

Selección individual, selección de grupo y *Homo sapiens**

Individual selection, group selection and Homo sapiens

Luis Álvaro Cadena Monroy**

Resumen

Se analizan las propuestas de la selección individual derivadas de la teoría sintética de la evolución junto con la propuesta de selección de grupos de Wynne-Edwards, y la reacción de los primeros con relación a la selección de grupos. A continuación, se analizan las nuevas propuestas de la selección de grupos y se sugiere la siguiente argumentación para rebatir los argumentos centrales en contra de la selección de grupos: el ciclo de un grupo es menor que el ciclo de vida de los individuos, lo cual hace que los efectos de la selección de grupo no se vean anulados por la selección individual. Se complementan los argumentos en favor de la selección de grupos en *Homo sapiens*: la moral de grupos, la tendencia a la exclusión, el lenguaje simbólico, la tecnología armamentista, la cooperación, el castigo altruista, el castigo a quien no castiga, hicieron una sinergia con la selección de grupos hace unos 45.000 años. Se sugiere, finalmente, que la selección de grupos continúa actuando en los seres humanos actuales.

Palabras clave: selección individual, selección de grupo, altruismo, cooperación, deserción, moral, exclusión.

Abstract

I review the individual selection notion derived from the synthetic theory of evolution together with Wynne-Edwards' and more recent group selection proposals. Next, I suggest arguments to dismiss central criticisms and to reinforce arguments in favor of group selection; among them, that group event cycles are shorter than organisms' life expands, which prevents individual level selection from obscuring the effects of group level selection. Since about 45,000 years, group selection in *Homo sapiens* has been reinforced by factors such as group moral, exclusion tendencies, symbolic language, armament technology, cooperation, altruistic punishment, and punishment to whom never punish. Finally, I suggest that group selection is still acting on present day humans.

Key words: individual selection, group selection, altruism, cooperation, desertion, moral, exclusion.

* Artículo de reflexión. El presente documento es el producto de la primera fase del proyecto "Biología y moralidad, algunas propuestas", financiado en su totalidad por el Departamento de Bioética. Este proyecto hace parte de los proyectos del grupo de investigación: Bioética, ciencias de la vida, del Departamento de Bioética, Universidad El Bosque. Documento entregado el 25 de octubre de 2012 y aprobado el 07 de diciembre de 2012.

** Biólogo de la Universidad Nacional de Colombia. PhD. Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Docente – investigador Departamento de Bioética, Universidad El Bosque. Correo electrónico: l_a_cadena_m@yahoo.es

Introducción

El problema de la selección de grupos ha sido ampliamente discutido incluso por el mismo Darwin. Con el advenimiento de la teoría sintética de la evolución, centrada en la selección por parentesco o en la selección individual, las propuestas iniciales de la selección de grupos, como la de Wynne-Edwards, se hicieron presa fácil a la refutación por parte de los defensores de la selección individual. La estrategia de la selección individual se vio fuertemente impulsada por la propuesta de J. Maynard Smith en la que se relacionaba la teoría de juegos y la eficacia biológica. No obstante, nuevas propuestas de la selección de grupos fueron surgiendo, respondiendo con modelos matemáticos y teoría de juegos a las críticas de los partidarios de la selección individual. A pesar de los nuevos esfuerzos, no se lograba responder a una crítica seria de G. Williams: los efectos de la selección de grupos podían ser neutralizados por la selección individual (o selección de organismos). En el presente artículo de reflexión se analizarán las diversas propuestas de la selección individual desde los inicios de la teoría sintética, y las propuestas de la selección de grupos, tanto anterior a la crítica, como posteriores a la crítica por los partidarios de la selección individual. Una vez hecho esto, se hará una propuesta sobre cómo surge la selección de grupos en los *Homo sapiens*, respondiendo a la crítica de Williams. Se complementan las propuestas de las nuevas reflexiones sobre selección de grupos en *Homo sapiens*, y se sugiere que la selección de grupos, opera en los seres humanos desde hace unos 45.000 años hasta el presente.

Objetivos

- Analizar la argumentación de la selección individual desde los inicios de la teoría sintética hasta la actualidad.
- Analizar la propuesta de la selección de grupos de Wynne-Edwards junto con la respuesta de G. Williams.
- Analizar las propuestas relevantes actuales de la selección de grupos.
- Presentar una propuesta que responda a la crítica de Williams a la selección de grupo.
- Complementar las propuestas actuales sobre la selección de grupos.

1. Metodología

En los tres primeros objetivos se adelantará, como se verá, un análisis crítico de las propuestas abordadas.

La propuesta de responder a la crítica de Williams a la selección de grupos se efectuará analizando las debilidades que el autor del presente artículo percibe en los argumentos de Williams; con esto se podrán hacer nuevas proposiciones para la selección de grupos.

La complementación de las propuestas actuales sobre la selección de grupos se basará en propuestas del autor presentadas en publicaciones anteriores, articulándolas dentro de la perspectiva de la selección de grupos en *Homo sapiens*.

Selección de grupos en Darwin

En la sexta edición del “Origen de las especies” Charles Darwin define la selección natural como la “... conservación de las variaciones y diferencias individualmente favorables y la destrucción de las que son perjudiciales...”¹. Si nos fijamos, para Darwin la selección natural tiene lugar a nivel de los individuos. La selección natural, según esta definición, no se encuentra en el nivel del grupo o en el nivel de las especies; sólo en el nivel del individuo.

¹ DARWIN, C. *El origen de las especies*. Madrid: Sarpe, 1983, p. 136.

No obstante, y como hace notar A. Rosas², Darwin acudió a la selección de grupos en dos casos que le parecía que contradecían su teoría: la esterilidad y el cuidado aloparental, en los insectos sociales, y los comportamientos altruistas en los seres humanos. Darwin, según el citado Rosas, suponía que el efecto de esos dos escenarios, era por el bien del grupo respectivo; con esto, pensaba Darwin, quedaba salvada la idea de que ayudar a otro congénere, “renunciando” al cuidado de la propia prole, era contrario a su idea de la selección natural.

Herencia y genética de poblaciones

Fue Méndel quien estableció los pilares de la herencia. Sus ideas fueron redescubiertas hacia 1900; pocos años después se dio paso a la genética de poblaciones. Durante las dos primeras décadas del siglo pasado, la selección de Darwin y la genética de poblaciones permanecieron enfrentadas. Hacia finales de la tercera década y comienzos de la cuarta, una galaxia de investigadores conocedores de la matemática de la genética de poblaciones propuso una teoría en la cual se sintetizaban las ideas de la selección con la genética de poblaciones. Apareció así el neodarwinismo o teoría sintética de la evolución.

R. A. Fisher, en el primer capítulo de su libro “The Genetical Theory of Natural Selection” de 1930 “La naturaleza de la herencia”, discutía la idea de Darwin sobre la herencia, a la cual la llamaba la teoría de mezclas, y la comparaba con la que Fisher llamaba teoría de la herencia en partículas (es decir, de genes), propuesta por G. Mendel. Entre otras cosas, Fisher encuentra que la teoría de las mezclas requeriría de unas altas tasas de mutación, mientras que la teoría de partículas estaría más acorde con las tasas de mutación conocidas por los años treinta del

siglo pasado³, por ello se inclina a ofrecer una propuesta genética para la selección natural, la cual se derivaría de los trabajos de Mendel y de la genética de poblaciones.

En 1931 Sewall Wright decía en un extenso artículo que uno de los mayores incentivos en los investigadores de la teoría de la herencia y de la variación de la época era lograr una gran penetración del proceso evolutivo. Se sentía en el ambiente de la época que, siguiendo a Mendel, la solución de ciertos problemas de la evolución estaban al fin al alcance de los investigadores. Decía Wright que la genética había avanzado mucho, mientras que la teoría evolutiva había avanzado muy lentamente, y el problema de este retraso se debió a que la evolución se centró en las especies y no en los individuos⁴.

Más adelante, sostenía Wright que la selección se aplicaba a los organismos más bien que a genes singulares, y afirmaba que “el coeficiente de selección de un gen es así y en general una función del sistema completo de frecuencias génicas”⁵. “El coeficiente de selección, s , depende del balance entre la presión ambiental y la adaptabilidad individual”⁶.

Dos de los conceptos claves de esta teoría sintética fueron los de eficacia biológica y el llamado coeficiente de selección.

La eficacia biológica tiene dos componentes: uno es el de la supervivencia de los individuos, y el otro es el número de descendientes viables que dejaban los progenitores. Se escribe w . El otro concepto, el coeficiente de selección, s , o selección negativa. Digamos que un determinado rasgo de los individuos de una especie en cuestión es

² ROSAS, A. Selección natural y moralidad. *Ideas y Valores*, 1986, (132): 56 y ss.

³ FISHER, R. A. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford, England: Clarendon Press, 1930, Capítulo 1.

⁴ WRIGHT, S., Evolution in mendelian populations. *Genetics*, 1931,(16): 97-98.

⁵ *Ibid.*, p. 101

⁶ *Ibid.*, p., 146.

gobernada por un par de alelos A y a, en donde A es el alelo dominante y a es el alelo recesivo. En un individuo diploide AA o Aa, se manifestará el alelo dominante permitiendo la expresión de la característica según esta dominancia. En un individuo aa, se manifestará la característica correspondiente a la recesividad.

Supongamos que existe una selección negativa contra el individuo de tipo aa, es decir, que existe un coeficiente de selección s en su contra. Los individuos AA y Aa tendrán una eficacia biológica de $w = 1$. Antes de la selección el alelo A tendrá una frecuencia de p, y el gen a tendrá una frecuencia de q. Los genotipos AA, Aa y aa, por razones simples tendrán unas frecuencias respectivas de p^2 , $2pq$ y q^2 . Ver tabla No. 1.

Tabla N° 1. Frecuencias de los diversos genotipos. Esta tabla es tomada, y levemente modificada de Theodosius Dobzhansky⁷

Eficacia y frecuencia	Genotipo		
	AA	Aa	aa
Eficacia biológica w	1	1	1-s
Frecuencia antes de la selección	p^2	$2pq$	q^2
Frecuencia después de selección	p^2	$2pq$	$q^2(1-s)$

En consecuencia, el individuo aa habrá disminuido su frecuencia después de la selección. Tarde o temprano se extinguirá, según el valor del coeficiente de selección.

