sino que son favorecidos o no dependiendo del contexto selectivo; segundo, que la evaluación de las hipótesis evolutivas requiere de análisis comparativos que permitan determinar qué rasgos serán favorecidos por la selección natural; tercero, estos estudios permiten descubrir presiones selectivas en conflicto y determinar cómo los rasgos son moldeados por la selección natural; y, por último, para confirmar o rechazar la afirmación de la PE de que muchos rasgos de comportamiento actuales son maladaptativos es imprescindible medir la incidencia en la eficacia biológica de los rasgos en los entornos actuales.

Smith *et al.* (2000), por su parte, responden a las críticas de la PE aduciendo simplemente que el criterio de maximización de la eficacia biológica, en general, suele predecir mejor el comportamiento que el de la búsqueda de un objetivo específico. Esta maximización de la eficacia biológica habría de deberse, como hemos comentado, a la capacidad humana de exhibir comportamiento flexible en entornos muy diferentes. Justo aquí incide la segunda crítica de la PE puntualizada más arriba acerca de la imposibilidad de la selección natural para diseñar mecanismos cognitivos de carácter general. Smith *et al.* (2000) consideran que la maximización de la eficacia biológica como mejor predictor del comportamiento puede deberse a que la selección natural ha favorecido, en los entornos variables, a los mecanismos que permiten sopesar diferentes objetivos en función de las necesidades de dicho entorno. En la misma línea, Reeve *et al.* (2007) afirman que «la selección habrá favorecido inexorablemente a los sistemas nerviosos que, de media, computaron de manera precisa las consecuencias en eficacia biológica presente y futura de las posibles acciones alternativas en cada entorno social y que causaron que el individuo eligiera el comportamiento que maximizaba la eficacia biológica prevista» (p. 91).

No obstante, podemos juzgar estas afirmaciones como excesivamente vagas. Aun partiendo del agnosticismo que impone la estrategia fenotípica, resulta desmedido no entrar en detalles sobre las operaciones cognitivas del sistema nervioso cuando se hace referencia a su papel evolutivo, ni reparar en las posibles restricciones a las que éstas se enfrentan. En este sentido la crítica de la PE es difícil de solventar para la EC, que no tiene más remedio que apoyarse en la estrategia fenotípica para no abogar por esta búsqueda de la maximización de la eficacia biológica en cualquier entorno más que como un heurístico para formular hipótesis adaptativas (Smith *et al.*, 2000).

La crítica que incide en el desfase adaptativo de los comportamientos no es, por el contrario, tan nociva para la EC. Para ésta, la versatilidad adaptativa de nuestra especie, que nos ha permitido colonizar entornos extremadamente diversos tanto en la actualidad como durante el Pleistoceno, apunta a que los mecanismos psicológicos no son tan rígidos como para provocar que nuestros comportamientos yerren al tratar de conseguir resultados beneficiosos (Smith *et al.*, 2000). Pero, del mismo modo, el hecho de habitar en entornos tan diversos apunta a que el entorno de adaptación evolutiva o EAE que defiende la PE no es tan diferente a los entornos actuales. Para la PE, el EAE se corresponde con las características ambientales y sociales que afectaron a los homínidos durante el Pleistoceno (Tooby *et al.*, 2015), características que, sin embargo, están lejos de ser tan homogéneas como para poder inferir que nuestros rasgos actuales son el resultado de una especialización para *un* determinado estilo de vida. En este sentido, el Pleistoceno abarca un enorme espacio de tiempo en el que las condiciones sociales y ambientales fueron muy variables, por lo que no es posible establecer con seguridad cuáles fueron las que supuestamente forjaron la estructura de la mente de nuestra especie. Tooby *et al.* (1992) indican que este EAE se corresponde con el entorno y las condiciones de vida de los cazadores-recolectores en este período de tiempo. Es preciso, sin embargo, hacer varias precisiones al respecto.

Primero, durante el Pleistoceno fueron varias las especies de homínidos que se sucedieron y coexistieron, sin que se sepa aún con seguridad cuáles son las relaciones filogenéticas que se establecen entre dichas especies. Las primeras especies pertenecientes a este período muy probablemente tenían estilos de vida muy diferentes a los de las últimas en aparecer (Irons, 1998), lo que impide identificar a un período tan grande de tiempo con un sistema social determinado. De igual modo, no se conoce con seguridad cuáles de estas especies de homínidos son los ancestros directos de nuestra especie, por lo que las afirmaciones sobre el EAE han de tomarse con cautela (Buller, 2005). En segundo lugar,

las poblaciones homininas no han habitado siempre en entornos con las mismas condiciones ambientales y ecológicas. La primera radiación del género *Homo* fuera de África se produjo al menos durante el Pleistoceno Inferior (en torno a 1,85 m.a.), como demuestran las evidencias fósiles de yacimientos como el de Dmanisi en Georgia, aunque otros yacimientos, como el de Yiron en Israel apuntan a que pudo haberse producido incluso medio millón de años antes, a finales del Plioceno (Cela-Conde *et al.*, 2013). Si consideramos el rango geográfico alcanzado por *Homo erectus*, cuya presencia se extiende hasta China y el sudeste asiático (Klein, 2002; 2009), difícilmente puede aceptarse que se enfrentara a unas presiones selectivas homogéneas en todos estos hábitats, o que interactuara con los mismos «parámetros ambientales específicos», como defiende Symons (1990, p. 431). En lugar de ello, las migraciones fuera de África de ciertas poblaciones de *Homo sapiens* dieron lugar a cambios, como en el color de la piel o en la dieta (Hawks, 2007), que muy probablemente fueron el resultado de la exposición a nuevas presiones selectivas. La defensa de un estilo de vida cazador-recolector como característica del EAE obvia a su vez el hecho de que este estilo de vida presenta a su vez un alto grado de variabilidad interna, presentando características muy diversas entre sí (Little *et al.*, 2015), en la medida en que pueden encontrarse en entornos extremadamente dispares, como desiertos, bosques tropicales o entornos árticos (Laland *et al.*, 2002).

Por último, responder a la cuestión acerca de si ha habido suficiente tiempo o no para el surgimiento de nuevas adaptaciones en nuestro linaje desde el comienzo del Holoceno es una cuestión doblemente empírica. Por un lado, conlleva responder a la cuestión de si aproximadamente 10.000 años es tiempo suficiente, teniendo en cuenta el tiempo de generación de nuestra especie, para que surjan nuevos rasgos adaptativos; esto es, si es *posible* que ocurra. Por otro, exige presentar *evidencias* de la presencia de rasgos actuales que estaban ausentes en las poblaciones anteriores. Para la EC, como hemos visto, la adopción de un concepto no-histórico de adaptación permite evadir esta segunda cuestión. Aquellos rasgos que incidan más positivamente en la eficacia biológica serán considerados adaptaciones para un entorno determinado, por lo que el estudio de la adaptación se centrará, no en la identificación, sino en el análisis de sus consecuencias. De este modo nada importa la presencia de un rasgo en una especie ancestral si no se conoce la manera en que dicho rasgo contribuyó a la eficacia biológica de sus portadores, lo cual dependerá de las demandas del entorno. Por todo ello, desde la óptica de la EC, de poco sirve señalar la existencia de rasgos de comportamiento novedosos en los humanos actuales, en la

medida en que los cambios en el entorno darán lugar al despliegue de comportamientos diferentes. Por el contrario, en relación a la primera cuestión, si nos atenemos a la perspectiva de la PE y al concepto histórico de adaptación que defiende, no está tan claro que 10.000 años sea tiempo insuficiente para que actúe la selección natural. El surgimiento de la agricultura y los cambios en la estructura social y política asociados a ella dieron lugar a nuevas presiones selectivas que modificaron la frecuencia de ciertos genes relacionados con la resistencia a las enfermedades, debido a que el estilo de vida sedentario y concentrado favoreció la difusión de algunas que hasta entonces habían tenido poca incidencia en las poblaciones humanas (Diamond, 2006; McNeill, 1976). Junto a esto, el aumento de la población total y la progresiva aceleración de su ritmo de crecimiento desde el Paleolítico Superior, intensificada aún más durante el Holoceno (Bellwood, 2005), abre la puerta a la posibilidad de que hayan surgido numerosas adaptaciones, ya que el número de mutaciones en una población aumenta en base al número de individuos, y el rápido crecimiento de ésta incrementa la probabilidad de que dichas mutaciones, si son positivas, se acaben difundiendo (Hawks, 2007). Los defensores de la EC apuestan entonces por la afirmación de que la mayoría de los rasgos actuales, en la medida en que la selección natural sigue operando, serán mayoritariamente adaptativos. De esta manera se refuerza el papel de los modelos de optimización para descubrir la posible adaptatividad de comportamientos que a primera vista pudieran parecer maladaptativos, sin caer en conjeturas pocas veces bien fundadas acerca del papel que el rasgo cumplió en un pasado remoto. Sin embargo, como ya abordamos, los modelos de optimización pueden fallar a la hora de representar la situación que de hecho se da en la naturaleza (Driscoll, 2009), en la cual no siempre se da un escenario en el que la estrategia óptima sea la más extendida. Esto plantea un reto para la EC que va más allá de la mera consideración metodológica acerca de cómo hacer más ajustado al modelo, pues la incompatibilidad de éste con la situación real destruye la confianza en la estrategia fenotípica en aquellos casos en que se descubre que el comportamiento es maladaptativo.

Uno de los supuestos metodológicos de los modelos de optimización es el que afirma que la selección natural tenderá a preservar y difundir aquellos comportamientos que se acerquen al que se considera óptimo, teniendo en cuenta las constricciones ineludibles a las que se enfrentan los organismos. Consecuentemente, lo que se espera es que, en mayor o menor medida, todos incidan positivamente en la eficacia biológica, salvo quizás en los casos en que la novedad del entorno sea tal que verdaderamente no haya habido tiempo

para que la selección natural cumpla con su cometido de eliminar los que incidan negativamente. En el caso de los comportamientos que inciden de forma positiva, los modelos de optimización pueden representarlos sin mayores dificultades. Sin embargo, ¿qué ocurre con los comportamientos maladaptativos? Su presencia no puede ser explicada desde esta perspectiva en la medida en que la estrategia fenotípica desactiva cualquier indagación acerca de los mecanismos que los originan, por lo que al partir del supuesto optimizador de la selección natural tan sólo se podrá tratar de reajustar los parámetros del modelo, como buscar una divisa diferente o incluir restricciones que no se habían tenido en cuenta. Mientras los comportamientos encontrados incidan positivamente en la eficacia biológica, puede mantenerse la confianza en la estrategia fenotípica y partir únicamente del supuesto optimizador de la selección natural. Pero cuando el comportamiento resulta ser maladaptativo y ni siquiera reajustando los valores y las constricciones del modelo se llega a considerarlo como adaptativo, es necesario entrar a considerar los mecanismos proximales que dan lugar a dicho comportamiento, ya que el supuesto optimizador queda invalidado y el uso de estos modelos deja de tener sentido.

Tomemos por ejemplo la siguiente afirmación: «Juan se comporta de manera C^+ », donde el signo positivo indica que el comportamiento, sea el que fuere, tiene una incidencia positiva (directa o indirectamente) en la eficacia biológica de Juan. En la medida en que se asume que la selección natural trabajará conservando y difundiendo los rasgos que se aproximan al óptimo, los modelos de optimización permiten comparar y explicar la presencia de los rasgos en función de cuán positivamente repercuten en la eficacia biológica. Así, al comportamiento C^+ se le asignará un valor que lo situará más o menos cercano a dicho óptimo con respecto a la divisa escogida en el modelo. ¿Cómo se origina ese comportamiento? ¿Cuáles son los mecanismos que lo producen? Siguiendo la estrategia fenotípica, poco importan estos detalles si conocemos la incidencia en la eficacia biológica. Sin embargo, si entendemos que «Juan se comporta de manera C^- », donde C^- es un comportamiento que incide negativamente en la eficacia biológica, no tiene sentido desde el supuesto optimizador de la eficacia biológica más que bajo dos posibilidades: que el comportamiento *esté ajustado* a alguna variable ambiental ausente en el entorno, esto es, el argumento de la PE acerca del desfase adaptativo de los módulos cognitivos; o que sea un subproducto de un rasgo que es *generalmente adaptativo* pero que bajo ciertas condiciones ambientales tiene una contrapartida negativa. En cualquier caso resulta problemático abordar la existencia de rasgos maladaptativos por lo que para estudiar en

profundidad estos rasgos es necesario esquivar la estrategia fenotípica y adentrarse en la dinámica de los mecanismos proximales relacionados con la producción del comportamiento.

CAPÍTULO 6.

CULTURA COMO INFORMACIÓN ADAPTATIVA.

A lo largo de los capítulos anteriores hemos abordado las distintas clases de mecanismos proximales que intervienen potencialmente en la generación del comportamiento, así como la implausibilidad de que sólo los mecanismos genéticos y de desarrollo expliquen el formidable éxito adaptativo de nuestra especie. Serán los mecanismos de aprendizaje los que proporcionen la flexibilidad necesaria para la rápida expansión geográfica y la consecuente adaptación a condiciones ambientales novedosas que se observa en el registro fósil de los homínidos.

El éxito de nuestra especie en lo que refiere al rango geográfico y ecológico, la biomasa total y el aprovechamiento de energía por medio de la tecnología es el resultado de nuestra capacidad de transmisión cultural, la cual depende a su vez de nuestra habilidad para aprender de los demás (Boyd, 2018). Tales éxitos como especie no se deben exclusivamente a que nuestra extraordinaria inteligencia a nivel individual, conforme expandíamos nuestro rango a entornos muy diversos, nos permitiera resolver los problemas que las nuevas condiciones ambientales iban imponiendo. El aprendizaje individual no es suficiente para explicar, por ejemplo, el desarrollo de artefactos tecnológicos complejos o las preferencias alimenticias y elaboraciones gastronómicas que permiten a los individuos sobrevivir en entornos extremos. Más bien la presencia de estos se explica por el hecho de que los humanos transmitimos más información por medio de los mecanismos de aprendizaje social que cualquier otra especie en el planeta. La capacidad cultural, considerada antaño como la frontera entre los humanos y el resto de animales, es posible debido a la presencia de mecanismos de aprendizaje que dan lugar a la transmisión de información entre individuos.

6.1. MECANISMOS DE APRENDIZAJE SOCIAL.

El aprendizaje social es generalmente definido como aquel que "está influido por la observación de, o la interacción con, otro animal (típicamente de la misma especie) o sus productos" (Heyes, 1994, p. 207). Esto es, en este tipo de aprendizaje, la exposición de un

individuo a la conducta (o al producto resultante de la conducta) de otro individuo, que le sirve de modelo, producen una modificación novedosa en la conducta del primero. O, de manera más sencilla, podemos decir que el individuo *incorpora* un comportamiento en su repertorio conductual como consecuencia de la exposición a otro individuo o sus productos. Galef (1976) señala tres criterios para distinguir este tipo de aprendizaje de otros tipos de modificación conductual derivados de la exposición a otros individuos. Primero, dentro del aprendizaje social han de excluirse aquellos casos en que la interacción social sea necesaria para el desarrollo ontogenético de un comportamiento; segundo, la modificación del comportamiento ha de producir homogeneidad entre los individuos que interactúan; y, tercero, dicha homogeneidad debe persistir en mayor o menor grado tras la interacción.

Tabla 3. Principales mecanismos de aprendizaje social. Derivado de van Schaik (2015), Heyes (2011) y Tomasello (1999).

Objeto de atención	Mecanismo
Elementos ajenos a las acciones del demostrador	<ul style="list-style-type: none"> · Facilitación · Intensificación del estímulo · Condicionamiento observacional · Emulación
Acciones del demostrador	<ul style="list-style-type: none"> · Mímesis (imitación ciega) · Imitación

Dentro de la categoría del aprendizaje social pueden distinguirse varios mecanismos (Tabla 3). No todos los investigadores coinciden en el número y en los tipos de clasificación, aunque podemos señalar, en especial, los siguientes:

Por un lado, aquellos mecanismos en los que la atención del observador se dirige especialmente a ciertos elementos con los que el demostrador interactúa, más que a la conducta de éste.

· *Facilitación*. Tiene lugar cuando un comportamiento novedoso en un individuo se origina debido únicamente a la proximidad con otro congénere. El observador desarrolla un nuevo comportamiento como resultado de la exposición a un determinado contexto al que se acerca por la presencia de otro individuo, que le sirve como fuente de estimulación para realizar una tarea, sesgando su comportamiento exploratorio y aumentando de esta manera la probabilidad de que desarrolle un comportamiento no mostrado anteriormente.

· *Intensificación del estímulo*. Como consecuencia de observar a otros individuos mientras interactúan con un objeto, éste capta la atención del observador. Así, al sentirse atraído por el objeto, el individuo demostrador le sirve al observador para focalizar la atención en los que son relevantes y limitar así su conducta de exploración. Al interactuar con el mismo objeto aumenta la probabilidad de que esta interacción sea igual que la del demostrador.

· *Condicionamiento observacional*. Este tipo de aprendizaje se produce al observar la reacción del demostrador frente a un estímulo, permitiendo así al observador establecer una relación entre dos estímulos: el que dio lugar a la respuesta del demostrador y la respuesta misma. La reacción del demostrador se convierte en un estímulo que refuerza una determinada respuesta en el observador.

· *Emulación*. La exposición al comportamiento del demostrador revela algo novedoso sobre el objeto, que es usado para llevar a cabo la estrategia propia, dando como resultado una mayor probabilidad de que el observador realice acciones que produzcan el mismo resultado en el objeto. El observador trataría entonces de reproducir los resultados del demostrador, infiriendo qué acciones producirían el mismo resultado sobre el objeto.

Un segundo tipo de mecanismos designa a aquellos en los que la atención del observador está dirigida a las acciones del modelo. En este caso el demostrador no supone un estímulo para la exploración y el consecuente el aprendizaje individual, sino que es su comportamiento en sí mismo lo que es aprendido.

· *Mimesis (imitación ciega)*. Consiste en la copia de las acciones concretas que realiza el demostrador en un determinado contexto, sin apreciar la eficacia instrumental de las mismas. El observador repite los movimientos o acciones del demostrador de manera

"ciega", esto es, sin haber comprendido cómo tales acciones producen los resultados que el demostrador consigue con ellas, o si tienen algún efecto.

· *Imitación*. Tiene lugar cuando el observador copia las acciones del demostrador que están dirigidas a la consecución de un objetivo específico. Los comportamientos que se copian son, por lo tanto, relevantes y conducen a los mismos resultados que persigue el demostrador. Lo que distingue a este tipo de aprendizaje, junto con la imitación ciega, del resto de mecanismos es el hecho de que los comportamientos que se producen en el observador son arbitrarios, de tal manera que no han de corresponderse necesariamente con los que un individuo por sí mismo desarrollaría en la misma situación (comportamiento típico de la especie) (Pearce, 1998).

Este segundo grupo de mecanismos es el que frecuentemente ha sido asociado a la extraordinaria capacidad cultural de nuestra especie, a diferencia de lo que ocurre con el resto de primates (Legare, 2015; Tomasello 1999; Meltzoff, 2002). Así, mientras que el mecanismo de mimesis es poco frecuente entre los primates no-humanos, el de imitación lo es aún menos, aunque existente (Myowa-Yamakoshi *et al.*, 2000), quedando reducido generalmente a aquellos primates que han sido criados o han pasado gran parte de su vida junto a los humanos. Por ejemplo, Meltzoff (1988) realizó un experimento en el que presentó a niños de 14 meses cómo un demostrador realizaba varias tareas de manera inusual, como encender una lámpara usando la cabeza. Una semana después de haber sido expuestos a esta demostración, la mayoría de los niños procedieron de la misma manera. Gergely *et al.* (2002) modificaron el estudio de Meltzoff, pero esta vez añadiendo una modificación que permitiera distinguir si los niños replicaban el comportamiento del demostrador entendiendo que éste perseguía un objetivo mediante dichas acciones. Así, los niños podían ver cómo el demostrador realizaba la acción inusual cuando tenía las manos ocupadas o cuando las tenía libres, de tal manera que pudiera quedar de manifiesto si comprendían por qué había actuado de esa manera. Cuando el demostrador tenía las manos ocupadas y encendía la lámpara con la cabeza, el porcentaje de niños que repetían la acción era tan sólo del 21%, frente al 69% que la repetían cuando el demostrador tenía las manos libres. Estos porcentajes parecen reflejar que los niños comprendían por qué el demostrador había utilizado la cabeza para encender la lámpara, por lo que habrían inferido dos cosas: primero, que cuando el demostrador tenía las manos ocupadas, usaba la cabeza porque era una manera razonable de conseguir su objetivo dadas las constricciones de la situación; segundo, que cuando las tenía libres y aun así usaba la cabeza, debería haber alguna razón

o ventaja en usar la cabeza y no las manos. Esto indica que ya a la temprana edad de catorce meses el aprendizaje social de los humanos va más allá de la mera emulación o mimesis de las acciones de los demás, pudiendo imitar racionalmente las acciones de los demostradores.

Buttelmann *et al.* (2007), siguiendo este procedimiento, presentaron la misma demostración a un grupo de ocho chimpancés de entre tres y ocho años de edad, añadiendo dos acciones suplementarias: tocando con el pie o sentándose; a su vez, las tres demostraciones iban dirigidas a encender una luz o a reproducir una melodía. Sorprendentemente, los chimpancés consiguieron imitar racionalmente las acciones (replicaban las acciones del demostrador con casi el doble de frecuencia cuando éste tenía las manos libres que cuando las tenía ocupadas). No obstante, este grupo de chimpancés tenía una condición especial: los ocho habían sido criados (aculturados) con humanos, lo que abre la posibilidad de que el proceso de aculturación sea el que permita a los chimpancés acostumbrarse al comportamiento humano y prestar una mayor atención a sus acciones (Tomasello *et al.*, 2004). En un estudio posterior (Buttelmann *et al.*, 2008) los mismos autores exponen cómo los chimpancés que no han sido criados por los humanos fallan en tareas semejantes, lo que pone en cuestión el que este mecanismo pueda estar implicado en los procesos de transmisión social.

6.2. IMITACIÓN Y TEORÍA DE LA MENTE EN PRIMATES.

El componente que distingue a la imitación de la mera mimesis es la comprensión de que la conducta está dirigida a la consecución de un objetivo. El observador infiere que el demostrador posee la *intención* de conseguir algo por medio de las acciones que realiza.

Según Tomasello (1999), la atribución de intencionalidad a los demás individuos parece surgir en torno a los nueve meses de edad. Hasta ese momento los niños establecen únicamente relaciones *diádicas* (entre dos seres) con aquello que perciben, esto es, entienden que algunos seres están animados e interactúan con ellos mediante la expresión de ciertas emociones y comportamientos (Tomasello *et al.*, 2005). Surgen así interacciones sociales con los objetos y los demás individuos, en la medida en que los reconocen como agentes que responden a sus comportamientos y a los que ellos responden con los suyos. Sin embargo, hasta los nueve meses de edad no comienzan a interactuar con ellos entendiéndolos como agentes que persiguen un objetivo externo, al igual que él. Esto es,

comienzan a establecer relaciones *triádicas* con los demás, coordinando sus comportamientos con los de otro individuo que persigue un objetivo. El otro pasa a ser percibido entonces como un ser intencional, en tanto que dirige su conducta hacia la consecución de un objetivo determinado. Comienzan a coordinar sus acciones con las de los demás de tal manera que la atención de ambos se dirige hacia un objetivo común (atención conjunta). La relación diádica niño-otro pasa entonces a ser plenamente triádica entre niño, otro, y una entidad objetivo hacia la que ambos dirigen sus acciones (Tomasello, 2003).

Pueden empezar así a evaluar la racionalidad de las acciones del otro, entendida ésta como la elección de un subconjunto de acciones que guardan relación con la realidad con la que interactúa (Tomasello *et al.*, 2005). En el ejemplo antes citado de Gergely *et al.* (2002), se observa cómo los niños son capaces de entender, por un lado, que las acciones elegidas por el demostrador con las manos ocupadas no son las que habría elegido sin dicha restricción; por otro, que las acciones del demostrador con las manos libres, siendo un agente que actúa racionalmente, han de estar orientadas a la consecución de su objetivo. De esta manera la imitación no requiere simplemente de entender por separado cuáles son los objetivos o resultados que persigue el demostrador (como en la emulación), y los comportamientos que realiza, sino que el observador ha de integrar ambos en una estructura intencional, subyacente a las acciones observadas (de Waal *et al.*, 2010; Whiten *et al.*, 1992).

En un primer momento, Tomasello *et al.* (1993), basándose en los experimentos realizados hasta la fecha, defendieron la idea de que sólo los humanos poseerían la capacidad de atribución de estados intencionales a los demostradores, lo que posibilitaría que la transmisión cultural tuviera lugar con la suficiente fidelidad como para que las innovaciones útiles no se perdieran (Tomasello, 1999). La imitación, por medio de la atribución de intencionalidad, sería por tanto el rasgo que explicaría las diferencias entre las culturas animal y humana, la clave para entender nuestra especificidad en el reino animal, algo que posteriormente ha sido puesto en entredicho por numerosos autores, incluido el propio Tomasello (Tomasello *et al.*, 2004). En la actualidad, sin embargo, sigue persistiendo un intenso debate en torno a si la atribución de intencionalidad es realmente una capacidad exclusiva de nuestra especie.

Mientras que sobre la existencia de numerosas habilidades compartidas con otras especies se ha ido llegando progresivamente a un cierto consenso (como en el uso de herramientas, o la existencia de distintas culturas intraespecíficas) sigue persistiendo aún la dificultad de demostrar la existencia de estas habilidades compartidas en lo referente al ámbito social.

Los estudios acerca de la existencia o no de una cierta comprensión de la estructura social y de capacidad de manipulación en primates no humanos han generado desde hace largo tiempo un intenso debate en lo referente a la capacidad de atribución de conocimiento a otros individuos. Las habilidades sociales destacan por la fuerte demanda cognitiva que precisan y por el empleo de facultades muy sofisticadas reservadas tradicionalmente a nuestra especie, ya que predecir el comportamiento del otro o ser capaz de manipularlo requiere del empleo de mecanismos cognitivos capaces de evaluar una gran cantidad de información.

Una de las maneras de lograr esto es el empleo de mecanismos de aprendizaje asociativo, atribuyendo ciertas consecuencias a los comportamientos observados (Povinelli *et al.*, 2003, 2004). Los humanos, no obstante, solemos explicar la conducta observada mediante la atribución de creencias y deseos (Hare *et al.*, 2001).

Esta última es la que más dificultades ha generado a la hora de ser concedida a los primates no humanos. Atribuir un estado de conocimiento a otro individuo requiere estar en posesión de la capacidad de trasladar la perspectiva propia a la ajena, es decir, "*evaluar y reaccionar no al comportamiento del otro, sino a lo que el otro está percibiendo o ha percibido*" (Seed *et al.*, 2010, p. 412). Pero debido a la ausencia de lenguaje en estas especies, el cual permitiría acceder a sus estados de conocimiento, los experimentos llevados a cabo conllevan una enorme dificultad en su interpretación (Povinelli *et al.*, 2004).

A finales de la década de los 70 se realizan los primeros intentos por constatar la presencia o no de esta capacidad en chimpancés. Premack y Woodruff (1978) abordaron el problema de establecer si los chimpancés son capaces de organizar la propia conducta utilizando el estado de conocimiento de otro individuo. Es lo que denominaron como *teoría de la mente*, o la capacidad de atribuir estados mentales a los demás. Un año más tarde llevaron a cabo el primer experimento, estudiando el empleo de tácticas de engaño (Woodruff *et al.*, 1979). Para ello se hacía ver a un chimpancé cómo se ocultaba comida en

uno de los dos recipientes que estaban en la sala, a los que no podía acceder. Tras esto, entraba en ella un entrenador cooperativo o uno competitivo. Si el chimpancé quería obtener la comida había de indicar al entrenador cooperativo la localización de la misma. Pero si el que aparecía era el entrenador competitivo y el chimpancé señalaba al lugar en el que estaba la comida, el entrenador se la quedaba. Para conseguirla, por tanto, el chimpancé debía ser capaz de engañar al oponente, lo cual, tras unas pruebas de tanteo, finalmente lograban.

Los resultados de este estudio parecían apuntar a la presencia de este mecanismo, opinión que defendieron inicialmente los autores, aunque posteriormente matizaron su posición. Así, según Premack (2007), cabría plantearse la posibilidad de que, en lugar de la atribución de estados mentales, la predicción del comportamiento se llevase a cabo únicamente por medio de atribuir ciertos objetivos perseguidos (*goal-seeking*) (p. 13865).

Sin embargo, otros autores han planteado una interpretación más cautelosa. Aun habiéndose realizado experimentos con otras especies de primates, incluso de aves, con resultados similares (Dally *et al.*, 2006), la aceptación de los mismos ha generado una intensa controversia. Povinelli y Vonk (2003, 2004) propusieron que las conductas de engaño o manipulación podían ser explicadas mediante simple aprendizaje asociativo. Los sujetos, lejos de atribuir ningún tipo de estado mental a sus oponentes, serían capaces de manipularlos gracias a su capacidad de realizar inferencias basadas en el comportamiento de éstos. Según este argumento nada habría en los resultados experimentales que pudiera atribuirse con exclusividad a la posesión de una teoría de la mente. Y, puesto que podemos reinterpretar los resultados experimentales en términos conductistas, la apelación a aquella sería superflua.

Puesto que ninguno de los protocolos requirió que los sujetos razonaran en términos de los contenidos específicos acerca de los estados mentales epistémicos del competidor, la inferencia de que los sujetos actuaron como lo hicieron porque entendieron que <el competidor sabe dónde se localiza la comida> no añade nada a nivel explicativo o cognitivo. (Penn *et al.*, 2008, p. 120).

Por lo tanto, únicamente podríamos estar seguros de la presencia de estos mecanismos en nuestra especie. Las técnicas experimentales sólo serían fiables en el estudio con humanos puesto que la presencia del lenguaje permite acceder al estado de conocimiento

de los sujetos, eludiéndose así el recurso al aprendizaje asociativo. De esta manera quedaría excluido todo intento de descubrir el carácter sinapomórfico de esta capacidad.

Durante el curso de la evolución de los homínidos, sin embargo, nuestro linaje podría haber tejido un 'sistema de teoría de la mente' dentro de nuestra arquitectura cognitiva ancestral, de tal manera que el nuevo y el viejo sistema existan ahora en perfecta armonía uno al lado del otro [...]. Hemos catalogado esto como 'hipótesis de la reinterpretación' para enfatizar que en este escenario la capacidad para la abstracción del comportamiento ya estaba presente en el ancestro común, y que los humanos añadieron otro sistema para codificar los comportamientos de una manera mentalista. (Povinelli *et al.*, 2003, p.158).

Tras el estudio de Premack y Woodruff se sucedieron una serie de intentos por confirmar la presencia de esta teoría de la mente modificando el aparato experimental. Sin embargo, en algunos de estos experimentos los sujetos fallaban a la hora de realizar las tareas. Uno de ellos fue el realizado por Povinelli *et al.* (1994), en el que se evaluaba la comprensión del estado mental del otro en función de lo que éste podía ver. El sujeto presenciaba cómo dos personas estaban delante de cuatro recipientes cuando una tercera escondía comida en uno de ellos, pero sólo una de las dos personas iniciales veía este proceso. El chimpancé, por su parte, veía que se introducía comida, pero no podía ver en qué recipiente.

Si el observador era capaz de atribuir estados mentales habría de saber que, cuando las dos personas apuntaban al recipiente en el que estaba la comida, la indicación de la persona que no había podido ver el proceso habría de ser poco fiable. Por el contrario, la que había visto dónde escondían la comida debería apuntar al recipiente en el que efectivamente estaba escondida. Sorprendentemente, y aun siendo una tarea aparentemente sencilla, los resultados fueron negativos. Los chimpancés seguían indiscriminadamente las indicaciones de ambas personas.

Michael Tomasello, como hemos mencionado, fue inicialmente muy reacio a aceptar la presencia de teoría de la mente en chimpancés. En su obra *Primate Cognition* (1997) junto a Josep Call, mantuvo que los experimentos realizados hasta la fecha no evidenciaban la presencia de este tipo de mecanismos, aunque se mostraba próximo a la posibilidad de que posteriores experimentos confirmasen su presencia (Tomasello *et al.*, 1997, p. 340). Este

escepticismo dio paso a un cambio en sus planteamientos iniciales, debido principalmente a los experimentos llevados a cabo por él mismo y sus colaboradores.

