

IMÁGENES EN LA EXPLICACIÓN DEL COMPORTAMIENTO PROSOCIAL HUMANO Y SU EVOLUCIÓN¹

IMAGES IN THE EXPLANATION OF HUMAN PROSOCIAL BEHAVIOR AND ITS EVOLUTION

Catherine Bernal Castro

Universidad Nacional Autónoma de México
biocalilo@gmail.com
Ciudad de México, México

Paulo C. Abrantes

Universidad de Brasilia
pccabr@gmail.com
Brasilia, Brasil

RESUMEN

En este texto rastreamos las imágenes implícitas en la explicación del comportamiento prosocial humano y su evolución, que han direccionado por más de un siglo y medio el pensamiento evolutivo y han generado una influencia dramática en la manera en que se estudia y evalúa el conocimiento de organismos unicelulares, multicelulares, colonias y sociedades. Con el trabajo historiográfico de identificar las imágenes de la naturaleza y las imágenes de la ciencia en las explicaciones sobre la evolución de la cooperación y el altruismo se logra, en parte, reconstruir la actividad científica y entender la dinámica de las teorías imperantes, y su incidencia en el surgimiento y desarrollo de explicaciones alternas a la ortodoxia como la selección de grupo.

Palabras clave: comportamiento prosocial; imágenes de la ciencia; imágenes de la naturaleza; selección de grupo

¹ El presente artículo se ha realizado dentro del proyecto papiit con clave IN402018 titulado Cognición, artefactualidad y representación en la ciencia, cuyo responsable es el doctor Sergio Martínez Muñoz.

ABSTRACT

We trace the presupposed images in the explanation of the human prosocial behavior and its evolution that have led more than a century and a half the evolutionary thought and have generated a dramatic influence in the way in which we have studied and evaluated the knowledge on unicellular and multicellular organisms as well as colonies and societies. With the historiographic work of identifying the images of nature and images of science in the explanations about the evolution of cooperation and altruism, the reconstruction of scientific activity and the understanding of the dynamics of prevailing theories is partially achieved, also its incidence in the emergence and development of alternative explanations to the orthodoxy of group selection.

Keywords: prosocial behavior; science images; nature images; group selection

1. INTRODUCCIÓN

La evolución del comportamiento prosocial es un problema que ha interesado por décadas a biólogos evolutivos, psicólogos, economistas, filósofos, antropólogos y primatólogos: comprender la naturaleza y el origen de fenómenos como el altruismo y la cooperación presentes en la organización biológica continúa siendo un reto para la ciencia. Gracias al interés que despierta este tema contamos con un cuerpo de conocimiento robusto, que hace posible emprender un trabajo historiográfico encaminado a establecer las imágenes implícitas que, a partir de la segunda mitad del siglo xx, dirigieron y ejercieron una influencia dramática en la manera en la que se estudiaron y evaluaron las explicaciones de los patrones sociales en los organismos unicelulares, multicelulares, colonias y sociedades, y que actualmente continúan siendo directrices para diversos programas de investigación en el campo del comportamiento social.

Para el desarrollo de esta investigación seguiremos la propuesta de Abrantes (2016) de identificar las imágenes de la naturaleza como elementos que permiten construir las explicaciones evolutivas del comportamiento social. Se propone que dichas imágenes pueden ser entendidas como filosofías dado que no son sugeridas directamente por la experiencia ni tienen una validación empírica directa. Por su parte, las imágenes de la ciencia están relacionadas con parámetros de validación de la práctica misma de los científicos.

1.1. Imágenes de la naturaleza

La historia de la ciencia proporciona evidencia de que los científicos y los filósofos admiten, consciente o inconscientemente, explícita o implícitamente,

ciertas imágenes de la naturaleza que no pueden ser expuestas directamente a la prueba de la experiencia. Tales imágenes afectan los cortes que hacemos de lo real, nuestras calificaciones de entidades y procesos que varían de una época a otra, lo que se refleja en las teorías llamadas a explicar los fenómenos observados.