Aquí se observa la integración de la genética de poblaciones (es decir, cómo se comportan las frecuencias de los genes en las poblaciones) con la selección de Darwin; de ahí, repito, el nombre de teoría sintética de la evolución.

Selección individual y de grupos

Algunos de los fundadores de la teoría sintética de la evolución centraron la selección alrededor del individuo, no de los grupos o de las especies. R. Fisher rechazaba el argumento de la selección por el bien de la especie; S. Wright, creía que el beneficio del grupo no alteraba la selección individual⁸, con lo que la selección de grupo perdería su fuerza frente a la selección individual. En 1962 V. C. Wynne-Edwards publica un extenso libro (*Animal dispersion in relation to social behavior*) en el que sugiere que los animales mantienen sus poblaciones dentro de ciertos límites para no exceder los recursos por el bien del grupo⁹, es decir, Wynne-Edwards introduce de nuevo la selección de grupos en las discusiones sobre la evolución: “Las costumbres sociales y las adaptaciones varían de un grupo local a otro, y la hipótesis [de la autorregulación poblacional] requiere que tal selección natural tenga lugar entre estos grupos, promoviendo aquellos que tengan una organización social más efectiva mientras que las que no la tengan sean menos favorecidas”¹⁰.

En lo que sigue queremos profundizar, un poco más allá de Mark E. Borello¹¹, en la discusión sobre la selección de grupo. La reacción a la propuesta de la selección de grupos de Wynne-Edwards no se hizo esperar. Volvamos un poco antes en la historia para comprender la naturaleza de la argumentación en contra de la selección de grupos postulada por Wynne-Edwards. S. Wright había llamado coeficiente de parentesco, r, a la relación genética entre dos individuos de la misma especie. Para un padre

⁷ DOBZHANSKY, T., *Selección natural*. En: DOBZHANSKY, Th., et. al. Evolución. Barcelona: Ediciones Omega, S. A., 1980, p. 102.

⁸ HAMILTON, W. D. The evolution of altruistic behavior. *The American Naturalist*. Sept-Oct. 1963, 97 (896), 354-356.

⁹ WYNNE-EDWARDS, V. C. Regulating Systems in populations of animals. *Science, New Series*. Mar. 26, 1965, 147 (3665), 1543-1548, p. 1547.

¹⁰ *Ibid.*, p. 1547.

¹¹ BORELLO, M. The rise, fall and resurrection of group selection. *Endeavour*. March 2005, 29 (1), 43-47.

y un hijo diploides el coeficiente de parentesco es de $\frac{1}{2}$, lo mismo para dos hermanos.

En este punto es que se introduce la pregunta de por qué tener comportamientos altruistas con individuos de la misma especie. W. D. Hamilton –quien fue influido por el genetista de poblaciones, R. A. Fisher, cofundador de la teoría sintética de la evolución– propuso una solución al aparente dilema mencionado ¿por qué sacrificarme por un hijo si con él sólo comparto la mitad de mis genes, en promedio? “Si la ganancia para un pariente de grado r es k -veces la pérdida para el altruista, el criterio para una selección positiva del gen causante [del comportamiento altruista] es

$$K > \frac{1}{2r}”^{12}$$

De esta manera, el comportamiento altruista valdría la pena, en términos de selección si la ganancia es de más de dos hermanos o de más dos hijos, con ello, el gen del altruismo, que muy probablemente se encuentre entre los familiares, pase a las siguientes generaciones y aumente así su frecuencia. En el mismo punto dice Haldane que podría ayudarse a más de cuatro primos para que el comportamiento altruista sea seleccionado, y así sucesivamente para otro tipo de familiares.

Al año siguiente, Hamilton introduce el concepto de eficacia inclusiva a la cual llega, partiendo de la suma de la eficacia biológica clásica con el efecto total sobre el individuo en cuestión debido a sus vecinos relacionados familiarmente¹³. Con esto Hamilton fundamenta su propuesta del altruismo por parentesco o *kin selection*.

En ese mismo año, Hamilton da una explicación ingeniosa al por qué los insectos sociales, como abejas, avispas, hormigas y termitas “prefieren”

cuidar de sus hermanas que generar y cuidar una prole propia. Haldane¹⁴ indica que el coeficiente de parentesco entre una obrera y una hija: es de $\frac{1}{2}$, mientras que el coeficiente de parentesco entre dos hermanas obreras, por la forma de herencia particular de estos insectos, es de $\frac{3}{4}$. Hamilton percibe que cuidar a una hermana aumenta la eficacia biológica del individuo obrera, pues se comparte con la hermana más genes de los que compartiría con una hija. Con esto la selección de grupos, a la cual había recurrido Darwin para explicar este comportamiento aparentemente paradójico de los insectos sociales, se había quedado sin piso y habría encontrado su explicación por medio de la selección por parentesco de Hamilton.

El ocaso de la selección de grupos

En 1966, George Williams escribió el libro “Adaptation an natural selection”. En este libro, entre otras cosas, hace un análisis de la propuesta de la selección de grupos, considerándola inaceptable desde el punto de vista clásico del neodarwinismo. La argumentación central de Williams la presentamos en la siguiente cita:

Muchos biólogos han dado a entender, y un número moderado de forma explícita ha mantenido que grupos de individuos que interactúan pueden dar paso a una organización adaptativa organizada de tal manera que los intereses individuales se vean comprometidas por una subordinación funcional a los intereses de grupo.

Es un hecho universalmente reconocido por aquellos que se preocuparon seriamente de este problema, [...] que tales adaptaciones relacionadas con el grupo deben ser atribuidas a la selección natural de los grupos alternativos de los individuos, y que la selección natural de los alelos alternativos dentro

¹² HAMILTON, W. D. Op cit., p. 355.

¹³ HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behavior I. *Journal of Theoretical Biology*, 1964, 7, 1-16, p. 3.

¹⁴ HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behavior II. *Journal of Theoretical Biology*, 1964, 7, 17-52, p. 28.

de las poblaciones será opuesta a este desarrollo. Estoy en completo acuerdo con el razonamiento detrás de esta conclusión¹⁵.

Dice Williams más adelante: “Considérese qué tan rápido es el cambio de generación, incluso en los organismos de más lenta crianza, comparado con la tasa en que unas poblaciones reemplazan unas a otras”. Por esta razón, la adaptación de los grupos es órdenes de magnitud más lenta que la adaptación orgánica... “El rápido cambio de generaciones es uno de los factores cruciales que hace de la selección genética una fuerza poderosa”¹⁶.

Para Williams es claro que la selección de los individuos es mucho más rápida que la de los grupos; por lo tanto, los efectos de una selección a nivel de grupos se verían anulados por los cambios rápidos debidos a la selección a nivel de los organismos. De esta manera, la selección individual disolverá los efectos de la selección de grupos haciéndola inefectiva.

En 1971 R. Trivers escribe el artículo “The evolution of reciprocal altruism”¹⁷. En palabras sencillas, el modelo matemático de Trivers dice lo siguiente: los individuos de una población, no necesariamente emparentados entre sí, pueden comportarse de manera altruista o no. Un altruista podría cooperar con otro individuo del grupo, con lo cual bajaría su eficacia biológica por el gasto de energías o los riesgos que esta acción podría tener. Ahora bien, el individuo que recibió los beneficios del altruismo podría negarse a devolver el altruismo, con lo cual aumentaría su eficacia biológica con relación al altruista: se beneficia y no gasta energías ni asume riesgos por otros. No obstante, si los altruistas “deciden” no volver a ser altruistas con los individuos no

altruistas, y ser altruistas con los individuos altruistas, entonces, los altruistas aumentarán su eficacia biológica por encima de los no altruistas y el altruismo prosperará.

Trivers analiza tres situaciones en las que su propuesta puede aplicarse: en especies diferentes (en las simbiosis de los limpiadores, por ejemplo), en las llamadas de alarma en las bandadas de pájaros, y en los seres humanos (que es para él el mejor caso de altruismo documentado). En los tres encuentra que su propuesta de altruismo es aplicable. En los seres humanos, Trivers sugiere que los no altruistas podrían recibir, por parte de los altruistas, una agresión moral e indignación cuando son descubiertos.

La propuesta de Trivers entra dentro de la selección individual, y se aleja de la selección de grupos: los altruistas lo son porque así aumentan su propia eficacia biológica.

De otra parte, estaban las propuestas de Julian Huxley y de Konrad Lorenz sobre el no utilizar armas con el contendiente de la misma especie por el supuesto bien de la especie¹⁸: no es permisible matar a un congénere, si es posible solucionar un conflicto de manera convencional o ritual; este tipo de comportamiento sería por el bien de la especie.

J. Maynard Smith, quien fue alumno de Hamilton que recomendaba evitar los argumentos del bien de la especie, quiso abordar este tema inspirándose en un trabajo no publicado de G. R. Price. Entre los dos escriben “La lógica del conflicto animal” en 1973. Parten de la teoría de juegos computarizada. Analizan distintas estrategias animales en conflicto, y las dejan iterar por alrededor de 2000 veces. Al final, encuentran que no hay una estrategia que por sí sola sea la mejor, es decir, que saque el mayor puntaje

¹⁵ WILLIAMS, George C. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press: Princeton, 1966, p. 92.

¹⁶ *Ibid.*, p. 114-115.

¹⁷ TRIVERS, R. The evolution of reciprocal altruism. *The quarterly Review of Biology*, 1971, 46, (1), 35-57.