Tomasello, Hare y Call comenzaron a diseñar nuevos experimentos con un planteamiento diferente a los anteriores. Los estudios que habían fallado a la hora de comprobar la presencia de mecanismos de atribución de estados mentales planteaban tareas para ser realizadas bajo un paradigma cooperativo. Esto, según ellos, implicaba hacer actuar a los chimpancés de un modo diferente a como suelen hacerlo en su entorno natural (Hare *et al.*, 2001). Las capacidades de aprendizaje de los chimpancés están adaptadas a un estilo de vida en el que pocas veces se presentan situaciones que requieran cooperar con los demás, por lo que la mayoría de interacciones suelen ser de tipo competitivo. Para que los resultados sean más fiables es preciso atender a que las condiciones de los experimentos se adecúen a las prácticas para las que la selección natural ha dotado de mecanismos adaptativos. De esta manera estos autores propondrán un nuevo paradigma experimental, tratando de reproducir la manera en que los chimpancés suelen interactuar entre sí. Para ello habrán de cumplirse tres condiciones: (i) que la interacción sea con congéneres, (ii) ausencia de entrenamiento previo y (iii) que las acciones se realicen en un contexto de tipo competitivo (Hare *et al.*, 2001, p. 140).

Con esta nueva metodología llevaron a cabo uno de los experimentos que más debate ha generado en el campo del estudio de la cognición animal. En él situaron a dos chimpancés de diferente rango social en distintos habitáculos, tras unas trampillas que sólo permitían observar lo que ocurría fuera de ellos, incluyendo al oponente. Un experimentador colocaba comida detrás de uno de los obstáculos que impedían ver al chimpancé dominante la localización de esta. Comprobaron así que cuando el chimpancé subordinado veía que el dominante observaba mientras se escondía la comida (y por lo tanto sabía detrás de qué obstáculo se ocultaba) no iba a buscarla. Por el contrario, cuando el chimpancé dominante no había podido observar al experimentador escondiendo la comida, pero sí el subordinado, éste último iba rápidamente a por ella. Dedujeron que el chimpancé atribuía un estado de conocimiento a su oponente, pues modificaba su conducta en función de lo que había visto su rival. Sabía, por lo tanto, que el otro individuo sabía dónde estaba la comida. O lo que es lo mismo, sabía lo que el otro había o no había visto, atribuyéndole así un estado mental.

Este primer resultado aún podría interpretarse mediante mecanismos de aprendizaje asociativo. Como los propios investigadores reconocen, la mirada del sujeto dominante podría haber intimidado al subordinado, haciendo que éste evitase acercarse a la comida. Se trataría por tanto de una conducta explicada en respuesta a un estímulo negativo y no a la atribución de un estado mental, lo que Hare *et al.* denominan como "hipótesis de la intimidación" (2001, p. 144). Otro mecanismo alternativo podría ser el que plantea la hipótesis del "mal de ojo" (*evil eye hypothesis*), en el que, para el subordinado, la mirada del dominante dejaría "marcada" la comida y le haría evitar quedársela (Kaminski *et al.*, 2008).

Sin embargo, en el estudio de Hare *et al.* se realizaron dos versiones más de dicho experimento. En una segunda versión, el chimpancé dominante, tras observar la localización de la comida y ser visto esto por el subordinado, era sustituido por otro chimpancé dominante. Si la hipótesis de la intimidación o la del "mal de ojo" fuesen correctas, el subordinado aún debería evitar coger la comida, pues tanto el estímulo negativo que supone la mirada del rival como la "marca" que llevaría la comida no habrían sido cancelados. Sorprendentemente, cuando el nuevo chimpancé dominante (que no había visto la localización de la comida) sustituía al anterior, el subordinado iba a por ella. Según los autores, esto demuestra que sabía lo que un individuo en concreto había visto, descartándose una explicación de tipo asociativo (Hare *et al.*, 2001, p. 146).

La tercera versión, por contra, dio un resultado negativo. El chimpancé subordinado veía dónde se escondían dos piezas de comida, mientras que el dominante sólo veía esconder una sola pieza. Si el primero era capaz de saber lo que su rival había observado, debería ir únicamente a por la comida que éste no había visto. Pero en este caso el chimpancé subordinado se dirigía indistintamente a por ambas piezas de comida. Este resultado parece por tanto ser inconsistente con la interpretación de los dos experimentos anteriores. Hare *et al.* (2001, p. 148) proponen tres posibles explicaciones para esta aparente contradicción: (i) este experimento pone mejor a prueba la presencia o no de esta capacidad, por lo que se demuestra que carecen de ella; (ii) al introducir dos piezas de comida se reduce la dimensión competitiva de la prueba, por lo que no se mantiene dentro del paradigma experimental; (iii) el resultado se debe a una limitación cognitiva, debido a la incapacidad de procesar la información de lo que otros han visto con respecto a dos ítems. De esta manera, aunque sigue siendo posible la explicación en términos de aprendizaje asociativo, no puede descartarse la existencia de mecanismos de teoría de la

mente, sobre todo al ser la interpretación más adecuada para las dos primeras versiones del experimento.

Se han llevado a cabo otros estudios de cognición social que han tratado la cuestión de la presencia de teoría de la mente en chimpancés. Así, se han realizado experimentos de evaluación de la mirada en relación a la posición del cuerpo, la aproximación tras barreras opacas o el uso de rutas indirectas cuando el rival está mirando en una determinada dirección (Hare *et al.*, 2006); sobre el reconocimiento de intenciones u objetivos en tareas de asistencia a individuos con las manos ocupadas, que tratamos anteriormente (Buttelmann *et al.* 2007); o sobre el comportamiento diferente cuando el otro individuo no quiere o no puede realizar una tarea, o cuando hace algo a propósito o sin querer (Call *et al.*, 2004). Sin embargo, hasta la fecha ningún estudio ha sido unánimemente aceptado. La tarea de diseñar un experimento que permita atribuir la capacidad de teoría de la mente de manera definitiva se expone constantemente a los ataques de los defensores del aprendizaje asociativo como mejor explicación. No obstante, ni siquiera hay consenso a la hora de establecer qué debería contar como una prueba de su posesión (Penn *et al.*, 2007).

Incluso el intento de utilizar un paradigma cooperativo en tanto que más apropiado para el estudio de la conducta social de los chimpancés, ha recibido duras críticas. Vonk *et al.* (2015), así como Premack (2007) subrayan que la clave de una auténtica teoría de la mente ha de ser la flexibilidad en diferentes circunstancias. Es decir, si este tipo de conductas ponen de manifiesto la capacidad de responder eficientemente sólo ante situaciones muy concretas, es muy probable que sean tan sólo respuestas seleccionadas evolutivamente.

Este escenario nos lleva a preguntarnos si la aparente habilidad para razonar acerca de estados mentales refleja en lugar de ello una habilidad altamente canalizada para responder eficientemente, que ha sido modelada por la presión selectiva sólo en el tipo de circunstancias que el chimpancé puede encontrar en la naturaleza de manera rutinaria. Así, la acción no es representativa de una habilidad inferencial abstracta sino que más bien ha sido esculpida y cableada por la evolución. (Vonk *et al.*, 2015, p. 485).

Sin duda estas críticas plantean un difícil reto a los defensores de la teoría de la mente en otros primates, aunque diseñar un experimento que cierre por completo la posibilidad de una interpretación diferente parece casi imposible. El recurso a mecanismos de

aprendizaje asociativo es un comodín que casi siempre puede emplearse, requiriendo muchas veces de una gran imaginación para acomodarlo a los resultados²⁶. Tendremos que esperar a futuros estudios que confirmen definitivamente la presencia o no de esta capacidad en especies distintas a la nuestra, aunque parece improbable que el debate quede cerrado a corto plazo.

Lo que parece quedar claro es el hecho de que las diferencias en cuanto a aprendizaje social entre humanos y el resto de primates no son tan grandes como se había supuesto en un primer momento. La copia de los comportamientos mediante la atribución de intencionalidad al demostrador no parece ser una línea diferenciadora tan marcada como muchos afirmaban, incluido, como hemos mencionado, al propio Tomasello (Tomasello *et al.*, 1993, 1999). En este contexto, se hace más plausible la propuesta de Heyes sobre la posibilidad de que la imitación humana sea sólo cuantitativamente diferente a la del resto de primates (Heyes, 2011), teniendo los humanos una mayor capacidad de atribución intencional derivada de los mismos mecanismos de aprendizaje individual presentes en el resto de especies. Los chimpancés y otros primates parecen entender algo sobre las intenciones de los demás, aunque hagan uso de esta capacidad de una manera mucho más limitada que nosotros (Whiten *et al.*, 2009; Boyd *et al.*, 1996), lo cual ha de llevarnos a plantear la especificidad humana en términos de una *mayor* capacidad en lugar de una *diferente* capacidad de aprendizaje cultural. Así, lo que posibilita la transmisión cultural con un alto grado de fidelidad en nuestra especie no es tan sólo la habilidad de la imitación, sino la presencia de una capacidad sobredimensionada de ésta. Los humanos no sólo imitamos; además de ello, *sobre-imitamos*.

6.3. SOBREIMITACIÓN.

Desde edad temprana los niños muestran una tendencia espontánea a la imitación, tanto de las acciones relevantes como también de las que, aun sabiéndolo, son innecesarias para conseguir los objetivos del demostrador, un fenómeno conocido como *sobreimitación* (Lyons *et al.*, 2007). Esta facultad suele aparecer en torno a los dos años de edad (Nielsen, 2006) y constituye una capacidad crucial para la transmisión cultural humana. Sin embargo,

²⁶ Algunos autores han llegado a afirmar la posibilidad de que se trate de una hipótesis infalsable (véase Fletcher *et al.*, 2013).

el fenómeno de la sobreimitación parece estar ausente en cualquier otra especie distinta a la nuestra.

Horner *et al.* (2005) realizaron una serie de experimentos en los que se mostraba a chimpancés de entre dos y seis años de edad cómo un demostrador realizaba una determinada tarea bajo dos condiciones distintas (opaca y transparente). En la primera, el demostrador conseguía extraer mediante una serie de acciones, unas relevantes y otras irrelevantes, un trozo de comida de una caja opaca en la que no se podía observar los efectos de dichas acciones dentro de ella. En la segunda, el demostrador hacía exactamente lo mismo pero en una caja transparente. Cuando se presentaba a los chimpancés la tarea de extraer el trozo de comida en la condición opaca, éstos imitaban toda la secuencia de acciones que había realizado el demostrador, incluyendo así tanto las acciones relevantes como las irrelevantes. En la segunda condición, sin embargo, los chimpancés obviaban las acciones irrelevantes, centrándose en aquellas que contribuían causalmente a la obtención de la comida. Esto mostraría que los chimpancés poseen una comprensión de la estructura causal de la tarea y de las acciones del demostrador, lo cual explicaría la diferente estrategia adoptada en las dos condiciones. Así, en la condición opaca, en la que no se dispone de información causal, los chimpancés replican todas las acciones observadas que dan como resultado la obtención de comida. Sin embargo, cuando la información causal sí está disponible, una estrategia de emulación vendría a ser mucho más eficiente, ya que partiendo del conocimiento de la estructura causal de la tarea sería posible determinar cuáles acciones son innecesarias tras observar los efectos de éstas dentro de la caja.

En este mismo estudio se realizó la misma tarea con niños de entre tres años y medio y cinco años, sustituyendo la recompensa por una pegatina cubierta de velcro, envolviendo también la punta del palo con velcro para poder adherirla. Pero en este caso los resultados fueron diferentes: tanto en la condición opaca como en la transparente, los niños imitaron fielmente todas las acciones del demostrador. De esta forma, a pesar de ser capaces de discriminar entre acciones causalmente relevantes e irrelevantes, los niños no diferenciaron entre una situación en la que disponían de información causal y en la que no, aplicando en ambos casos la misma estrategia con la consiguiente pérdida de eficiencia.

Lyons *et al.* (2007) trataron de estudiar este fenómeno en mayor profundidad. En el primero de dos experimentos, en línea con el anterior, pidieron a niños de entre tres y cinco años que extrajeran un juguete de unos contenedores transparentes, mostrándoles una

secuencia de acciones claramente relevantes e irrelevantes. Los niños, aun habiendo realizado una fase de entrenamiento en la que se les permitió identificar las acciones irrelevantes (premiándoles por ello), las incorporaron a la secuencia de acciones cuando vieron que el demostrador las utilizaba.

Tras completar este primer experimento se premiaba a los niños y se les hacía creer que había terminado. Comenzaba entonces un segundo experimento. Un asistente guardaba los contenedores y los traía de vuelta, supuestamente para que otro niño realizara la misma tarea, pero el demostrador le hacía creer que tenía algo muy importante que hacer y le pedía que comprobara si el asistente había colocado el juguete dentro de los contenedores mientras él se ocupaba de esta otra tarea. Los niños, por tanto, no quedaban bajo la vigilancia del demostrador, descartándose así la posibilidad de que la sobreimitación fuera el resultado de tratar de no contradecir al demostrador. De nuevo, sin embargo, incorporaban las acciones innecesarias en la mayoría de los casos.

Lyons *et al.* atribuyen esta imitación compulsiva a que los niños poseen una tendencia automática a codificar todas las acciones de los adultos como si fueran significativas desde un punto de vista causal (2007, p. 19751), tendencia que se mostraría muy adaptativa la mayor parte de las veces, pero que tendría como contrapartida el que en algunas ocasiones se codificaran erróneamente como causalmente significativos los comportamientos que los adultos realizan de manera intencionada.

Para comprobar esta hipótesis, en el mismo estudio realizaron un tercer experimento. Si la tendencia a esta codificación fuese automática, la sobreimitación continuaría incluso si el demostrador pidiera que se realizaran sólo las acciones relevantes. Para comprobar esto colocaron a unos niños que no habían participado en los experimentos anteriores en la misma situación, sólo que esta vez el demostrador les pedía explícitamente que ignoraran las acciones que no eran necesarias. De nuevo los niños siguieron copiando todas las acciones, incluidas las irrelevantes, con mayor frecuencia.

Estos estudios vienen a poner de manifiesto que los humanos, desde las primeras etapas del desarrollo, poseemos una tendencia a la imitación incluso cuando ésta no es necesaria. Nuestras habilidades de imitación destacan no solamente porque tenemos la capacidad de imitar a los demás, sino porque lo hacemos compulsivamente (Mesoudi, 2011a). Algunos autores, sin embargo, han afirmado que este impulso a la sobreimitación no responde tanto a la necesidad de adquirir patrones de comportamiento que permitan realizar con éxito una

tarea, sino más bien a factores de tipo social como el deseo de parecerse al imitador o a no querer contrariarlo (véase Clay *et al.*, 2018). No obstante, sea cual sea el proceso cognitivo subyacente a esta capacidad, lo cierto es que los experimentos anteriores muestran que la tendencia a la sobreimitación está presente en nuestra especie.

Como veremos más adelante algunos autores han llegado incluso a proponer que este impulso de imitación desmedido puede ser el mecanismo central en el proceso de transmisión cultural (Whiten *et al.*, 2009). Desde esta perspectiva, únicamente en la medida en que el observador posea la capacidad de copiar fielmente todas las acciones del demostrador, las peculiaridades culturales de sus acciones pasan con un alto grado de fidelidad al observador, aunque es preciso señalar la posibilidad de que otros mecanismos, como la enseñanza activa (Castro *et al.*, 2019; Tomasello, 2014; Nakahashi, 2015), el empleo de ciertas reglas que sesguen el aprendizaje social (Richerson *et al.*, 2005), o la adaptación del entorno de aprendizaje por parte de los adultos (Sterelny, 2012) pudieran lograr este mismo objetivo de conservar y acumular las modificaciones sucesivas de los elementos culturales.

6.4. EVOLUCIÓN DEL APRENDIZAJE SOCIAL.

Pudiera parecer que el aprendizaje social es siempre preferible al individual en la medida en que evita los costes que van aparejados a éste (Bandura, 1977). En su día a día los individuos han de localizar los recursos necesarios para sobrevivir y reproducirse, evitar a los depredadores, relacionarse con otros individuos, etc., todo lo cual supone hacer frente a numerosos retos. Parecería entonces que, aunque pudieran descubrir por sí mismos cómo hacer frente a estos retos, sería siempre beneficioso evitar estos esfuerzos incorporando en sus repertorios conductuales los comportamientos que realizan otros individuos más experimentados. Este capítulo lo vamos a dedicar, sin embargo, a ver cómo tal afirmación no es del todo correcta.

El uso de información social lleva aparejados también ciertos costes (Rieucan *et al.*, 2011). Por ejemplo, si la información que se dispone sobre el entorno ha sido adquirida por medio del aprendizaje social, cuando las condiciones de este entorno son muy cambiantes dicha información puede quedar desfasada rápidamente y aun así seguir difundiéndose en la población (Richerson *et al.*, 2005). En estos casos, los individuos que optaran por obtener la información del entorno por medio del aprendizaje individual se verían favorecidos.

Otro ejemplo de que el aprendizaje social no es siempre preferible al aprendizaje individual es el de aquellos casos en que el observador sólo ha tenido acceso a los comportamientos del demostrador pero sin la posibilidad de obtener información sobre los indicios o señales que ocasionaron que el demostrador actuara de la forma en que lo hizo. Cuando esto ocurre es probable que se origine lo que se conoce como una "cascada informacional" (Bikhchandani *et al.*, 1992, 1998). En estos casos, las decisiones tomadas por los primeros individuos que se enfrentan a un problema determinan las decisiones de los sucesivos individuos que se enfrentan a él. Cuando un primer individuo hace frente a un problema novedoso para una población, al no disponer de información social para decidir cómo actuar ha de arriesgarse y tratar directamente con él, resultando así en un comportamiento producido por aprendizaje individual. Un segundo individuo que observase al primero y diese prioridad al aprendizaje social frente al individual copiaría el comportamiento de éste, y así ocurriría sucesivamente con todos los demás. Sin embargo, es posible que la decisión tomada por el primero fuese errónea, pues además de exponerlo a fuentes de peligro, el aprendizaje individual conlleva siempre un riesgo no menos importante: la posibilidad de equivocarse. Si un primer individuo adoptara entonces un comportamiento inadecuado C como resultado de una decisión incorrecta y los demás lo copiasen, cuanto mayor fuese el número de individuos que adoptaran el comportamiento C mayor sería la probabilidad de que los demás miembros de la población interactuasen con un individuo que actuara como C , y por lo tanto mayor sería la probabilidad de que C se extendiese en la población. De esta manera es posible que las cascadas informacionales produzcan y difundan comportamientos inadecuados dentro de la población, en cuyo caso los individuos harían mejor en optar por el aprendizaje individual²⁷. No obstante, y al margen de las posibles cascadas informacionales en los que puede derivar y de los costes asociados al aprendizaje social, existe otra razón para dudar de que éste sea siempre preferible al aprendizaje individual.

²⁷ No sólo la preferencia por el aprendizaje social frente al individual da lugar a cascadas de información errónea. También pueden producirse cuando los individuos otorgan exactamente el mismo peso a ambos tipos de aprendizaje a la hora de decantarse por uno de ellos (Giraldeau, 2002).

6.4.1. EL MODELO DE ROGERS (1988).

El aprendizaje social permite adquirir un comportamiento sin pagar los costes directos de su adquisición, de tal forma que si un individuo copia a otro que ya ha pagado estos costes, parecería que esta forma de aprendizaje le sería ventajosa. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que la ventaja que esto le confiere depende de la frecuencia de individuos que adoptan esta misma estrategia dentro de una población. Rogers (1988) mostró cómo el éxito cultural de nuestra especie no puede atribuirse a que la presencia del aprendizaje social aumente la eficacia biológica general de una población. Quienes apuestan por el aprendizaje social dependen de que otros individuos, los que aprenden por sí mismos (asumiendo que obtendrán el comportamiento correcto), sean lo suficientemente numerosos como para que la probabilidad de adoptar dicho comportamiento correcto sea alta. Rogers representó esta situación mediante un modelo evolutivo en el que una hipotética población habita en un entorno que puede estar en uno de dos estados, 0 o 1, con una probabilidad igual de estar en cualquiera de ellos. Los individuos podrán adoptar varios comportamientos, los cuales incidirán en la eficacia biológica dependiendo del estado del entorno, y se asume que podrán determinar cuál de ellos adoptar de dos maneras distintas:

- Obteniendo información sobre el entorno, pagando así el coste en tiempo y energía que ello supone, aunque a cambio siempre adoptarán el comportamiento correcto (aprendizaje individual).
- Adoptando el comportamiento observado en un individuo al azar, aunque asumiendo la posibilidad de que el comportamiento adoptado no sea el apropiado (aprendizaje social).

En esta situación quienes aprenden socialmente salen beneficiados cuando son poco frecuentes en la población, ya que la mayoría de potenciales modelos de comportamiento exhibirán el apropiado. Esto les confiere una ventaja en eficacia biológica que contribuirá a que vayan aumentando su proporción con respecto a los individuos que aprenden individualmente. Pero cuando su presencia llega a cierto punto comienzan a estar en desventaja frente a éstos. A medida que quienes adoptan el aprendizaje social se hacen más frecuentes, tienen más dificultad para adoptar el comportamiento correcto en tanto que va aumentando la probabilidad de que el individuo elegido como modelo de comportamiento exhiba uno incorrecto. De esta manera, la eficacia biológica media de la población comienza a disminuir.

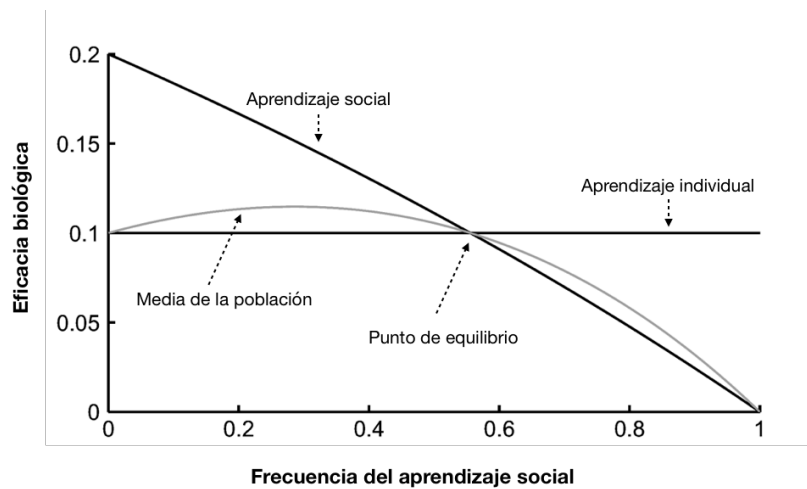


Figura 5. Resultados en eficacia biológica para el aprendizaje social e individual según el modelo de Rogers. Modificado de Rogers (1988) y Kharratzadeh *et al.* (2016).

La conclusión más destacada que puede extraerse del modelo de Rogers es que la eficacia biológica media que resulta para una población con una mezcla de aprendizaje social e individual tiende a alcanzar un punto de equilibrio en el que el valor es exactamente el mismo que para una población compuesta exclusivamente por individuos que optan por el aprendizaje individual (Figura 5). De esta manera, la transmisión cultural no cumpliría ningún papel beneficioso dentro de las poblaciones, y en el punto de equilibrio los individuos no ganarían nada con la presencia de ésta.

Este sorprendente resultado es consecuencia de que la eficacia biológica de quienes aprenden individualmente es constante y sus comportamientos acertados, y quienes les copian se benefician de la eficacia biológica que estos comportamientos proporcionan sin pagar los costes de adquirirlo. Sin embargo, si se produce un cambio en el entorno y los individuos que copian son muy frecuentes en la población, existe una alta probabilidad de que acaben copiándose entre sí y adquieran el comportamiento que era adecuado para el estado ambiental anterior, mientras que los que aprenden individualmente cambiarán al comportamiento correcto y obtendrán una ventaja frente a los anteriores. Esta situación, asumiendo que el único beneficio del aprendizaje social sea la evitación de los costes de aprendizaje, tiende a un punto de equilibrio en el que dichos costes son iguales a los costes de equivocarse de comportamiento en el nuevo estado del entorno. En dicho punto de equilibrio el aprendizaje social no proporciona ninguna ventaja, y la eficacia biológica de

ambos tipos de individuos es exactamente la misma. Puede concluirse entonces que la apelación a que reduce los costes del aprendizaje es un argumento insuficiente para explicar el papel adaptativo de la cultura.

Puesto que la eficacia biológica media no aumenta en el modelo actual, no hay razón para esperar que la [...] cultura sea adaptativa. Esto no significa, por supuesto, que la cultura humana no sea adaptativa. Lo que muestra, sin embargo, es que si la cultura humana es adaptativa ha de ser debido a alguna característica no incluida en este modelo. (Rogers, 1988, p. 823).

Para entender cuál sería esa característica no incluida en el modelo y que permitiría explicar cómo la cultura favorece la adaptación humana es necesario incidir en el hecho de que en este modelo se asume que la elección del individuo a copiar se hace de manera aleatoria. Esto es, la información social se usa de manera indiscriminada, de manera que la elección del modelo a imitar se realiza de una forma *no sesgada* por ningún tipo de preferencia. Tan sólo los costes asociados a un tipo de aprendizaje u otro determinan la proporción de los dos tipos de aprendizaje (punto de equilibrio) en la población. Estos costes (por ejemplo, energéticos o de integridad física para los que aprenden individualmente; de maladaptatividad o desfase de la información para los que optan por el aprendizaje social) dependerán entonces de las condiciones del entorno.

6.4.2. EL MODELO DE VARIACIÓN GUIADA DE BOYD Y RICHESON (1985).

Un primer modo en que la cultura puede contribuir al aumento de la eficacia biológica de una población puede encontrarse entonces en un uso selectivo del aprendizaje individual y social en función de ciertas características del entorno, tales como su variabilidad o la diferencia en el coste de ambos tipos de aprendizaje.

Boyd y Richerson (1985) ya habían tratado de modelar esta posibilidad del uso de una estrategia que mezclara ambos tipos de aprendizaje, de manera que los individuos adquiriesen en primer lugar un comportamiento mediante el aprendizaje social, copiando el de un individuo de la generación anterior, y después lo modificaran en base al aprendizaje individual, convirtiéndose a su vez en modelos para los individuos de la siguiente. De esta manera, en una población compuesta exclusivamente por individuos que siguen esta

estrategia, las nuevas variantes se van difundiendo progresivamente hasta que su frecuencia converge con la de las variantes que resultarían del puro aprendizaje individual. Esto genera nuevas variantes conductuales de una manera no aleatoria, dirigidas u orientadas a la consecución de un objetivo particular, de ahí que lo denominen como *variación guiada*. Tal proceso produce un cambio en la distribución final de la frecuencia de los rasgos en comparación con la generación anterior (1985, p. 95), con lo que la población se va transformando.

Es preciso señalar, sin embargo, que la variación guiada no conduce a la consecución del comportamiento óptimo para el entorno de que se trate, sino de aquél que mejor satisface los criterios de aprendizaje que están incorporados en los mecanismos cognitivos de los individuos, por lo que las variantes favorecidas dependerán de cuáles sean tales criterios (1985, p. 174) y, a su vez de los procesos evolutivos que les hayan dado forma (Richerson *et al.*, 1992, p. 64). Para que la variación guiada permita que la población se adapte al entorno es necesario que la dificultad de evaluar las variantes alternativas sea lo suficientemente baja como para que los individuos se decanten preferentemente por la que resulta superior. Cuando la dificultad para evaluarlas es alta puede aumentar la frecuencia de las variantes inferiores, con lo que la transmisión cultural resultaría ineficaz (Richerson *et al.*, 1992, p. 65).

Puede modelarse esta situación de una manera bastante sencilla (Richerson *et al.*, 1992, p. 66). Supongamos que una población se encuentra en un entorno variable en el que es posible adoptar dos tipos de comportamiento (A o B), siendo uno de ellos superior al otro para un estado del entorno, y viceversa. Supongamos también que, siguiendo el proceso de variación guiada, los individuos adquieren primeramente uno de los dos posibles comportamientos copiando al azar a un individuo de la generación anterior, y después evalúan individualmente si ese comportamiento es el mejor para el estado del entorno. Si consideran que el comportamiento inicial es el mejor, lo conservan; en caso contrario, adoptan el nuevo. Cuando el entorno cambia a un nuevo estado, el comportamiento más favorable cambia (supongamos que B es ahora el superior), y puesto que sólo son posibles dos comportamientos, la situación en que se encuentra la población puede ser descrita como la proporción de individuos que realizan B con respecto al total de la población, o la frecuencia de B. De tal manera, siendo q dicha frecuencia, la tasa de incremento de q debido a la variación guiada (Δq) será el resultado de la probabilidad de que B sea elegido

al aprender de manera individual (p) menos la frecuencia de individuos que realizan B en ese momento (q), multiplicado por la probabilidad de que los individuos adquieran su comportamiento por aprendizaje individual (α) (Richerson *et al.*, 1992, p. 66), o lo que es lo mismo:

$$\Delta q = \alpha(p - q)$$

Como resultado de este incremento la población se irá acercando a un equilibrio final ($\Delta q = 0$) entre los individuos que realizan A y los que realizan B, de acuerdo con p (la probabilidad de que B sea elegido). Si $p = 1$, todos los que aprenden de manera individual adquirirán el mejor comportamiento (recordemos que es B). Si p tiene un valor alto, será fácil discernir que B es el mejor, por lo que será elegido muy frecuentemente y el equilibrio final será una población en la que casi todos los individuos realizan B. Por contra, si p tiene un valor bajo, será difícil discernir que B es el mejor, por lo que muchos elegirán A equivocadamente y el punto de equilibrio tendrá una menor frecuencia de B. Finalmente, si la probabilidad de elegir A y B es la misma ($p = 0,5$), el equilibrio será una mezcla equitativa de A y B.

A su vez, la rapidez a la que la población se acerca al equilibrio final depende de α , de tal manera que a mayor valor de α , más rápidamente se alcanzará dicho equilibrio. Es decir, el incremento de q (Δq) tenderá al equilibrio en un mayor o menor número de generaciones dependiendo de α , independientemente del valor de p . Así, si $\alpha = 1$, todos aprenden individualmente, por lo que el equilibrio se alcanzará en la primera generación. Veamos por qué.

Imaginemos que la proporción de individuos que realizan B con respecto al total de la población en un momento determinado es un 20 por ciento ($q = 0,2$), en una población en la que todos aprenden individualmente ($\alpha = 1$). Supongamos además que $p = 1$, entonces

$$\Delta q = 1(1 - 0,2) = 0,8$$

Puesto que la frecuencia inicial de B era 0,2 y en esta generación se ha incrementado la frecuencia en 0,8 el valor de q ahora será de 1, esto es, toda la población habrá adquirido B en una generación. Para cualquier otro valor de p se cumplirá también que el equilibrio se alcanza en la primera generación.

Tomemos por ejemplo $p = 0,7$. El incremento de q será entonces

$$\Delta q = 1(0,7 - 0,2) = 0,5$$

con lo que en esta generación el valor de q pasa de 0,2 a 0,7, habiéndose alcanzado el equilibrio, ya que

$$\Delta q = 1(0,7 - 0,7) = 0$$

Un aspecto importante de este proceso es que "la magnitud de la fuerza de la variación guiada es independiente de la cantidad de variabilidad cultural en la población" (Boyd *et al.*, 1985, p. 137). No requiere que el mejor comportamiento para un entorno determinado esté presente de antemano en la población, sino que depende exclusivamente de las capacidades cognitivas individuales.

Así, siguiendo con el ejemplo anterior, el proceso de variación guiada no necesita que algunos individuos realicen B para que éste se difunda en la población. La variación guiada no necesita seleccionar una variante ya existente, sino que permite *generar* dicha variante al apoyarse en el aprendizaje individual. De esta manera, dependerá de que las características cognitivas individuales sean lo suficientemente sofisticadas como para que el aprendizaje individual sea capaz de generar B ($p > 0$). Si dichas capacidades son suficientes y los individuos tienen una mínima tendencia al aprendizaje individual ($\alpha > 0$), q aumentará. Así, aunque el valor de α y de q sea muy bajo, q podrá ser generado dentro de la población, aunque estuviera ausente.