La razón para distinguir entre imágenes y teorías es que las primeras son usualmente tácitas y proporcionan la materia prima para los modelos y las metáforas que son líneas generadoras de las teorías. La dinámica de las imágenes de la naturaleza –la forma y el ritmo con ellas se modifican– no es la misma de las teorías científicas. Una imagen de la naturaleza, por su carácter abarcador y por postular entidades y relaciones que se consideran esenciales a la realidad, suele ser más estable que una teoría. De hecho, una sucesión de teorías puede compartir las mismas imágenes.

Una imagen de la naturaleza posee un carácter difuso, incorpora de manera no sistemática una gran cantidad de ideas e intuiciones, de las cuales los científicos no suelen ser conscientes, y es difícil rastrear su origen. Puede resultar de teorías familiares, consolidadas e incorporadas a nuestro conocimiento científico. Generalmente, deriva del sentido común, la experiencia y el lenguaje ordinario, que son fuentes de modelos y metáforas de las que se nutre la imaginación científica. Las imágenes pueden ser (o son) a largo plazo, revisadas o sustituidas, especialmente si los programas de investigación que las presuponen se muestran inadecuados e incapaces de predecir una experiencia. Por lo tanto, también están bajo presión, por así decirlo, de la experiencia.

Ejemplos de imágenes de la naturaleza que se oponen en gran medida son: mecanicismo, por un lado, y dinamismo y materialismo, por otro. La creencia de que todos los fenómenos físicos son manifestaciones de la materia en movimiento representa el supuesto fundamental de la imagen mecanicista de naturaleza que tuvo un papel central en el establecimiento de programas que caracterizaron la modernidad científica. Para el mecanicismo la materia es esencialmente pasiva. Sin embargo, el mecanicismo no era una imagen hegemónica de la naturaleza, ni siquiera en el siglo XVII. Se puede argumentar, por ejemplo, que Newton no era propiamente un mecanicista, sino más bien creía en una naturaleza dinámica y que su actividad se manifiesta en los fenómenos observados, por consiguiente, la centralidad del concepto de fuerza en sus teorías. La tensión que se generaba entre estas imágenes de la naturaleza fue, en varios periodos históricos, uno de los motores del desarrollo científico (y filosófico), y esto sigue siendo cierto en la investigación científica contemporánea.

En los siglos XVIII y XIX se puede distinguir una imagen mecanicista y otra materialista de la naturaleza. Aunque la última tiene algunos elementos en común con el dinamismo, induce un tratamiento especial de los fenómenos relacionados con los seres vivos. El mecanicismo del siglo XVII se muestra inadecuado para explicar los fenómenos en el contexto de lo que más tarde sería llamada “biología”. Este cambio de una imagen mecanicista, que se asoció con la teología natural, a una imagen materialista según la cual la materia no es vista como pasiva, sino más bien, activa y creadora, dio paso a una de las mayores revoluciones en la historia de la ciencia. Esto implicó el reconocimiento de que el orden natural no es fundamentalmente estático y que la naturaleza es más bien el escenario de la aparición, en particular, de nuevas especies biológicas. Este materialismo del siglo XVIII creó las condiciones para que la idea de evolución pudiera consolidarse en el siglo XIX.

1.2. Imágenes de la ciencia

Un concepto correlacionado, y también central para que se puedan explicar varios episodios de la historia de la ciencia, es imagen de la ciencia (o de modo más general, imagen de conocimiento). Este incluye concepciones, no cercanas a la naturaleza, sino a la propia ciencia como una actividad, y tiene un carácter usualmente asistemático y tácito. Puede comprender, por ejemplo, nociones acerca de los métodos adecuados para adquirir el conocimiento científico. O bien un conjunto de criterios para validar las teorías (o cualquier otro producto de la actividad científica), los cuales suelen estar vinculados a la adopción de ciertos valores cognitivos, tales como la adecuación empírica, la sencillez, la coherencia, la capacidad de predicción, etc., que también son componentes centrales de las imágenes de la ciencia. Estas pueden reflejar las intuiciones de los científicos acerca de su práctica habitual, así como las concepciones propuestas por los filósofos.