¹⁸ LORENZ, K. *Sobre la agresión: el pretendido mal*. México, D. F.: Siglo XXI Editores, 1981.

en este juego. Algunas estrategias combinadas resultan sacar el mayor puntaje. A estas estrategias las denominan estrategias evolutivamente estables. Una estrategia así y por definición, sería aquella que si la mayoría de los miembros de una población la adoptan, no existiría una estrategia mutante con una mayor eficacia biológica¹⁹. En este análisis computacional queda claro que la estrategia de sólo atacar hasta ganar o morir no es estable. Esta estrategia es la que de antemano resulta intuitivamente más adecuada para los partidarios de la selección individual; no obstante, las estrategias mixtas, en las que se incluyen comportamientos convencionales (o ritualizados) de no atacar inclementemente, –y que dependen de lo que hagan las otras estrategias– resultan evolutivamente estables, con lo cual le confieren una mayor eficacia biológica a sus individuos. Son los individuos que tienen este tipo de estrategias mixtas los que resultan seleccionados. Con esta argumentación, se elimina la idea de que los ataques ritualizados ocurren por el bien de la especie (o del grupo).

El año siguiente (1974) Maynard Smith²⁰ analiza lo que él llama torneos y exhibiciones. En los torneos da como ejemplo el enfrentamiento de ciervos que entrecruzan sus cornamentas y finalmente gana el que aguanta más, tiene mayor fuerza y es más saludable. En una exhibición los contendientes no tienen contacto físico y el combate consiste en durar lo más posible en la exhibición; el que se retire, pierde, al igual que en el caso de los ciervos. Teniendo en cuenta enfrentamientos ritualizados como el último mencionado, Maynard Smith redefine estrategia evolutivamente estable (EEE), pura o mixta de la siguiente manera: Una EEE *I* es una EEE, si la utilidad esperada de *I* es mayor que la utilidad de cualquier otra estrategia *J*.

En 1976, Maynard Smith²¹ cuenta la historia de la forma que, según él, llevó a integrar la evolución con la teoría de juegos. Menciona que Fisher, en su libro de 1930, decía que si había un desbalance en la proporción 1:1 en los sexos, la selección favorecería la estrategia del aumento de aquellos individuos del sexo que se encontraran en menor proporción hasta alcanzar la proporción 1:1. Por otro lado, Hamilton explicó la diferencia en la proporción de sexos en unos himenópteros parásitos: la mayoría son hembras. Los huevos son depositados en la larva; produce un macho y el resto son hembras; no obstante, cuando las hembras eclosionan, este único macho las fertiliza, haciendo de esta estrategia apta para la selección.

Posteriormente, y en una actitud de pulcritud y honestidad, Maynard Smith, en el mismo artículo de 1976, dice que fue árbitro de un trabajo de Price –al que ya mencioné– que contenía la relación de teoría de juegos y la evolución. El artículo, no fue publicado por lo extenso. A pesar de que Maynard Smith sugirió como solución publicar una versión más corta, pues en él había una idea para resaltar, Price no hizo nada para publicarlo. Después, Maynard Smith desarrolla las primeras versiones de su idea de las estrategias evolutivamente estables (EEE) y publica, posteriormente, con Price “The logic of animal conflicts” ya referido aquí. A continuación, Maynard Smith define con precisión lo que sería una EEE, cosa que no veremos aquí por su tecnicismo, y diferencia esta EEE del trabajo de 1961 de R. Lewontin sobre propuesta de trabajar teoría de juegos en la estrategia de supervivencia de las especies. Ésta última haría referencia a la selección de grupos que tanto le repelía a Maynard Smith. Su EEE era relevante a nivel de los individuos. Finalmente hace su afirmación más clara: “Cuando la mejor estrategia para un individuo depende de lo que los otros hacen,

¹⁹ MAYNARD SMITH, J., and PRICE G. R. The logic of animal conflict. *Nature*. November 2, 1973, 246, 15-18, p.15.

²⁰ MAYNARD SMITH, J. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J. theor. Biol.* 1974, 47, pp. 209-221.

²¹ MAYNARD SMITH, J. Evolution and theory of games. *American Scientist*, 1976, 64 (1), 41-45.

la estrategia adoptada será una EEE²², es decir, para que una estrategia evolutivamente estable lo sea, no lo será por sí misma, sino en relación a las otras estrategias de los demás individuos.

Para quitarle el misterio a esto de la teoría de juegos y las estrategias evolutivamente estables daré un ejemplo tomado y modificado de R. Dawkins²³ “El gen egoísta” (publicado en inglés en 1976).

Supongamos que tenemos dos estrategias: una la de halcón, y otra la de paloma. Por la estrategia de halcón, éste combatirá hasta ganar o salir gravemente herido. Si gana obtiene 50 puntos, si pierde obtiene -100 puntos. Por otra parte la paloma sólo realiza un combate ritualizado que le puede llevar algún tiempo. No sale herida. Sólo ejerce su ritual hasta que gana o se retira. Por gastar tiempo en el ritual pierde -10 puntos, por perder, y no salir herida, no gana ningún punto. La ganadora obtiene 50 puntos menos 10 por el gasto de energía en el combate ritualizado. Resulta que analizando estos datos, se encuentra que la proporción de halcones y de palomas es de, respectivamente, 7/12 y de 5/12. Esta proporción es la estrategia evolutivamente estable. Si se analiza el porqué de estas proporciones se encuentra que el puntaje obtenido es de 6.25 puntos, para el halcón o para la paloma, es decir, da lo mismo ser halcón o paloma, siempre que se mantengan las mencionadas proporciones. Algo interesante que resulta de lo anterior es que mediante la teoría de juegos se entiende por qué aparecen estrategias de combate ritualizado. El ejemplo dado se puede complicar hasta encontrar estrategias que puedan tener ejemplos en la naturaleza, como de hecho ha ocurrido.

En el libro “El gen egoísta”, R. Dawkins populariza las ideas anteriormente expuestas, y decide tomar partido por el gen como unidad de selección.

²² *Ibid.*, p., 45.

²³ DAWKINS, R. *El gen egoísta*. Barcelona: Salvat Editores, S. A., 1986.

El libro se hizo muy popular y contribuyó en gran medida a echarle tierra a la propuesta de la selección de grupos. Es necesario decir que la idea de tomar los genes como unidad de selección no es privativa de Dawkins. Desde 1957, J. B. S. Haldane decía que: “la principal unidad en el proceso evolutivo es la sustitución de un gen por otro en el mismo locus”²⁴.

En 1976, J. Maynard Smith publica un comentario, titulado “Group selection”²⁵. En este, Maynard Smith analiza las posibilidades de la selección de grupo y encuentra que ésta se podría dar en unas condiciones muy restringidas. Dice, por ejemplo: “Si hay genes que, aunque disminuyan la eficacia biológica individual, hacen menos probable que un grupo (deme o especies) vaya hacia la extinción, entonces la extinción de los grupos pueden influir la evolución”²⁶. Si un gen aumenta la eficacia biológica del individuo que lo lleve, entonces aumentará la eficacia inclusiva de Hamilton, por lo que, no se necesitará la selección de grupos para explicar esta situación. Recordemos, la eficacia inclusiva de Hamilton tiene dos factores, uno es la eficacia biológica, y otro es el efecto total sobre el individuo en cuestión debido a sus vecinos relacionados familiarmente. Sostiene que para que haya selección de grupos deben cumplirse unas condiciones muy restrictivas: “grupos pequeños, bajas tasa de migración, rápida extinción de grupos infectados con el alelo egoísta”²⁷.

En 1978 (publicado por la Editorial Labor al año siguiente) Maynard Smith afirmaba claramente: “si un gen aumenta la eficacia de un individuo, se establecerá en una especie aunque reduzca la supervivencia a largo plazo de la especie”²⁸. Maynard

²⁴ HALDANE, J. B. S. The cost of natural selection. *J. Genet*, 1957, 55, 511-524, p. 511.

²⁵ MAYNARD SMITH, J. Group selection. *Quarterly Review of Biology*. Issue 2 (jun. 1976), 51,277-283.

²⁶ *Ibid.*, p. 277.

²⁷ *Ibid.*, p. 282.

²⁸ MAYNARD SMITH, J. *La evolución del comportamiento*. En: Evolución. Barcelona: Editorial Labor, S. A., 1979, p. 116.

Smith recuerda que él buscaba encontrar "... una forma de demostrar que el comportamiento convencional aumenta la eficacia darwiniana del individuo que lo exhibe"²⁹.

*Para cada modelo de juegos de combates animales, yo esperaba determinar una estrategia evolutiva estable con la propiedad de que si la mayoría de los miembros de una población grande la adoptaba, ninguna estrategia mutante podía invadir la población. En otras palabras, una estrategia es estable en el sentido evolutivo cuando no existe una estrategia mutante que dé una eficacia darwiniana superior a los individuos que la adoptan*³⁰.

Unas páginas más adelante, Maynard Smith presenta una serie de ejemplos que fundamentan sus modelos basados en la teoría de juegos y en el concepto de estrategias evolutivamente estables.

En marzo de 1981, Hamilton junto con Robert Axelrod escriben un artículo publicado en *Science* titulado "The evolution of cooperation". Este artículo, con una revisión, apareció como capítulo, en el libro de Axelrod, "La evolución de la cooperación", en el año de 1984. En español aparecería unos años después³¹.

Los dos autores mencionados, analizan las condiciones en las cuales puede aparecer la cooperación, y dicen lo siguiente: "cuando la probabilidad de que dos individuos vuelvan a encontrarse es suficientemente grande, podrá prosperar la cooperación basada en la reciprocidad, y hacerse evolutivamente estable en poblaciones desprovistas de todo parentesco"³².

Una población en la cual los individuos siempre defraudan (es decir no cooperan), la estrategia de siempre D (defraudar) es evolutivamente

estable. La pregunta es cómo podría establecerse la estrategia de cooperación en una población de egoístas que siempre defraudan. Los autores consideran que podría haber dos mecanismos. El primero de ellos hace referencia a la selección por parentesco, que la vimos, por lo que la dejamos a un lado. Nos concentraremos en el segundo de ellos: "Un segundo mecanismo capaz de superar la defección total se produce si las estrategias mutantes llegan apiñadas [en grupos], de modo que engendren una proporción no trivial de las interacciones que cada uno efectúa, a pesar incluso de que sean tan pocas que constituyan una proporción despreciable de las interacciones que tienen los individuos **siempre D** [...] La capacidad de respuesta exige que el individuo que defrauda no quede perdido en un mar de otros individuos anónimos"³³.