Supongamos por tanto que B está ausente en la población ($q = 0$).

$$\Delta q = \alpha(p - 0)$$

Bastará entonces con que el valor de α y de p sea positivo para que B aparezca y se extienda (q se incrementa). Así, para valores muy bajos ($\alpha = 0,1$ y $p = 0,1$) obtendríamos

$$\Delta q = 0,1(0,1 - 0) = 0,01$$

$$\Delta q = 0,1(0,1 - 0,01) = 0,009$$

$$\Delta q = 0,1(0,1 - 0,019) = 0,0081$$

$$\Delta q = 0,1(0,1 - 0,0271) = 0,00729$$

$$\Delta q = 0,1(0,1 - 0,03439) = 0,006561$$

Al cabo de cinco generaciones el comportamiento B habría pasado de ser inexistente a tener una pequeña representación ($q = 0$ habría pasado a tener un valor positivo de $q =$

$0,03439 + 0,006561 = 0,040951$). Es decir, un rasgo que era inexistente habría surgido y se habría difundido en la población.

Este es el motivo por el que el proceso de variación guiada es frecuentemente señalado como análogo a la evolución lamarckiana (Durham, 1991, p. 180; Mesoudi, 2011a). Como veíamos en el Capítulo 3, para Lamarck, los organismos incorporan a su estructura orgánica las transformaciones que el entorno imprime en sus antepasados, de tal manera que una característica que previamente no estuviera presente pasaría a estarlo como consecuencia de la interacción de los individuos con el entorno. En la variación guiada los rasgos de comportamiento novedosos, generados también en base a la interacción con el entorno, son conservados en la población.

6.4.3. EL MODELO DE APRENDIZAJE SELECTIVO DE BOYD Y RICHERSON (1995).

Acabamos de ver cómo el aprendizaje social, en combinación con el individual, puede generar adaptación. La imitación aporta una ventaja a la manera en que las poblaciones se adaptan a los cambios del entorno. No obstante, para que la variación guiada genere adaptación es necesario que al individuo le resulte fácil comparar los resultados obtenidos con las distintas variantes. Mediante el aprendizaje individual el individuo experimenta y se decanta por una de las variantes, convirtiéndose en futuro modelo para que otro individuo comience a experimentar individualmente a partir de él. Sin embargo, no siempre es posible determinar cuál es la variante que proporciona los mejores resultados en las condiciones actuales del entorno, por lo que será difícil que en estos casos la variación guiada sea capaz de generar comportamiento adaptativo.

En un estudio posterior Boyd y Richerson (1995) extendieron el anterior modelo de Rogers incorporando la posibilidad de que los individuos pudieran elegir qué tipo de aprendizaje emplear en función del contexto y de la dificultad para determinar qué variante es superior. En el modelo de Rogers los individuos llevan a cabo sólo una de las dos estrategias: aprenden individualmente o aprenden socialmente, sin posibilidad de alternancia. Pertenecen a uno de los dos grupos, y la eficacia biológica de los individuos dependerá del grupo al que pertenezcan. De este modo, y al no poder incrementar la eficacia biológica de quienes copian, la única manera en que en dicho modelo podría aumentar la eficacia biológica media de una población mediante el uso del aprendizaje

social sería haciendo que éste incrementara la eficacia biológica de quienes aprenden individualmente (Boyd *et al.*, 1995).

Una manera en que puede conseguirse esto es mediante el uso selectivo del aprendizaje individual y social. Para ello los individuos han de poder optar por el aprendizaje individual cuando sea fiable y poco costoso, cambiando al aprendizaje social en caso contrario (Boyd *et al.*, 1995, p. 40). Suponiendo de nuevo un entorno que pudiera estar en uno de dos estados con una cierta probabilidad y que uno de dos comportamientos posibles (A o B) sea el mejor para cada estado, los individuos tratarían de comparar los resultados que A y B ofrecen. Para ello experimentarían primero con A y después con B, y compararían los resultados. El mejor será entonces adoptado en base al valor de la diferencia observada (x), de tal manera que cuanto mayor sea esta diferencia, mayor probabilidad de que el comportamiento con mayor resultado sea el mejor para ese estado del entorno (véase Figura 6). Pudiera ocurrir, sin embargo, que el comportamiento que ofreciera mayores beneficios en el momento de la prueba no fuese realmente el mejor, ya que el comportamiento alternativo podría generar mayores beneficios a largo plazo, por ejemplo, debido a que el estado del entorno en el momento de la prueba pasara por un momento transitorio que no fuera indicativo de la tendencia general (Richerson *et al.*, 2000). La fidelidad del aprendizaje individual dependerá no sólo del grado de sofisticación de las capacidades cognitivas, sino también de que la información disponible sea completa, lo cual hace que este tipo de aprendizaje sea propenso al error y que en una población cuyos miembros tengan una fuerte dependencia del aprendizaje individual sean frecuentes los comportamientos inadecuados. Este inconveniente puede ser mitigado, por otra parte, si los individuos dedican más esfuerzos (es decir, más tiempo y energía) a adquirir información de mayor calidad, por lo que cuanto menor sea el coste de adquirir esta información, mayor será generalmente la precisión del aprendizaje individual (Boyd *et al.*, 1985, p. 116).

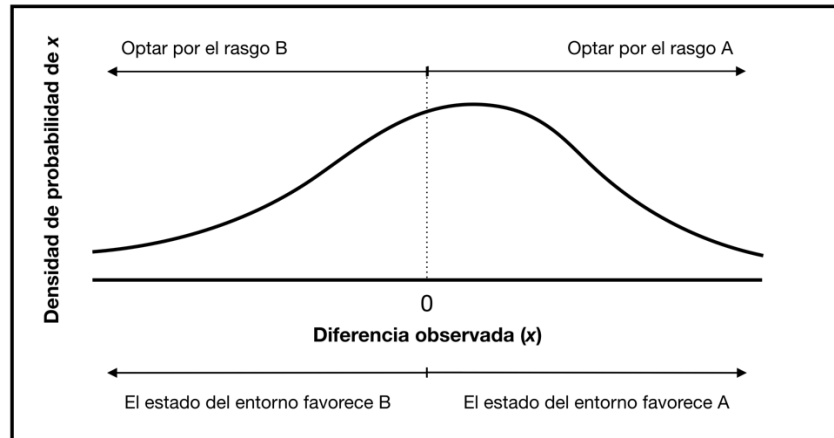


FIGURA 6. Modelo de Boyd y Richerson (1995) sin el parámetro d . Es probable que en valores cercanos a 0 el resultado sea engañoso, ya que el comportamiento que da un mejor resultado a corto plazo podría no ser el más ventajoso a largo plazo, por lo que, si se dejara guiar únicamente por este resultado, el individuo optaría por un comportamiento inadecuado.

La confianza en que la diferencia en el resultado proporcionado por un comportamiento sea lo suficientemente alta como para decantarse por él vendría determinado por un parámetro (d), ajustado por la selección natural y que establecería un umbral por debajo del cual los individuos no podrían establecer cuál es el mejor comportamiento (situación de indecisión), optando entonces por la imitación.

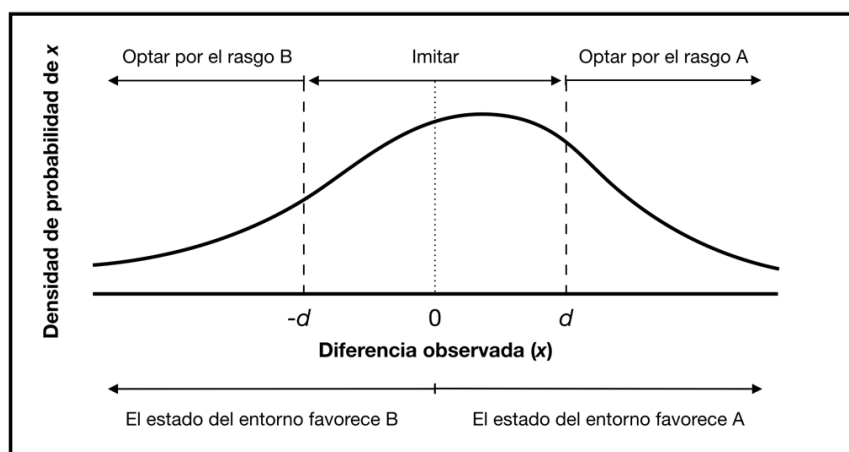


FIGURA 7. Modelo de Boyd y Richerson (1995) incluyendo el parámetro d .

Si se describe esta situación como una distribución normal de la probabilidad de x (Figura 7) habríamos de incluir, ya que se establecen dos comportamientos posibles, un umbral d negativo ($-d$) y uno positivo. Fuera de los límites establecidos por los dos umbrales los individuos confiarán en el resultado de la experimentación y optarán entonces por uno u otro comportamiento. Así, si la diferencia observada es mayor que el umbral d ($x > d$, siendo $d \geq 0$), el individuo adoptará el comportamiento A, mientras que si x es menor que $-d$ (para $d < 0$), adoptará B. Si la diferencia observada se encuentra entre el umbral inferior y superior ($-d \leq x \leq d$), el individuo optará por la imitación. Los individuos proceden entonces mediante la siguiente regla de aprendizaje.

Resultado de la prueba entre A y B	Decisión
$x > d$	Adoptar A
$-d \leq x \leq d$	Imitar
$-d > x$	Adoptar B

Vemos que el parámetro d establece en qué medida la estrategia de aprendizaje es selectiva. Para un valor bajo de d , el aprendizaje individual tiene un mayor peso en la determinación del comportamiento, mientras que un valor alto conlleva que la experiencia individual sólo sea tenida en cuenta cuando la diferencia sea muy alta, requiriéndose una evidencia muy fuerte de que el comportamiento seleccionado es el favorecido por el entorno para optar por él. Sin embargo, un valor más alto de d también conlleva una menor probabilidad de error, ya que reducirá los casos en que se elija A o B por equivocación, aunque a costa de aumentar el grado de indecisión (el resultado de la prueba sea inconcluyente, optando por la imitación). De esta manera, si un individuo únicamente pudiera guiar su elección por el aprendizaje individual, sólo en aquellos casos en que la diferencia observada fuese elevada tendría una probabilidad alta de no equivocarse. Por contra, si poseyera también la capacidad de imitar y pudiera elegir entre ambos tipos de aprendizaje, podría optar por la imitación cuando el aprendizaje individual fuera impreciso.

La presencia del aprendizaje social es entonces beneficiosa para la población en su conjunto, ya que los individuos que aprenden individualmente se benefician también de él.

El valor de d dependerá del coste del aprendizaje individual y de la variabilidad del entorno. Cuando la información obtenida por aprendizaje individual sea fácil de conseguir (y por ello, como dijimos antes, precisa) será conveniente fiarse de ella, por lo que el aprendizaje social disminuirá (menor valor de d). De igual manera, si el entorno varía lo suficientemente rápido como para que la información obtenida por otros individuos sea probable de haber sido adquirida en un estado distinto del entorno, también será más conveniente fiarse del aprendizaje individual, ya que si se optara por imitar habría una probabilidad muy alta de que la información adquirida no fuese útil para el estado actual.

A medida que aumenta el coste del aprendizaje individual (disminuyendo a su vez su fiabilidad), el aprendizaje social puede reducir la importancia de los errores producidos por aquél. Y lo mismo ocurre con la variabilidad ambiental. Cuando el entorno se vuelve menos variable (más predecible) aumenta la probabilidad de que un comportamiento adquirido por aprendizaje social sea útil en el estado actual, por lo que aumenta su dependencia (mayor valor de d).

Sin embargo, cuanto más lentamente cambia el entorno, más probable es que la población se adapte a él por medio de la herencia genética "en la medida en que la selección natural aumentará la frecuencia de los genes que conducen al desarrollo del fenotipo favorecido localmente" (Boyd *et al.*, 1985, p. 117). Esto es, cuanto más predecible es el entorno mayor es la probabilidad de que la imitación conduzca a la adquisición del comportamiento correcto, pero precisamente las condiciones que más favorecen al aprendizaje social son las que permiten una mayor fortaleza a la adaptación de tipo genético, haciéndola entonces innecesaria (Cavalli-Sforza *et al.*, 1983). La presencia del aprendizaje social es entonces ventajosa ya que aumenta la eficacia biológica media de la población (Richerson *et al.*, 2005), pero sólo cuando la variabilidad del entorno se sitúa entre dos extremos: cuando el entorno sea cambiante, pero no lo suficiente como para que el aprendizaje individual sea superior, y cuando sea estable, pero no tanto como para que la adaptación genética sea favorecida (Boyd *et al.*, 1985; Richerson *et al.*, 1992).

6.5. LA TRANSMISIÓN CULTURAL COMO UN SISTEMA ADAPTATIVO DE HERENCIA EN LA TEORÍA DE LA HERENCIA DUAL²⁸.

6.5.1. EL ORIGEN DE LA TEORÍA DE LA HERENCIA DUAL.

A principios de la década de 1980 comenzaron a publicarse una serie de trabajos, dentro del campo de la genética de poblaciones, que introducían elementos de tipo cultural en los modelos de transmisión genética, permitiendo estudiar la manera en que los procesos de transmisión de unidades genéticas y culturales podían influirse mutuamente²⁹. Estos trabajos serían el comienzo de lo que se denominó como Teoría de la Herencia Dual o Teoría Coevolutiva (Durham, 1991). Hasta poco antes de esta fecha, la mayoría de estudios que abordaban la dinámica cultural habían venido concibiéndola como un proceso radicalmente distinto al de su contrapartida genética, ya fuera negando todo lazo de unión entre ambos, o bien entendiendo a la cultura como sometida a los dictámenes de la genética (Wilson, 1975). Si bien con anterioridad se habían producido algunos intentos por vincular ambos procesos en tanto fenómenos paralelos de transmisión de información, dichos intentos carecían del rigor matemático de los modelos que aparecieron en ese momento.

El primero de estos modelos fue el propuesto por Luca Cavalli-Sforza y Marcus Feldman. En *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach* (1981) analizan por primera vez la manera en que los rasgos culturales podían influir sobre las presiones selectivas que actúan en la línea de herencia genética. Para ello definen las unidades de transmisión cultural como rasgos adquiridos "por medio de cualquier proceso de transmisión no genética", cuya dinámica analizan empleando los mismos instrumentos matemáticos que venían siendo utilizados en el estudio de la transmisión genética.

²⁸ Parte de este apartado aparece incluido en Moreno-Marín (2021b).

²⁹ Los planteamientos de la Teoría de la Herencia Dual o Coevolución han sido muy importantes en el desarrollo de la "Síntesis Evolutiva Extendida" (Laland *et al.*, 2015) en lo que refiere al reconocimiento de la existencia de múltiples mecanismos de herencia igual de importantes que los mecanismos genéticos. Estos últimos quedan desplazados, dentro de esta perspectiva, de su tradicional posición privilegiada en la construcción del fenotipo de los individuos, dejando abierta la posibilidad de influencia sobre el fenotipo por parte de otros mecanismos de transmisión de información, en especial los que intervienen en los procesos de desarrollo.

Examinan así cómo los procesos de transmisión cultural afectan a la distribución final de estas unidades mediante procesos análogos a los que influyen en la evolución genética.

En ese mismo año, Charles J. Lumsden y Edward O. Wilson publican *Genes, Mind and Culture: The Coevolutionary Process* (1981) donde proponen que las unidades de transmisión cultural o "culturgenes" quedan vinculadas a la línea de transmisión genética en la medida en que son procesadas a través de "reglas epigenéticas" heredadas, que dirigen el desarrollo cognitivo y conductual de los individuos. La distribución de los culturgenes en la población depende de la frecuencia de ciertas reglas epigenéticas asociadas a ellos, y a su vez esta distribución afecta a la eficacia biológica de quienes portan dichas reglas, produciéndose así una interdependencia entre las líneas de transmisión cultural y genética que modifica los patrones de difusión de ambas.³⁰

La nueva línea de investigación se consolidaría finalmente con el trabajo de Robert Boyd y Peter J. Richerson, *Culture and the Evolutionary Process* (1985). En este modelo, la selección natural actúa de manera paralela e independiente sobre las líneas de transmisión genética y cultural, convirtiendo a ésta última en un sistema de herencia en el pleno sentido de la palabra, enfrentada a veces con la línea de herencia genética en su intento por influir sobre el fenotipo de los individuos.

La cultura viene a ser entendida aquí como información transmitida por cualquier aprendizaje de tipo social. Dicha transmisión vendrá a estar a su vez influida por la acción de varias fuerzas que operan en su distribución final: sesgos de transmisión (los individuos eligen qué o a quién imitar en función de sus intereses y preferencias); variación no aleatoria (las variantes culturales son modificadas intencionadamente para ajustarlas a las necesidades de los individuos); selección natural (éxito en la supervivencia y reproducción de los individuos que poseen una variante cultural); deriva cultural (factores azarosos que afectan a la transmisión como consecuencia de una reducida población); o migración (transferencia de variantes culturales, o de los individuos que las portan, entre distintas poblaciones). La acción combinada de estas fuerzas configura la dinámica de cambio

³⁰ El complejo y farragoso aparato matemático empleado por Lumsden y Wilson para modelar este proceso coevolutivo resultó, sin embargo, poco atractivo para quienes se interesaron por estas cuestiones, y no recibió la buena acogida que los autores esperaban.

cultural, en un proceso interdependiente con los caminos por los que discurra la evolución a nivel genético.

En resumidas cuentas, la Teoría de la Herencia Dual viene a sostener que la información social puede constituirse en un sistema de herencia de pleno derecho, paralelo a la herencia genética. En aquellas especies que transmiten y manejan información social, ésta supone una vía útil de información sobre como ajustar el comportamiento a las demandas del entorno. De este modo la aplicación de los modelos de herencia cultural no queda restringida al caso humano, pudiendo aplicarse a cualquiera de las especies en la que los individuos transmitan y manejen información social con fines adaptativos.

No obstante, algunas características de la transmisión cultural humana hacen de nuestra especie un caso particular. En algunas especies de primates, cetáceos, aves o algunos invertebrados se ha constatado la existencia tradiciones culturales (Whiten, 2021), lo que indica que la información cultural elaborada por los miembros de un grupo puede influir en el comportamiento exhibido dentro de él durante generaciones. Sin embargo, la manera en que los humanos transmiten y manejan información cultural genera la puesta en marcha de un proceso que permite no sólo conservar la información entre generaciones sino también ir incorporando al bagaje cultural las innovaciones que van surgiendo de manera sucesiva dentro de un grupo, de tal manera que el resultado puede llegar a ser mucho más complejo de lo que un individuo aislado podría haber producido por sí mismo.

6.5.2. EVOLUCIÓN CULTURAL ACUMULATIVA.

Cuando las circunstancias del entorno son propicias, la capacidad de transmisión cultural puede incidir positivamente en la eficacia biológica de las poblaciones, siendo un sistema de producción y difusión de rasgos adaptativos más versátil y rápido que el sistema de herencia genético. Las modificaciones del comportamiento que realizan ciertos individuos y que les son favorables pueden extenderse a otros miembros de la población, quienes evitan los costes del aprendizaje individual y pueden adaptarse así al entorno de una manera más eficiente.

Como hemos visto, la cultura es el resultado del aprendizaje social. En el caso de los humanos los individuos aprenden de otros directa o indirectamente, en un proceso *intra* e *intergeneracional* que da como resultado la preservación de las innovaciones conductuales

y tecnológicas. Estas innovaciones son a veces incorporadas al repertorio existente, de tal manera que dicho repertorio se va modificando durante generaciones, haciéndose cada vez más complejo, sofisticado o efectivo. Este proceso se conoce como *evolución cultural acumulativa*.

Los intentos por modelar la dinámica de dicha evolución cultural acumulativa son muy numerosos (Enquist *et al.*, 2007, 2011; Lehmann, 2010; Ehn *et al.*, 2012), con una consiguiente proliferación de definiciones y marcos diferentes, no siempre compatibles entre sí. Mesoudi *et al.* (2018) proponen una serie de condiciones necesarias y suficientes para que tal evolución cultural acumulativa pueda ser, al menos, identificada. Para ello distinguen un conjunto mínimo de criterios compatibles con la transmisión cultural tanto humana como no humana:

- (i) Que tenga lugar un cambio en el comportamiento o en un producto de éste (como un artefacto).
- (ii) Que dicho comportamiento o artefacto sea transferido por medio del aprendizaje social.
- (iii) Que dicho comportamiento o artefacto cause una mejora en el rendimiento o el desempeño de los mismos.
- (iv) Que los tres pasos anteriores se repitan, generando una mejora secuencial en el tiempo.

Estos criterios empleados por Mesoudi *et al.* son pretendidamente simples y generales, pero por ello muy útiles a la hora de esquematizar la dinámica de la evolución cultural acumulativa. Analizándolos podemos ver que si cualquiera de ellos no se cumpliera no podría hablarse de evolución cultural acumulativa propiamente dicha. Por ejemplo, si surgiese un nuevo comportamiento que mejorase el rendimiento de los individuos, pero faltase (ii) (es decir, no hubiera transferencia social del mismo), dicho comportamiento podría extenderse en la población, pero por un mecanismo diferente (como por vía genética). Si faltase (i), el comportamiento transmitido podría tal vez extenderse a toda la población, pero ésta quedaría estancada al no haber una fuente de variación que mantuviera el proceso acumulativo. En caso de no cumplirse (iii) podría hablarse sin más de una modificación sucesiva del repertorio cultural de una población, pero de nuevo faltaría el componente acumulativo. El cuarto criterio permite descartar los casos en que (i), (ii) y (iii)

tengan lugar de manera ocasional sin que den lugar a una modificación posterior, incorporando la retención de las variantes previas como un factor necesario.

En el caso de los humanos la acumulación cultural da lugar a comportamientos, conocimientos o artefactos que ningún individuo aislado habría sido capaz de inventar (Boyd *et al.*, 1996). Otros animales son capaces también de transmitir y manejar información social aunque, con la excepción de unos pocos casos como el cuervo de Nueva Caledonia (*Corvus moneduloides*) (Kacelnik, 2006), la rata negra (*Rattus rattus*) (Richerson *et al.*, 2005) y ciertos pájaros cantores (Catchpole, 2008) no existen evidencias firmes de que el repertorio cultural de otras especies haya pasado por un proceso acumulativo, aunque existe una fuerte controversia al respecto (Whiten, 2017; Mesoudi, 2015; Bonduriansky 2012). Ninguna de las especies en las que se ha constatado dicho proceso, sorprendentemente, pertenece al orden de los primates, aunque los ejemplos más citados de la presencia de repertorios culturales diferenciados en otros animales proceden de macacos y chimpancés. La capacidad de innovación de las distintas culturas de chimpancés está bien documentada (Boesch, 2003), siendo así que las distintas poblaciones pueden generar innovaciones en los patrones de comportamiento, que acaban difundiéndose entre los miembros de la población. Al igual que en los humanos, las poblaciones habitan en entornos con características diferentes, y los patrones de comportamiento de cada población están normalmente ajustados a las demandas que imponen las condiciones locales (Whiten *et al.*, 1999). También, como en el caso de los humanos, poseen patrones de comunicación diferenciados de los de otros grupos, y sujetos a convenciones arbitrarias (Boesch, 2003). Sin embargo, aun poseyendo la capacidad de generar innovaciones, éstas se producen con muy poca frecuencia, de tal manera que las poblaciones de chimpancés suelen ser culturalmente muy estables. Es más, a diferencia de los humanos, la complejidad de los rasgos culturales que se observan en estas especies no supera lo que un individuo puede llegar a conseguir por sus propios esfuerzos a lo largo de su vida. Los artefactos y comportamientos complejos no son mejorados generación tras generación, sino que su complejidad es tal que generalmente no superan lo que las capacidades cognitivas individuales de dichas especies pueden conseguir.

En el caso humano podemos observar, sin embargo, que el proceso de acumulación cultural se extiende, aunque a diferentes ritmos, al menos desde los últimos dos millones de años (Klein, 1999). El desarrollo acumulativo en dicho lapso de tiempo y elevado número de generaciones requiere de un mecanismo de transmisión lo suficientemente

preciso como para que tenga lugar la retención de los elementos culturales de una población sin que éstos se pierdan rápidamente. Dicho mecanismo es frecuentemente identificado con el aprendizaje imitativo.

Tomasello (1999; 2018) propone que la presencia del aprendizaje imitativo, reforzado mediante la enseñanza activa en el caso de nuestra especie, permite generar lo que denomina como "efecto trinquete" (*ratchet effect*). Esto es, cuando la transmisión de las innovaciones culturales se lleva a cabo con un alto grado de fidelidad mediante el aprendizaje imitativo, éstas se conservan con pocas alteraciones hasta que surgen otras innovaciones, que son entonces incorporadas al repertorio conductual. La imitación sirve de mecanismo de retención, del mismo modo que en un trinquete el retenedor de la rueda dentada impide que ésta gire en sentido inverso. La cultura humana es entonces acumulativa en la medida en que dos procesos diferentes (innovación e imitación) tienen lugar (Tomasello, 2008) posibilitando la persistencia de las modificaciones culturales y conectando el repertorio cultural de una generación con el de la siguiente.

Otros autores niegan el papel central de la imitación en la evolución cultural acumulativa. Caldwell *et al.* (2009) defienden que la emulación puede llegar a ser suficiente para que ésta tenga lugar. Saldana *et al.* (2019) a su vez, rechazan que sea necesario un alto grado de fidelidad en la transmisión. Primero, porque la noción misma de fidelidad resulta problemática, en la medida en que no siempre es posible determinar cuál es el umbral para considerar lo suficientemente fiel a una transmisión como para contribuir al proceso acumulativo. Segundo, porque según los datos experimentales el nivel de fidelidad de la transmisión humana, cuando puede medirse, resulta ser casi siempre demasiado bajo como para prevenir la pérdida de las modificaciones en el repertorio cultural. Además, bajo condiciones de laboratorio, puede observarse un cierto grado de acumulación cultural en especies con una fidelidad de transmisión muy limitada, como los babuinos.

Independientemente del mecanismo que sustente a la evolución cultural acumulativa, estos planteamientos corren el peligro de crear una impresión del desarrollo evolutivo de la cultura como unidireccional, unidimensional o irreversible (Enquist *et al.*, 2011). En la medida en que entiende que las modificaciones son retenidas y aseguradas en cada generación por medio del aprendizaje imitativo, se corre el riesgo de que el desarrollo cultural quede reducido a una simple acumulación o incremento de mejoras en un repertorio que no admite vuelta atrás. Para Boyd *et al.* (1995) ciertos comportamientos, a la hora de

resolver un problema adaptativo, admiten una mejora progresiva hacia un óptimo y ello hace que la retención y acumulación de modificaciones permita a las generaciones sucesivas comenzar más cerca de dicho óptimo que aquellas en las que cada generación ha de re-inventar una solución al mismo problema. De esta forma, cuando es difícil que un comportamiento óptimo sea descubierto por un individuo, «los organismos que no pueden imitar deben empezar con la estimación inicial que les proporciona su genotipo. Sin embargo, cuando mueren, esas mejoras mueren con ellos, y su descendencia debe comenzar de nuevo con la estimación inicial proporcionada genéticamente. Por el contrario, un imitador puede adquirir el comportamiento de sus padres después de que este comportamiento haya sido mejorado por el aprendizaje. Empezará su búsqueda, por lo tanto, más cerca del comportamiento óptimo» (Boyd *et al.* 1995, p. 133). Las ventajas de dicho mecanismo se hacen incluso más patentes cuando ciertos elementos culturales requieren necesariamente de la existencia previa de otros para poder surgir (Enquist *et al.*, 2011).

La presencia de elementos culturales complejos está frecuentemente asociada a las características demográficas de la población (Mesoudi, 2011b; Henrich, 2004; Powell *et al.*, 2009; Mesoudi *et al.*, 2018). Este enfoque, a pesar de haber suscitado ciertas críticas (Read, 2006; Vaesen, 2012), ha sido recientemente apoyada por varios estudios experimentales³¹. Henrich (2004) propone que fueron estas características demográficas las que configuraron el desarrollo tecnológico de las poblaciones indígenas de Tasmania (Moreno-Marín, 2021a). A raíz del fin de la última época glacial hace unos 10.000 años, con la consiguiente subida del nivel del mar, los habitantes de Tasmania quedaron desconectados de las poblaciones de Australia y su número disminuyó considerablemente. A partir de ese momento comenzó una reducción de la complejidad del repertorio tecnológico que en algunos casos supuso la total desaparición de elementos tales como las herramientas de hueso o el utillaje de pesca. Henrich explica esta disminución tecnológica asumiendo que los individuos tratan de imitar a aquellos que son más hábiles o exitosos, pero al hacerlo cometen ciertos errores que pueden dar lugar a la aparición de un comportamiento o artefacto que proporciona un mejor resultado que el que trataba de imitar. De esta manera, si el nuevo comportamiento o artefacto supera al anterior no sólo

³¹ Para una revisión de estos estudios véase Mesoudi (2015).

en su rendimiento sino también en su facilidad de ser imitado, se convertirá en el nuevo modelo a seguir por el resto de individuos. Cuando las poblaciones son grandes la probabilidad de que esto ocurra es mayor, por lo que a medida que la población disminuye también lo hace la probabilidad, no sólo de que se produzcan estos episodios de mejora, sino también de que haya individuos que realizan correctamente el comportamiento o artefacto heredados superando los errores de copia. De esta manera, si en la siguiente generación no ha habido suficientes individuos como para que alguno supere este error de copia, el resultado será una población cuyos miembros producirán un comportamiento o artefacto ligeramente inferior al anterior, convirtiéndose asimismo en modelos para la generación siguiente. El proceso de degradación tecnológica es entonces el resultado de la acumulación de imprecisiones en la transmisión cultural debido a que la población es demasiado pequeña, cuando disminuye por debajo de un umbral crítico. Complejidad tecnológica y tamaño de la población estarían así directamente relacionados.

Pero no todos los autores están de acuerdo con esta idea. A la hora de estudiar la dinámica acumulativa de la cultura hay que tener en cuenta la posibilidad de que sus costes de adquisición, a medida que se va haciendo más compleja, se incrementen hasta tal punto que los individuos no sean capaces de generar innovaciones (Mesoudi, 2011b). Su desarrollo acumulativo puede estar entonces limitado por los mecanismos cognitivos que poseen los miembros de la población (Tennie *et al.*, 2009). Fay *et al.* (2019) consideran que un incremento en el tamaño de la población puede revertir negativamente en la capacidad de acumulación cultural, en la medida en que expone a los individuos a un mayor número de modelos, lo que se traduce a su vez en un incremento en la carga de la memoria de trabajo. Esto conlleva una reducción en la habilidad para copiar los mejores rasgos o artefactos, lo que conduce a la disminución del repertorio cultural. A mayor población, por tanto, mayor número de opciones a copiar, pero con menor fidelidad.

Sin embargo, hemos de afirmar, con Martens (2019), que esta profusión de modelos a copiar no implica necesariamente que los individuos traten de evaluar todas las opciones disponibles. Como veremos más adelante, la presencia de determinados sesgos cognitivos en la elección de los rasgos reduce enormemente el esfuerzo a la hora de seleccionar qué y cuándo copiar incrementando la difusión de los rasgos beneficiosos, por lo que los posibles efectos negativos de un incremento en la población son muy limitados.

Aun con todo, el aspecto más importante de su carácter acumulativo es que permite que la cultura se convierta en un segundo sistema de herencia. Como hemos afirmado, para que los rasgos culturales se acumulen es necesario que puedan ser transmitidos con fidelidad. El aprendizaje social, cuando se sustenta en la capacidad de imitación, permite que los rasgos de comportamiento pasen no sólo de unos individuos a otros sino también de una generación a otra. Se hace posible así que cada generación "herede" un conjunto de comportamientos que, si son retenidos, pueden ser modificados y transferidos a la siguiente generación.

Los comportamientos son rasgos fenotípicos, lo cual supone que la transmisión de estos rasgos con un alto grado de fidelidad, producto de la imitación, se constituya en un mecanismo que no sólo influye en las características fenotípicas de los organismos, sino que también genera *semejanza* entre el imitador y el demostrador. Lo más destacado de esta semejanza entre individuos (o entre una generación y la siguiente) es que cuando la transmisión de los rasgos va acompañada de un proceso de retención y posterior modificación, dicho proceso permite generar *tradiciones* con una historia evolutiva diferenciada, así como adaptaciones culturales complejas (Boyd *et al.*, 1985).