En este artículo intentaremos mostrar que las imágenes de la naturaleza y las imágenes de la ciencia que hoy asociamos a las explicaciones del comportamiento social son el resultado del encuentro de múltiples elementos en ciertas circunstancias históricas, así como de las ideologías que sustentan los conflictos políticos, sociales y económicos.

Un ejemplo de una imagen realista de la ciencia que tuvo gran importancia histórica fue la doctrina de *vera causa*. Herschel y Whewell distinguían causas hipotéticas de verdaderas y ambos defendían el descubrimiento de *verae causae* (causas verdaderas) como un objetivo de la ciencia, pero propusieron criterios distintos para la aceptación de hipótesis. Herschel exigía que se tuviera evidencia

directa de la causa o evidencia directa de causas análogas como condición para un establecimiento de una vera causa. Además, esperaba que una hipótesis generara predicciones nuevas e inesperadas. Por su parte, Whewell no imponía tales exigencias, pero sí la consiliencia de inducciones proporcionadas por la hipótesis causal. Darwin era un realista y se comprometió con la doctrina de la vera causa, pero era consciente de que la selección natural no podría atender los criterios inductivistas de la comunidad científica inglesa de su época y adoptó, a partir de cierto momento, la consiliencia como criterio metodológico para evaluar esta hipótesis causal como elemento central de su teoría.

2. LA EXPLICACIÓN DEL COMPORTAMIENTO PROSOCIAL: IMÁGENES EN LAS RAÍCES DEL DEBATE

Los estudios sobre la evolución del comportamiento social marcan un aspecto importante en la agenda de las ciencias biológicas, lo cual puede rastrearse desde el inicio de la propuesta darwiniana. El interés central de Darwin no era explicar fenómenos como la cooperación y el altruismo, sin embargo, en su trabajo afrontó estos temas cuando reconoció la dificultad de explicar por selección individual la existencia de las castas neutras y la esterilidad de los híbridos en los insectos sociales, dado que, aun siendo estériles, ayudaban a otros miembros de la colonia mediante actos altruistas. Varias fueron las conjeturas que él ofreció para resolver este problema, entre ellas, la posibilidad de que la selección opere a nivel de familias: esta dificultad "...disminuye o desaparece, en mi opinión, cuando se recuerda que la selección natural puede aplicarse a la familia lo mismo que al individuo, y puede de este modo obtener el fin deseado" (Darwin 2009 263).

Posteriormente, Darwin apeló en su obra de 1871 a la posibilidad de que la selección natural pueda operar a un nivel diferente del individual, al referirse a la ventaja que otorga la presencia de ciertos comportamientos prosociales a un grupo sobre otro, y explicó la desigualdad en la tasa de reproducción en los grupos humanos apelando a la moralidad:

No ha de olvidarse que, aunque un excelente nivel de moralidad apenas otorga ligera ventaja al individuo y a sus hijos sobre los demás individuos de la misma tribu, el aumento del número de hombres dotados de buenas condiciones y el progreso del nivel de moralidad concede ciertamente inmensa superioridad a una tribu sobre otra (Darwin 1966 186).

Teniendo presente estos pasajes podemos establecer que Darwin contemplaba la posibilidad de que la selección natural actúe en un nivel diferente al del

individuo. Sin embargo, nunca abordó explícitamente el problema sobre el nivel en el que opera la selección natural y solo parece recurrir a la selección de grupo (tribus) en unos pocos fragmentos de sus obras. La interpretación que hace de la moralidad nos sugiere dos elementos: la posibilidad de explicar evolutivamente rasgos del comportamiento y la idea de que hay rasgos prosociales que confieren ventajas evolutivas a los grupos. Aunque no usa el término de cooperación o altruismo cuando se refiere a poblaciones humanas, sí emplea palabras como simpatía, bondad, sacrificio, entre otros, que pueden ser relacionados con fenómenos como el altruismo y la cooperación. Darwin concede que estos rasgos pueden generar una ventaja evolutiva al grupo, y en este sentido pueden ser considerados adaptativos.