Sobre la selección de grupos actual

En 1970, R. Lewontin escribe un artículo titulado: "The units of selections"³⁴. Considera que desde el punto de vista de la selección natural, para que una entidad pueda evolucionar debe cumplir con tres requisitos: variación, reproducción y herencia³⁵. Desde este punto de vista, las moléculas pueden evolucionar³⁶, al igual que los organelos celulares, las células, los gametos, los individuos, las poblaciones, e incluso mayores niveles como las especies y las comunidades³⁷.

En el 2009, Joao Muñoz sugiere que puede haber tres niveles de selección: el molecular (ácidos nucleicos) hace cerca de unos cuatro mil millones de años, el de los individuos, que opera hace unos tres mil ochocientos millones de años y, más recientemente, el de los grupos que emerge con la evolución del cuidado parental

²⁹ *Ibid.*, p. 122.

³⁰ *Ibid.*, p. 122.

³¹ AXELROD, R., *La evolución de la cooperación*. Madrid: Alianza Editorial S. A., 1996.

³² *Ibid.*, p. 98.

³³ *Ibid.*, p. 99-100.

³⁴ LEWONTIN, R. C. The units of selections. *Annual Review of ecology and systematics*, 1970, 1, 1-18.

³⁵ *Ibid.*, p.1.

³⁶ *Ibid.*, pp. 2-3.

³⁷ *Ibid.*, pp. 3 y ss.

acompañado de las estrategias de enseñanza y de aprendizaje³⁸.

Pese a que la propuesta de Lewontin implica varios niveles de organización en procesos de evolución y de selección, (la de J. Muñoz tres), nos concentraremos en el nivel de los grupos. Ernest Mayr (1997), quien sostiene que el fenotipo ejerce una especie de pantalla sobre el genotipo para la selección dejándolo y oculto por ésta. Es el fenotipo quien es objeto de la selección³⁹. Mayr cree que sí puede haber selección de grupos si se cumple la siguiente condición: “si la eficacia biológica del grupo es mayor o menor que el promedio aritmético de los valores de eficacia biológica de los individuos del grupo, entonces, el grupo como un todo puede servir como un objeto de selección”⁴⁰.

En 1988 R. Boyd y P. Richerson, en la perspectiva de argumentar en favor de la selección de grupo, escribían que si un individuo de una población cambia de la defección a la cooperación a los demás miembros del grupo les irá mejor. Es decir, la cooperación beneficia a otros miembros del grupo⁴¹. Al decir esto Boyd & Richerson se hicieron fácil presa de la crítica. R. Trivers les hace una pregunta obvia: “¿Para qué insistir en que la cooperación puede beneficiar a todos?”⁴². La cooperación, desde el punto de vista de Trivers, como vimos, se puede explicar desde la perspectiva individual: aquellos individuos que cooperen pueden aumentar su eficacia biológica con relación a los que no cooperen, debido al rechazo, por parte de los miembros cooperantes, hacia los que defraudan.

Cuatro años más tarde Boyd & Richerson escriben un artículo más cuidadoso⁴³. Presentan un modelo matemático que permite auscultar en qué condiciones es posible que surja la cooperación entre individuos no emparentados. Hacen un llamado de atención, que aquí nos podría servir para hacer alusión al artículo de Hamilton y de Axelrod, sobre los modelos de cooperación, indicando que la cooperación recíproca podría evolucionar sólo en grupos extremadamente pequeños⁴⁴ (cosa que ya había dicho Maynard Smith desde 1976, como vimos).

“Los desertores [no cooperadores] pueden ser físicamente atacados, pueden ser objeto de chismorreos, o se le puede negar el acceso a territorios o a compañeros. Nos referiremos a tales formas alternativas como *retribución*”⁴⁵. “El castigo es benéfico para el grupo, pero costoso para el individuo, y la selección podría favorecer a aquellos individuos que cooperan, pero no castigan. Este problema es referido, a veces, como el problema del ‘segundo orden’ de la cooperación”⁴⁶.

Los autores, a partir de su modelo matemático, sugieren que la cooperación de segundo orden puede ser superada en dos formas diferentes:

Primera: aunque la retribución crea un beneficio para el grupo, no necesita ser altruista. Si los desertores responden al castigo con cooperación y si, a largo plazo, los beneficios para el que castiga individualmente son mayores que el costo asociado a la coerción hacia otros miembros del grupo para que cooperen, entonces, la estrategia de cooperar y castigar a los desertores puede aumentar aun siendo baja. En este equilibrio, la estrategia de castigo coexiste con estrategias inicialmente no coope-

³⁸ MUÑOZ, J. El proceso evolutivo evoluciona: del genoma al socioma y vuelta. *Acta Biológica Colombiana*, 2009, 14 s., 199-216.

³⁹ MAYR, E. The objects of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 1997, 94, 2091-2094, p. 2091.

⁴⁰ *ibíd.*, p. 2092. Véase también, MAYR, E. Así es la biología. Madrid: Editorial Debate, S. A., 1998, pp. 218-219.

⁴¹ TRIVERS, R. *Reciprocal altruism: 30 years later*. En: *Cooperation in primates and humans: mechanisms and evolution*, Petter Kapler & Carel van Slaik. Berlin: Springer-Verlag, 2006, pp. 67-83, p.75.

⁴² *Ibíd.*, p. 75.

⁴³ BOYD, R. and RICHERDSON, P. Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups. *Etology and Sociobiology*, 1992, 13, 171-195.

⁴⁴ *Ibíd.*, p. 172.

⁴⁵ *Ibíd.*, p. 172.

⁴⁶ *Ibíd.*, p. 174.

radoras pero que responden al castigo con la cooperación, y, algunas veces, con estrategias que cooperan pero no castigan⁴⁷.

Estrategias moralistas que castigan a desertores, a individuos que no castigan a desertores pueden resolver el problema de segundo orden de la cooperación. Cuando tales estrategias son comunes, los pocos [siempre] no cooperadores pueden ser seleccionados negativamente debido a que son castigados. Individuos que cooperan pero no castigan son seleccionados negativamente debido a que ellos son castigados. De esta manera, la selección puede favorecer el castigo aunque la cooperación resultante no es suficiente para compensar el castigo individual por sus costos⁴⁸.

Desde la perspectiva de la selección de grupos, D. S. Wilson y L. A. Dugatkin⁴⁹ parten de la hipótesis que para que esta ocurra, debe haber variabilidad dentro de los grupos. Una forma de crear variabilidad entre los grupos es la de las interacciones selectivas entre los miembros del grupo⁵⁰. Una manera de interacción selectiva es la de la preferencia por los individuos altruistas de la población, unido al rechazo en el grupo de los individuos tramposos⁵¹. Dicen los autores:

Nuestro modelo sugiere que las interacciones selectivas pueden calificar tanto como otros mecanismos para el incremento de variación genética entre grupos, rivalizando y aun superando relaciones genealógicas al menos para algunas especies. Se requieren de tres suposiciones para que el modelo funcione. Primera, el altruismo debe ser una característica cuantitativa [...] Segundo, los individuos deben conocer el fenotipo de al menos algunos

otros individuos de la población, por experiencia, observación o transmisión cultural de información. Tercero, un elemento de libre escogencia debe existir en las interacciones sociales⁵².

Las habilidades cognitivas de los seres humanos "... pueden ayudar a resolver una paradoja anti-gua del comportamiento social humano. Por un lado, al menos algunas organizaciones sociales humanas aparecen profusamente elaboradas a nivel de los grupos, rivalizando con los insectos sociales y organismo coloniales. Por el otro lado, los grupos sociales humanos no tienen el alto grado de relación genealógica que caracteriza otras especies muy sociales"⁵³.

El modelo Wilson y Dugatkin sugiere que "... los humanos forman una especie de grupos altamente seleccionados, en los que la variación entre los grupos humanos viene de las interacciones selectivas más que de las relaciones genealógicas"⁵⁴.

En 2003 Boyd et al., proponen estudiar la evolución del castigo altruístico⁵⁵. Llamam castigo altruístico a aquel castigo que se dirige hacia defraudadores o desertores de la cooperación. Es altruístico, pues su ejercicio baja la eficacia biológica de los individuos que administran el castigo, pero benefician a otros miembros del grupo, en la medida en que los desertores pasan a cooperar.

Ellos proponen un modelo, con ciertos parámetros que permiten analizar la cooperación: el castigo altruístico, la desertión, el tamaño de la población, y otros aspectos más de una población. Una vez constituido el modelo, lo representan computacionalmente por períodos de tiempo prolongado.

⁴⁷ *Ibid.*, p. 183.

⁴⁸ *Ibid.*, p. 184.

⁴⁹ WILSON, D. S., and DUGATKIN L. A. Group selection and assortative interactions. *The American Naturalist*, 1977, 149 (2), 336-351.

⁵⁰ *Ibid.*, p. 342.

⁵¹ *Ibid.*, p. 342.

⁵² *Ibid.*, p. 346.

⁵³ *Ibid.*, p. 348.

⁵⁴ *Ibid.*, p. 348.

⁵⁵ BOYD, R., et al. The evolution of altruistic punishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 2003, 100 (6), 3531-3535.

Algunos de los resultados son ya conocidos: para que la cooperación, por sí sola, tenga lugar, se deben tener grupos muy pequeños y la migración no debe ser grande⁵⁶. Afirman:

Hemos mostrado que aunque la lógica subyacente a la cooperación altruística y al castigo altruístico es similar, sus dinámicas evolutivas no lo son. En ausencia de castigo las adaptaciones dentro del grupo actúan para disminuir la frecuencia de la cooperación altruística, y como una consecuencia, las fuerzas semejantes a la deriva son débiles y son insuficientes para mantener una variación sustancial entre grupos. En grupos en los cuales el castigo altruístico es común, los desertores son excluidos, y esto mantiene la variación en la cantidad de cooperación entre grupos. Más aun, los individuos que castigan pagan un costo bajo, y ellos bajan su frecuencia despacio en relación con la competencia con los cooperadores. Como resultado, la selección de grupo es más efectiva para mantener el castigo altruístico que la cooperación altruista.