Según Mesoudi (2011a) podemos identificar una tradición «cuando todos o casi todos los miembros de un grupo exhiben un comportamiento, mientras que todos o casi todos los miembros de otro grupo exhiben un comportamiento diferente, y esas diferencias a nivel de grupo pueden ser explicadas en términos de aprendizaje social en lugar de como producto de diferencias genéticas entre grupos, o de aprendizaje individual en respuesta a condiciones externas diferentes» (p. 193). No obstante, podríamos decir que esta definición únicamente captura de manera sincrónica los elementos que constituyen o configuran a una tradición, dejando de lado un componente evolutivo o diacrónico comúnmente incorporado en otras definiciones. Por ejemplo, Frigaszy *et al.* (2008) la definen como «un patrón de comportamiento distintivo compartido por dos o más individuos en una unidad social, *que persiste en el tiempo* y que los nuevos ejecutores adquieren en cierta medida por medio del aprendizaje asistido socialmente» (p. xiii, cursivas añadidas). Esta precisión es importante, pues la persistencia o continuidad con un grado limitado de alteración en el tiempo de un repertorio cultural será lo que permita dar unidad a los comportamientos presentes en una población y diferenciar así entre distintas tradiciones. Por lo tanto, únicamente cuando se tiene en cuenta el componente histórico en el concepto de tradición se pueden estudiar determinadas características de las mismas, como su estabilidad y los mecanismos que la

producen, permitiendo también organizar de manera cladística las relaciones evolutivas de las mismas en tanto que linajes culturales. De esta manera se puede abordar, por ejemplo, la cuestión de por qué unas tradiciones humanas son más estables que otras (Morin, 2016).

Los criterios (ii) y (iv) de Mesoudi *et al.* (2018) mencionados más arriba convierten al proceso acumulativo en un sistema de herencia. El hecho de que los rasgos de comportamiento sean transferidos por aprendizaje social y no de manera genética, junto con una modificación de tipo gradual que no comience de nuevo en cada generación sino que retenga dichos rasgos para su posterior modificación, permite que el repertorio cultural de una generación alcance a generaciones muy posteriores en el tiempo. Lo cual no quiere decir que dicho repertorio pase de manera monolítica a la siguiente generación. Más bien al contrario, en la dinámica evolutiva de la transmisión cultural entran en juego una serie de fuerzas que tenderán a incrementar o disminuir la variación cultural presente en las poblaciones, aspecto que consideraremos a continuación.

6.5.3. FUERZAS DE EVOLUCIÓN CULTURAL.

En el apartado 5.3.1. vimos cómo, para la Ecología del Comportamiento, el hecho de que un comportamiento se transmitiera de manera genética o cultural a la siguiente generación no era relevante para entender cómo dicho comportamiento repercutía en la eficacia biológica de los organismos que lo poseían. Sin embargo, como hemos analizado posteriormente, el aprendizaje cultural es un mecanismo más ventajoso de adaptación en determinados contextos que los mecanismos genéticos, por lo que las peculiaridades de su dinámica evolutiva tienen enormes consecuencias en la manera en que los organismos se adaptan a su entorno. De igual manera la transmisión cultural puede actuar en los humanos como un mecanismo de herencia, produciendo semejanza entre generaciones al retener las variantes fenotípicas.

Existen numerosas evidencias de que en la naturaleza existen, además de la cultura, otros sistemas de herencia no-genéticos, como la transmisión citoplasmática o la epigenética (Bonduriansky, 2012; Bonduriansky *et al.*, 2009; Mameli, 2004; Jablonka *et al.*, 2005). La transmisión cultural, sin embargo, posee unas características y una incidencia en la capacidad adaptativa de los organismos que la hacen muy adecuada para su estudio desde planteamientos evolutivos.

Una de estas características es que el proceso de transmisión cultural puede ocurrir no sólo de manera vertical, esto es, de padres a hijos de la misma manera en que se produce normalmente la transmisión genética, sino también de forma horizontal³² (entre individuos de una misma generación) y oblicua (entre individuos de la generación anterior con los que no se guarda parentesco biológico) (Cavalli-Sforza *et al.*, 1981; Mesoudi, 2011a). Los individuos pueden adquirir su repertorio conductual potencialmente de cualquier miembro de la población, por lo que los posibles "padres culturales" (modelos de conducta) de los receptores de dicho comportamiento van desde un familiar hasta un individuo cualquiera no emparentado o un subconjunto de individuos de la población (Boyd *et al.*, 1985).

Es necesario tener presente que aunque la transmisión cultural humana pueda generar un sistema de herencia, esto no significa que haya de ser necesariamente un sistema *darwiniano* de herencia (Mesoudi, 2011a). En el Capítulo 3 pudimos advertir que para Darwin sólo tenía sentido hablar de la evolución por selección natural de un rasgo cuando la presencia del mismo en una población cumplía tres requisitos: variación del rasgo, herencia del rasgo y lucha por la existencia (o reproducción diferencial) de los organismos que lo poseen. Los detalles sobre el mecanismo que posibilitaba su herencia eran desconocidos para Darwin, quien defendió la herencia de los rasgos adquiridos, de tal manera que las transformaciones producidas en ellos podían pasar a la siguiente generación. Lo importante para Darwin era que dichos rasgos participaran en una mayor probabilidad de supervivencia y reproducción de los individuos, produciéndose así una conservación y mayor presencia de dichos rasgos en la siguiente generación. Según Mesoudi (2011a) la cultura se ajusta a este razonamiento inicial de la teoría darwiniana (posee variación, herencia y reproducción diferencial) aun cuando no lo hace con las inclusiones posteriores sobre el mecanismo de herencia que dieron lugar al neo-darwinismo o teoría sintética de la evolución, en las que se desechó la idea de la transmisión de rasgos adquiridos. De esta manera la evolución de la cultura vendría a ser verdaderamente *darwiniana*: está sujeta a un proceso de evolución por selección natural, en el que (como Darwin pensaba) las modificaciones son transmisibles; pero no *neo-darwiniana*.

³² La transmisión genética horizontal también tiene lugar en algunos casos, generalmente entre organismos procariotas (Fontdevila, 2011; Jain *et al.*, 1999).

Si la dinámica evolutiva de la cultura se atiene entonces al mecanismo de selección natural, la interacción entre la cultura y el entorno debe incidir en la composición de los rasgos culturales de una población. La frecuencia con la que un rasgo cultural está presente en una población, y su dinámica evolutiva, dependerán de la acción de ciertos procesos que tienden a incrementar o disminuir su frecuencia en el tiempo de la misma manera en que las fuerzas de evolución genética (mutación, deriva, selección y migración) actúan sobre la composición de los genes dentro de las poblaciones.

Una posible caracterización de dichas fuerzas de evolución cultural podría ser la siguiente (Boyd *et al.*, 1985; Richerson *et al.*, 2005; Mesoudi, 2011a; Baravalle, 2019):

· **Variación (innovación).**

Variación aleatoria (mutación).

Una variante cultural puede modificarse debido a procesos aleatorios que no guardan relación con sus características. Dichos procesos introducirán cambios en el repertorio cultural de la población al modificar alguna de las variantes previas y, debido a su carácter aleatorio, harán impredecible la alteración que sufrirá la misma y el resultado que se obtendrá. Según Boyd y Richerson (1985, p. 67), existen tres fuentes de variación aleatoria en la dinámica cultural:

- Errores en la percepción de la variante cultural en el momento de su adquisición.
- Errores en el recuerdo de la variante.
- Errores en la ejecución por parte del modelo durante la demostración de la variante.

Variación guiada.

Como hemos estudiado anteriormente, los individuos pueden generar variantes nuevas al combinar el aprendizaje social con el individual, de tal forma que los comportamientos copiados incrementan o disminuyen su frecuencia dependiendo de las características cognitivas de los individuos. A diferencia de la anterior, la variación guiada no produce cambios al azar, sino por el ajuste que los individuos realizan sobre las variantes culturales en respuesta al entorno y dependiendo de su estructura cognitiva. Este proceso permite

entonces introducir nuevas variantes en una población, así como modificar las existentes de forma "dirigida" hacia una nueva variante con unas características determinadas.

· **Selección.**

Transmisión sesgada (selección cultural).

Es posible que los individuos no transformen individualmente las variantes culturales para ajustarlas a sus intereses, sino que *elijan* de entre el conjunto de variantes preexistentes en la población (Cavalli-Sforza *et al.*, 1981). Cuando esto ocurre, su elección ha de sustentarse en alguna preferencia con respecto a una característica relevante que sirva de indicador, decantando la elección sobre ciertas variantes y no otras. Así, a diferencia de las dos fuerzas anteriores, que generan nuevas variantes culturales, en este caso no se introducen nuevos comportamientos en la población sino que se selecciona entre ellos modificando su frecuencia relativa.

En el proceso de transmisión sesgada se favorecen unas variantes frente a otras, pero el peso de la decisión no tiene por qué recaer necesariamente en los resultados que la variante ofrece. La decisión tomada dependerá de las reglas de decisión incorporadas en los mecanismos cognitivos de los individuos, las cuales decantan la decisión hacia ciertas variantes. La transmisión queda así sesgada por estas reglas, de manera que el resultado de dicha transmisión será un incremento de unas determinadas variantes debido a que los individuos están predispuestos a adoptarlas (Boyd *et al.*, 1985).

Cuando abordamos el modelo de Rogers (1988) vimos cómo los individuos que optan por la estrategia de copiar indiscriminadamente no obtenían a largo plazo beneficios suficientes como para que con dicha estrategia superasen a quienes aprendían individualmente. Además, tampoco la presencia de la imitación indiscriminada aumentaba la eficacia biológica media de la población. Según vimos, tal y como Boyd y Richerson (1995) defienden, para que el aprendizaje social sea adaptativo es necesario que sea selectivo, de manera que se opte por él en determinadas circunstancias, y no en otras.

Estos mismos autores (Boyd *et al.*, 1985, p. 135) ejemplifican el uso de sesgos de aprendizaje social mediante la siguiente situación. Imaginemos a un niño que está tratando de aprender a jugar al *ping pong*, y tiene que decidir qué manera de agarrar la pala es mejor. Existen dos tipos de agarre: el de tipo lápiz y el de tipo raqueta, cada uno de los cuales es

utilizado por al menos un adulto de los que pueden servirle de modelo. Además, cuando un jugador adopta un tipo de agarre, no cambia al otro modo. En esta circunstancia el niño puede optar por elegir un jugador cualquiera al azar y copiar su manera de agarrar la pala (aprendizaje *no sesgado*), de tal forma que en su elección no intervenga ninguna otra consideración acerca del uso de un tipo de agarre u otro. Pero también podría elegir basándose en algún criterio que para él indicara cuál es la mejor variante a copiar (es decir, el aprendizaje estuviera *sesgado*). Para ello podría optar por emplear una cierta cantidad de tiempo y energía en experimentar con las dos maneras de agarrar la pala y decantarse por una u otra en función de cuál le gustase más, se sintiera más cómodo, o pareciera dar mejores resultados inmediatos. En lugar de ello, podría observar a cuantos adultos pudiera y decantarse por la variante más usada; o elegir la forma de agarrar la pala del jugador más exitoso de entre los adultos.

Boyd y Richerson (1985) distinguen entonces tres maneras en que la transmisión cultural puede resultar sesgada, de forma que unas variantes resulten elegidas con mayor frecuencia:

- *Sesgo directo o basado en el contenido*: la elección está basada en las características de la variante en sí, ya sea porque la estructura cognitiva de los individuos los hace más propensos a sentirse atraídos por estas características o porque dicha variante es la que proporciona unos mejores resultados en relación a los costes y beneficios de su adopción.
- *Sesgo basado en la frecuencia*: la preferencia por una variante cultural depende del porcentaje de individuos que la poseen, por lo que la adopción de ésta sobre otras variantes se realiza debido a que o bien es muy frecuente, o bien muy poco frecuente.
- *Sesgo indirecto o de modelo*: la adopción de una variante cultural se lleva a cabo debido a que está asociada a un individuo que exhibe dicha variante, por lo que es elegida en base a las características de este individuo.

Dado que la transmisión sesgada opera seleccionando variantes, tendrá una mayor incidencia cuando la variación sea alta, a diferencia de la variación guiada, que es capaz de actuar generando variantes incluso en ausencia de ésta. La transmisión sesgada debe esperar a que las variantes sean introducidas en la población, por lo que la dispersión de rasgos culturales poco frecuentes será más lenta por este proceso que por la variación guiada (Richerson *et al.*, 2005, p. 79). Richerson y Boyd (1984) denominan a ambas como

"fuerzas de toma de decisión" (*decision-making forces*), en la medida en que dependen de las elecciones de los individuos y no de un proceso azaroso. De esta manera, tanto la variación guiada como la transmisión sesgada son el resultado de adoptar preferentemente unas variantes sobre otras, no de copiar o de inventar al azar. Ambas dependen de ciertos criterios que orientan la decisión de los individuos hacia ciertas variantes culturales³³, criterios que pueden haber sido también aprendidos culturalmente, de manera individual, o heredados por vía genética (Boyd *et al.*, 1985, p. 136).

Selección natural.

Las variantes culturales pueden también incrementar o disminuir su frecuencia debido a los efectos que producen en los individuos que las adquieren, haciéndolos más o menos susceptibles de convertirse en modelos a ser imitados.

Las creencias que hacen que la gente se comporte de una manera que haga a dichas creencias más probables de ser transmitidas aumentarán en frecuencia. Si los comportamientos modelados por las creencias adquiridas por imitación son importantes, pueden afectar a muchos aspectos de la vida de los individuos: con quién se encuentra, cuánto viven, cuántos hijos tienen, o si medran en su trabajo. Todos esos factores pueden afectar a la probabilidad de que un individuo se vuelva disponible como modelo. (Richerson *et al.*, 2005, p. 76).

Esto es, los rasgos culturales pueden afectar a la supervivencia y a la reproducción, no de los rasgos en sí mismos, sino de los individuos que los poseen, afectando a su vez a la probabilidad de que se conviertan en modelos o "padres culturales" (Boyd *et al.*, 1985, p. 175) e influyendo por tanto en su difusión.

³³ A partir de la propuesta de Boyd y Richerson ha ido aumentando, con un mayor o menor respaldo empírico, el número de posibles sesgos de aprendizaje que podrían estar presentes en las elecciones de los individuos y producirían los mejores resultados en cuanto a cuándo adquirir información social y de quién adquirirla. Una clasificación muy completa de estos sesgos puede encontrarse en Rendell *et al.* (2011).

· **Deriva**

En toda población pueden producirse errores de muestreo que produzcan un cambio en las proporciones de las variantes culturales en la siguiente generación. En ausencia de cualquier otra fuerza que dirija la elección hacia unas variantes, los errores de muestreo son capaces de generar una desviación de las proporciones de dichas variantes en las sucesivas generaciones de una manera completamente azarosa.

Los errores de muestreo tienden a reducir la variación interna, con efectos más acusados cuanto menor sea el tamaño de la población (Jordan, 2015). Los factores azarosos tienen una mayor importancia en estas poblaciones debido a que las pequeñas anomalías estadísticas que se producen normalmente en cualquier población afectan a un mayor porcentaje relativo de individuos (tal sería el caso, por ejemplo, en el que un individuo experto en alguna técnica falleciera sin transmitir su experiencia a ningún otro individuo; en una población grande sería probable que hubiera más de un experto en la misma técnica y las probabilidades de que ésta persistiera serían mayores, pero en una población pequeña esto supondría la desaparición de la misma). Para las poblaciones pequeñas los efectos de la deriva genética son muy importantes y, en ausencia de otras fuerzas, conducirán inevitablemente a que las nuevas variantes se pierdan rápidamente, e incluso a que aquellas que ya estén extendidas en la población tengan una gran probabilidad de desaparecer con el tiempo (Enquist *et al.*, 2010).

· **Migración (difusión démica y cultural).**

El surgimiento y difusión de una variante cultural puede producirse también debido a la introducción de individuos procedentes de otras poblaciones, quienes traen consigo la nueva variante. O también puede deberse a que, tras la exposición a una variante o el contacto con miembros de otra población que la posean, los individuos adquieran dicha variante cultural y la introduzcan en su propia población. De cualquiera de estas dos maneras se produce un flujo de variantes entre poblaciones distintas, lo cual conduce a una homogenización del repertorio cultural entre grupos que estén en contacto.

Toda población se encuentra entonces en un estado de equilibrio entre todas estas fuerzas. Por un lado, la variación aleatoria, la variación guiada y la migración tienden a

incrementar la variación interna suministrando nuevas variantes dentro la población, mientras que la selección cultural, la selección natural y la deriva tratan de hacerla más homogénea.

Aumentan la variación interna	Disminuyen la variación interna
<i>Variación aleatoria</i>	<i>Selección natural</i>
<i>Variación guiada</i>	<i>Selección cultural</i>
<i>Migración</i>	<i>Deriva</i>

La interacción de todas estas fuerzas modifica entonces la frecuencia de las variantes culturales en cada generación. La variación aleatoria y la deriva cultural son fuerzas que tienden a modificar estas frecuencias de manera *aleatoria*, esto es, sin poder precisar de antemano cuáles serán los resultados de su influencia sobre la población. La migración, en cambio, suele producir también una modificación de tipo aleatoria, aunque no necesariamente. Las otras tres (variación guiada, transmisión sesgada y selección natural) son por el contrario fuerzas que modifican la composición cultural de manera no aleatoria. Todas estas fuerzas interactúan entre sí modificando la composición cultural de la población, convirtiéndolas en entidades dinámicas, cambiantes a lo largo del tiempo. De esta manera, si la transmisión cultural dentro de una población tuviese un alto grado de fidelidad (*variación aleatoria nula*), dicha población fuese lo suficientemente grande como para minimizar los errores de muestreo (*deriva nula*), el aprendizaje se realizara eligiendo un modelo al azar (*selección cultural nula*), y además las variantes transmitidas no se modificaran por medio del aprendizaje individual (*variación guiada nula*), fuesen neutrales desde el punto de vista de la supervivencia y reproducción de los individuos que las poseen (*selección natural nula*) y no se introdujeran otras desde el exterior (*migración nula*), cada nueva generación mantendría inalteradas las frecuencias relativas de las variantes de la generación anterior. La composición cultural de la población sería estática: cada generación tendría una composición idéntica, repetiría la distribución de los rasgos culturales, y la evolución cultural no tendría lugar.

6.5.4. SELECCIÓN NATURAL Y APRENDIZAJE SOCIAL EN LA TEORÍA DE LA HERENCIA DUAL.

Veámos en el Capítulo 3 que para que la selección natural opere es necesario que exista variación heredable en los rasgos y que además dicha variación tenga una cierta incidencia en la eficacia biológica de los organismos. Hemos estudiado hasta ahora cómo el aprendizaje cultural permite generar *variación* en los rasgos de comportamiento y cómo dicha variación puede ser *heredada* por otros individuos, de manera que los rasgos adquiridos pueden conservarse y difundirse entre generaciones. Queda por considerar el tercer aspecto, a saber, si las diferencias en los rasgos transmitidos culturalmente influyen en la eficacia biológica de los individuos.

La Teoría de la Herencia Dual mantiene que la transmisión social del comportamiento puede entenderse como un sistema de transmisión de rasgos alternativo al de la transmisión genética. La difusión y mantenimiento de aquellos que son adaptativos para un entorno tiene lugar entonces por dos vías de herencia: una genética y otra cultural. Esto es, los individuos heredan *información transmitida* por otros individuos, ya sea a través de mecanismos genéticos o de aprendizaje social, y esta información produce unos rasgos fenotípicos más o menos adaptativos para el entorno en el que se desenvuelve el organismo.

Existen, sin embargo, diferencias entre los dos tipos de transmisión que hacen que los rasgos transmitidos por aprendizaje social puedan incidir de manera diferente en la eficacia biológica de los individuos. Dos son las principales características que diferencian a la transmisión cultural de la genética, y que influyen de manera más decisiva en la dinámica de la relación entre ambas: la naturaleza de los rasgos transmitidos y las vías por las que esta transmisión tiene lugar.

Por un lado, la transmisión cultural permite la transferencia de las modificaciones adquiridas en los rasgos de comportamiento, algo que raras veces ocurre fuera del ámbito cultural. Las modificaciones realizadas por los individuos pasan a su "descendencia" cultural, que puede a su vez reelaborarlas y transmitir las. Este proceso ha sido comúnmente equiparado a la evolución lamarckiana, en tanto que también en esta tiene lugar la transmisión de los caracteres adquiridos (o modificados) por los individuos. Dicha equiparación es sin embargo problemática, ya que tomándola en un sentido estricto habríamos de aceptar el argumento de un aumento de complejidad o de progreso (Hodgson *et al.*, 2006), algo que como hemos visto no ocurre en todos los casos. También deberíamos

aceptar que la modificación de los comportamientos revierte en la transformación de la línea germinal que los sustenta, lo que presupondría la existencia de tal línea germinal (Lewens, 2015). Más aún, para calificar verdaderamente a la transmisión de un comportamiento como lamarckiana habríamos de defender la idea de que su adquisición revierte exclusivamente en la línea germinal genética, y que ésta reproduce el comportamiento en los individuos descendientes (Hull, 1988).

Para que la evolución sociocultural sea lamarckiana en un sentido literal, las ideas que adquirimos por medio de la interacción con nuestro entorno deben de alguna manera programarse dentro de nuestros genes y transmitirse después a las generaciones subsiguientes. (*Ibid.*, p. 453)

Tan sólo podríamos catalogar a la transmisión cultural como lamarckiana en un sentido metafórico, en tanto que los individuos son en cierta medida activos en la elaboración de los rasgos adaptativos: construyen sus propias adaptaciones en respuesta a las demandas del entorno de manera intencionada (como en el clásico ejemplo del cuello de la jirafa). Cuando surge un nuevo reto los individuos no tienen que esperar a que las características que permiten superarlo les sean transmitidas por línea genética, sino que pueden desarrollar individualmente los rasgos obtenidos por aprendizaje social y transmitirlos con las modificaciones realizadas sobre ellos. Teniendo esto en cuenta, únicamente podríamos denominar entonces como lamarckiano al proceso de variación guiada.

Otro aspecto menos controvertido en que la herencia cultural se diferencia de la genética es, como apuntábamos más arriba, que la información social puede ser transmitida por diferentes vías. En la mayoría de las especies, la transmisión de la información que se requiere para construir el fenotipo queda reducida a uno o dos "padres", número que en el caso de la información cultural puede verse ampliado hasta alcanzar potencialmente a toda la población. Esto hace que la trazabilidad de un rasgo cultural sea muy difícil de establecer, pero además imprime a la relación entre ambos sistemas de herencia una característica muy particular: permite *desacoplar* los efectos en la eficacia biológica de uno y otro sistema.

Esto da lugar a que la selección natural pueda favorecer rasgos diferentes en función del sistema por el que sean transmitidos, con la posibilidad de que el rasgo favorecido en un sistema sea perjudicial en el otro. Boyd y Richerson (1985) defienden que esta situación ocurre cuando la relación entre los dos sistemas de herencia es *asimétrica*. Este tipo de

relación se establece cuando ambos sistemas poseen patrones o estructuras de transmisión diferentes. La transmisión genética es casi siempre vertical: en el caso de las especies con reproducción sexual, los dos progenitores pasan parte de su material genético a su descendencia, la cual hereda su genotipo exclusivamente de esos dos progenitores. El recorrido de la información genética transcurre así desde dos individuos de una generación a otros de la siguiente, quienes solamente la reciben de sus dos progenitores. Si la transmisión cultural tiene lugar de la misma manera, cuando un individuo adopta un rasgo cultural proveniente de sus padres genéticos, el patrón de transmisión de la herencia genética y de la cultural es similar, o en la terminología de Boyd y Richerson, es *simétrico*, con lo que la acción de la selección natural tendrá los mismos efectos sobre uno y otro sistema de herencia. En este caso los individuos habrían recibido de sus padres la información para la elaboración de un rasgo de comportamiento, y por lo que respecta a la selección de dicho comportamiento en base a sus efectos sobre la eficacia biológica del individuo, poco importaría que hubiese sido recibido por uno u otro sistema. Los rasgos transmitidos por aprendizaje cultural que sean favorecidos por la selección natural serán también ventajosos desde el punto de vista genético cuando el patrón de transmisión de estos sea similar (se transmitan de manera vertical).

Pero como podemos observar en la Figura 8 la transmisión cultural puede llevarse a cabo por medio de otras dos vías, oblicua y horizontal, dando lugar a que puedan aparecer conflictos entre la selección operando a nivel cultural y a nivel genético. Aquellos de quienes se obtiene una variante cultural pueden ser individuos diferentes de los que proporcionan el material genético.

Cuando la variación cultural es transmitida de manera no parental, la selección natural puede favorecer variantes culturales maladaptativas desde el punto de vista genético. Siempre que los individuos estén influidos culturalmente por abuelos, profesores, compañeros y demás, la selección natural actuando en la variación cultural puede favorecer el incremento de comportamientos que incrementan las probabilidades de alcanzar dichos roles no parentales. Cuando los rasgos que maximizan el éxito en convertirse en padre son diferentes de los que maximizan el éxito como profesor, sacerdote o abuelo, la selección natural actuando en la variación cultural puede causar que los rasgos maladaptativos desde el punto de vista genético se difundan (Richerson *et al.*, 1992, p. 76).

Según la Teoría de la Herencia Dual, los individuos pueden tener entonces dos tipos de descendencia, una cultural y otra genética, en función del sistema de herencia por el que transmitan la información para el comportamiento de los organismos que la obtienen de ellos, y la selección natural puede operar en ambos tipos de descendencia con unos efectos diferentes. Así, al menos en teoría, es posible que la selección natural difunda comportamientos que sean maladaptativos desde el punto de vista genético cuando estos tengan éxito a nivel cultural.

La capacidad para el aprendizaje cultural, sin embargo, depende de estructuras cognitivas que son producto de la evolución genética, por lo que es preciso entonces preguntarnos cómo es posible que un sistema genético haya favorecido un sistema de herencia cultural aun cuando este último puede tener efectos perjudiciales en el primero.

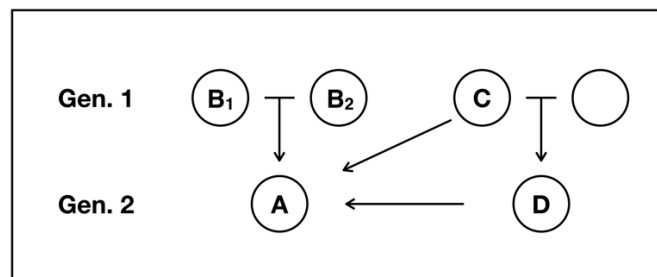


Figura 8. Vías de transmisión de la información cultural.

El individuo A no sólo puede recibir información cultural de sus progenitores (B₁ y B₂), sino también de individuos no emparentado de la generación anterior (C) y de su misma generación (D). La transmisión de información por la vía B → A es similar a la transmisión de información genética (*vertical*). Las vías de transmisión C → A (*oblicua*) y D → A (*horizontal*) no forman parte, en nuestra especie, del sistema de herencia genético.

Para que la selección natural operando sobre la herencia genética genere y mantenga el sistema de herencia cultural, la presencia de la transmisión asimétrica ha de proporcionar algún beneficio al sistema genético que compense los posibles costes de los comportamientos desventajosos.

Boyd *et al.* (1985, p. 188) distinguen dos tipos de beneficios. Por un lado, la transmisión asimétrica puede ser ventajosa para un individuo si las características sociales y económicas del grupo en el que vive disminuyen las oportunidades de tomar a sus padres biológicos

como modelos de comportamiento (beneficio indirecto), como en los grupos especializados en el comercio a larga distancia o en la guerra, donde suelen pasar poco tiempo en contacto con el padre, o en el pastoreo, donde pasan menos tiempo con la madre. La capacidad de adoptar a otros individuos como modelos de comportamiento puede entonces compensar las carencias en la transmisión vertical.

Existe también otro tipo de beneficios: al aumentar el número de "padres" culturales aumenta también la probabilidad de tomar como modelo a individuos que poseen el rasgo más favorable (siempre y cuando sea posible identificarlos) y se obtiene además una mejor estimación de la distribución de las variantes en la población (beneficios directos). De esta manera la transmisión horizontal y oblicua aumentan la efectividad de los sesgos de aprendizaje directo e indirecto, pues se incrementa la exposición a variantes y modelos diferentes. También, por las mismas razones, el sesgo basado en la frecuencia proporciona mejores resultados cuando se amplía la muestra que el individuo sondea.

Las dos características mencionadas de la transmisión cultural (la herencia de los rasgos adquiridos y las vías oblicua y horizontal) permiten que la adaptación por medio de ella sea mucho más rápida que la que tiene lugar por mecanismos genéticos. Esta rapidez en la transmisión de información adaptativa supone una ventaja, como vimos en el modelo de Boyd y Richerson, lo que hace de la transmisión cultural un mecanismo muy beneficioso desde una óptica evolutiva. Cuando el entorno es variable, disponer de un mecanismo de adaptación cultural es ventajoso ya que permite que surjan y se difundan los comportamientos beneficiosos con un menor retardo adaptativo en la especie que por los mecanismos genéticos.

Sin embargo, según la Teoría de la Herencia Dual, es precisamente esta misma capacidad la que produce la difusión de los comportamientos maladaptativos. Los comportamientos que afectan negativamente a la eficacia biológica genética son una contrapartida o subproducto de la potencia adaptativa que aporta un sistema de herencia cultural (Richerson *et al.*, 2005). Cuando la información adaptativa es difícil de adquirir (o lo que es lo mismo, hay que incurrir en grandes costes para obtenerla) resulta ventajoso optar por una manera menos costosa como es el aprendizaje cultural, aunque pueda ser menos precisa, aun cuando algunas veces esta estrategia produzca resultados

maladaptativos³⁴. Si el aprendizaje cultural proporciona entonces información beneficiosa con mayor frecuencia, esta forma de aprendizaje puede ser mantenida por un sistema genético de herencia.

La selección sobre los genes tolerará una cierta cantidad de rasgos culturales genéticamente maladaptativos resultantes de la selección actuando sobre la cultura transmitida de manera no parental. Promediados sobre muchos rasgos, muchos individuos y mucho tiempo, una cierta capacidad genética para la cultura debe proporcionar un aumento en la eficacia biológica reproductiva, pero no necesariamente para un rasgo en particular ni una sociedad en particular. Las maladaptaciones sistemáticas introducidas por la selección sobre la cultura serán toleradas porque los costes de reducirlas usando mejores reglas de decisión serían aún mayores. (Richerson *et al.*, 1996, p. 157).

6.5.5. ALTRUISMO, ADAPTACIÓN Y SELECCIÓN CULTURAL DE GRUPO.

Tratamos en el Capítulo 3 y en el estudio sobre la cooperación que realizamos en el apartado 5.2.4. las dificultades que un enfoque estrictamente genético tenía para explicar la cooperación entre individuos no emparentados pertenecientes a un mismo grupo. Cuando el estudio evolutivo de la cooperación queda reducido al ámbito genético no siempre es fácil proporcionar una explicación para ciertas características del comportamiento social, como la participación en acciones conjuntas que involucran a cientos o miles de individuos en la mayoría de sociedades humanas. Esta «cooperación a gran escala» (Henrich, 2003) implica muchas veces a individuos con un parentesco genético similar al que poseen con individuos de otros grupos (que pueden ser rivales) por lo que el simple beneficio directo o indirecto en la eficacia biológica genética difícilmente puede ser un mecanismo satisfactorio para explicar la cooperación.

A su vez, los seres humanos tienen una tendencia espontánea a comportarse de manera *prosocial*, muchas veces incluso a expensas de su propio beneficio y aun cuando las probabilidades de interacción futura con el beneficiario de sus acciones es muy baja o nula

³⁴ Richerson y Boyd denominan a este punto de vista como "Hipótesis de la Información Costosa" (2005, p. 150).

(Gintis, 2011); una característica, según parece, exclusivamente humana (aunque véase Tan *et al.*, 2013; Brosnan, 2013).