Estos resultados sugieren que la selección de grupos puede jugar un rol importante en la evolución cultural del comportamiento cooperativo y del castigo moralista en seres humanos⁵⁷.

Con los parámetros y otros aspectos del modelo utilizados, la cooperación se sostiene para grupos de 100 individuos. Si estos grupos se consideran familias de un grupo mayor, es posible que éste último pueda soportar alrededor de 600 individuos, que es un número mayor que el de los grupos de cazadores y recolectores que precedieron a la época de la agricultura⁵⁸.

La selección de grupo es más efectiva en este modelo que en los modelos estándar por dos razones: el los grupos en los que los desertores son raros, los individuos que castigan tienen que pagar un bajo costo comparado con los cooperadores, y como resultado, la variación en la frecuencia de los individuos que castigan baja muy lentamente. Segundo, los pagos parciales de la imitación mantienen la variación entre los grupos en cuanto a la frecuencia de cooperación, debido a que en los grupos en los cuales los individuos que castigan son comunes, los desertores alcanzan un pago muy bajo y muy improbablemente son imitados⁵⁹.

Finalmente, los autores sostienen que “la evolución genética de las emociones morales podría ser favorecida por la selección natural ordinaria en ambientes sociales moldeados por selección cultural de grupos”⁶⁰.

Los autores de este artículo asimilan la necesidad de la variabilidad al interior del grupo, propuesta por D. S. Wilson y L. A. Dugatkin en 1997, según vimos. Mientras haya variabilidad al interior de los grupos, puede haber selección de grupos. El modelo de Boyd *et al.*, asegura esta variabilidad.

En el 2006 Davis Sloan Wilson y Edward O. Wilson presentan en la red un artículo que sería publicado al año siguiente en: *Quarterly Review of Biology*, 82 (4). Allí hacen una historia de la selección de grupos, desde su fase ingenua inicial hasta los últimos años. Defienden la selección a niveles múltiples. Mencionan una crítica fuerte a la selección de grupos: “Otra conclusión temprana fue que la selección de grupos es débil para grupos que duran varias generaciones, porque el ‘tiempo de generación’ es mayor para los grupos que para los individuos”⁶¹.

⁵⁶ *Ibid.*, p. 3533.

⁵⁷ *Ibid.*, p. 3534.

⁵⁸ *Ibid.*, p., 3534.

⁵⁹ *Ibid.*, p. 3534.

⁶⁰ *Ibid.*, pp. 3534-5.

⁶¹ WILSON, D. S., and WILSON, O. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology [en línea]. p. 13. [Fecha de consulta: 16 de agosto de 2012]. Disponible desde: <http://mechanism.ucsd.edu/>

En el 2008, Wilson y Wilson vuelven a insistir en lo anterior: “La selección al interior del grupo se opone a la selección entre grupos, y el resultado final depende de la fuerza relativa de estos efectos”⁶².

Dicen los autores: “La adaptación al nivel X requiere de un proceso correspondiente de selección al nivel X y tiende a ser indeterminado por la selección a niveles más bajos”⁶³. A esta forma de pensar en la evolución la llaman teoría de la selección multinivel.

Creo que esta última afirmación no puede aceptarse fácilmente. Los críticos de la selección de grupos dicen algo muy serio: si el ciclo del grupo es mayor que los de los individuos, entonces, la selección individual operará en menor tiempo que la selección de grupos, y lo que se podría lograr mediante la selección de grupos, sería borrado, de antemano, por la selección individual. Es necesario responder con cuidado a esta crítica.

2. Resultados y discusión de resultados

2.1 Selección de grupo en *Homo sapiens*

Podemos dividir la historia del *Homo sapiens* en tres etapas: una, desde su aparición hasta que surge —como veremos— la selección grupal, otra que va desde ese momento hasta la aparición de las civilizaciones, y, finalmente, la etapa de las civilizaciones.

Hace cerca de unos 195 000 años aparece el *Homo sapiens* en Etiopía⁶⁴. Al principio, se vivía

en pequeños grupos de cazadores recolectores. Raquel Carrillo González refiere que: “Si bien es desde el Neolítico que otra forma de producir alimentos es posible, fue la caza y la recolección el único modo de subsistencia que tuvieron nuestros ancestros del Paleolítico, el único que conocieron el resto de especies del género *Homo*”⁶⁵. Los grupos eran muy aislados unos de otros, por lo que los enfrentamientos resultaría ser poco frecuentes. Aunque con ciertas precauciones, podrían hacerse algunas extrapolaciones de los cazadores y recolectores actuales, o recientemente estudiados, a los de aquella época. Los actuales son agrupaciones de algunas pocas y diferentes familias (o varias familias, según los recursos) que cooperan entre sí⁶⁶; se considera que existe una gran movilidad de individuos entre bandas de cazadores y recolectores⁶⁷. Es posible que el *Homo sapiens* hubiera continuado con la estrategia de la caza y la recolección de sus ancestros. Es factible que estos grupos de cazadores y recolectores también hubieran estado constituidos de algunos grupos familiares que cooperaban entre sí e incluso, de individuos “adoptados” por el grupo, según veremos. Si los grupos sólo fueran de una familia, la cooperación podría explicarse por medio de la selección por parentesco; no obstante, si se agrupaban diferentes familias, más nuevos individuos no pertenecientes a los grupos familiares, la cooperación entre ellas no podría aclararse por medio de la selección por parentesco, lo que obligaría a buscar nuevas explicaciones de la cooperación.

Los cazadores y recolectores tuvieron una división del trabajo: las mujeres se dedicaban a

teaching/philbio/readings/wilson-wilson_rethinking%20evolutionology.inpress.pdf

⁶² WILSON, D. S., and WILSON E. O. Evolution “for the good of the group”. *American Scientist* 2008, 96, 380-389, p.380.

⁶³ *Ibid.*, p. 381.

⁶⁴ WONG, K. The morning of The Modern Mind. *En*: *Becoming Human, Scientific American*. Special Edition, 16 (2): 74-83. 2006, p. 76.

⁶⁵ CARRILLO R. La vida de los cazadores y recolectores, 2011, p. 3 [en línea]. [Fecha de consulta: 27 de septiembre de 2012]. Disponible desde: <http://anatomiadelahistoria.com/wp-content/uploads/2011/10/Cazadores-recolectores.pdf>

⁶⁶ CAMELL, B. *Ecología Humana*. Salvat Editores, S. A., Barcelona: 1986, pp. 44, 78, 127.

⁶⁷ ROWLEY-CONWY, P., *Time, change and the archeology of hunter-gatherers: how original is the “Original Affluent Society”?* *En*: *Hunter-gatherers: an interdisciplinary perspective*: Cambridge: Cambridge University Press, pp. 39-72, p. 40.

la recolección, en tanto que los hombres a la caza⁶⁸. En algunos casos actuales, las mujeres pueden ayudar a los hombres en el proceso de acorralamiento en la caza⁶⁹. No obstante, parece que lo común es la recolección, por parte de las mujeres, en tanto que la caza correspondía a los hombres⁷⁰. Comparten los productos de la recolección y de la caza. En los grupos recientemente estudiados se encontró que, en promedio, le dedican relativamente poco tiempo a estas labores, y que pasaban buena parte del día en actividades “ociosas”, debido a que el ambiente les proporcionaba suficientes recursos⁷¹. No son territoriales, salvo casos extremos: recursos escasos o aumento de la densidad de la población de los grupos, como en ciertas zonas de Australia, pueden exacerbar la territorialidad⁷². Por otro lado, se encontraron casos en los cuales, se aceptaban individuos agricultores a los cuales les iba mal en esta actividad⁷³.

Como se había mencionado, podemos suponer que los cazadores y recolectores desde la aparición del *Homo sapiens*, podían tener algunos rasgos semejantes a los descritos para los cazadores y recolectores de tiempos relativamente recientes. Es posible que se trataran de grupos de diferentes familias que cooperaban y compartían los productos de sus actividades. El compartir los productos es claro tanto en el hombre de Neandertal como en el de Cromagnon: se ha reportado que ellos dos cuidaban las fracturas de sus congéneres, y protegían a los enfermos⁷⁴. El que sobrevivieran individuos incapacitados indica claramente la cooperación con ellos: no sólo se les dispensaba cuidados, sino que se compartía con ellos recursos obtenidos por los demás.

Dice Field: “Sugiero que la idea del altruismo es intuitivamente atractiva para muchas personas, los biólogos evolutivos incluidos, ... porque ha sido, y sigue siendo sin duda, un integrante del repertorio adaptativo de la especie humana”⁷⁵.

Aunque en estos grupos podría ser baja la proporción de desertores, dada la baja escasa de trabajo para obtener productos, podría darse el caso de que algunos de los individuos se negaran a devolver la cooperación, en consecuencia, serían castigados. Al respecto, dice M. Hauser⁷⁶: “Los cazadores-recolectores castigan con el ostracismo”, refiriéndose a los individuos desertores que no devuelven la cooperación.

Es de suponer que en aquellas épocas, la selección grupal fuese muy baja o inexistente, dada la oferta de recursos, el mantenimiento de una baja población en el grupo y la baja densidad de los grupos, como ocurre en los grupos de cazadores y recolectores recientes⁷⁷. En este caso, se podría decir que es posible la existencia de cooperación entre miembros no familiares. En estas condiciones, es de esperarse que las presiones de selección se relajen y den paso a variantes genéticas neutras o variantes fenotípicas leves; es decir, el grupo se hace variable en cuanto a su composición individual, aunque esa variabilidad no alcanza a ser percibida por la selección. Esta combinación de presiones de selección bajas y aumento en la variabilidad genética neutra la presenté en el 2006⁷⁸. En el 2009 agregué la aparición de variación fenotípica leve ante las presiones de selección relajadas⁷⁹. Dentro de estas variaciones fenotípicas leves están las variacio-

⁶⁸ *Ibid.*, p. 45. Ver también: CARRILLO, R., *Op. cit.*, p. 11.

⁶⁹ *Ibid.*, p. 45.