Los defensores de la Teoría de la Herencia Dual proponen que un proceso de selección de grupo, no genético sino cultural, explica tales comportamientos. Como vimos, uno de los mecanismos que impedían la acción de la selección natural a dicho nivel era la mezcla de genotipos entre diferentes poblaciones. La migración de individuos de un grupo a otro trae como consecuencia una disminución de la variación entre los grupos, los hace más homogéneos; sin embargo, para que la selección de grupo pueda tener lugar es necesario que las diferencias entre ellos sean altas (haya una fuerte variación inter-grupal). Para un sistema de transmisión genética es difícil mantener estas diferencias, ya que sólo puede conseguirlo por medio del aislamiento reproductivo de las poblaciones (o una disminución drástica de la migración), lo cual resulta poco frecuente en la naturaleza. La transmisión cultural, como veremos, puede acentuar más fácilmente estas diferencias, permitiendo así la selección de grupo.

La defensa de este planteamiento requiere sin embargo de cierta cautela, ya que los argumentos de la selección de grupo ingenua también pueden aplicarse a la evolución cultural, con resultados igualmente erróneos. Por ejemplo, en el caso de una población compuesta por individuos dispuestos a cooperar en beneficio del grupo como consecuencia de haber adquirido tal comportamiento por aprendizaje social, la introducción de una variante cultural que promoviera el comportamiento egoísta a expensas del sacrificio de los demás otorgaría una ventaja a sus poseedores, ya que el comportamiento cooperativo puede ser entendido como un *bien público* (véase apartado 5.2.4.) en el que un individuo que actuara de manera puramente racional optaría por aprovechar al menor coste posible (Boyd *et al.*, 1985, p. 227). Por lo tanto, si no existiera un mecanismo que lo remediase, la población acabaría muy probablemente siendo dominada por individuos que se comportasen de manera egoísta. La cooperación en beneficio del grupo es vulnerable a la explotación y no es, por sí mismo, un comportamiento evolutivamente estable.

Un hipotético grupo que estuviese compuesto en su totalidad por individuos cooperativos (debido, por ejemplo, a un proceso de deriva genética o cultural) estaría siempre expuesto a la introducción de un individuo ajeno que se comportase de manera egoísta, explotase a los demás miembros del grupo y esta ventaja produjese que la selección natural difundiera dicho comportamiento (por vía genética o cultural) en la población. Si

no existe un mecanismo que refuerce la cooperación interna, para evitar que acaben siendo invadidos por individuos explotadores, los grupos de individuos cooperadores han de ser entonces: (i) extremadamente pequeños (para que el azar o los errores de muestreo no introduzcan la variante egoísta); y (ii) estar lo suficientemente aislados para impedir los efectos de la migración (que podría introducir desde fuera la variante egoísta) (Soltis *et al.*, 1995; Rogers, 1990). Además de ello, es necesario que (iii) resulte difícil evaluar los costes y beneficios relativos al comportamiento egoísta (Boyd *et al.*, 2002a), de tal manera que la probabilidad de que los individuos adopten dicha variante en caso de no estar presente (la inventen) sea baja.

Como podemos observar, estas condiciones únicamente son necesarias para que los grupos de cooperadores mantengan su estabilidad, no sean invadidos por individuos egoístas, pero su presencia no explica la existencia previa de comportamientos en beneficio del grupo. Dichas condiciones permiten tan sólo la *conformación y persistencia* de los grupos en el tiempo, el mantenimiento de la diferencia frente a los demás grupos, pudiendo favorecer la preservación de cualquier comportamiento, no necesariamente el de cooperación.

Las condiciones (i), (ii) y (iii) permiten que se mantenga la variación entre grupos, evitan su homogenización, haciendo posible la individualidad que necesita cualquier entidad de selección. Una vez que pueden considerarse como entidades diferentes, si las diferencias que los constituyen son transmisibles y además afectan a su permanencia o reproducción, la selección natural puede operar sobre ellos (Soltis *et al.*, 1995; Campbell, 1975); y para que tenga lugar la selección sobre los grupos, como sobre cualquier otra entidad, es necesario que se cumplan los requisitos de variación, herencia y reproducción diferencial.

El mantenimiento de la variación entre poblaciones es esencial para que tenga lugar la selección de grupo, ya que ésta sólo opera cuando dicha variación supera a la variación interna (McElreath *et al.*, 2012). Todo proceso que reduzca la variación inter-grupal decantará la balanza hacia un mayor peso de la variación interna y será entonces más beneficioso para un individuo buscar su propia reproducción a costa de los demás que la supervivencia del grupo al que pertenece (véase apartado 5.2.4.). Cuando la variación interna se reduce aumenta la posibilidad de parentesco con los individuos del mismo grupo, y los comportamientos en beneficio de éste pueden mantenerse (Figura 9). Además, si el

grupo aumenta su capacidad de supervivencia o de reproducción gracias a estos comportamientos, se verá favorecido en el proceso de selección entre grupos. La gran dificultad para todo ello es, sin embargo, que este escenario es extremadamente improbable debido a su inestabilidad.

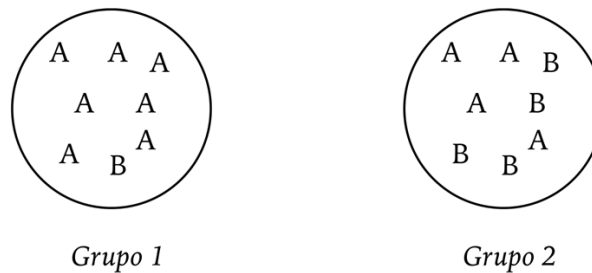


Figura 9. Selección en grupos sin un mecanismo de reducción de la variabilidad interna. Para un individuo del tipo A perteneciente al Grupo 1 resulta conveniente buscar la persistencia de su grupo ya que la poca variabilidad interna conlleva una probabilidad muy alta de que su variante genética o cultural persista si persiste el grupo. Este escenario es altamente inestable y, por ello, improbable.

El aprendizaje conformista permite mantener la variación inter-grupal, aunque por sí solo es insuficiente.

La cooperación humana suele involucrar a cientos o miles de individuos. Los grupos incorporan frecuentemente a individuos provenientes de otras poblaciones, ya sea por migración, emparejamiento, o sometimiento de los pueblos conquistados. De manera que las condiciones (i) y (ii) quedan descartadas para explicar la cooperación a gran escala por medio de la selección de grupo. Sin embargo, si bien hemos dicho que estas condiciones son muy improbables, la selección de grupo aún puede tener lugar si existe algún mecanismo que contrarreste los efectos de la migración, reduciendo la variabilidad interna sin importar el tamaño que tenga la población (Figura 10).

Los defensores de la Teoría de la Herencia Dual sostienen que la presencia de ciertos sesgos de aprendizaje social, junto con un mecanismo de castigo, puede reducir la variación conductual intra-grupal y mantenerla a niveles bajos, haciendo posible la selección de grupo por vía cultural.

Cuando tratábamos el modelo de evolución del aprendizaje social de Boyd y Richerson vimos cómo un uso selectivo de éste, combinándolo con el aprendizaje individual según fuese la variabilidad del entorno, permitía la adquisición de información adaptativa y proporcionaba un aumento de la eficacia biológica media de la población. Dicha estrategia es ventajosa tanto desde un punto de vista individual como colectivo, pues quienes ejercen el aprendizaje individual no acaban siendo explotados y sustituidos por quienes copian de ellos el comportamiento. Pero además, el aprendizaje selectivo genera variación entre grupos al favorecer a la variante que proporciona los mejores resultados en las condiciones particulares del entorno. Aunque en ningún caso mantiene la composición de las variantes culturales del estado anterior de la población; más bien al contrario, en la medida en que las condiciones ambientales a las que se enfrentan los grupos humanos varían de un grupo a otro, la estrategia de aprendizaje selectivo favorecerá comportamientos diferentes en cada uno de los grupos. De esta manera se incrementa la diferencia cultural entre grupos que habitan en entornos diferentes.

Hay que tener presente, no obstante, que este tipo de adaptación por medio del aprendizaje cultural selectivo proporciona un aumento en la eficacia biológica a nivel *individual*. Esto es, aunque dicha estrategia permite aumentar la eficacia biológica media de la población, este incremento refiere a la suma de la eficacia biológica individual de quienes aprenden individualmente y de quienes imitan, no a la eficacia biológica del grupo en relación a los demás. En una población de individuos que siguen esta estrategia, el comportamiento que proporcione mejores resultados en el entorno será favorecido, pero tal comportamiento no ha de ser necesariamente el que beneficie a los individuos como grupo. Desde el punto de vista individual resultará normalmente más beneficioso optar por un comportamiento egoísta que explote la solidaridad de los individuos cooperativos: de esta forma volvemos de nuevo a una situación en la que los individuos egoístas obtienen una ventaja sobre los cooperativos y, a la larga, dicha ventaja se traducirá en una población compuesta en su mayoría por individuos egoístas. El aprendizaje selectivo proporciona la adquisición del comportamiento que da mejores resultados, pero este, de nuevo, vuelve a ser el comportamiento egoísta.

Esto se debe a que esta estrategia no favorece *de entrada* a ninguna de las variantes presentes en la población en función de cómo sea la composición cultural de ésta, sino en base a los resultados que ofrecen las distintas variantes una vez utilizadas.

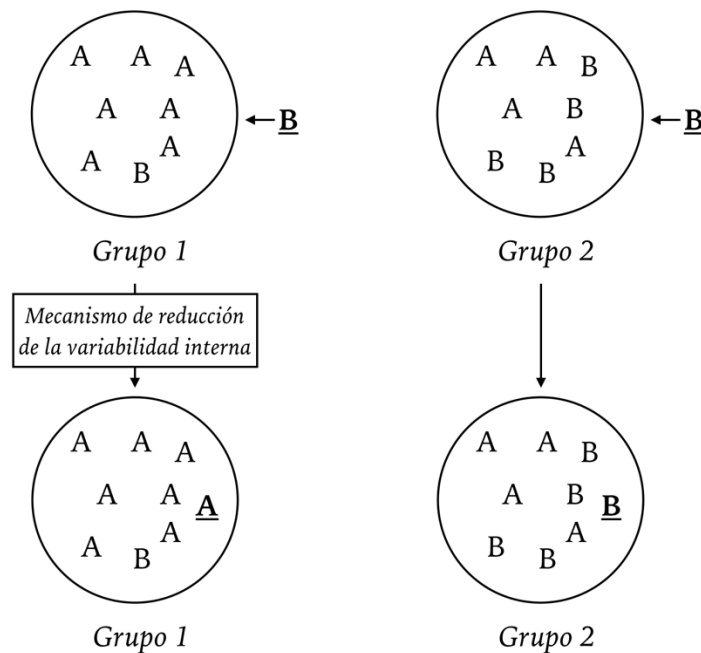


Figura 10. Efecto de un mecanismo de reducción de la variabilidad interna en la selección de grupo.

La llegada de un inmigrante del tipo B no supone una disminución de la homogeneidad en el Grupo 1 debido a que un mecanismo lo convierte al tipo más común en la población. En el Grupo 2, por el contrario, su llegada aumenta la variación interna.

Según Boyd y Richerson (1985) la selección natural puede favorecer una estrategia basada en el aprendizaje social puro (sin complementarlo con el individual). Si bien el modelo de aprendizaje selectivo combinaba el aprendizaje individual y el social para adquirir la variante más ventajosa, una estrategia basada exclusivamente en el aprendizaje de tipo social puede ser preferible en determinados contextos. Los sesgos de transmisión que hemos analizado anteriormente proporcionan acceso a la información adaptativa de manera rápida y a bajo coste; suponen un atajo que no siempre proporciona el mejor resultado, pero que resulta beneficioso la mayoría de las veces y que por ello constituyen una buena estrategia cuando la información es costosa y el entorno es heterogéneo. Cuando una población está subdividida en grupos que habitan distintos entornos, es muy probable que la variante cultural más favorable para cada entorno sea la que se observa con más frecuencia en los individuos que habitan en él. Cuando esto ocurre, para un individuo que se incorpore a un grupo, la estrategia de copiar preferentemente la variante más común en la población incrementa la probabilidad de que la variante adoptada sea la que dicho entorno favorece, ahorrando tiempo y esfuerzo (Boyd *et al.*, 1985, cap. 7; Henrich *et al.*,

1998). Esta estrategia es lo que denominan como *sesgo o transmisión conformista* (Boyd *et al.*, 1985; Richerson *et al.*, 2005; Henrich, 2003; Henrich *et al.*, 2001).

La transmisión conformista no garantiza que el comportamiento adoptado sea siempre el mejor, sino sólo el más frecuente en la población, lo que puede resultar algunas veces en la adquisición de un comportamiento perjudicial. Pero aún así puede ser favorecida por la selección natural si permite obtener la variante cultural adaptativa con mayor frecuencia.

El conformismo tiene un importante efecto secundario: tiende a reducir la cantidad de variación dentro de los grupos y a aumentar y preservar la variación entre grupos. Esto puede, como resultado, aumentar la importancia de la selección de grupo, y si surgen reglas culturales que causan que los individuos sacrifiquen su propio interés por el bien del grupo, la selección de grupo puede causar que aumente la frecuencia de rasgos costosos para el individuo pero beneficiosos para el grupo. (Richerson *et al.*, 2005, p. 162).

Una «propensión a copiar preferentemente los comportamientos con una alta frecuencia» (Henrich, 2003, p. 22) trae como resultado que las variantes más comunes en la población se hagan aún más comunes. Esto se debe a que el conformismo no consiste tan sólo en que los individuos adopten el comportamiento más frecuente, sino en que lo hagan de manera *exagerada o desproporcionada*, tanto como para que el comportamiento mayoritario se vaya haciendo más y más frecuente a medida que vaya pasando el tiempo (Efferson *et al.*, 2008,). De esta manera, el sesgo conformista tiende a preservar la variación entre poblaciones reduciendo la variabilidad interna, pero para lograr esto ha de conseguir que su efecto sea más fuerte que los efectos producidos por la inmigración (Richerson *et al.*, 2005). Si el sesgo conformista es fuerte, un nuevo comportamiento que se introdujera en la población tendría muy pocas probabilidades de difundirse y acabaría por desaparecer (véase Figura 10).

Puesto que los nuevos inmigrantes y sus descendientes adoptarán preferentemente las prácticas más comunes, la transmisión conformista puede mantener las diferencias de los grupos de una manera que la transmisión genética no puede – porque la descendencia adquiere sus genes de sus padres, no del grupo. Consecuentemente, como subproducto de su diseño evolucionado, la transmisión conformista disminuye la variación fenotípica entre individuos dentro de los grupos, reduciendo así la acción de

las fuerzas culturales intra-grupo [...]. Así, reduciendo la variación interna y aumentando la variación entre los grupos, la transmisión conformista proporciona la materia prima para la selección cultural de grupo. (Henrich, 2003, p. 23)

Para que este sesgo genere variabilidad entre grupos se requiere que la dificultad para evaluar los costes y beneficios de las variantes alternativas sea lo suficientemente alto como para que optar por imitar el comportamiento más común resulte generalmente ventajoso. Y esta situación es a la que se suelen enfrentar los individuos que se incorporan a nuevos grupos cuando no existe suficiente información para evaluar las alternativas disponibles o esta no es fiable.

Sin embargo, los individuos pueden verse igualmente expuestos a los resultados obtenidos por aquellos que no cooperan. En este caso, quienes actúan de manera egoísta serán los que, por aprovecharse de quienes cooperan con ellos, obtengan un mayor beneficio personal. Por ello, si junto al sesgo de conformismo existe también una presencia muy fuerte del sesgo indirecto, también llamado *sesgo de prestigio*, el comportamiento egoísta acabará por extenderse en la población, ya que tanto los antiguos como los nuevos miembros imitarán preferentemente a quienes se comporten de una manera que les aporte mayores beneficios. Ello se debe a que el comportamiento cooperativo es relativamente más costoso que el egoísta y no es evolutivamente estable: desde el punto de vista personal, el comportamiento egoísta reporta mayores beneficios y por lo tanto, si no interviene un mecanismo que lo refuerce, acabará desbancando al comportamiento cooperativo (véase apartado 5.2.4.). Así, aunque el sesgo de prestigio genera uniformidad conductual dentro de la población, no es un mecanismo que pueda favorecer por sí solo el comportamiento cooperativo (Henrich *et al.*, 2001).

Para que la cooperación sea estabilizada por el sesgo de conformismo, la presencia de éste ha de ser entonces exageradamente más fuerte que la del sesgo de prestigio, para compensar así la tendencia a imitar a los que se benefician por no cooperar. Sin embargo, los estudios apuntan a que esta desproporción raramente ocurre. La existencia de un conformismo exagerado como mecanismo de adquisición cultural en nuestra especie dispone de un cierto respaldo empírico, muy limitado en relación a su papel en el mantenimiento de la cooperación, y los estudios que han tratado de mostrar sus efectos han generado un considerable debate (Mesoudi, 2015). Entre los estudios que analizan la

existencia del conformismo como mecanismo de aprendizaje destacan estudios en el campo de la psicología sobre cómo los individuos se decantan por la imitación del comportamiento mayoritario cuando la dificultad de la tarea a realizar es alta o se dispone de poca información (Baron *et al.*, 1996; Insko *et al.*, 1985; Wit, 1999), cuando no existe una solución obvia a una tarea (Kameda *et al.*, 2003), o sobre el incremento de la fidelidad de transmisión de una norma cuando se enfatiza la pertenencia a un grupo o institución (Zucker, 1977), aunque algunos estudios etnográficos ponen esto en duda y apuntan a que las características individuales y del entorno explican mejor la variación entre grupos que la acción de un sesgo conformista (ej. Lamba, 2014).

Sin embargo, debemos tener en cuenta que el hecho de que los individuos actúen de manera conformista no implica necesariamente que haya tenido lugar un proceso selectivo que haya dado como resultado una "psicología conformista". Los individuos pueden adoptar el comportamiento que sea más común en un determinado momento sin que en su elección participe ninguna preferencia por el más común (por ejemplo, porque un cambio en el entorno desencadena un mismo comportamiento en los individuos; o debido a un deseo por señalar la pertenencia a un grupo frente a los demás) por lo que es difícil determinar cuándo estamos ante una preferencia en base a su frecuencia y no a otros aspectos de la variante cultural o de la situación en la que se adopta el comportamiento (Fatas, 2018; Eriksson *et al.*, 2007). Aun así, han sido varios los intentos por identificar de manera experimental un sesgo conformista en nuestras elecciones.

McElreath *et al.* (2005) encontraron evidencias del mismo únicamente cuando los sujetos tenían que decantarse por un comportamiento en un entorno muy cambiante; cuando el entorno era estable no emplearon mayoritariamente una estrategia conformista, aun cuando podrían haber obtenido ventaja con ella. Este resultado estaría en desacuerdo con la existencia de una supuesta psicología conformista, ya que en determinadas ocasiones en las que el conformismo fuese ventajoso no sería la estrategia de preferente, optando en su lugar por otras formas de aprendizaje social. Un resultado parecido se obtuvo en el experimento realizado por Efferson *et al.* (2008), en el que se separó a dos grupos (uno empleando el aprendizaje individual y otro el social) para realizar una misma tarea. Entre quienes empleaban el aprendizaje social hubo disparidad en la estrategia a seguir: mientras que una parte empleó una estrategia conformista la otra optó por el inconformismo; incluso, una vez más, cuando optar por una estrategia conformista habría sido una mejor elección. Otros resultados similares se encuentran en los experimentos de Coultas (2004) y Eriksson

et al. (2009), en los que los resultados no se ajustaron a las predicciones de una psicología conformista. Estos resultados, sin embargo, han sido cuestionados en la medida en que los experimentos fueron llevados a cabo sin que en las decisiones de los sujetos mediara ninguna consecuencia verdaderamente importante, en relación con su eficacia biológica o en situaciones de la vida real (Muthukrishna *et al.*, 2016), que conllevaran efectos significativos (en los experimentos de Coultas (2004), por ejemplo, las variantes a adoptar eran dos maneras de poner una tapa a un teclado, o la manera de escribir la fecha en una lista de registro). En este sentido, para Morgan *et al.* (2012) la medida en que actúa una psicología conformista depende no sólo del número o la proporción de quienes sirven de demostradores de una variante, sino también de la tarea para la que se requiere dicha variante. Cuando los experimentos acarrear consecuencias importantes, es posible que una psicología conformista actúe con mayor intensidad, haciendo que el sesgo conformista tenga un peso desproporcionadamente mayor en la adopción de una variante cultural, algo que deberá ser corroborado por futuras investigaciones.

La estabilización del castigo fomenta la cooperación de manera indirecta.

Aunque el sesgo conformista por sí solo raramente es capaz de disminuir la tendencia a copiar a los egoístas, cuando es posible combinarlo con un mecanismo de *castigo* a las "desviaciones" conductuales de los integrantes, aumenta su efecto normalizador, con lo que es posible mantener la cooperación incluso cuando su efecto sea muy débil (Boyd *et al.*, 2003). Dicho castigo no ha de ser necesariamente mediante la violencia, sino por cualquier acción que perjudique a su destinatario, como el rechazo social, el ridículo, los rumores o el ostracismo (Henrich *et al.*, 2006; Boehm, 1993). Combinado con la coacción, el conformismo puede producir diferencias lo suficientemente estables entre los grupos como para que pueda operar la selección natural (Boyd *et al.*, 2009).

No obstante, el castigo por sí solo también es incapaz de mantener la cooperación. Cuando un comportamiento es muy común en un grupo y sus miembros tienden a castigar a quienes no actúan de la misma manera (se ha convertido en norma), en principio dicho castigo habría de tener los mismos efectos que el conformismo, aumentando la presencia de la variante más común al forzar a los individuos a adoptarla. Sin embargo, la coacción por sí sola adolece de un problema que limita su estabilidad evolutiva: al igual que en el caso de la cooperación, supone la producción de un *bien público* que puede ser explotado

por quienes reciben sus beneficios sin incurrir en sus costes (Henrich, 2003). Esto genera "gorriones de segundo orden" (Boyd *et al.*, 2003), que se comportan de manera cooperativa pero no castigan a los egoístas, beneficiándose de que sean otros quienes incurran en el coste de dicho castigo. Quien se comporte de esta forma obtendrá una ventaja, y ésta llevará a que los gorriones de segundo orden aumenten su frecuencia y disminuya por ello la cantidad de individuos castigadores en el grupo. La estrategia de castigar a quienes no cooperan no es evolutivamente estable, y la mera coacción, por lo tanto, no es un mecanismo que permita mantener la variabilidad interna a niveles bajos.

Sin embargo, cuando se combina con el sesgo conformista, el castigo puede estabilizarse y promover el comportamiento cooperativo. Veamos por qué.

Henrich y Boyd (2001) proponen que, en una población en la que tanto la cooperación como la coacción fuesen comunes de entrada, y que el coste de ser castigado fuese tan alto como para que comportarse de manera egoísta y recibir el castigo resultase menos beneficioso que cooperar, un gorrón de segundo orden (cooperador pero no castigador) que se incorporase a la población obtendría, como venimos diciendo, una ventaja sobre los demás. Pero los individuos egoístas, al no tener incentivos para no cooperar (pues recibirían un fuerte castigo), serán poco frecuentes, y por lo tanto la diferencia entre el perjuicio potencial de quien castiga y el beneficio del gorrón de segundo orden será mucho menor que la diferencia entre el beneficio del cooperador y el castigo del egoísta. Es decir, habrá muy pocas ocasiones de castigar y por tanto no habrá mucha diferencia entre el resultado que obtienen quienes castigan y quienes no, si lo comparamos con la diferencia entre quienes cooperan y quienes no. Sale muy caro ser un gorrón de primer orden, pero no así ser uno de segundo orden. ¿Cómo se estabiliza entonces el castigo dentro de la población? El castigo no sólo puede estar dirigido a quienes no cooperan, sino también hacia quienes no les castigan (*castigo de segundo orden*). Para un castigador de primer orden no habrá mucha diferencia entre castigar o no, pero aún esta pequeña diferencia es suficiente como para que salga más ventajoso no hacerlo y de nuevo, salvo que el sesgo de conformismo sea exageradamente fuerte, el castigo no se extenderá en la población³⁵. Sin embargo, esta

³⁵ Si interviniese un sesgo conformista muy fuerte podría llegar a hacer que los gorriones de segundo orden dejasen de aprovecharse de quienes castigan y empezaran ellos también a castigar a quienes no cooperan, lo cual amplificaría la intensidad de su efecto en la reducción de la variabilidad interna.

diferencia entre lo que obtiene quien castiga y quien no castiga se hace aún más pequeña en el caso del castigo de segundo orden (*castiga a quien no castiga a quien no coopera*), y más aún en el del castigo de tercer orden (*castiga a quien no castiga a quien no castiga a quien no coopera*), y así sucesivamente, puesto que si son pocas las ocasiones en que tiene lugar el castigo de primer orden, menos serán las oportunidades en que tendrán lugar los de segundo, menor los de tercero, etc. (Henrich, 2003). A medida que se asciende en esta escala, la diferencia entre el beneficio de quienes castigan y quienes no, se va acercando a cero. Y en algún momento, sin importar la fuerza con la que actúe, el sesgo conformista podrá al fin estabilizar el castigo. A partir de ahí, la gran cantidad de castigadores a ese orden en que el castigo se ha estabilizado reducirá la cantidad de no-castigadores en el nivel inmediatamente inferior, lo cual produce un efecto de cascada sobre los niveles u órdenes inferiores, con lo que el castigo queda estabilizado en todos ellos (Henrich *et al.*, 2001). En otras palabras, la desventaja que poseen los individuos cooperadores frente a los no cooperadores es independiente de la cantidad de estos últimos dentro de la población; para quienes castigan, sin embargo, el coste de llevar a cabo un castigo sí depende de la frecuencia de los no cooperadores, ya que a medida que éstos últimos decrecen, disminuye el coste para los castigadores (Boyd *et al.*, 2003). Al ir subiendo en los diferentes órdenes de castigo, el coste se irá reduciendo hasta eliminarse. Cuando eso ocurra, un mínimo sesgo conformista será suficiente para estabilizarlo a ese orden, actuando en cascada hasta estabilizarlo a todos los órdenes. Puede concluirse, por tanto, que el sesgo conformista no actúa tanto en la difusión de la cooperación en sí misma como en la estabilización del castigo, lo que acaba fomentando la cooperación de manera indirecta (Henrich *et al.*, 2001).

La competición entre grupos culturales da lugar a un proceso de selección.

De esta manera, cuando las condiciones iniciales de un grupo, sean cuales fueren, produjeran una mayor proporción de individuos cooperativos (por ejemplo, como resultado de un proceso de deriva cultural) la presencia de la coacción, estabilizada por el sesgo conformista, contrarresta la influencia de las variantes egoístas que pudieran surgir o

Sin embargo, como dijimos antes, el sesgo conformista suele ser demasiado débil como para vencer la resistencia a adoptar el modelo de comportamiento de quien obtiene mayores beneficios.

introducirse en la población. Aunque estas condiciones iniciales fuesen muy improbables, bastaría con que ocurrieran sólo una vez en la población para que el proceso de selección de grupo tuviera lugar (Soltis *et al.*, 1995, p. 207). Y una vez puesto en marcha, los beneficios que aportaría la presencia mayoritaria de individuos altruistas para el conjunto de sus miembros serían suficientes para superar a los demás subgrupos menos cohesionados contra los que compitiese. Los grupos pueden aventajar a otros obteniendo algún beneficio derivado de la cooperación³⁶, ya sea debido a la lucha directa contra otros grupos (guerra o saqueos), a que sus miembros se reproducen con mayor frecuencia (victoria demográfica), a que su éxito como grupo hace a sus miembros más atractivos para las poblaciones vecinas y éstas fueran adoptando su comportamiento (Henrich, 2003; Jordan *et al.*, 2013), debido a la competición religiosa y económica (Richerson *et al.*, 2016) o simplemente porque son menos proclives a la extinción (Boyd *et al.*, 2003). Cuando los distintos subgrupos compiten entre sí, tendrá lugar un proceso de selección por el cual aumentará generalmente la proporción de los grupos cooperativos, con lo que las normas y comportamientos que proporcionen un mayor éxito o una mayor longevidad irán adquiriendo una mayor representación en la población total (Chudek *et al.*, 2011; Boyd *et al.*, 1990).

Para quienes defienden así la selección cultural de grupo, este resultado resuelve el conocido como *problema de selección de equilibrio* (Henrich, 2006). Tal problema surge debido a que, como ya vimos, una de las dificultades a las que se enfrenta toda teoría de selección de grupo es que el egoísmo es evolutivamente estable, mientras que el altruismo necesita de mecanismos auxiliares para extenderse dentro de una población. Además, ni el sesgo conformista por sí solo ni en combinación con el mecanismo de castigo favorecen de entrada los comportamientos cooperativos, sino aquellos que resultan ser los más frecuentes dadas las condiciones iniciales de la población. De esta manera los grupos competirán entre sí habiendo muy probablemente algunos en los que el conformismo y el castigo hayan estabilizado comportamientos no cooperativos. Entre diferentes grupos habrá entonces diferentes comportamientos que serán estables, por lo que de entrada no sería

³⁶ Por ejemplo, permitiendo la organización de un mayor número de personas participando en actividades conjuntas.

posible distinguir cuál de ellos será favorecido por la selección. ¿A qué se debe entonces el alto grado de cooperación que muestran hoy en día la mayoría de grupos humanos?

Richerson *et al.* (2012) y Boyd *et al.* (2002b) destacan tres aproximaciones desde las que responder a esta pregunta. Por un lado, distinguen entre dos aproximaciones que parten de factores *internos* a la población. Así, es posible que las distintas poblaciones actuales hayan alcanzado un alto nivel de cooperación debido a procesos estocásticos, habiendo sufrido fluctuaciones aleatorias que en algún momento resultaran en configuraciones con un alto grado de cooperación, siendo éstas las que a la larga tuvieran una menor probabilidad de colapso (por ejemplo, por estar menos expuestas a las tensiones internas o a la rebelión). O también, dado que el egoísmo y la cooperación dan lugar a una serie de efectos positivos y negativos sobre el conjunto de la población, podría ser que los individuos evaluaran racionalmente las posibilidades que ambas alternativas ofrecen y eligieran establecer una forma de interacción social basada en la segunda. No obstante, como los autores señalan, estas dos primeras aproximaciones arrastran varias dificultades. La aproximación basada en fluctuaciones aleatorias no tiene en cuenta que el contacto con otros grupos puede hacer que los individuos caigan en la cuenta de que el grupo al que pertenecen posee una configuración menos funcional y esto dé origen a una nueva rebelión tratando de imitar la configuración del otro grupo, acelerándose así el proceso de cambio debido a factores *externos* a la población. La elección racional de una configuración cooperativa, a su vez, no se corresponde con el registro empírico, en el que es frecuente encontrar instituciones e individuos que se afanan en preservar sus intereses particulares aun a costa del perjuicio general, y los intentos deliberados por reorganizar las sociedades hacia una forma interacción diferente suelen generar una considerable resistencia.

Por otro lado, la selección cultural de grupo se ofrece como una aproximación en la que la cooperación resulta ser una configuración más estable que el egoísmo en tanto que logra imponerse a las demás en los contextos competitivos. La competición entre grupos, como ya hemos mencionado, no ha de ser entendida exclusivamente en términos de conflicto directo, sino en la medida en que en un conjunto que incluye de entrada grupos cooperativos y no cooperativos, la configuración cooperativa acaba triunfando. Si la competición directa y el reemplazo de los grupos no cooperativos por los cooperativos fuera el único mecanismo por el que la cooperación se extendiera a los demás grupos, habríamos de encontrar unos patrones de difusión extremadamente lentos en relación a lo observado en el registro etnográfico (Boyd *et al.*, 2002b). Sin embargo, hay que tener en cuenta que la

existencia de los individuos no está necesariamente ligada a la existencia del grupo cultural: quienes pertenecen a los grupos que se extinguen no tienen por qué perecer con ellos: muchas veces pueden dispersarse o ser asimilados por los grupos vencedores (pudiendo pasar de nuevo por un proceso de normalización que ajuste su comportamiento a la forma más común), lo que acelera el proceso selectivo. Asimismo, la posibilidad de imitar a los individuos de grupos más exitosos permite difundir muy rápidamente las configuraciones cooperativas si son éstas las más exitosas. Cuando coexisten diferentes grupos con configuraciones internas estables, la selección de grupo beneficia entonces a aquellos que poseen la que más les favorece *a nivel de grupo*.