⁷⁰ CARRILLO, R. *Op. cit.*, p.

⁷¹ CAMPBELL, B. *Op. cit.*, p. 78.

⁷² *Ibid.*, p. 184.

⁷³ *Ibid.*, p. 80.

⁷⁴ MERRELL, R. C. Historia de la medicina [en línea]. Disponible desde: http://www.uazuay.edu.ec/profesores_asociados/Historia_de_la_Medicina.pdf

⁷⁵ FIELD, S. Human Altruism: Group Selection Should Not Be Ignored. *Journal Of Social and Evolutionary Systems*, 1998, 21 (2): 125-132, p. 129.

⁷⁶ HAUSER, M. *La mente moral*. Barcelona: Ediciones Paidós Ibérica S. A., 2008, p. 478.

⁷⁷ CAMPBELL, B., *Op. cit.*, pp. 44-45, 81.

⁷⁸ CADENA, L. A. Complejidad y vida: algunas reflexiones. *Revista Colombiana de Bioética*, 1, (2), 127-164, 2006.

⁷⁹ CADENA, L. A. Sobre una nueva propuesta del proceso evolutivo. *Acta Biológica Colombiana*, 2009, 14 S, 217-230.

nes etológicas. Estas pueden marcar el destino evolutivo de los organismos: "... a menudo –o quizá siempre– la conducta es el marcapasos de la evolución"⁸⁰. Las variantes entre los individuos del grupo no podían ser percibidas por las presiones de selección individual, pero sí constituían un reservorio de variación con respecto a la cooperación, desertión, castigo al desertor que, en un futuro, serían seleccionadas mediante la selección de grupos. Cuando aparece la selección de grupos, la selección no sería individual, sino que se selecciona al grupo que tiene una determinada composición en su conjunto: altruistas, altruistas que castigan, aquellos que castigan a que no castiga; de variantes leves, estos rasgos se magnifican y se hacen fuertes; el altruismo resulta más fuerte, según argumentaremos más adelante, que en los grupos de cazadores y recolectores en los que no operaba la selección de grupos. De esta forma, es posible explicar la variación necesaria para la selección de grupos, que tanto requerían Wilson y Dugatkin⁸¹.

Nietzsche sostenía que la moral fue el mecanismo por el cual los seres humanos débiles domesticaron a los seres humanos fuertes⁸². Por mi parte, prefiero el camino evolutivo para explicar los orígenes de la moral. Decía en un seminario internacional de bioética,⁸³ de hace algunos años, que cuando aparece la especie humana, aparece con tres capacidades innatas, una la del lenguaje, cuestión ya conocida, otra la de la moral y la tercera la capacidad para la exclusión. Ya había leído un artículo del profesor M. Wasserman⁸⁴ pero, al parecer, me quedaron en el inconsciente fragmentos de alguna de sus frases como la si-

guiente: "Lo que le fija la evolución biológica al hombre es la capacidad de ser moral y limita sus posibilidades, entre todos los sistemas morales imaginables, a aquellos que sean compatibles con su biología. Por supuesto, no puede determinar qué sistema se va a desarrollar. Es posiblemente algo análogo a la gramática universal propuesta por Chomsky"⁸⁵. En el artículo "Biología, moral y exclusión" de año 2007 mencioné que la moral y la exclusión son innatas, siendo su contenido social. Escribiendo el presente artículo volví a leer al profesor Wassermann y no daba crédito a lo que leía: dejé su idea en mi inconsciente y la retomé sin darme cuenta. En el 2006 M. Hauser⁸⁶ dice, a lo largo de su libro, que la moral es innata de forma análoga al lenguaje de Chomsky. Leí la traducción de su libro (2008) a mediados del 2011.

En conclusión, el profesor M. Wassermann de Colombia, fue el primero (2002) en llegar a decir que la moral es innata y surge de forma análoga a la del lenguaje (Chomsky). Agregaré a lo dicho por Wassermann y Hauser, que la exclusión es innata, y su contenido es social, y que moral y exclusión permanecieron latentes por decenas de miles de años y que se dispararon hace unos cuarenta y cinco mil años.

De acuerdo con I. Tattershall⁸⁷, hace unos 45.000 años desarrollamos los procesos simbólicos cognitivos; señala que el lenguaje simbólico aparece con el advenimiento del *Homo sapiens*, y afirma: "... we have to conclude that the appearance of language and its anatomical correlates was not driven by natural selection..."⁸⁸. Las capacidades simbólicas surgieron por un proceso de exaptación, según Tattershall. C. Henshiwood es del mismo parecer de Tattershall: cuando surge el

⁸⁰ MAYR, E. *La evolución*. En: *Evolución*. Barcelona: Editorial Labor S. A., 1979, p. 12.

⁸¹ WILSON, D. S., and DUGATKIN L. A. *Op. cit.*, pp. 336-351.

⁸² NIETZSCHE, F. *Genealogía de la moral*. Madrid: Alianza Editorial, 2009.

⁸³ CADENA, L. A. Biología, moral y exclusión. *Revista Colombiana de Bioética*, 2007, 2, (2), 203-228.

⁸⁴ WASSERMAN, M. Los Ocultos Vasos Comunicantes entre el Conflicto Armado y la Ética. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 2002, (100), 443-449.

⁸⁵ *Ibid.*, p. 4.

⁸⁶ HAUSER, M. *Op. cit.*

⁸⁷ TATTERSALL, I. How we came to be human. En: *Becoming Scientific Human*. *Scientific American*. Special Edition, 16 (2): 66-73. 2006, p. 68.

⁸⁸ *Ibid.*, p. 73.

Homo sapiens, aparece con el hardware requerido para el pensamiento simbólico⁸⁹.

A. Brooks cree que el aumento poblacional de seres humanos llevó a un enfrentamiento y competencia entre grupos por recursos: esto hizo que se disparara el lenguaje simbólico y la innovación tecnológica⁹⁰. Por esta misma época se inventaron los proyectiles de largo alcance para mantener a salvo a quien lo proyectara, según J. Shea⁹¹.

Si resumimos lo anterior, tendríamos que el aumento del número de grupos de *Homo sapiens* –lo cual coincide con un aumento poblacional total, más no tiene por qué coincidir necesariamente con el aumento de individuos de los grupos– hace que el enfrentamiento grupal por recursos sea inevitable. En esa situación repentina, se seleccionan unas características hasta ahora silenciosas en los seres humanos: el lenguaje simbólico articulado y demás capacidades simbólicas, la moral, la exclusión, la posibilidad de redirigir la tecnología hacia los conflictos intergrupales. Se dispara así la selección de grupos.

La moral y la exclusión, particulares y socialmente adquiridas, no surgen para establecer la diferencia entre lo bueno y lo malo en términos absolutos; surgen para diferenciar qué es lo bueno y qué es lo malo para el grupo dentro del ámbito de la confrontación de grupos, es decir, dentro de la selección de grupos: todo aquello que aumente la eficacia del grupo, será seleccionado; los contenidos sociales particulares de la moral y la exclusión que potencien la eficacia del grupo, serán, repito, seleccionados.

En este punto es que podemos dar respuesta a los críticos de la selección de grupos. Dicen los críticos de la selección de grupos: el ciclo generacional del grupo es mayor que el ciclo

generacional de los individuos, de manera que la selección individual tiene una mayor oportunidad de eliminar a los individuos cooperadores a favor de los desertores, pues tienen una menor eficacia biológica con relación a los desertores y, pronto la deserción se apoderará del grupo.

Pretendo dar respuesta a esta crítica, sin recurrir al “cierre” entre los distintos niveles de selección de Wilson & Wilson. Desde que aparecen los conflictos entre los grupos de seres humanos, el ciclo del grupo no es el tiempo en que aparece y el tiempo en que desaparece el grupo. Esto es una simple analogía con el ciclo de vida de los seres vivos. Propongo que el ciclo de un grupo es el tiempo que transcurre entre un enfrentamiento del grupo de referencia con un grupo 1 hasta el enfrentamiento con el grupo 2. Es en estos tiempos que opera la selección de grupos. El grupo de referencia puede extinguirse, retirarse y perder condiciones favorables, lo cual lo hace muy susceptible a perder en enfrentamientos posteriores; o puede ganar. Al otro grupo le pueden ocurrir las situaciones complementarias.

Supongamos que el grupo que ganó fue el grupo de referencia, es decir, habrá sido seleccionado en sentido positivo, mientras que el otro grupo habrá sido seleccionado en sentido negativo. Un individuo del grupo de referencia durante su ciclo generacional podrá tener que asumir varios conflictos entre grupos, lo cual nos cambia los tiempos de los ciclos del grupo y los de los individuos; planteadas así las cosas, el tiempo del ciclo de los grupos que sobreviven es menor que el tiempo del ciclo generacional de los individuos que lo conforman, con lo cual, la crítica mencionada queda sin piso: la selección de grupos tiene una temporalidad menor que la del ciclo de generacional de los individuos. Esto significa que las estrategias de cooperación y de exclusión sí pueden ser seleccionadas mediante la selección de grupos. La selección de grupos premiará a aquellos grupos de cooperantes e

⁸⁹ WONG, K., *Op. cit.*, p. 77.

⁹⁰ *Ibid.*, p. 77.

⁹¹ *Ibid.*, p. 77.

irá eliminando a aquellos grupos en los que predomine la desertión.

La consecuencia de la anterior discusión es una réplica a la objeción central de G. Williams⁹² a la selección de grupos: en el planteamiento que se hace aquí, los individuos egoístas no tendrán tiempo suficiente para esparcirse en las siguientes generaciones, y replegar a los cooperadores: el tiempo de generación de los egoístas, de los cooperadores y demás miembros del grupo resulta ser mayor que el tiempo del ciclo del grupo, con lo cual se impone lo que la selección de grupo establezca, y se obstruye los efectos de la selección individual, por lo menos a los aspectos aludidos. Al ser menor el tiempo del ciclo del grupo, la selección de grupos “castiga” en un menor tiempo a los desertores que el tiempo en el cual la selección individual premia a los desertores. Por esto, la desertión no tiene tiempo de desplazar a la cooperación y al castigo altruista (o a la exclusión, en nuestros términos).

Todavía queda un problema por aclarar, el de los individuos que castigan a los desertores: aunque su comportamiento podría ser seleccionado por selección grupal, ellos tendrían una eficacia biológica disminuida; esto pudiera ser cierto si no se tuviera en cuenta la capacidad de imitación de los seres humanos y otros mamíferos: no es necesario que sólo sean unos pocos individuos los que castiguen a los desertores; un individuo puede iniciar el proceso de castigo pero, de inmediato, será imitado por otros haciendo que la estrategia de desertar no sea eficaz dentro del grupo, y haciendo que el castigo sea cuestión de todos. Con este castigo “en masa” se podría obligar al desertor a cooperar o a retirarse del grupo. Con la selección grupal debida a los conflictos entre grupos, y con el castigo “en masa” al desertor, la cooperación podrá generalizarse

en el grupo. Darwin tenía razón: la selección de grupos premiará a aquellos grupos de individuos que cooperen y penalizará a aquellos grupos de desertores. Es más fácil que grupos de cooperadores derroten a grupos de desertores y no que grupos de desertores derroten a grupos de cooperadores.

Volviendo a los cazadores y recolectores, diremos que ellos utilizaban la estrategia de buscar un territorio apropiado para la caza y la recolección. Allí se quedaban hasta agotar los recursos, y luego buscaban un nuevo territorio. Cuando se descubría un territorio muy apto, éste resultaba tentador para más de un grupo. Allí es cuando se desencadena la selección de grupos en la forma de lucha por el territorio. Desde tiempos remotos, los seres humanos hemos sido fuertemente territoriales. La territorialidad es innata en los seres humanos. Nosotros, al igual que otras especies animales, nos caracterizamos por poseer pautas de comportamiento innato, o instintivo.

El comportamiento instintivo de los animales surge como complemento a los desarrollos morfológicos; son tan característicos los comportamientos innatos de ciertos grupos de animales (familias, géneros) como los son las estructuras morfológicas⁹³. Ciertamente que somos poseedores de una cultura, sin embargo, “... toda esta superestructura cultural debe erigirse sobre la infraestructura de comportamiento innata, que constituye su fundamento sólido. Los *Homo sapiens*, al igual que otros muchos grandes conjuntos de animales, tenemos los cuatro instintos básicos fundamentales [como diría Lorenz, ya citado]: hambre, agresividad, reproducción y fuga; y junto a ellos, el entusiasmo militante”⁹⁴. El entusiasmo militante, es un instinto especialmente esparcido entre grupos de animales

⁹² WILLIAMS, G., *Op. cit.*, pp. 114-115.

⁹³ LORENZ, K. *El comportamiento animal y humano*. Barcelona: Plaza & Janés, S. A., Editores, 1978, p. 8. Ver también: TINBERGEN, N. *Estudios de etología*, Vol. I. Madrid: Alianza Editorial, 1982, p.22.

⁹⁴ CADENA, L. A. 2007. *Op. cit.*, p. 220.

-incluidos nosotros los seres humanos- que les permite defender al grupo frente a la agresión de otro grupo⁹⁵.

La cooperación entre miembros del grupo se amalgamó con el entusiasmo militante y se hizo más fuerte que en la época en las cuales no había selección de grupos. La moral del grupo, el castigo directo al desertor y al que no castigara al desertor, se mezcló con la tendencia innata a la exclusión, todo esto junto con la tecnología armamentista y el lenguaje simbólico articulado nos hizo fuertemente adaptados para la confrontación de grupos. Podríamos repetir con M. Palacios que "...la violencia fue el motor primordial de nuestra evolución..."⁹⁶.

Posteriormente, parece que surgen ciertos signos de jerarquización dentro de los grupos de cazadores y recolectores: el entierro diferencial de niños es uno de ellos. Dada la imposibilidad de que estos niños se hubieran ganado una reputación en su corta vida, es de suponerse que su entierro con objetos como brazaletes, anillos y collares, indicaran que eran descendientes directos de seres humano que eran influyentes dentro del grupo⁹⁷.

Se domestica el lobo en un período que no está muy claro. La domesticación pudo haber ocurrido entre hace 20 y 100.000 años⁹⁸; parece ser que su domesticación fue muy importante en la cacería⁹⁹. Por mi parte, creo que el lobo se domestica, en primer lugar, por su habilidad en defender al grupo, avisando sobre las incursiones de miembros de otros grupos competitivos

(véase video de cachorros de perros raptados por papiones sagrados, que les servirán, en un futuro, como alerta para posibles peligros, mientras que el perro se beneficia con los cuidados de los papiones¹⁰⁰). Es decir, y en mi concepto, el perro fue muy útil en la selección de grupos. Después, pudo ser muy útil en la caza. Lo cual, también hacía al grupo más eficaz en la competencia contra otros grupos de *Homo sapiens*.

Posteriormente, aparecen los inventos del arco y la flecha de punta de piedra, arpones, hachas y cuchillos. Surgen los primeros sistemas de navegación. El pescado y los mariscos entran en la dieta¹⁰¹.

Surge el Chamán en los grupos de cazadores y recolectores hace unos 15.000 años. Las curaciones que recaían en el grupo pasan a ser parte del oficio del chamán. El chamán, además de ser el terapeuta, debe dirigir al grupo hacia regiones más seguras y de mayor oferta de recursos¹⁰². Se pensaba que el chamán podía comunicarse con espíritus buenos que lo ayudan en sus labores. En el mundo de los chamanes, las cosas tienen espíritus¹⁰³.

Aquella situación de selección de grupos y de caza y recolección perduró hasta hace aproximadamente unos 10 o 12.000 años. Entonces, el número de grupos fue cada vez mayor. Hubo emigraciones para evitar el acoso de los grupos competitivos. Fue en estas circunstancias en las que algunos grupos derrotados tuvieron que ubicarse en territorios no muy aptos para la caza y la recolección. Fue el caso de la península de

⁹⁵ LORENZ, K. 1981. *Op. cit.*, p. 292.

⁹⁶ PALACIOS, M. *Violencia y civilidad*. En: Varios autores, *Bioética y Conflicto Armado*. Colección Bíos y Ethos, No 19. Bogotá: Ediciones El Bosque, 2002, p. 122.

⁹⁷ BURKE, J. and ORNSTEIN, R. *Del hacha al Chip*. Barcelona: Editorial Planeta, S. A., 2005, p.0 50.

⁹⁸ RUUSILA, V. and PESONEN, M. Interspecific cooperation in human (*Homo sapiens*) hunting: the benefits of a barking dog (*Canis familiaris*). *ANN. ZOOL. FENNICI*. August 2004, 41, 545-549.

⁹⁹ *Ibid.*, p. 545.

¹⁰⁰ Ver: PRIMATES SECUESTRADORES DE PERROS [en línea]. [Fecha de consulta: 23 de octubre de 2012]. Disponible desde: <http://www.youtube.com/watch?v=AXkAVZTHHD8>

¹⁰¹ WASHBURN, S. L. *La evolución de la especie humana*. En: *Evolución, Libros de Investigación y ciencia*. Barcelona: Editorial Labor S. A., pp. 129-137, 1979, p.137.

¹⁰² HOPPÁL, M. Shamanic and/or cognitive evolution. *Documenta praehistorica*, XXXIII. 2006, 229-236.

¹⁰³ HOPPÁL, M., Natur worship in siberian shamanism [en línea]. [Fecha de consulta: 23 de octubre de 2012]. Disponible desde: <http://folklore.ee/Folklore/vol4/hoppal.htm>

Anatolia. Allí los seres humanos echaron mano de una estrategia inventada por las mujeres en los períodos de estabilidad de la caza y la recolección: la agricultura. Sembraron aquellas plantas que allí encontraron de manera silvestre; el trigo, en primer lugar. Al mismo tiempo, se domesticaron especies nativas como las cabras. Luego se dio paso a la siembra de nuevas especies y la domesticación de nuevos animales; de ser unos expatriados, estos seres humanos sedentarios pudieron descubrir nuevas fronteras alimenticias, lo que les permitió crecer en número.

“Este paso no debe verse como una transformación necesaria de la caza y la recolección a la agricultura y la ganadería. El menor valor calórico y proteico, y el mayor número de horas de trabajo por persona, indican que a esta actividad se llegó porque no había otra opción: la selección de grupos fue la que presionó llegar a esta situación”¹⁰⁴. El primer paso hacia la agricultura y la ganadería resultaba desventajoso con relación a la caza y la recolección; por esto es que creo que el sedentarismo en regiones desfavorables para la caza y la recolección fue una actitud de escape frente a la presión de los grupos de cazadores y recolectores. Las migraciones fueron, también y como se dijo, consecuencia de esta presión.

Una vez sedentarios y en mejores condiciones, los seres humanos pudieron darle rienda suelta a su tendencia a la territorialidad; sin embargo las cosas no sucedieron así siempre. De igual manera que en la selección individual no es una buena estrategia combatir sin reglas hasta vencer a todo congénere, y tampoco resulta buena estrategia retirarse en todo combate no ritualizado (recordemos el ejemplo de los halcones y de las palomas), así mismo no es una buena estrategia combatir sin cuartel a cualquier vecino, ni tampoco resulta exitoso retirarse frente a cualquier agresión. Resultan mejor premiadas

las estrategias de compromiso. En este caso, y por la teoría de juegos, sería posible encontrar que las estrategias de compromiso resultan benéficas para los dos grupos, y esta cooperación entre grupos resultará seleccionada.

Las especies que compiten entre ellas por recursos de diversa índole, pueden optar por la especialización, por ejemplo en el diferente uso de las fuentes alimenticias, antes que extinguirse, así mismo, los grupos humanos pueden especializarse produciendo aquello que el otro grupo no produce entrando así en una relación de trato comercial o de cooperación con el otro grupo. Estos grupos cooperantes serán seleccionados positivamente. La cooperación puede extenderse a algunos grupos más. El castigo para los grupos que no cooperen se puede traducir en la conocida guerra, por la cual pueden desaparecer grupos completos del escenario político y social.