Los defensores de esta aproximación consideran que hay evidencias etnográficas suficientes como para interpretar los patrones de difusión cultural en tanto que resultado de la selección cultural de grupo, o al menos de una articulación de procesos estocásticos, racionales y selectivos en los que, en último término, la selección cultural de grupo tenga un peso más importante (Chudek *et al.*, 2011).

Debemos puntualizar, sin embargo, un aspecto esencial en esta aproximación, y es que bajo estos intentos de resolver el problema de selección de equilibrio subyace como presupuesto la aceptación de que las poblaciones en liza están efectivamente en un estado de equilibrio. Sterelny (2016) considera por el contrario que las poblaciones humanas poseen unos niveles tan altos de variación en sus relaciones internas que pocas veces puede decirse que hayan alcanzado un estado de equilibrio, ni mucho menos que dicho equilibrio refiera a una configuración estable a lo largo del tiempo. Así, refiere Sterelny, en las sociedades cazadoras suelen existir una serie de normas de reparto de las presas que reducen las tensiones internas que acarrearía un acceso desorganizado a los alimentos, además de reforzar los lazos de reciprocidad entre los individuos que las comparten. Estas normas suelen variar de una sociedad a otra, pero el hecho de que sirvan para organizar el reparto de alimentos no significa que otros factores no alteren el resultado del reparto, de tal manera que la existencia de esas normas, que en principio aumentan la cohesión del grupo y refuerzan la cooperación, no implica que la configuración interna del grupo esté en un punto estable o de equilibrio.

[M]ientras que el reparto de comida en las sociedades recolectoras se organiza en torno a la reducción del riesgo y la reciprocidad, las decisiones individuales sobre el reparto están influidas por muchos factores, que varían en cada caso y en cada

individuo. El temperamento individual, la señalización social, la política familiar y las influencias de las redes sociales locales tienen un peso variable en las decisiones individuales. Los individuos recolectores son cooperadores contingentes, pero ninguna versión específica de la teoría de juegos sobre la cooperación contingente capturará de manera precisa las normas de reparto de comida, ni siquiera de los grupos pequeños. Las poblaciones humanas tienen una significativa variación permanente en sus fenotipos conductuales; no están homogeneizadas en un óptimo local por la selección estabilizadora y por tanto no están atrapadas en dicho equilibrio. El 'problema de selección de equilibrio' está exagerado. (Sterelny, 2016, p. 43).

Si lo que pretende es poner de relieve la excesiva idealización de los modelos de selección cultural, la apreciación de Sterelny resulta acertada. Y, desde luego, la pretensión de mostrar a los grupos humanos como estancados en un punto de equilibrio, bien en uno cooperativo o bien en uno no cooperativo, resulta aceptable únicamente desde un punto de vista teórico. Sin embargo, en el mismo trabajo, señala que la dificultad para alcanzar un verdadero equilibrio invalida la capacidad de la selección cultural de grupo para dar cuenta de la difusión de la cooperación, en tanto que ésta se basa en que «los grupos con las normas más eficientes desplazan a aquellos con las menos eficientes» (p. 43). Esta crítica, sin embargo, parece excesiva. La selección cultural de grupo no pretende sino proporcionar un mecanismo que dé cuenta de la relativa universalidad de la cooperación a gran escala de los grupos humanos, partiendo del hecho de que los grupos no están actualmente, ni estuvieron con anterioridad, estructurados con un mismo grado de cohesión. Aunque presuponga que los grupos son estables, la solución que proporciona la selección cultural de grupo no requiere necesariamente que los grupos estén en un estado de perfecto equilibrio, sino sólo que cuando consigan mantener estable sus diferencias con respecto a otros grupos, quienes compitan entre sí lo hagan en condiciones diferentes. Lo importante es que exista variación en las normas que rigen la organización del grupo, y éstas tendrán unos determinados efectos sobre el grupo (como su capacidad competitiva) que influirán en su supervivencia. Lo que la selección cultural de grupo necesita para explicar la puesta en marcha de un proceso selectivo es la existencia de diferencias persistentes con los demás grupos, esto es, el mantenimiento de la *estabilidad de la variación* entre grupos, como dijimos más arriba. Por lo tanto, aun cuando el hecho de que la situación de equilibrio sea un supuesto previo para resolver el problema de selección de equilibrio, para que la

selección de grupo sea efectiva sólo se requiere que esta situación de equilibrio mantenga al grupo protegido de los procesos que tienden a homogeneizar a las poblaciones como, en el caso de los grupos en que se ha conseguido estabilizar la cooperación, la migración y las ventajas individuales del comportamiento egoísta. Cuando un grupo con mayoría de individuos cooperativos consigue mantener a raya a los individuos egoístas, ya sea evitando su incorporación al grupo o mediante su conversión en individuos cooperativos, puede decirse que ha conseguido estabilizar la cooperación, aun cuando dicha estabilización no sea, en el mundo real, perfecta e inalterable.

El proceso mismo de la selección cultural de grupo ha recibido numerosas críticas, centradas principalmente en poner de relieve que sus conclusiones han recibido un mayor apoyo teórico que empírico. Sin embargo, algunos estudios apoyan la idea de que la selección cultural de grupo tiene una considerable influencia en nuestra especie (Jordan *et al.*, 2013). Turchin (2003; 2006), por ejemplo, analiza el desarrollo de los estados e imperios como consecuencia de un incremento de la cooperación interna, la cual proporciona una mayor capacidad de acción colectiva. Ésta permite la expansión y el crecimiento del estado, situación que acrecienta las diferencias internas en el acceso a los recursos y el advenimiento del conflicto, lo que provoca finalmente la disolución de los mismos. Soltis *et al.* (1995) realizaron un análisis de la literatura etnográfica de las comunidades de Nueva Guinea y mostraron que las tasas de extinción de los grupos culturales pueden ser explicadas por medio de la selección cultural de grupo. Para Otterbein (1968) y Mathew *et al.* (2011) los patrones de cooperación y las normas que rigen la guerra entre muchos grupos étnicos generan resultados beneficiosos a nivel de grupo, siendo consistentes con una interpretación de este tipo.

No obstante, algunos aspectos teóricos de la selección cultural de grupo han sido objeto de crítica. Lehmann *et al.* (2008) proponen un modelo de selección de grupo partiendo de supuestos distintos que da lugar a la difusión de comportamientos perniciosos hacia los demás miembros del grupo, contradiciendo así la afirmación de que la transmisión cultural favorece la evolución del altruismo. Para El Mouden *et al.* (2014) es necesario diferenciar entre altruismo genético y altruismo cultural, ya que su confusión enturbia el debate sobre la selección de grupo. El altruismo cultural consiste en la disminución de la influencia *cultural* de un individuo para favorecer la de otro. Este tipo de altruismo, como por ejemplo el que realizara un individuo que se mostrase intencionadamente como un mal modelo de conducta para favorecer así a otro, no tiene por qué repercutir en un beneficio genético para

el receptor del comportamiento altruista. El altruismo cultural no supone necesariamente un sacrificio genético: todo lo que hace falta es que se beneficie la capacidad de reproducción de los comportamientos exhibidos por otro individuo, o la posibilidad de que éstos sean imitados. Esta diferencia supone que aunque ambos dominios en los que puede operar el altruismo pueden influirse mutuamente, no hay una razón por la que deban estar necesariamente ligados. Así, cuando los defensores de la Teoría de la Herencia Dual defienden que la selección cultural de grupo favorece el altruismo, están afirmando que la acción de la selección en el nivel *cultural* puede favorecer el altruismo *genético*. La evolución de la cultura puede favorecer en algunos casos la evolución genética, pero ello requiere por tanto que los individuos con mayor éxito cultural (mayor influencia o capacidad de reproducción de sus comportamientos en otros individuos) sean a su vez quienes tienen un mayor éxito genético (El Mouden *et al.*, 2014, p. 235).

Smith (2003) considera en cambio que la visión de la selección cultural de grupo es una visión demasiado simplista de la evolución del altruismo. Según él los estudios antropológicos muestran que la cooperación interna tiene un menor impacto en las sociedades a pequeña escala cuando se compara con los conflictos, la explotación, las desigualdades y los abusos entre esos mismos individuos, por lo que la diferencia con el resto de primates no vendría a ser entonces tan grande como pudiera parecer.

Otros autores se posicionan contra la afirmación de que la selección genética no puede explicar la cooperación a gran escala. Según West *et al.* (2007) lo que la selección cultural de grupo pretende explicar puede interpretarse en términos de nivel individual (eficacia biológica inclusiva), ya que toda cooperación aporta beneficios que finalmente repercuten en los intereses genéticos particulares. Es preciso señalar, sin embargo, que como vimos en el apartado 5.2.4., esta preferencia por las explicaciones basadas en la eficacia biológica inclusiva no está exenta de dificultades y que parte de la oposición a las explicaciones a nivel de grupo puede deberse a su asociación con la selección de grupo ingenua y a la poca frecuencia de grupos bien definidos en la naturaleza (Birch *et al.*, 2015). Esto último no suponía un escollo para la Teoría de Selección Multinivel, la cual proporciona, aunque no sin dificultades, una base teórica robusta para la selección genética de grupo aun cuando éstos están compuestos por individuos no emparentados o con interacciones de corta duración. Y de la misma manera para la selección cultural de grupo tampoco supone un problema. El grupo puede estar compuesto en un determinado momento por individuos fuertemente emparentados, siendo entonces suficiente con apelar a la eficacia biológica

inclusiva para explicar el comportamiento altruista, pero la llegada de inmigrantes irá reduciendo progresivamente dicho parentesco hasta finalmente hacer desventajosa la cooperación. Para la selección cultural de grupo la llegada de inmigrantes no supone un problema cuando existe un fuerte sesgo de conformismo. El hecho de que el comportamiento que beneficia al grupo conlleve también un beneficio individual no implica que no exista un componente de selección entre grupos que afecte al resultado final en la eficacia biológica individual. El que los individuos obtengan un beneficio individual al pertenecer a estos grupos no entra en contradicción con la conveniencia de una explicación a nivel de grupo.

Los modelos de selección cultural de grupo asumen que el comportamiento dentro de los grupos está motivado por el interés individual. Las normas son mantenidas por recompensas y castigos que hacen beneficioso seguir las normas. Si los individuos no se beneficiaran de cumplir con las normas, la hipótesis de la selección cultural de grupo quedaría falsada [...]. La ventaja individual explica por qué la gente obedece las normas y por qué la gente hace cumplir las normas, pero esto no explica el contenido de las normas [...]. La hipótesis de la selección cultural de grupo propone que el contenido de las normas –por que la gente tiene las normas que tiene– se explica por la competición entre grupos en los que la ventaja individual estabiliza diferentes normas (Boyd, 2018, p. 188).

Según Palmer *et al.* (1997) para que la selección de grupo pudiera operar haría falta que las poblaciones estuvieran fuertemente cerradas y cohesionadas para servir de unidades de selección, y las unidades que generalmente se proponen (clanes, aldeas, sociedades, etc.) raramente poseen tal nivel de aislamiento. Sin embargo, esta limitación no tiene en cuenta que para que la selección cultural actúe entre los grupos sólo es necesario que entre ellos haya diferencias *que persistan en el tiempo* y que dichas diferencias afecten a su competitividad (Boyd *et al.*, 2009), de tal manera que los grupos en los que abundan individuos con ciertas características adquiridas culturalmente aventajen a los demás grupos, sin que para ello sea una condición necesaria el que sus miembros estén aislados del resto. Si dichos individuos actúan de tal manera que aventajan conjuntamente a los demás individuos de la población, la selección de grupo puede operar.

La selección cultural de grupo da lugar al surgimiento de una psicología prosocial.

Mencionábamos más arriba que los mecanismos que permiten estabilizar la cooperación (conformismo y castigo) pueden estabilizar cualquier tipo de comportamiento o norma. Sin embargo, independientemente de que unas normas u otras sean estables para una población, lo que sí parece ser estable es la presencia misma de normas en todas las poblaciones humanas, sin excepción (véase Muckle *et al.*, 2016; Peoples *et al.*, 2012). Sean más o menos cooperativos, el caso es que la organización social basada en normas de comportamiento es un componente esencial de los grupos humanos. Así, aunque las normas del grupo cambian con el tiempo, los grupos siempre están articulados mediante ellas.

La existencia de estas normas da lugar a que el entorno social en el que viven los humanos esté regulado de una manera específica para cada población, y los individuos que la integran han de ser capaces de ajustar su comportamiento a dichas normas. Un niño nacido en un grupo, al igual que un nuevo inmigrante, ha de aprender a interactuar socialmente de una manera diferente a como tendría que hacerlo si hubiera nacido en otro³⁷. De esta manera, puesto que la existencia misma de las normas es estable en todos los grupos, y que la eficacia biológica de los individuos depende de las características de su estructura social (Gintis, 2011), los individuos que sean capaces de adquirir y amoldarse rápidamente a las normas del grupo (actuando de manera conformista) prosperarán dentro de él. Quienes no sean capaces de hacerlo serán normalmente sancionados y tendrán más dificultades para prosperar que los anteriores.

La relación entre la eficacia biológica y la estructura social del grupo convierte entonces a ésta última en una nueva presión selectiva a la que los individuos han de hacer frente (Durham, 1991; Richerson *et al.*, 2005). El entorno social se convierte en un nuevo *entorno selectivo*, y no sólo a nivel cultural, sino también genético, en el que los individuos han de poseer una estructura cognitiva capaz de distinguir cuáles son las normas del grupo al que pertenecen, y también de actuar conforme a ellas, por lo que existirá una presión selectiva sobre los genes que intervienen en la expresión y desarrollo de esa estructura cognitiva. Los genes que regulan el desarrollo de las estructuras neuronales que intervienen en el

³⁷ Como para cualquier otro tipo de información, no siempre es sencillo advertir cuáles son estas normas; y cuando la información es difícil de conseguir, los genes que permiten su adquisición por medio del aprendizaje social se verán favorecidos.

proceso de *socialización* del individuo se verán así favorecidos cuando permitan ajustar con rapidez el comportamiento a las normas locales.

Estas normas estructuran la configuración interna del grupo y, como hemos visto, afectan a la supervivencia y capacidad competitiva del grupo, de tal manera que las poblaciones cooperativas, más cohesionadas y con una mayor capacidad de organizar a un gran número de individuos en actividades conjuntas se verán favorecidas. El predominio de los grupos cooperativos da lugar entonces a que los genes implicados en el comportamiento *prosocial*, por el cual los individuos cooperan y sancionan a quienes no cumplen las normas del grupo, sean favorecidos (Chudek *et al.*, 2011), ya que los individuos que actúan de manera cooperativa evitarán con mayor frecuencia los costes de recibir un castigo (Henrich *et al.*, 2001). Tiene lugar así un *proceso coevolutivo* por el cual la estructura social de los grupos predominantes afecta a la preservación y difusión de los genes que intervienen en una psicología que se ajusta a dicha estructura social (Bowles *et al.*, 2003; Durham, 1991; McElreath, 2010; Richerson *et al.*, 2005; Gintis, 2011). Quienes cooperan y castigan dentro de los grupos en los que se ha conseguido estabilizar la cooperación acaban prosperando y difundiendo sus genes, y lo mismo ocurre para quienes se incorporan de nuevas a ese grupo. Se produce así un proceso de retroalimentación en el que los individuos han de ser capaces de adquirir y amoldarse con rapidez a las normas, de tal manera que los genes que intervienen en el proceso de socialización sufren una fuerte presión selectiva; a su vez, el predominio de los grupos cooperativos da lugar a la mayor difusión de los genes que predisponen a una psicología prosocial, lo que hace aumentar el número de individuos cooperativos y castigadores, dando como resultado que la presión selectiva para estos genes aumente.

Concluyendo, el argumento que defiende la existencia de una psicología prosocial como resultado de un proceso de selección de grupo vendría a ser el siguiente:

- i. Dado que suele ser difícil obtener la información sobre cuál es el mejor modo de comportarse dentro de un grupo, los individuos que hagan uso del aprendizaje social, adquiriendo la información de forma rápida mediante el empleo de un sesgo conformista o de prestigio, resultarán favorecidos.
- ii. El predominio de individuos que emplean el sesgo conformista permite mantener la variación entre grupos.

- iii.* Si el sesgo conformista es complementado con un mecanismo de castigo, se abre la posibilidad de que los grupos cooperativos puedan mantener su estabilidad con respecto al resto de grupos.
- iv.* La estabilidad en la variación entre grupos cooperativos y no cooperativos posibilita la puesta en marcha de un proceso de selección cultural de grupo.
- v.* El proceso de selección cultural de grupo trae como consecuencia el predominio de los grupos cooperativos frente a los no cooperativos.
- vi.* El predominio de los grupos cooperativos ocasiona que los genes que predisponen al comportamiento prosocial se vean favorecidos.
- vii.* La difusión de los genes prosociales da lugar a que dentro del grupo aumente el número de individuos prosociales.
- viii.* El incremento de individuos prosociales aumenta la presión selectiva para los genes que favorecen el comportamiento prosocial, lo que produce un nuevo aumento en los niveles de cooperación.
- ix.* Para un individuo que acceda a un grupo cooperativo (por nacimiento o migración) será conveniente evitar el castigo, por lo que deberá aprender rápidamente cuáles son las normas del grupo, lo que conlleva que los genes que contribuyen a una psicología conformista se vean también favorecidos.
- x.* La población queda compuesta entonces por individuos fuertemente dispuestos a la prosocialidad y al conformismo, tanto por factores culturales (las normas e instituciones del grupo) como genéticos (los genes que regulan la configuración de las estructuras cognitivas que intervienen en el comportamiento social).
- xi.* La presencia de unos fuertes niveles de prosocialidad y conformismo a nivel cultural aumenta la presión selectiva para los genes que regulan el comportamiento social, produciéndose una retroalimentación que desemboca en los altos niveles de prosocialidad y conformismo observados en las poblaciones actuales.

CONCLUSIONES.

A lo largo de esta tesis hemos realizado un examen de dos de los principales enfoques dentro de la biología que analizan la relación entre el comportamiento y la cultura humanas: la Ecología del Comportamiento Humano y la Teoría de la Herencia Dual. Para ello hemos estudiado cómo ambos abordan la cultura entendiéndola, bien como comportamiento adaptativo o como información adaptativa, respectivamente, relacionando las consecuencias de estos planteamientos con cuestiones como la cooperación, la flexibilidad conductual o la selección de grupo.

En la Parte I hemos abordado las cuestiones preliminares necesarias para un tratamiento biológico de la cultura desde planteamientos evolutivos. En el Capítulo 1 expusimos algunas de las diferentes perspectivas relacionadas con el carácter evolutivo de la cultura humana dentro del campo de la antropología, estableciendo así el desarrollo histórico de estos estudios y su continuación en los enfoques biológicos que durante la década de 1970 comienzan a tratar cuestiones de tipo cultural.

En el Capítulo 2 analizamos el uso de modelos en la práctica científica. Vimos cómo su uso proporciona beneficios tales como la simplificación de la información que se maneja, la generalización de los factores que influyen en el sistema a estudiar y la claridad conceptual que proporciona el uso de los formalismos matemáticos comúnmente empleados en los modelos científicos. Abordamos también la concepción semántica de las teorías científicas y cómo el análisis del uso de modelos conecta con el problema de la representación científica del mundo. Por último, estudiamos la distinción entre representaciones directas e indirectas, así como su uso en la predicción de fenómenos en biología.

El Capítulo 3 lo dedicamos a establecer el marco teórico referente al mecanismo de selección natural y los conceptos básicos para entender la acción de dicho mecanismo. Vimos los primeros intentos por explicar los cambios morfológicos de las especies a lo largo del tiempo y cómo Lamarck propone un primer mecanismo de transformación basado en la tendencia universal al incremento de la complejidad y el papel perturbador del entorno. Para Darwin, por el contrario, la transformación de las especies es el resultado de la acción de un mecanismo diferente, la *selección natural*, consecuencia de tres características de los seres vivos: variación, herencia y lucha por la existencia. La presencia

de estas características en distintas entidades biológicas daba lugar a que distinguiéramos entre *unidad* (aquello que acaba reproduciéndose como resultado de la selección natural), *nivel* (el grado de organización biológica donde ésta tiene lugar) y *beneficiario* de la selección natural (la unidad cuyas frecuencias son ajustadas por ésta). Esta distinción abre la puerta a la posibilidad de la selección natural actúe sobre otras entidades aparte de los genes, como los grupos.

Wynne-Edwards defendió la existencia de la selección de grupo en ciertas especies, como algunas aves, las cuales serían capaces de restringir su tasa de natalidad al alcanzar un tamaño óptimo de población en relación a los recursos, evitando la sobreexplotación y favoreciendo así la supervivencia del grupo. Los grupos en los que existiera este mecanismo de regulación obtendrían una ventaja frente a aquellos en los que primara el interés individual, y acabarían por desplazarlos. No tardaron en aparecer voces críticas contra esta propuesta, principalmente de la mano de Williams y Maynard-Smith, las cuales conllevaron el rápido descrédito de la selección de grupo durante la década de 1970. Durante la década posterior se producirá una revitalización de los intentos por proporcionar un modelo teórico para la selección de grupo a partir de los trabajos de Sober y D.S. Wilson. Al redefinir los grupos como redes de interacción con respecto a un rasgo (*trait-groups*), si éstos se disuelven y reconstituyen formando nuevas combinaciones antes de que los individuos egoístas acaben dominando estas redes, la selección natural puede operar a nivel de grupo.

En el Capítulo 4 tratamos dos sentidos en los que puede entenderse el término adaptación: como proceso y como rasgo. Dentro de éste último sentido distinguíamos a su vez entre dos nociones diferentes, en función de cómo incorporan un criterio temporal a la hora de definir las adaptaciones. Por un lado, las definiciones históricas requieren que la selección natural haya intervenido en el pasado evolutivo del rasgo, de tal manera que su origen se debe a la acción de ésta. Por otro, las definiciones de tipo no histórico o de utilidad actual no tienen en cuenta los mecanismos que hicieron surgir al rasgo sino cómo contribuye en la actualidad a la eficacia biológica del organismo.

En la Parte II pasamos a analizar dos enfoques evolutivos en el tratamiento de la cultura y su incidencia en nuestra especie cuyos diferentes planteamientos parten de una consideración diferente de la noción de cultura. A lo largo de todo el Capítulo 5 tratamos

el enfoque particular de la Ecología del Comportamiento y su consideración de la cultura como comportamiento adaptativo.

Comenzamos describiendo su desarrollo histórico para iniciarnos después en el estudio de los supuestos teóricos en que se sustenta la Ecología del Comportamiento. Abordamos el desacuerdo general a la hora de definir y de medir la eficacia biológica, así como las dificultades comúnmente asociadas a su definición. Vimos cómo la medida de la eficacia biológica en relación al número de descendientes o a la contribución genética en la generación inmediatamente posterior implica una serie de problemas que es preciso tener en cuenta a la hora de manejar dicho concepto. Finalmente tratamos de determinar si la eficacia biológica podía ser entendida como una característica de los organismos o más bien como el resultado del proceso selectivo, concluyendo que no puede considerarse es en sí misma como una característica del organismo sino la consecuencia de otras características presentes en él.

Pasamos después a estudiar cómo la Ecología del Comportamiento se compromete con un concepto de adaptación de tipo no histórico, en la medida en que le resulta más operativa a la hora de estudiar a las especies actuales y cuantificar el impacto de las variables ecológicas de los entornos en los que se desenvuelven. Este tipo de nociones permiten establecer valoraciones cuantificables y comprobables sobre el impacto de los rasgos en la eficacia biológica de los organismos, lo que permite estudiar cómo afectan los factores ecológicos en los individuos y realizar predicciones sobre el desarrollo evolutivo futuro. Este énfasis en los efectos actuales de los rasgos sin apelar al proceso que los hizo surgir lleva a la Ecología del Comportamiento a adoptar la conocida como *estrategia fenotípica*, consistente en obviar los mecanismos subyacentes a la transmisión y control de los rasgos y centrarse exclusivamente en su interacción con el entorno. De esta forma se excluyen todas las particularidades del proceso de herencia de los rasgos de comportamiento, así como de los mecanismos que los controlan, y se pone el foco en la relación entre comportamiento y eficacia biológica.

La siguiente sección la dedicamos al estudio de la evolución del comportamiento cooperativo y el problema que éste supone desde el punto de vista individual. Vimos que, a pesar de los beneficios que produce en los grupos, desde el punto de vista individual su existencia reviste de una serie de dificultades que hacen difícil explicar cómo el comportamiento cooperativo puede ser seleccionado positivamente. Una primera

explicación satisfactoria vendrá de la mano de Hamilton y su *teoría de la eficacia biológica inclusiva*, con la que distingue entre dos tipos de eficacia biológica: directa e indirecta. La eficacia biológica total de un individuo será la suma de estas dos, de tal forma que si un comportamiento reduce la eficacia biológica del individuo (directa) pero aumenta la de otros que comparten su genotipo (indirecta), el resultado puede ser más beneficioso que si apostara únicamente por incrementar la eficacia directa. Así, comportamientos que a primera vista parecerían desfavorables podrían ser en realidad muy favorables desde el punto de vista evolutivo. Para ello lo que se requiere es que el grado de parentesco entre quien realiza la acción cooperativa y quien recibe sus beneficios sea lo suficientemente alto como para que la diferencia entre costes y beneficios en relación a dicho grado de parentesco sea superior a 0. Un comportamiento cooperativo será entonces ventajoso desde el punto de vista evolutivo siempre y cuando se cumpla la regla: $rb - c > 0$.

Vimos la relación entre la teoría de Hamilton y las propuestas de la *selección por parentesco* de Maynard-Smith y el *efecto de la barba verde* de Dawkins para explicar los mecanismos por los que puede tener lugar el incremento de la eficacia biológica indirecta. Trivers mostró la manera en que la cooperación podía ser ventajosa incluso cuando se realizaba con individuos no emparentados, siempre y cuando ésta produjera beneficios a largo plazo superiores a los costes inmediatos. La reciprocidad o *altruismo recíproco* puede incrementar la eficacia biológica directa de los individuos cuando éstos pueden asegurarse de que los receptores de tal comportamiento cooperen en el futuro. La incorporación de la teoría de juegos al estudio de la evolución del comportamiento permite estudiar de manera formal diferentes escenarios de cooperación. De esta manera analizamos la situación de la *Tragedia de los Comunes* y el *Dilema del Prisionero*. Esto nos permitió a su vez introducir el concepto de *estrategia evolutivamente estable* y analizar la dinámica evolutiva de estas estrategias mediante una matriz de pagos.

A continuación indagamos en la justificación teórica de la existencia de comportamientos subóptimos frente al carácter optimizador de la selección natural. Detallamos los elementos que componen los *análisis de optimización* y descubrimos las suposiciones que subyacen en su aplicación a la dinámica evolutiva, para pasar a estudiar una de las herramientas que permiten representar dicha dinámica asumiendo que la selección natural incrementa la presencia de los rasgos que aportan mayores beneficios en la eficacia biológica: los gráficos o *paisajes adaptativos*. En ellos se representa de manera tridimensional la relación entre la distribución de frecuencias alélicas y la eficacia biológica

proporcionada, de tal manera que la acción optimizadora de la selección natural puede ser caracterizada como un proceso de escalada por las pendientes producidas en la superficie que designa dicha relación. La selección natural empujará a las poblaciones a situarse en las cumbres de la superficie y limitará la posibilidad de atravesar las áreas más bajas, confinándolas a aquellas cuyo valor resulta óptimo de manera local. Tras esto, presentamos las dificultades del uso de esta herramienta de análisis y su ventaja a la hora de explicar la existencia de variación en las poblaciones.

En el apartado 5.3. entramos a estudiar directamente la manera en que la relación entre comportamiento y cultura es abordada por la Ecología del Comportamiento. La primera parte de este apartado lo dedicamos a enfatizar cómo esta disciplina evade cualquier consideración acerca de los mecanismos que subyacen al comportamiento. Comparamos este agnosticismo con una metodología de la teoría de sistemas consistente en dejar de lado los detalles del funcionamiento interno para centrarse en los resultados o *outputs* producidos. La Ecología del Comportamiento asume que los organismos se comportarán de manera flexible mediante la incorporación de estrategias condicionales que buscarán proporcionar los mayores beneficios adecuando el comportamiento a las características del entorno en el que se desenvuelven.

Pasamos después a examinar cómo aborda la acción de los mecanismos proximales en el comportamiento y observamos que era necesario incorporar estos en el estudio detallado de la conducta. El grado de flexibilidad de un organismo depende de la velocidad y de la norma de reacción de los mecanismos que intervienen en la manera en que sus estructuras neurocognitivas producen el comportamiento. Dependiendo de si estos mecanismos son de tipo genético, de desarrollo o de aprendizaje, el organismo obtendrá un grado de flexibilidad adaptativa diferente. Para entender entonces la capacidad adaptativa de una especie será necesario comprender los procesos que subyacen a la producción del comportamiento flexible, algo que la estrategia fenotípica impide pero que será determinante para hacer más efectiva la predicción del comportamiento. La capacidad adaptativa de nuestra especie será el resultado de la enorme flexibilidad que proporcionan los mecanismos de aprendizaje.

Posteriormente estudiamos la afirmación de la Ecología del Comportamiento acerca de que las diferencias de comportamiento en las poblaciones humanas son el resultado de la adaptación a entornos diferentes. Utilizamos para ello el caso paradigmático de la variación

en los sistemas de emparejamiento, considerados como diferentes maneras de maximizar el éxito reproductivo individual en función de las características del entorno. Analizamos los diferentes factores que intervienen en la configuración de dichos sistemas, y el potencial de las explicaciones basadas en los factores ecológicos (distribución espacio-temporal de los recursos y de los individuos) para dar cuenta del carácter adaptativo de los mismos. El modelo del "umbral de la poliginia" de Orians nos permitió entender la relación entre el éxito reproductivo de una hembra y el acceso a los recursos cuando éstos pueden ser monopolizados por los machos. Examinamos también cómo esta relación queda reflejada en numerosos estudios etnográficos.

La Ecología del Comportamiento espera, por tanto, que el comportamiento exhibido por nuestra especie sea casi siempre adaptativo y cercano al óptimo para el entorno local. Esto contrasta con la posición de la Psicología Evolucionista, que como vimos defiende que un porcentaje muy alto de nuestros comportamientos no son adaptativos en los entornos que habitamos actualmente. Para ésta, el hecho de que nuestra especie habite en entornos muy diferentes no es el resultado de nuestra flexibilidad conductual. Más bien al contrario, la adaptación a la vida de cazadores-recolectores en el Pleistoceno nos equipó con mecanismos rígidos de conducta que producen resultados que suelen estar desajustados con las demandas de los entornos actuales.

Tras examinar las críticas realizadas por la Psicología Evolucionista apuntamos las dificultades a las que éstas se enfrentan y pasamos a señalar uno de los problemas fundamentales a los que se enfrenta la propuesta de la Ecología del Comportamiento: si no se distingue entre la diferente dinámica de los mecanismos proximales que afectan a la producción del comportamiento no es posible dar una explicación para la existencia de rasgos maladaptativos.

Dedicamos el Capítulo 6 a analizar la propuesta de la Teoría de la Herencia Dual y la consideración de la cultura como información adaptativa, un sistema de transmisión de rasgos alternativo al de la transmisión genética.

Comenzamos estudiando los diferentes mecanismos de aprendizaje social para centrarnos en el componente intencional del aprendizaje imitativo (apartado 6.1.). Para ello examinamos el desarrollo de la capacidad de atribución intencional a los demás, junto con el debate acerca de la posesión o no de un mecanismo de *teoría de la mente* en primates (apartado 6.2.). Junto a ello estudiamos un aspecto crucial en la capacidad de transmisión

cultural humana: el fenómeno de la sobreimitación (apartado 6.3.) o la tendencia espontánea a la imitación de las acciones relevantes e irrelevantes del demostrador, aun sabiendo que éstas últimas son innecesarias para conseguir los objetivos que se persiguen.