Las guerras pueden tener varios motivos; dos de ellos son la traición a la cooperación, y la territorialidad o espectro de influencia de los grupos. Las guerras entran claramente dentro de la selección de grupos. La selección de grupos es la que sostiene todos estos procesos sociales de forma silenciosa. Es la generadora de la diversidad humana, y de la desaparición de civilizaciones completas (extinciones, podríamos llamarlas), junto con la aparición de nuevas civilizaciones. La selección de grupos no desapareció con el surgimiento de las nuevas civilizaciones, por el contrario, late en silencio en los procesos sociales fundamentales: la sempiterna guerra entre los seres humanos, los conflictos de poder, o por el territorio (poder o territorio económico, social, político, moral y religioso, incluso el poder en las comunidades científicas). Finalmente, citando a E. von Holst, Lorenz dice: “Si una vez llegara a haber una sola doctrina salvadora para toda la tierra [...] al momento, sus partidarios se dividirían en por lo menos dos interpretaciones fuertemente antagónicas (una, la verdadera, otra,

¹⁰⁴ CADENA, L. A. Biología y vulnerabilidad humana. *Revista Colombiana de Bioética*. 2009, 4, (2), 131-245, pp. 141, 142.

la herética), y el odio y la guerra prosperarían como antes... porque por desgracia, el hombre es como es¹⁰⁵.

3. Conclusiones

La selección individual, por sí sola, no puede dar cuenta de la cooperación entre *homo sapiens*. La moral, la exclusión, el lenguaje simbólico articulado, la tecnología armanentista, la exclusión y el entusiasmo militante se entrelazan disparando la selección de grupos en *Homo sapiens* hace unos 45.000 años.

El ciclo de un grupo es menor en tiempo que el ciclo generacional promedio de vida de los individuos.

Al ser menor el ciclo de vida del grupo que el ciclo generacional de los individuos, los efectos de la selección individual serán eliminados por los efectos de la selección de grupos.

La baja presión selectiva en los cazadores y recolectores hace que se difunda una diversidad de individuos (cooperadores, desertores, castigadores; etc.) que harán fácil la selección de grupos. El castigo altruista no es tan costoso: los efectos de la “masificación” del castigo hacen que su costo sea relativamente muy bajo, y sea compartido por gran parte de los miembros del grupo.

Bibliografía

- AXELROD, R. La evolución de la cooperación. Alianza Editorial, S. A., Madrid: 1996.
- BORELLO, M. The rise, fall and resurrection of group selection. *Endeavour*. March 2005, 29 (1), 43-47.
- BOYD, R., and RICHERDSON, P. Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups. *Etology and Sociobiology*, 1992, 13, 171-195.
- BOYD, R., et al. The evolution of altruistic punishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 2003, 100 (6), 3531-3535.
- BURKE, J., and ORNSTEIN, R. Del hacha al Chip. Barcelona: Editorial Planeta, S. A., 2005.
- CADENA, L. A. Sobre una nueva propuesta del proceso evolutivo. *Acta Biológica Colombiana*, 2009, 14 S, 217-230.
- _____. Biología y vulnerabilidad humana. *Revista Colombiana de Bioética*, 2009, 4, (2), 131-245.
- _____. Biología, moral y exclusión. *Revista Colombiana de Bioética*, 2007, 2, (2), 203-228.
- _____. Complejidad y vida: algunas reflexiones. *Revista Colombiana de Bioética*, 2006, 1, (2), 127-164.
- CAMBELL, B. Ecología Humana. Salvat Editores, S. A., Barcelona: 1986.
- CARRILLO R. La vida de los cazadores y recolectores, 2011, p. 3 [en línea]. [Fecha de consulta: 27 de septiembre de 2012]. Disponible desde: <http://anatomiadelahistoria.com/wp-content/uploads/2011/10/Cazadores-recolectores.pdf>
- DARWIN, C. El origen de las especies. Madrid: Sarpe, 1983.
- DAWKINS, R. El gen egoísta. Barcelona: Salvat Editores, S. A., 1986.
- DOBZHANSKY, T. Selección natural. *En*: DOBZHANSKY, Th., et al. Evolución. Barcelona: Ediciones Omega, S. A., 1980.
- FIELD, S. Human Altruism: Group Selection Should Not Be Ignored. *Journal Of Social and Evolutionary Systems*, 1998, 21 (2): 125-132.
- FISHER, R. A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford, England: Clarendon Press, 1930, Capítulo 1.
- HALDANE, J. B. S. The cost of natural selection. *J. Genet.* 1957, 55, 511-524.
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behavior. II. *Journal of Theoretical Biology*, 1964, 7, 17-52.
- _____. The genetical evolution of social behavior. I. *Journal of Theoretical Biology*, 1964, 7, 1-16.
- _____. The evolution of altruistic behavior. *The American Naturalist*, Sept-Oct. 1963, 97 (896), 354-356.
- HAUSER, M. La mente moral. Ediciones Paidós Ibérica, S. A., Barcelona: 2008.
- HOPPÁL, M. Shamanic and/or cognitive evolution. *Documenta praehistorica*, XXXIII, 2006, 229-236.
- _____. Natur worship in siberian shamanism [en línea]. Disponible desde: <http://folklore.ee/Folklore/vol4/hoppal.htm>
- LEWONTIN, R. C. The units of selections. *Annual Review of ecology and systematics*, 1970, 1, 1-18.

¹⁰⁵ LORENZ, K. 1981. *Op. cit.*, p. 308.

25. LORENZ, K. Sobre la agresión: el pretendido mal. México, D. F.: Siglo XXI Editores, 1981.
26. _____. El comportamiento animal y humano. Barcelona: Plaza & Janés, S. A., Editores, 1978.
27. MAYNARD SMITH, J. *La evolución del comportamiento*. En *Evolución*, Editorial Labor, S. A., Barcelona, 1979.
28. _____. Group selection. *Quarterly Review of Biology*. Issue 2 (jun. 1976), **51**, 277-283.
29. _____. Evolution and theory of games. *American Scientist*, 1976, **64** (1), 41-45.
30. _____. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J. theor. Biol*, 1974, **47**, pp. 209- 221.
31. MAYNARD SMITH, J. and PRICE, G. R. The logic of animal conflict. *Nature*. November 2, 1973, **246**, 15-18.
32. MAYR, E. *Así es la biología*. Madrid: Editorial Debate, S. A., 1998.
33. _____. The objects of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 1997, **94**, 2091-2094.
34. _____. *La evolución*. En: *Evolución*. Barcelona: Editorial Labor S. A., 1979.
35. MERRELL, R. C. *Historia de la medicina* [en línea]. Disponible desde: http://www.uazuay.edu.ec/profesores_asociados/Historia_de_la_Medicina.pdf
36. MUÑOZ, J. *El proceso evolutivo evoluciona: del genoma al socioma y vuelta*. *Acta Biológica Colombiana*, 2009, **14 s**, 199-216.
37. NIETZSCHE, F. *Genealogía de la moral*. Alianza Editorial, Madrid: 2009.
38. PALACIOS, M. *Violencia y civilidad*. En: Varios autores, *Bioética y Conflicto Armado*. Colección Bíos y Ethos, No 19. Bogotá: Ediciones El Bosque, 2002.
39. PRIMATES SECUESTRADORES DE PERROS [en línea]. [Fecha de consulta: 23 de octubre de 2012]. Disponible desde: <http://www.youtube.com/watch?v=AXkAVZTHHD8>
40. ROSAS, A. Selección natural y moralidad. *Ideas y Valores*, 1986, (132), 53-73.
41. ROWLEY-CONWY, P. *Time, change and the archeology of hunter-gatherers: how original is the "Original Affluent Society"?* En: In *Hunter-gatherers: an interdisciplinary perspective*: Cambridge: Cambridge University Press, pp. 39-72.
42. RUUSILA, V., and PESONEN, M. Interspecific cooperation in human (*Homo sapiens*) hunting: the benefits of a barking dog (*Canis familiaris*). *ANN. ZOOL. FENNICI*. August 2004, **41**, 545-549.
43. TATTERSALL, I. How we came to be human. *En: Becoming Scientific Human. Scientific American. Special Edition*, 2006, **16** (2): 66-73.
44. TINBERGEN, N. *Estudios de etología*, Vol. I. Madrid: Alianza Editorial, 1982.
45. TRIVERS, R. *Reciprocal altruism: 30 years later*. *En: Cooperation in primates and humans: mechanisms and evolution*, Petter Kapler & Carel van Slaik. Berlin: Springer-Verlag, 2006, pp. 67-83.
46. _____. The evolution of reciprocal altruism. *The quarterly Review of Biology*, 1971, **46**, (1), 35-57.
47. WASHBURN, S. L. *La evolución de la especie humana*. *En: Evolución*, Libros de Investigación y ciencia. Barcelona: Editorial Labor S. A., pp. 129-137, 1979.
48. WASSERMAN, M. Los Ocultos Vasos Comunicantes entre el Conflicto Armado y la Ética. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 2002, (100), 443-449.
49. WILLIAMS, George C. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press: Princeton, 1966.
50. WILSON, D. S., and DUGATKIN L. A. Group selection and assortative interactions. *The American Naturalist*, 1977, **149** (2), 336-351.
51. WILSON, D. S., and WILSON, O. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology [en línea]. p. 13. [Fecha de consulta: 16 de agosto de 2012]. Disponible desde: <http://mechanism.ucsd.edu/teaching/philbio/readings/wilsonwilson.rethinking%20sociobiology.inpress.pdf>
52. _____. Evolution "for the good of the group". *American Scientist*. Vol. 96, September-October, 2008, 380-389.
53. WONG, K. The morning of The Modern Mind. *En: Becoming Human, Scientific American. Special Edition*, **16** (2): 74-83. 2006.
54. WYNNE-EDWARDS, V. C. Regulating Systems in populations of animals. *Science, New Series*. Mar. 26, 1965, **147** (3665), 1543-1548.
55. WRIGHT, S. Evolution in mendelian populations. *Genetics*. 1931, **16**, 97-126.