El estudio de la evolución del aprendizaje social (apartado 6.4.) lo realizamos por medio del examen de tres modelos. Tomando el modelo de Rogers analizamos los costes asociados al aprendizaje social y vimos cómo, en una población con una mezcla de aprendizaje social e individual, la eficacia biológica media resultante acaba siendo la misma que para una población compuesta enteramente por individuos con aprendizaje individual. Este modelo parte del supuesto de que los individuos han de optar exclusivamente por uno u otro tipo de aprendizaje. Sin embargo, cuando para un individuo existe la posibilidad de utilizar ambos tipos de aprendizaje, la presencia del aprendizaje social permite aumentar la eficacia biológica media de la población. El modelo de *variación guiada* de Boyd y Richerson muestra cómo una estrategia basada en copiar un comportamiento y modificarlo posteriormente de manera individual lleva a la generación y difusión de comportamientos beneficiosos dentro de la población.

El modelo de aprendizaje selectivo permite estudiar el papel evolutivo del aprendizaje social en relación a las condiciones del entorno. Cuando la información sobre el estado del entorno es escasa o poco fiable, es difícil determinar qué comportamiento es más beneficioso. Aquél que otorgara mayores beneficios en un momento dado podría ser inadecuado a largo plazo, por lo que dependiendo de la predictibilidad del entorno será mejor intentar adquirir el mejor comportamiento de manera individual o copiándola de otro individuo. Dependiendo del coste del aprendizaje individual y de la variabilidad del entorno, la selección natural habrá fijado un parámetro que establece en qué medida optar por uno u otro tipo de aprendizaje. Cuando es fácil obtener individualmente la información sobre cuál es el mejor comportamiento, así como cuando el entorno varía tan rápidamente que la información social disponible esté desfasada, será mejor optar por el aprendizaje individual. A medida que aumenta el coste de la información individual y disminuye la variabilidad del entorno, se hace más conveniente el aprendizaje social, pero sólo hasta el punto en el que empieza a ser preferible un mecanismo de control conductual de tipo genético. De esta manera, el aprendizaje social es ventajoso desde el punto de vista adaptativo cuando las condiciones del entorno son tal que éste no es ni demasiado cambiante, ni demasiado estable.

Entramos a reflexionar en el apartado 6.5. sobre la visión de la Teoría de la Herencia Dual acerca de la transmisión cultural como un sistema adaptativo de herencia. Consideramos las peculiaridades de la *evolución cultural acumulativa* entendida como un proceso que resulta en la preservación de las innovaciones culturales dentro de un repertorio existente, modificado durante generaciones y que se va haciendo cada vez más complejo, sofisticado o efectivo. A diferencia de lo que ocurre en otras especies, los grupos humanos poseen elementos culturales que ningún individuo aislado habría sido capaz de inventar. Según Tomasello, sólo los humanos poseemos la capacidad de retener de forma casi inalterada las enseñanzas adquiridas de la generación anterior el tiempo suficiente para que otras innovaciones posteriores puedan incorporarse a ellas. Vimos también cómo esta idea de la retención e incorporación de novedades culturales puede dar la falsa impresión de que la cultura se desarrolla de manera unidireccional o irreversible, o en tanto que acumulación e incremento de mejoras en el tiempo. El registro etnográfico nos muestra que esto no ocurre siempre, como en el caso de la disminución del repertorio cultural de las poblaciones habitantes de Tasmania a partir de la última época glacial.

Pasamos después a tratar las fuerzas que inciden en la composición de los rasgos culturales de las poblaciones. Consideramos las fuerzas de variación (aleatoria y guiada), selección (cultural y natural), deriva y migración. Tras esto, indagamos en la relación entre selección natural y aprendizaje social desde la óptica de la Teoría de la Herencia Dual y vimos que eran dos las características que diferenciaban a la transmisión cultural de la genética. Por un lado, la naturaleza de los rasgos transmitidos, que incluye las transformaciones realizadas por los individuos (caracteres adquiridos). Por otro, las vías por las que puede transmitirse la información adaptativa. En el caso de la herencia cultural, la información puede transmitirse no sólo de padres a hijos, sino también de individuos no emparentados de distintas generaciones. Cuando la vía de transmisión es la misma para el sistema de herencia genético y el cultural, la relación entre ambos es *simétrica* y la selección natural operará de la misma manera en ambos, ya sea positiva o negativamente. Cuando la relación es *asimétrica* se abre la posibilidad de que la acción natural actúe de distinta manera sobre ellos, de tal forma que el éxito de una variante cultural repercute negativamente en la eficacia biológica de quienes la poseen, y viceversa.

El último apartado de este bloque lo dedicamos a analizar la propuesta de la *selección cultural de grupo*. Recogimos las dificultades que tiene un enfoque estrictamente genético para explicar la cooperación a gran escala. La selección cultural de grupo sufre las mismas

limitaciones que una explicación genética a menos que las poblaciones presenten unas características muy delimitadas o existan mecanismos que corrijan la tendencia a la explotación interna de la cooperación. Las características que impiden que las poblaciones acaben siendo invadidas por individuos explotadores son muy poco frecuentes en la naturaleza, pero en el caso de los humanos, según los defensores de la selección cultural de grupo, la tendencia a adoptar la variante cultural más común («adonde fueres, haz lo que vieres») puede actuar como un mecanismo de homogenización muy poderoso, más aún cuando se combina con la coerción social. Cuando esto ocurriera, un individuo que se incorporase a la población sería rápidamente asimilado, adoptando los comportamientos más comunes. Si la mayoría de los miembros se comportan de manera cooperativa, el nuevo inmigrante acabará por comportarse de la misma manera, por lo que la población se protegería de acabar siendo dominada por individuos no cooperativos. De esta manera, dicha población estaría en mejores condiciones para superar a las poblaciones vecinas, y la selección de grupo podría operar entre ellas. En la parte final del capítulo, estudiamos las diferentes críticas y aspectos sensibles de dicha propuesta.

En definitiva, todos los aspectos estudiados a lo largo de esta tesis apuntan al hecho de que la cultura es, a fin de cuentas, un mecanismo de adaptación extraordinariamente rápido y potente que ha permitido a los humanos convertirnos en la exitosa especie que somos hoy día. Si comparamos los parámetros de rango geográfico y ecológico ocupado, biomasa total y aprovechamiento energético, con el de otras especies, la nuestra constituye una clara anomalía evolutiva (Boyd, 2018). Sin embargo, este éxito no ha dependido únicamente de nuestra inteligencia individual. La diversidad de entornos habitados imponen unas exigencias muy diferentes para la supervivencia de los grupos humanos, y a menudo demandan técnicas de aprovechamiento de los recursos que van más allá de lo que un individuo aislado podría descubrir por sí solo, con independencia de su inteligencia individual. Si los humanos han podido asentarse en entornos tan diferentes como desiertos, archipiélagos o montañas ha sido más bien debido a la capacidad de acumular y transmitir conocimientos, de acomodar el comportamiento individual y social a las exigencias de esos entornos, para lograr así sobrevivir y perpetuarse en ellos. Los humanos somos la especie más dependiente de la cultura de cuantas habitan el planeta, y adquirimos de ella prácticamente todo lo necesario para sobrevivir desde nuestros primeros años de vida. Somos, por tanto, una especie esencialmente cultural.

La cultura es una manera de generar variantes fenotípicas mucho más rápida y eficaz que lo que los genes son capaces de producir de manera aislada, y este hecho hace necesaria la introducción de una perspectiva evolutiva para entender su importancia y su significado en nuestra especie. No sólo nos ha dotado de una capacidad de adaptación extraordinaria, sino que nos ha constituido en lo que somos, como especie y como individuos. Dependemos ya de ella para sobrevivir en una realidad determinada, pero también nos configura: en ella encontramos las claves para comprender, evaluar, manipular, experimentar... en definitiva, acercarnos a la realidad que nos circunda. Sin embargo, es necesario no perder de vista el sentido biológico que tiene la cultura. La conclusión de esta tesis bien podría entenderse como la afirmación de que *el ser humano no ha trascendido a la biología*. La cultura es una adaptación que proporciona una ventaja inestimable a nuestra especie, pero que está ahí como resultado de la dinámica evolutiva que nos empuja a sobrevivir y perpetuarnos, al igual que cualquier otra especie. En este sentido forma parte de nuestra biología tanto como la postura bípeda o el tamaño craneoencefálico. No es, en suma, un ámbito separado ni una continuación de nuestra naturaleza.

BIBLIOGRAFÍA.

- Abrams, P. (2001). Adaptationism, Optimality Models, and Tests of Adaptive Scenarios. En Orzack, S. H. y Sober, E. (eds.), *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Alexander, R. (1974). The Evolution of Social Behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325–383.
- Amundson, R. (1996). Historical development of the concept of adaptation. En Rose, M. y Lauder, G. (eds.). *Adaptation*. Nueva York: Academic Press.
- Ariew, A. y Lewontin, R. C. (2004). The Confusions of Fitness. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 55(2), 347–363.
- Audet, J. N. y Lefebvre, L. (2017). What's flexible in behavioral flexibility? *Behavioral Ecology*, 28(4), 943–947.
- Axelrod, R. (2006). The evolution of cooperation. New York: Basic Books.
- Axelrod, R. y Hamilton, W. D. (1981). The evolution of cooperation. *Science*, 211, 1390–1396.
- Ayala, F. J. (2007). Human evolution: the three grand challenges of human biology. En Hull, D. L. y Ruse, M. (eds.), *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*. Cambridge University Press.
- Ayala, F. J. y Dobzhansky, T. (eds.). (1974). *Studies in the Philosophy of Biology*. Londres: Macmillan Education UK.
- Bahar, S. (2017). *The Essential Tension*. Dordrecht: Springer.
- Bandura A. (1977). *Social learning theory*. Englewood Cliffs: Prentice Hall.
- Baravalle, L. (2019). Cultural evolutionary theory as a theory of forces. *Synthese*, 1–20.
- Barker, J. S. F. (2009). Defining Fitness in Natural and Domesticated Populations. En van der Werf, J., Graser H. U., Frankham, R. y Gondro, C. (eds.), *Adaptation and Fitness in Animal Populations: Evolutionary and Breeding Perspectives on Genetic Resource Management* (pp. 3–14). Dordrecht: Springer Netherlands.

- Baron, R., Vandello, J. y Brunzman, B. (1996). The forgotten variable in conformity research: impact of task importance on social influence. *Journal of Personality and Social Psychology*, 71 (5), 915–927.
- Barrett, L. y Stulp, G. (2013). The pleasures and pitfalls of studying humans from a behavioral ecological perspective. *Behavioral Ecology*. 24. 1045–1046.
- Bellwood, P. (2005). *First Farmers: The Origins of Agricultural Societies*. Oxford and Malden MA: Blackwell.
- Belsky, J., Steinberg, L. y Draper, P. (1991). Childhood experience, interpersonal development, and reproductive strategy: and evolutionary theory of socialization. *Child development*, 62 4, 647–70.
- Betzig LL (1986) *Despotism and differential reproduction: a Darwinian view of history*. Aldine, New York.
- Bikhchandani, S., Hirshleifer, D y Welch, I. (1998) Learning from the behavior of others: conformity fads and informational cascades. *J. Econ. Perspect.* 12, 151–170.
- Birch, J. (2017). Fitness Maximization. En *The Routledge Handbook of Evolution and Philosophy*, pp. 49–63. New York : Routledge, 2017.
- Birch, J. y Okasha, S. (2015) Kin selection and its critics. *BioScience* 65:22–32.
- Birkhead, T. (1987). Sperm competition in birds. *Trends in Ecology & Evolution*, Volume 2, Issue 9, 268–272.
- Birkhead, T. y Møller, A. (eds.). (1998). *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press.
- Boas, F. (1911). *The Mind of Primitive Man*. The Macmillan Company.
- Boehm, C. (1993) Egalitarian behavior and reverse dominance hierarchy. *Current Anthropology*. 34(3):227–54.
- Boesch, C. (2003). Is Culture a Golden Barrier Between Human and Chimpanzee?. *Evolutionary Anthropology*, v.12, 82–91. 12.
- Bonduriansky, R. (2012). Rethinking Heredity Again. *Trends in ecology & evolution*. 27. 330–6.

- Bonduriansky, R. y Day, T. (2009). Nongenetic Inheritance and Its Evolutionary Implications. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40. 103–25.
- Borgerhoff-Mulder, M. (1987). On Cultural and Reproductive Success: Kipsigis Evidence. *American Anthropologist*, 89(3), new series, 617–634.
- (1990). Kipsigis women's preferences for wealthy men: evidence for female choice in mammals. *Behav Ecol Sociobiol*, 27: 255.
- (1992). Reproductive Decisions. En Smith, E. y Winterhalder, B. (eds.) *Evolutionary Ecology and Human Behavior*, pp. 339–374. New York: Aldine de Gruyter.
- (2007). On the utility, not the necessity, of tracking current fitness. En Gangestad, S.W. y Simpson, J.A. (eds.) *The Evolution of Mind: Fundamental Questions and Controversies*. New York: Guilford Press.
- (2013). Human behavioral ecology-necessary but not sufficient for the evolutionary analysis of human behavior. *Behavioral Ecology*. 24. 1042–1043.
- Bourke A. F. G. (1997). Sociality and kin selection in insects. En Krebs, J. R. y Davies N. B. (eds.) *Behavioural ecology*, pp. 203–227, 4th edn Oxford, UK: Blackwell.
- Bourke, A. F. G. y Franks, N. R. (1995). *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press.
- Bowler, P. J. (2003). *Evolution: The History of an Idea*. Univ of California Press.
- Bowles, S., Choi, J. K., Hopfensitz, A. (2003). The co-evolution of individual behaviors and social institutions. *Journal of theoretical biology*. 223. 135-47.
- Boyd, R. (2018). *A Different Kind of Animal*. Princeton University Press.
- Boyd, R., Gintis, H., Bowles, S. y Richerson, P. (2003). The evolution of altruistic punishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 100:3531–3535.
- Boyd, R. y Lorberbaum, J. P. (1987). No pure strategy is evolutionarily stable in the repeated Prisoner's Dilemma game. *Nature*, 327(6117), 58–59.
- Boyd, R. y Richerson, P. J. (1985). *Culture and the evolutionary process*. University of Chicago Press.
- (1990). Group selection among alternative evolutionarily stable strategies. *Journal of theoretical biology*, 145(3), 331–342.

- (1995). Why does culture increase human adaptability? *Ethology and Sociobiology*, 16:125–143.
- (1996). Why Culture is Common, but Cultural Evolution is Rare. *Proceedings of the British Academy*. 88. 77–93.
- (2002a). Solving the puzzle of human cooperation. En S. Levinson (Ed.), *Evolution and culture*. Cambridge MA: MIT Press.
- (2002b). Group beneficial norms spread rapidly in a structured population. *Journal of Theoretical Biology*, 215:287–296.
- (2009). Culture and the evolution of human cooperation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 364.
- Brommer, J. E., Gustafsson, L., Pietiäinen, H. y Merilä, J. (2004). Single-Generation Estimates of Individual Fitness as Proxies for Long-Term Genetic Contribution. *The American Naturalist*, 163(4), 505–517.
- Brosnan, S. (2013). Comportamientos relacionados con la justicia y la equidad en primates no humanos. *Ludus Vitalis*. XXI (40), 249-272.
- Brown, G. R. (2013). Why mechanisms shouldn't be ignored - commentary on Nettle by Brown. *Behavioral Ecology*, 24. 1041–1042.
- Brown, G. R. y Richerson, P. J. (2013). Applying evolutionary theory to human behaviour: past differences and current debates. *Journal of Bioeconomics*, 16(2), 105–128.
- Brown, L. (ed.) (1993). *The New Shorter Oxford English Dictionary*. Oxford: Clarendon Press.
- Bshary, R. (2010). Cooperation between unrelated individuals – a game theoretic approach. En P. Kappeler (Ed.), *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms* (pp. 213–240). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Bull, J.J. y Wang, I.N. (2010). Optimality models in the age of experimental evolution and genomics. *Journal of evolutionary biology*, 23 9, 1820–38.
- Buller, D. J. (2005). *Adapting Minds*. Cambridge, MA: MIT press.
- Buttelmann, D., Carpenter, M., Call, J. y Tomasello, M. (2007) Enculturated chimpanzees imitate rationally. *Dev. Sci.* 10, F31–F38.

- (2008). Rational Tool Use and Tool Choice in Human Infants and Great Apes. *Child development*. 79. 609–26.
- Byerly, H. C. y Michod, R. E. (1991). Fitness and evolutionary explanation. *Biology & Philosophy*, 6(1), 1–22.
- Caldwell, C. y Millen, A. (2009). Social Learning Mechanisms and Cumulative Cultural Evolution: Is Imitation Necessary? *Psychological Science*, 20(12), 1478–1483.
- Call, J., Hare, B., Carpenter, M. y Tomasello, M. (2004), “Unwilling” versus “unable”: Chimpanzees’ understanding of human intentional action. *Developmental Science*, 7, 488–489.
- Cameron, N., Fish, E. y Meaney, M. (2008). Maternal influences on the sexual behavior and reproductive success of the female rat. *Hormones and behavior*. 54. 178–84.
- Campbell, D. T. (1975). On the conflicts between biological and social evolution and between psychology and moral tradition. *American Psychologist* 30:1103–1126.
- Caponi, G. (2007). Contra la lectura adaptacionista de Lamarck. En Rosas A. (Ed.), *Filosofía, darwinismo y evolución*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Carranza, J. (1994). Sistemas de apareamiento y selección sexual. En Carranza, J. (ed.), *Etología*. Universidad de Extremadura.
- Castro, L., Castro Nogueira, M., Villarroel, M. y Toro, M. (2019). The Role of Assessor Teaching in Human Culture. *Biological Theory*. 14 (2):112–121.
- Catchpole, C. K. y Slater, P. J. B. (2008). Bird song: Biological themes and variations (2nd ed.). Cambridge University Press.
- Cavalli-Sforza, L. L. y Feldman, M. W. (1981). Cultural transmission and evolution. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- (1983). Cultural versus genetic adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 80(16), 4993-4996.
- Cela-Conde, C.J. y Ayala, F. J. (2013). Evolución humana. El camino hacia nuestra especie. Madrid: Alianza Editorial.

- Chagnon, N. (1979). Is reproductive success equal in egalitarian societies? En Chagnon, N. y Irons, W. (eds.), *Evolutionary biology and human social behavior: An anthropological perspective* (pp. 371–401). North Scituate, MA: Duxbury Press.
- Charlesworth, B. (2009). *Evolution in age-structured populations* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Cheverud, J. M. (1988). A Comparison of Genetic and Phenotypic Correlations. *Evolution*, 42(5), 958.
- Chudek, M., y Henrich, J. (2011). Culture-gene coevolution, norm-psychology and the emergence of human prosociality. *Trends in cognitive sciences*, 15(5), 218–226.
- Clarke, E. (2017). Adaptation, Multilevel Selection, and Organismality: A Clash of Perspectives. En *The Routledge Handbook of Evolution and Philosophy* (1st ed., pp. 35–48). New York: Routledge, 2017.
- Clay, Z., Over, H. y Tennie, C. (2018). What drives young children to over-imitate? Investigating the effects of age, context, action type, and transitivity. *Journal of Experimental Child Psychology*, 166, 520–534.
- Clignet, R. (1970). *Many wives, many powers*. Evanston: North-western University Press.
- Cosmides, L., Tooby, J. y Barkow, J. H. (1992). Introduction: Evolutionary psychology and conceptual integration. En Barkow, J., Cosmides, L. y Tooby, J. (eds.), *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*. Oxford University Press. pp. 3–15.
- Coultas, J. C. (2004). When in Rome... An Evolutionary Perspective on Conformity. *Group Processes & Intergroup Relations*, 7(4), 317–331.
- Crespi, B. J. (2001). Selection: Units and Levels. En *Encyclopedia of Life Sciences* (2ª ed., Vol. 9). Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd.
- Crook, J. y Crook, S. (1988). Tibetan Polyandry: Problems of Adaptation and Fitness. En Betzig, L., Borgerhoff Mulder, M. y Turke, P. (eds.), *Human Reproductive Behavior*. Cambridge: Cambridge University Press.
- da Costa, N. C. A. y French, S. (2003). *Science and Partial Truth*. Oxford University Press.

- Daly, M. y Wilson, M. I. (1999). Human evolutionary psychology and animal behaviour. *Animal Behaviour*, 57(3), 509–519.
- Dally, J. M., Emery, N. J. y Clayton, N. S. (2006), Food-caching western scrub-jays keep track of who was watching when. *Science*, 312, 5780, 1662–1665.
- Darwin, C. (1859/1964). *On the Origin of Species* (Facsímil de la 1ª ed.). Cambridge, MA: Harvard University Press.
- (1862). *On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects, and on the Effects of Intercrossing*. Facsímil ed. Earl M. Coleman, Standfordville, New York.
- (1871/1981). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (Facsímil de la 1ª ed.) New Jersey: Princeton University Press.
- (1872/1984). *La expresión de las emociones en los animales y en el hombre*. Madrid: Alianza Editorial.
- Davies, N., Krebs, J. y West, S. (2012). *An Introduction to Behavioural Ecology*, 4th Edition. Oxford: Wiley-Blackwell.
- Dawkins, R. (1976) *The Selfish Gene*. New York: Oxford University Press.
- (1982). *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection*. Oxford: Freeman.
- (1986). *The Blind Watchmaker*. New York: Norton.
- De Jong, G. (1994). The Fitness of Fitness Concepts and the Description of Natural Selection. *The Quarterly Review of Biology*, 69(1), 3–29.
- de Waal, Frans y Ferrari, Pier. (2010). Toward a bottom-up perspective on animal and human cognition. *Trends in cognitive sciences*. 14. 201–7.
- Diamond, J. M. (2006). *Armas, gérmenes y acero*. Barcelona: Debate.
- Diéguez, A. (2012). *La vida bajo escrutinio. Una introducción a la filosofía de la biología*. Barcelona: Biblioteca Buridán.
- Dingemans, N., Kazem, A., Réale, D. y Wright, J. (2009). Behavioural reaction norms: Animal personality meets individual plasticity. *Trends in ecology & evolution*. 25. 81–9.

- Dobzhansky, T. (1951). *Genetics and the Origin of Species*, 3rd edition. Nueva York: Columbia University Press.
- (1968). On Some Fundamental Concepts of Darwinian Biology. En Dobzhansky, T., Hecht, M. K. y Steere, W. C. (eds.), *Evolutionary Biology* (pp. 1–34). Boston, MA: Springer US.
- Driscoll, C. (2009). On our best behavior: optimality models in human behavioral ecology. *Studies in History and Philosophy of Science Part C* 40 (2):133–141.
- Durham, W. H. (1991). *Coevolution: Genes, culture, and human diversity*. Stanford, CA: Stanford University Press.
- Efferson, C., Lalive, R., Richerson, P. J., McElreath, R. y Lubell, M. (2008). Conformists and mavericks: The empirics of frequency-dependent cultural transmission. *Evolution and Human Behavior* 29:56–64.
- Ehn, M. y Laland, K., (2012) Adaptive strategies for cumulative cultural learning. *J Theor Biol* 301:103–111.
- El Mouden, C., André, J. B., Morin, O. y Nettle, D. (2014). Cultural transmission and the evolution of human behaviour: A general approach based on the Price equation. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(2), 231–241.
- Eldredge, N. (1995). *Reinventing Darwin*. John Wiley & Sons Inc.
- Ember, M. (1974). Warfare, Sex Ratio, and Polygyny. *Ethnology* 13:197–206.
- (1984). Alternative Predictors of Polygyny. *Behavior Science Research*, 19(1–4), 1–23.
- Ember, M., Ember, C. R. y Low, B. S. (2007). Comparing Explanations of Polygyny. *Cross-Cultural Research*, 41(4), 428–440.
- Emlen, S. y Oring, L. (1977). Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. *Science*, 197(4300), 215–223.
- Endler, J. A. (1986). *Natural Selection in the Wild*. Princeton: Princeton University Press.
- Enquist, M. y Ghirlanda, S. (2007). Evolution of social learning does not explain the origin of human cumulative culture. *Journal of theoretical biology*. 246. 129–35.

- Enquist, M., Ghirlanda, S. y Eriksson, K. (2011). Modelling the evolution and diversity of cumulative culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 412–423.
- Enquist, M., Strimling, P., Eriksson, K., Laland, K. y Sjostrand, J. (2010). One cultural parent makes no culture. *Animal Behaviour*. 79. 1353–1362.
- Eriksson K. y Coultas J. C. (2009). Are people really conformist-biased? An empirical test and a new mathematical model. *J Evol Psychol* 7(1):5–21
- Eriksson, K., Enquist, M. y Ghirlanda, S. (2007). Critical points in current theory of conformist social learning. *Journal of Evolutionary Psychology* 5:67– 87.
- Fairbairn, D. J. y J. P. Reeve. (2001). Natural selection. Measuring selection in natural populations. Cap. 2 en C. Fox, D. A. Roff and D. J. Fairbairn (eds.), *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. Nueva York: Oxford University Press.
- Fatas, E., Hargreaves Heap, S. P. y Rojo Arjona, D. (2018). Preference conformism: An experiment. *European Economic Review*, Elsevier, vol. 105(C), pp. 71-82.
- Fawcett, T. W., Hamblin, S. y Giraldeau, L. A. (2013). Exposing the behavioral gambit: the evolution of learning and decision rules. *Behavioral Ecology*, 24(1), 2–11.
- Fay, N., De Kleine, N., Walker, B. y Caldwell, C. A. (2019). Increasing population size can inhibit cumulative cultural evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(14), 6726–6731.
- Fletcher, L. y Carruthers, P. (2013). Behavior-reading versus mentalizing in animals. En Metcalfe, J. y Terrace, H. S. (eds.) *Agency and Joint Attention*, 82–99. Oxford University Press.
- Fontdevila, A. (2011). *The Dynamic Genome: A Darwinian Approach*. New York: Oxford University Press.
- Fontdevila, A. y Moya, A. (2007). *Introducción a la genética de poblaciones*. Madrid: Editorial Síntesis.
- Fox, C. y Westneat, D. (2010). Adaptation. En Westneat, D. y Fox, C. (eds.), *Evolutionary Behavioral Ecology*. Nueva York: Oxford University Press.

- Fragaszy D. M. y Perry S. (2008). *The Biology of Traditions: Models and Evidence*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Frankham, R., Ballou, J.D. y Briscoe, D.A. (2002). *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Futuyma, D. J. (2005). *Evolution*. Massachusetts: Sinauer Associates Incorporated.
- Galef B. G., Jr. (1976) Social transmission of acquired behavior: a discussion of tradition and social learning in vertebrates. En Rosenblatt J.S., Hinde R.A., Shaw E., Beer C. (eds.) *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press, New York, pp 77–100.
- Gardner, A., Griffin, A. S. y West, S. A. (2010). Altruism and cooperation. En Westneat, D. y Fox, C. (eds.), *Evolutionary behavioral ecology*. New York: Oxford University Press.
- Gardner, R., Morris, M. R. y Nelson, C. E. (1987). Conditional evolutionarily stable strategies. *Animal Behaviour*, 35, 507–517.
- Gavrilets, S. (2004). *Fitness Landscapes and the Origin of Species*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Gergely, G., Bekkering, H. y Király, I. (2002). Rational imitation in preverbal infants. *Nature*, 415(6873), 755.
- Ghalambor, C. Angeloni, L. M. y Carroll, S. (2010). Behavior as phenotypic plasticity. *Evolutionary Behavioral Ecology*. 90–107.
- Giere, R. N. (1988). *Explaining science: a cognitive approach*. Chicago, IL: Chicago Univ. Press.
- Gilchrist, G. y Kingsolver, J.G. (2001). Is optimality over the hill?. En Orzack, S. H. y Sober, E. (eds.), *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gintis, H. (2011). Gene-culture coevolution and the nature of human sociality. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 366. 878-88.

- Giraldeau, L. A., Valone, T. J. y Templeton, J. J. (2002). Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 357(1427), 1559–1566.
- Godfrey-Smith, P. (2006). The strategy of model-based science. *Biology & Philosophy*, 21(5), 725–740.
- (2009a). *Darwinian Populations and Natural Selection*. Oxford University Press.
- (2009b). Three Kinds of Adaptationism. En Orzack S. H. y Sober, E., (eds.), *Adaptationism and Optimality* (pp. 335–357). Cambridge: Cambridge University Press.
- Godfrey-Smith, P. y Wilkins, J. F. (2007). Adaptationism. En Sarkar, S. y Plutynski, A. (eds.), *A Companion to the Philosophy of Biology* (pp. 186–201). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
- Goodnight, C. J. y Stevens, L. (1997). Experimental Studies of Group Selection: What Do They Tell US About Group Selection in Nature? *The American Naturalist*, 150(S1), S59–S79.
- Gould, S. J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Gould, S. J. y Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 205, 581–598.
- Gould, S. J. y Vrba, E. S. (1982). Exaptation—a Missing Term in the Science of Form. *Paleobiology*, 8(01), 4–15.
- Grafen A. (1984). Natural selection, kin selection and group selection. En Krebs, J. y Davies, N. (eds.) *Behavioural ecology*, pp. 62–84. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications.
- (2006). Optimization of fitness. *Journal of theoretical biology*. 238. 541–63.
- Griffiths, Paul E. y Gray, Russell D. (2001). Darwinism and Developmental Systems. En Oyama, S., Griffiths P., Gray, E. y Russell, D. (eds.), *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. MIT Press. pp. 195–218.

- Grossbard, S. (1976). An Economic Analysis of Polygyny: The Case of Maiduguri. *Current Anthropology*, 17. 10.1086/201804.
- Hadfield, J. D., Nutall, A., Osorio, D. y Owens, I. (2007). Testing the phenotypic gambit: phenotypic, genetic and environmental correlations of colour. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(2), 549–557.
- Hamilton, M. (2011). Population Genetics. John Wiley & Sons.
- Hamilton, W. D. (1964a). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1–16.
- (1964b). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 17–52.
- (1967). Extraordinary sex ratios. *Science*, 156, 477–88.
- Hardin, G. (1968). The Tragedy of the Commons. *Science*, 62, 243–48.
- Hare, B., Call, J. y Tomasello, M., (2001), Do chimpanzees know what conspecifics know? *Animal Behaviour*, 61, 1, 771–785.
- (2006). Chimpanzees deceive a human competitor by hiding. *Cognition*, 101, 3, 495–514.
- Harris, M. (1979). El desarrollo de la teoría antropológica. Madrid: Siglo XXI.
- (1982). El materialismo cultural. Madrid: Alianza Editorial.
- (2018). Antropología cultural. Madrid: Alianza Editorial.
- Harvey, P. H. y Pagel, M. D. (1991). The Comparative Method in Evolutionary Biology. Oxford University Press, Oxford.
- Hawkes, K. (1992). Sharing and collective action. En Smith, E. A. y Winterhalder B. (eds.), *Foundations of human behavior. Evolutionary ecology and human behavior* (pp. 269–300). Hawthorne, NY, US: Aldine de Gruyter.
- Hawks, J., Wang, E. T., Cochran, G. M., Harpending, H. C. y Moyzis, R. K. (2007). Recent acceleration of human adaptive evolution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104(52), 20753.
- Hedrick, P.W. (1983). Genetics of Populations. Science Books International. California: Portola Valley.

- Henrich, J. (2003). Cultural group selection, coevolutionary processes and large-scale cooperation. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 53, 3–35.
- (2004). Demography and cultural evolution: Why adaptive cultural processes produced maladaptive losses in Tasmania. *American Antiquity*, 69, 197–218.
- (2006). Cooperation, Punishment, and the Evolution of Human Institutions. *Science*, 312:60–61
- Henrich, J. y Boyd, R. (1998). The Evolution of Conformist Transmission and the Emergence of Between-Group Differences. *Evolution and Human Behavior*, 19(4), 215–241.
- (2001). Why people punish defectors: Weak conformist transmission can stabilize costly enforcement of norms in cooperative dilemmas. *Journal of Theoretical Biology*, 208:79–89.
- Henrich, J. y Henrich, N. (2006). Culture, evolution and the puzzle of human cooperation. *Cognitive Systems Research*, 7(2), 220–245.
- Heyes, C. (1994), Social Learning in Animals: Categories and Mechanisms. *Biological Reviews*, 69: 207–231.
- (2011). What's social about social learning?. *Journal of comparative psychology*, 126, 193–202.
- (2016). Blackboxing: social learning strategies and cultural evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1693), 20150369.
- Hodgson, G. y Knudsen, T. (2006). Dismantling Lamarckism: why descriptions of socio-economic evolution as Lamarckian are misleading. *Journal of Evolutionary Economics*, 16(4), 343–66.
- Horner, V. y Whiten, A. (2005). Causal Knowledge and Imitation/Emulation Switching in Chimpanzees (Pan troglodytes) and Children (Homo sapiens). *Animal cognition*, 8.
- Hull, D. (1988). *Science as a Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Hunt, J. y Hodgson, D. (2010) What is fitness, and how do we measure it? En Westneat, D. y Fox, C., *Evolutionary Behavioral Ecology*. Nueva York: Oxford University Press.

- Hurst, G. D. D. y Werren, J. H. (2001). The role of selfish genetic elements in eukaryotic evolution. *Nature Reviews Genetics*, 2(8), 597–606.
- Insko, C. A., Smith, R. H., Alicke, M. D., Wade, J. y Taylor, S. (1985). Conformity and group size: The concern with being right and the concern with being liked. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 11:41–50.
- Irons, W. (1998). Adaptively relevant environments versus the environment of evolutionary adaptedness. *Evol. Anthropol.*, 6: 194–204.
- Jablonka, E., y Lamb, M. J. (2005). *Evolution in Four Dimensions: Epigenetic, Behavioral and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Jain, R., M. C. Rivera y J. A. Lake. (1999). Horizontal Gene Transfer among Genomes: The Complexity Hypothesis. *PNAS* 96:3801–3806.
- Jordan, F, van Schaik, C, François, P., Gintis, H., Haun, D., Hruschka, D., Janssen, M., Kitts, J., Lehmann, L., Mathew, S., Richerson, P., Turchin, P. y Wiessner, P. (2013). Cultural evolution of the structure of human groups. En Richerson, P. y Christiansen, M. *Cultural Evolution: Society, technology, language, and religion*. Cambridge: MIT Press, 87–116.
- Jordan, P. (2015) *Technology as human social tradition: Cultural transmission among hunter-gatherers*. University of California Press.
- Kacelnik, A., Chappell, J., Kenward, B. y Weir, A. (2006). Cognitive Adaptations for Tool-Related Behavior in New Caledonian Crows. En Wasserman, E.A. y Zentall, T.R., *Comparative Cognition: Experimental Explorations of Animal Intelligence*. New York: Oxford University Press.
- Kameda, T. y Nakanishi, D. (2003). Does social/cultural learning increase human adaptability? Rogers' question revisited. *Evolution and Human Behavior*, 24, 242–260.
- Kaminski, J., Call, J. y Tomasello, M. (2008), Chimpanzees know what others know, but not what they believe. *Cognition*, 109, 224–234.
- Keesing, R. (1974). Theories of culture. *Annual Review of Anthropology*, 3:73–97.
- King, R.C. y Stansfield, W.D. (1990). *A Dictionary of Genetics*, 4th edition. Oxford: Oxford University Press.

- Klein, R. G. (1999). *The human career. Human biological and cultural origins* (2nd edition). Chicago: The University of Chicago Press.
- (2002). *The Dawn of Human Culture*. New York: Wiley.
- (2009). *The human career. Human biological and cultural origin*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Koktvedgaard, M. (2008). *Polygamy A Cross-Cultural Analysis*. New York: Berg.
- Krebs, J. R. y Davies N. B. (eds.), (1997). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Oxford: Blackwell
- Krimbas, C. B. (2004). On fitness. *Biology & Philosophy*, 19(2), 185–203.
- Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen.
- Laland, K. N. y Brown, G. R. (2002). *Sense and nonsense: Evolutionary perspectives on human behaviour*. New York: Oxford University Press.
- Lamba, S. (2014). Social learning in cooperative Dilemmas. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1787).
- Legare, C. y Nielsen, M. (2015). Imitation and Innovation: The Dual Engines of Cultural Learning. *Trends in Cognitive Sciences*. 19.
- Lehmann, L., Feldman, M. W. y Foster, K. R. (2008). Cultural transmission can inhibit the evolution of altruistic helping. *American Naturalist*, 172, 12–24.
- Lehmann, L., Feldman, M. W. y Kaeuffer, R. (2010), Cumulative cultural dynamics and the coevolution of cultural innovation and transmission: an ESS model for panmictic and structured populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 2356–2369.
- Lewens, T. (2007a). Adaptation. En Hull, D. L. y Ruse, M. (eds.). *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- (2007b). *Darwin*. New York: Routledge.
- (2008). Seven types of adaptationism. *Biology & Philosophy*, 24(2), 161–182.
- (2015). *Cultural evolution: conceptual challenges*. Oxford, United Kingdom, Oxford University Press.

- (2018). The nature of selection: an overview. En Joyce, R. (Ed.). *The Routledge Handbook of Evolution and Philosophy*. New York: Routledge.
- Lewontin, R. C. (1961). Evolution and the theory of games. *J. Theor. Biol.*, 1, 382–403.
- (1968). The concept of evolution. *International Encyclopedia of the Social Sciences*, 202–10. New York: Macmillan.
- (1970). The Units of Selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(1), 1–18.
- (1985). Adaptation. En Levins, R. y Lewontin, R. C. (eds.), *The Dialectical Biologist*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Linton, R. (1936). *The study of man*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Little, M. A. y Blumler, M. A., (2015). Hunter-Gatherers. En Muehlenbein, M. P. (ed.), *Basics in Human Evolution* (Capítulo 23). Academic Press.
- Lloyd, E. A. (2018), Multilevel Selection and Units of Selection Up and Down the Biological Hierarchy. En Joyce, R. (Ed.). *The Routledge Handbook of Evolution and Philosophy*. New York: Routledge.
- Long, J. y Kittles, R. (2003). Human Genetic Diversity and the Non-Existence of Biological Race. *Human biology*. 75. 449–71.
- Losos, J. B., Baum, D. A., Futuyma, D. J., Hoekstra, H. E. y Lenski, R. E. (2014). *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton: Princeton University Press.
- Low, B. S. (1990). Marriage Systems and Pathogen Stress in Human Societies, *Integrative and Comparative Biology*, Volume 30, Issue 2, May 1990, 325–340.
- (2000). *Why Sex Matters*. Princeton University Press.
- Low, B. S., Hazel, A., Parker, N. y Welch, K. B. (2008). Influences on Women's Reproductive Lives: Unexpected Ecological Underpinnings. *Cross-Cultural Research*, 42(3), 201–219.
- Lyons, D. E., Young, A. G. y Keil, F. C. (2007). The hidden structure of overimitation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19751–19756.
- MacCormack, C. (ed.) (1982), *Ethnography of Fertility and Birth* (2nd edition). Prospect Heights, IL: Waveland Press.

- Machery, E. (2018). Plasticity and Modularity. En Joyce, R. (ed.), *The Routledge Handbook of Evolution and Philosophy*. New York: Taylor & Francis.
- Mameli, M., (2004). Nongenetic Selection and Nongenetic Inheritance, *The British Journal for the Philosophy of Science*, Volume 55, Issue 1, March, Pages 35–71.
- Marshall, J. A. R. (2016) What is inclusive fitness theory, and what is it for? *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 12. pp. 103–108. ISSN 2352–1546
- Martens, Jason. (2019). Scenarios where increased population size can enhance cumulative cultural evolution are likely common. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 116. 201910949.
- Mathew, S. y Boyd, R. (2011). Punishment Sustains Large-Scale Cooperation in Prestate Warfare. *PNAS* 108:11,375–11,380.
- May, R. M. y Anderson, R. M. (1983). Epidemiology and genetics in the coevolution of parasites and hosts. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 219:281–313 .
- Maynard Smith, J. (1964) . "Group Selection and Kin Selection". *Nature* 201:1145–1146.
- (1976). "Group Selection". *Quarterly Review of Biology* 51: 277–283 .
- (1977): «Parental investment – a prospective analysis». *Anim. Behav.*, 25: 1–9.
- (1991). Byerly and Michod on Fitness. *Biology and Philosophy* 6, 37.
- Maynard Smith, J. y Price, G. R. (1973). The logic of animal conflict. *Nature*, 246, 15–18.
- Mayr, E. (1961). Cause and Effect in Biology. *Science*, 134(3), 1501–1506.
- (1983). How to Carry Out the Adaptationist Program? *The American Naturalist*, 121(3), 324–334.
- McElreath, R. (2010). The Coevolution of Genes, Innovation, and Culture in Human Evolution. En: *Mind the Gap: Tracing the Origins of Human Universals*, (pp. 451-474). Springer.
- McElreath, R., Lubell, M., Richerson, P.J., Waring, T.M., Baum, W.M., Edsten, E. Efferson, C. y Paciotti, B. (2005). Applying evolutionary models to the laboratory study of social learning. *Evolution and Human Behavior*, 26, pp. 483–508.

- McElreath, R. y Henrich, J. (2012). Modeling Cultural Evolution. En Dunbar, R. I. M. y Barret, L. (eds.), *Oxford Handbook of Evolutionary Psychology*. New York: Oxford University Press.
- McGee, W. J. (1895). Some principles of nomenclature. *American Anthropologist*, 8, pp. 279–86
- Mcnamara, J. y Houston, A. (2006). State and Value: A Perspective from Behavioral Ecology. En Wells, J., Strickland, S. y Laland, K. (eds.) *Social Information Transmission and Human Biology*. Boca Raton, FL: CRC Press.
- McNeill, W.H. (1976). *Plagues and peoples*. New York: Anchor Books.
- Meltzoff A. N. (1988). Infant Imitation After a 1-Week Delay: Long-Term Memory for Novel Acts and Multiple Stimuli. *Developmental psychology*, 24(4), 470–476.
- (2002). Elements of a developmental theory of imitation. En Meltzoff, A. N. y Prinz, W. (eds.), *Cambridge studies in cognitive perceptual development. The imitative mind: Development, evolution, and brain bases* (p. 19–41). Cambridge University Press.
- Mesoudi, A. (2011a). Cultural Evolution. How Darwinian Theory Can Explain Human Culture and Synthesize the Social Sciences. Chicago: The University of Chicago Press.
- (2011b) Variable cultural acquisition costs constrain cumulative cultural evolution. *PLoS One* 6:e18239
- (2015). Cultural Evolution: A Review of Theory, Findings and Controversies. *Evolutionary Biology*. 43.
- Mesoudi, A. y Thornton, A. (2018). What is cumulative cultural evolution? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 285: 20180712.
- Mesoudi, A., Whiten, A. y Laland, K.N. (2006). Towards a unified science of cultural evolution. *The Behavioral and brain sciences*, 29 4, 329–47; discussion 347–83.
- Morgan, L. H., (1877/2000). *Ancient Society*. Transaction Publishers.
- Morgan, T. J., Rendell, L. E., Ehn, M., Hoppitt, W. y Laland, K. N. (2012). The evolutionary basis of human social learning. *Proceedings. Biological sciences*, 279(1729), 653–662.

- Moore, J. D. (2009). *Visions of culture: An introduction to anthropological theories and theorists*. Third Edition. Walnut Creek, California: AltaMira Press.
- Moreno Klemming, J. (2003). Historia de las teorías evolutivas. En Soler (Ed.), *Evolución: la base de la biología*. Granada: Proyecto Sur de Ediciones.
- Moreno-Marín, Álvaro. (2021a). Influencia de los aspectos demográficos en la complejidad tecnológica humana. *Contrastes. Revista Internacional de Filosofía*, 26(3), 149–169.
- (2021b). Dos maneras de acumular la información según la Teoría de la Herencia Dual: evolución cultural y herencia genética. *Boletín de la Sociedad Española de Biología Evolutiva*, Vol. 15(2), 18-28.
- (2022). Dos maneras de entender la adaptación y su significado para la Ecología del Comportamiento: definiciones históricas y de utilidad actual. *Ludus Vitalis* (en prensa).
- Morin, O. (2016). *How traditions live and die*. Oxford: Oxford University Press.
- Morrison, M. y Morgan, M. S. (1999). Introduction. En Morgan, M. S. y Morrison, M. (eds.), *Models as Mediators* (pp. 1–9). Cambridge: Cambridge University Press.
- Muckle, R. J. y González, L. T. (2016). *Through the lens of anthropology: An introduction to human evolution and culture*. Toronto: University of Toronto Press.
- Murdock, G. (1981). *Atlas of World Cultures*. University of Pittsburgh Press.
- Muthukrishna, M., Morgan, T. J. H. y Henrich, J. (2016). The when and who of social learning and conformist transmission. *Evolution and Human Behavior*, 37(1), 10–20.
- Myowa-Yamakoshi, M. y Matsuzawa, T. (2001). Imitation of intentional manipulatory actions in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of comparative psychology* (Washington, D.C. : 1983). 114. 381–91.
- Nakahashi W. (2015) The Evolution of Culturally Transmitted Teaching Behavior. En Mesoudi A., Aoki K. (eds.), *Learning Strategies and Cultural Evolution during the Palaeolithic. Replacement of Neanderthals by Modern Humans Series*. Springer, Tokyo.
- Nettle, D. (2011). Flexibility in reproductive timing in human females: integrating ultimate and proximate explanations. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 366 1563, 357–65.

- Nettle, D., Coall, D.A. y Dickins, T.E. (2009). Birthweight and paternal involvement predict early reproduction in British women: evidence from the National Child Development Study. *American journal of human biology*, 22 2, 172–9 .
- Nettle, D., Gibson, M. A., Lawson, D. W. y Sear, R. (2013). Human behavioral ecology: current research and future prospects. *Behavioral Ecology*, 24(5), 1031–1040.
- Nielsen, M. (2006). Copying actions and copying outcomes: Social learning through the second year. *Developmental Psychology*, 42(3), 555–565.
- Odenbaugh, J. (2008). Models. En Sarkar, S. y Plutynski, A. (eds.), *A Companion to the Philosophy of Biology* (pp. 506–524). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
- Okasha, S. (2006). *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford University Press.
- (2008). The units and levels of selection. En Sahotra, S. y Plutynski, A. (eds.). *A Companion to the Philosophy of Biology*. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
- Orians, G. (1969). On the Evolution of Mating Systems in Birds and Mammals. *The American Naturalist*, 103(934), 589–603.
- Orr, H. A. (2009). Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nature Reviews Genetics*, 10(8), 531–539.
- Orzack, S. H. y Sober, E. (eds.). (2001). *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Otterbein, K.F. (1968). Internal war: a cross-cultural study. *Amer. Anthropol.* 70: 277–89.
- Palmer, C. T., Fredrickson, B. E. y Tilley, C. F. (1997). Categories and gatherings: group selection and the mythology of cultural anthropology. *Evol. Hum. Behav.* 18, 291–308.
- Parker, G., Baker, R. y Smith, V.G. (1972). The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal of theoretical biology*, 36 3, 529–53 .
- Parker, G. y Maynard Smith, J. (1990). Optimality theory in evolutionary biology. *Nature*, 348(6), 27–33.
- Pearce, J. M. (1998). *Aprendizaje y Cognición*. Barcelona: Ariel.
- Penn, D. y Frommen, J. G. (2010). Kin recognition: an overview of conceptual issues, mechanisms and evolutionary theory. En Kappeler, P. (ed.), *Animal Behaviour*:

Evolution and Mechanisms (pp. 55–85). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Penn, D., Holyoak, K., Povinelli, D., (2008), Darwin's mistake: explaining the discontinuity between human and non-human minds. *Behav Brain Sci*, 31, 109–130.

Penn, D. y Povinelli, D. J. (2007), On the lack of evidence that non-human animals possess anything remotely resembling a 'theory of mind'. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences*, 362, 731–744.

Peoples, J. y Bailey, G. (2012). *Humanity: An Introduction to Cultural Anthropology* (9th edition). Stanford, CT: Cengage Learning.

Pigliucci, M. y Kaplan, J. (2006). *Making Sense of Evolution: The Conceptual Foundations of Evolutionary Theory*. University of Chicago Press.

Plavcan, M. (2013). *Reconstructing Social Behavior from Fossil Evidence*. En Begun, D. R. (ed.), *A Companion to Paleoanthropology*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd.

Plotkin, H. C. (2002). *The Imagined World Made Real*. Rutgers University Press.

Povinelli, D. J. y Vonk, J. (2003), Chimpanzee minds: Suspiciously human? *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 4, 157–160.

(2004), We don't need a microscope to explore the chimpanzee's mind. *Mind Lang.*, 19, 1–28.

Povinelli, D. J., Rulf, A., Bierschwale D., (1994), Absence of knowledge attribution and self-recognition in young chimpanzees (Pan troglodytes). *Journal of Comparative Psychology*, 108, 1, 74–80.

Powell, A., Shennan, S. y Thomas, M. (2009) Late pleistocene demography and the appearance of modern human behavior. *Science* 324: 1298–1301.

Premack, D., (2007), Human and animal cognition: Continuity and discontinuity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104, 13861–13867.

Quinlan R. J. (2007). Human parental effort and environmental risk. *Proceedings. Biological sciences*, 274(1606), 121–125.

Read, D. (2006). Tasmanian Knowledge and Skill: Maladaptive Imitation or Adequate Technology? *Am. Antiq.* 71:164–184.

- Reeve, H. K. y Sherman, P. W. (1993). Adaptation and the Goals of Evolutionary Research. *The Quarterly Review of Biology*, 68(1), 1–32.
- (2001). Adaptations: Meanings. En *Encyclopedia of Life Sciences*. Nature Publishing Group.
- (2007). Why measuring reproductive success in current populations is valuable. En Gangestad, S.W. y Simpson, J.A. (eds.) *The Evolution of Mind: Fundamental Questions and Controversies*. New York: Guilford Press.
- Rendell, L., Fogarty, L., Hoppitt, W., Morgan, T., Webster, M. y Laland, K. (2011). Cognitive culture: Theoretical and empirical insights into social learning strategies. *Trends in cognitive sciences*. 15. 68–76.
- Richerson, P. J., Baldini, R., Bell, A., Demps, K., Frost, K., Hillis, V., ... Zefferman, M. (2016). Cultural group selection plays an essential role in explaining human cooperation: A sketch of the evidence. *Behavioral and Brain Sciences*, 39, E30.
- Richerson, P. J., Borgerhoff Mulder, M., y Vila, B. J. (1996). *Principles of Human Ecology*. New York: Simon & Schuster
- Richerson, P. J. y Boyd, R. (1984). Natural selection and culture. *BioScience* 34:430–434.
- (1992). Cultural inheritance and evolutionary ecology. En Smith, E. A. y Winterhalter, B. (eds.), *Ecology, Evolution, and Human Behavior*. Pp. 62–92. New York: Aldine de Gruyter.
- (2000). The Pleistocene and the origins of human culture: built for speed. *Perspectives in Ethology* 13: 1–45.
- (2005). *Not by genes alone: how culture transformed human evolution*. Chicago, University of Chicago Press.
- Richerson, P. J. y Henrich, J. (2012). Tribal Social Instincts and the Cultural Evolution of Institutions to Solve Collective Action Problems. *Cliodynamics*, 3: 38-80.
- Ridley, M. (2004). *Evolution*. Malden, MA: Blackwell Pub.
- Rieucou, G. y Giraldeau, L. (2011). Exploring the costs and benefits of social information use: An appraisal of current experimental evidence. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 366. 949–57.

- Rogers, A. (1988). Does Biology Constrain Culture?. *American Anthropologist*. 90. 819–831.
- (1990). Group selection by selective emigration: The effects of migration and kin structure. *American Naturalist* 135:398–413.
- Romeralo, M., Baldauf, S. y Escalante, R. (eds.). (2013). Dictyostelids. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Rose, S. (2001). Trayectorias de vida. Ediciones Granica S.A.
- Ross, C. F., Lockwood, C. A., Fleagle, J. G. y Jungers, W. L. (2002). Adaptation and Behavior in the Primate Fossil Record. En Plavcan, M. J., Kay, R. F., Jungers, W. L. y van Schaik, C. P. (eds.), *Reconstructing Behavior in the Primate Fossil Record* (pp. 1–41). Boston, MA: Springer US.
- Rubin, G. M., Yandell, M. D., Wortman, J. R., *et al.* (2000). Comparative genomics of the eukaryotes. *Science*. 24, 287(5461):2204–15.
- Ruse, M. (2001). The Evolution Wars. Rutgers University Press.
- Saldana, C., Fagot, J., Kirby, S., Smith, K. y Claidière, N. (2019). High-fidelity copying is not necessarily the key to cumulative cultural evolution: a study in monkeys and children. *Proceedings. Biological sciences*. 286. 20190729.
- Sanz, J. J. (2003). Evolución de los sistemas de apareamiento. En Soler, M. (ed.), *Evolución: la base de la biología*. Granada: Proyecto Sur de Ediciones.
- Schutkowski, H. (2006). Human Ecology (Vol. 182). Berlin/Heidelberg: Springer Science & Business Media.
- Scott-Phillips, T. C., Dickins, T. E. y West, S. A. (2011). Evolutionary Theory and the Ultimate–Proximate Distinction in the Human Behavioral Sciences. *Perspectives on Psychological Science*, 6(1), 38–47.
- Seed, A. y Tomasello, M., (2010), Primate Cognition. *Topics in Cognitive Science*, 2, 407–419.
- Seegerstrale, U. (2000). Defenders of the truth: the battle for science in the sociobiology debate and beyond. Oxford, UK: Oxford University Press.

- Shennan, S. J. (2001). Demography and cultural innovation: A model and its implications for the emergence of modern human culture. *Cambridge Archaeological Journal*, 11(01), 5–16.
- Sih, A. (2004) A behavioral ecological view of phenotypic plasticity. En DeWitt, T.J. y Scheiner, S.M. (eds.) *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches*. New York: Oxford Univ Press.
- Simakov, O., Kawashima, T., Marlétaz, F. *et al.* (2015). Hemichordate genomes and deuterostome origins. *Nature*, 527, 459–465.
- Simonson, T. S., Yang, Y., Huff, C. D., Yun, H., Qin, G., Witherspoon, D. J., et al. (2010). Genetic Evidence for High-Altitude Adaptation in Tibet. *Science*, 329(5), 72–75.
- Simpson, G. G. (1944). *Tempo and mode in evolution*. New York: Columbia University Press.
- Skipper, R. A. Jr. (2004). The heuristic role of Sewall Wright's 1932 adaptive landscape diagram. *Philosophy of Science*, 71, 1176 – 88.
- Smith, E. (1998). Is tibetan polyandry adaptive?. *Human Nature*, 9. 225.
- (2000). Three Styles in the Evolutionary Analysis of Human Behavior. En Cronk, L., Chagnon, N. e Irons, W., *Adaptation and Human Behavior*. New York: Aldine de Gruyter.
- Smith, E. (2003). Human cooperation: Perspectives from behavioral ecology. En Hammerstein, P. (ed.), *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*. Cambridge: MIT Press, pp. 401–427.
- Smith, E. y Winterhalder, B. (1992). Natural Selection and Decision-Making: Some Fundamental Principles. En Smith, E. y Winterhalder, B. (eds.) *Evolutionary Ecology and Human Behavior*. New York: Aldine de Gruyter.
- Sober, E. (1984). *The Nature of Selection*. Cambridge: The M. I. T. Press.
- Sober, E. y Wilson, D. S. (1998). *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Cambridge MA: Harvard University Press.
- (2011). Adaptation and Natural Selection revisited. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(2), 462–468.

- Soler, M. (2003). ¿A qué nivel actúa la selección natural? En Soler, M. (Ed.), *Evolución: la base de la biología*. Granada: Proyecto Sur de Ediciones.
- Soltis, J., Boyd, R. y Richerson, P. (1995). Can group functional behaviors evolve by cultural group selection? An empirical test. *Current Anthropology*, 36:473–494.
- Stearns, S. C. (1989). The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience* 39: 436–445.
- (2014) Evolution of Reaction Norms. En Losos, J. B., Baum, D. A., Futuyma, D. J., Hoekstra, H. E. y Lenski, R. E. (eds.). *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton: Princeton University Press. 261-267.
- Sterelny, K. (2012), *The evolved apprentice: How evolution made humans unique*. Cambridge, Mass: The MIT Press.
- (2016). Cooperation, Culture, and Conflict. *British Journal for the Philosophy of Science*, vol. 67, no. 1, pp. 31-58.
- Steward, J. (1973). *Theory of Culture Change: the Methodology of Multilinear Evolution*. Urbana: University of Illinois Press.
- Strassmann, B. (2000). Polygyny, Family Structure, and Child Mortality: A Prospective Study among the Dogon of Mali. En Cronk L., Chagnon N. y Irons W. (eds.), *Adaptation and human behavior: An anthropological perspective*. New York: Aldine de Gruyter.
- Suárez, M. (2003). Scientific representation: against similarity and isomorphism. *International Studies in the Philosophy of Science*, 17(3), 225–244.
- Symons, D. (1989). A critique of Darwinian anthropology. *Ethology & Sociobiology*, 10(1–3), 131–144.
- (1990). Adaptiveness and adaptation. *Ethology & Sociobiology*, 11(4–5), 427–444.
- Tan, J. y Hare, B. (2013). Bonobos share with strangers. *PloS one*, 8(1), e51922.
- Tattersall, I. (1999). The abuse of adaptation. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 7(4), 115–116.
- Tennie, C., Call, J. y Tomasello, M. (2009). Ratcheting up the Ratchet: On the Evolution of Cumulative Culture. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 364. 2405–15.

- Tinbergen, N. (1963). On the aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410–433.
- Tomasello, M., (1999). *The Cultural Origins of Human Cognition*. Cambridge University Press, Cambridge MA.
- (2003). What Makes Human Cognition Unique? From Individual to Shared to Collective Intentionality. *Mind & Language*, v.18, 121–147 (2003). 18.
- (2008). Cultural Transmission: A View from Chimpanzees and Human Infants. En Schönpflug, U. (ed.), *Cultural Transmission: Psychological, Developmental, Social, and Methodological Aspects* (pp. 33–47). Cambridge: Cambridge University Press.
- (2018). *A Natural History of Human Thinking*. Harvard University Press.
- Tomasello, M. y Call, J. (1997), *Primate cognition*. Oxford: Oxford University Press.
- (2004). The role of humans in the cognitive development of apes revisited. *Animal Cognition*, 7(4), 213–215.
- Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T. y Moll, H. (2005). Understanding and Sharing Intentions: The Origins of Cultural Cognition. *Behavioral and Brain Sciences*. 28.
- Tomasello, M., Kruger, A. y Ratner, H. (1993). Cultural Learning. *Behavioral and Brain Sciences*. 16. 495–511.
- Tomkins, J. y Hazel, W. (2007). The status of conditional evolutionarily stable strategy. *Trends in ecology & evolution*. 22. 522–8.
- Tooby, J. y Cosmides, L. (2015). The theoretical foundations of evolutionary psychology. En Buss, D. M. (ed.), *The Handbook of Evolutionary Psychology, Second edition. Volume 1: Foundations*. (pp. 3–87). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons.
- (1992). The psychological foundations of culture. En Barkow, J. H., Cosmides, L. y Tooby, J. (eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture* (pp. 19–136). New York, NY, US: Oxford University Press.
- Trivers, R. (1971). The Evolution of Reciprocal Altruism. *Quarterly Review of Biology*, 46 (1):35–57.

- (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (ed.), *Sexual selection and the descend of man*. Pp: 136–179. Aldine, Chicago.
- Tucker, B. (2013). Cultural Ecology. En McGee, R. J. y Warms, R. L. (eds.), *Theory in Social and Cultural Anthropology: an Encyclopedia*. Thousand Oaks: SAGE Publications.
- Turchin, P. (2003) *Historical dynamics: why states rise and fall*. Princeton University Press, Princeton.
- (2006). *War and Peace and War: The Life Cycles of Imperial Nations*. New York: Pi Press.
- Tylor, E. B. (1871/1976). *Cultura primitiva*. Ayuso.
- Vaesen, K. (2012). Cumulative cultural evolution and demography. *PLoS One*, 7(7), e40989.
- Van Fraassen, B. C. (1980). *The Scientific Image*. Oxford University Press.
- van Schaik, C. P. (2015). *The Primate Origins of Human Nature*. Hoboken: John Wiley & Sons, Inc.
- Velicer, G. J. (2003). Social strife in the microbial world. *Trends in Microbiology*, 11(7), 330–337.
- Von Newman, J. y Morgenstern, O. (1953). *Theory of Games and Economic Behaviour*. Princeton: Princeton, University Press.
- Vonk, J. y Aradhye, C., (2015), Evolution of cognition. En Muehlenbein, M. (ed), *Basics in Human Evolution* (pp. 479–488). London: Elsevier.
- Wade, M. J. (1977). An Experimental Study of Group Selection. *Evolution*, 31(1), 134.
- Weisberg, M. (2007). Who is a Modeler? *The British Journal for the Philosophy of Science*, 58(2), 207–233.
- West-Eberhard, M. J. (1975). The Evolution of Social Behaviour by Kin Selection. *Quarterly Review of Biology*, 50, 1–33.
- West, S. y Burton-Chellew, M. (2013). Human behavioral ecology. *Behavioral Ecology*. 24. 1043–1044.

- West, S., Griffin, A. S. y Gardner, A. (2007). Social semantics: Altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(2), 415–432.
- White, L. (1949). *The Science of Culture: A Study of Man and Civilization*. New York: Grove Press.
- Whiten, A. (2017). A second inheritance system: The extension of biology through culture. *Interface Focus*, 7, 20160142.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Tutin, C., Wrangham, R. y Boesch, C. (1999). Cultures in Chimpanzees. *Nature*. 399. 682–5.
- Whiten, A. y Ham, R. (1992) On the nature and evolution of imitation in the animal kingdom: reappraisal of a century of research. En Slater, P. J. B., Rosenblatt, J. S., Beer, C., Milinski, M. (eds.). *Advances in the Study of Behavior*. New York: Academic Press.
- Whiten, A., Mcguigan, N., Marshall-Pescini, S. y Hopper, L. (2009). Emulation, Imitation, Over-imitation and the Scope of Culture for Child and Chimpanzee. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 364. 2417–28.
- Whiting, J. W. M. (1964). Effects of climate on certain cultural practices. En Goodenough, W. H. (ed.), *Explorations in cultural anthropology: Essays in honor of George Peter Murdock* (pp. 511–544). New York: McGraw-Hill.
- Wilkins, J. S. (2009). *Species*. Univ of California Press.
- Williams, G. C. (1966) *Adaptation and Natural Selection*, Princeton: Princeton University Press.
- (1992) *Natural Selection: Domains, Levels and Challenges*, Oxford: Oxford University Press.
- Wilson, D. S. (1975). A Theory of Group Selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 72, 143–6.
- Wilson, D. S. (1983). The Group Selection Controversy: History and Current Status. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 14(1), 159–187.

- (1997). Introduction: Multilevel Selection Theory Comes of Age. *The American Naturalist*, 150(S1), S1–S21.
- (2007). Group-level evolutionary processes. Oxford Handbook of Evolutionary Psychology. Oxford University Press.
- (2015). Does Altruism Exist? Yale University Press.
- Wilson, D. S. y Colwell, R. K. (1981). Evolution of Sex Ratio in Structured Demes. *Evolution*, 35(5), 882.
- Wilson, E. O. (1975). Sociobiology. Belknap Press.
- Wilson, E. O. y Hölldobler, B. (2005). Eusociality: Origin and consequences. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102(38), 13367.
- Winterhalder, B. y Smith, E., (1992). Evolutionary Ecology and the Social Sciences. En Smith, E. y Winterhalder, B. (eds.) *Evolutionary Ecology and Human Behavior*, pp. 3–23. New York: Aldine de Gruyter.
- Wit, J. (1999). Social learning in a common interest voting game. *Games and Economic Behavior* 26, 131–156.
- Woodruff, G. y Premack, D. (1979), Intentional communication in the chimpanzee: The development of deception. *Cognition*, 7, 333–362.
- Wright, S. (1932a). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16:97–159.
- (1932b). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics*, 1:356 – 66.
- Wuketits, F. M. y Ayala, F. J. (eds.). (2005). Handbook of Evolution. Weinheim: Wiley–VCH Verlag GmbH.
- Wynne-Edwards, V. C. (1962). Animal Dispersion, in Relation to Social Behavior. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Zucker, L. G. (1977). The role of institutionalization in cultural persistence. *American Sociological Review*, 42, 726–743.