A tenor de lo expuesto, podemos identificar una imagen de la naturaleza que conduce a suponer que los comportamientos prosociales generan un beneficio al grupo, a pesar del costo que estos puedan acarrearle al individuo. Darwin sugiere que dichos comportamientos pueden surgir de la selección natural, específicamente de la competencia entre los grupos: los que tienen más individuos altruistas presentarían una ventaja sobre los grupos que tienen muy pocos altruistas, por lo tanto, los grupos egoístas estarían destinados al declive, y tendría lugar la evolución de comportamiento de tipo altruista por el beneficio que confiere a los grupos. Sin embargo, la propuesta de Darwin no es robusta totalmente: siguiendo su lógica, el altruismo mejoraría la adecuación del grupo, pero deterioraría la adecuación de los individuos. Definitivamente, con las apreciaciones de que ciertos rasgos “morales” confieren ventajas evolutivas a una tribu sobre otra, Darwin no ofrece una discusión mayor que permita argumentar a favor de una selección de grupo. Como veremos más adelante, la presencia de un rasgo que beneficie al grupo no es razón suficiente para justificar que la selección opera a nivel de grupo.

Dada esta caracterización, es importante mencionar que para autores como Michael Ruse es un error pensar la propuesta de Darwin desde una perspectiva de selección a nivel de grupo. Según él, Darwin solamente apela a la selección de grupo cuando habla de aspectos morales (la moralidad como un carácter de grupo); no buscaba llegar a explicaciones de selección de grupo, sino que se adelantó a lo que se conoce como altruismo recíproco. Según la propuesta de Ruse, los individuos actuarían motivados por los elogios y por las condenas que la tribu o comunidad puedan impartirles; las acciones benevolentes fortalecerían la simpatía y producirían un hábito que se podría transmitir a otras generaciones. Por lo tanto, una preocupación individual tendría una repercusión en el grupo.

Por otro lado, para autores como Borrello, Darwin genera ambigüedad sobre el nivel en el que actúa la selección natural, lo que contribuyó a un ambiente intelectual donde las afirmaciones sobre “el bien de la especie” o “el beneficio de la comunidad” fueron aceptadas sin ser examinadas. A finales del siglo XIX y principio del siglo XX, las explicaciones que los biólogos daban sobre adaptaciones y comportamientos sociales postulaban indiscriminadamente un beneficio para la especie, la comunidad o el grupo. Esto fue ampliamente aceptado sin gran discusión. Lo anterior es una muestra de la potencia de las imágenes, en este caso, la imagen de que los individuos pueden sacrificar su aptitud por el bien del grupo fue, por distintas razones, muy poderosa en contraste con la imagen de que el hombre es fundamentalmente egoísta (los individuos siempre buscan una ventaja personal en la competencia con otros individuos).

Esta última imagen fue aceptada por Thomas Huxley y Herbert Spencer, quienes promovieron y defendieron la teoría de la evolución por selección natural y sus trabajos son clave en el estudio del comportamiento social en humanos. Huxley posiciona por primera vez las consecuencias éticas de la teoría de la evolución por selección natural, y muchas de sus conferencias y ensayos son considerados una piedra angular en el tema de la evolución de la moralidad. Para este autor, la selección natural favorece el predominio de las tendencias egoístas que propician el éxito individual en la lucha por la existencia. Por su parte, Herbert Spencer con la introducción de la frase de “Survival of the fittest” como equivalencia exacta de selección natural acentúa la idea de que la selección opera a nivel del individuo: “Survival of the fittest which I have here sought to express in mechanical terms is that with Mr. Darwin has called natural selection”, or the preservation of favored races in the struggle for life” (I 444-5).

Sin embargo, no todos los biólogos de la época entendieron la propuesta darwiniana de la misma forma como la presenta Huxley; por ejemplo, Kropotkin rechazó los postulados morales de Huxley en su libro *Ayuda mutua: un factor de la evolución*, consolidando una idea de altruismo como un comportamiento que tiene lugar “en grupos pequeños donde reina la ayuda mutua independiente de los lazos de parentesco” (215). Además, observó que las especies en la parte de Asia septentrional, lejos de ostentar una lucha encarnizada por sobrevivir, mostraban una conducta altruista que él definió como “apoyo mutuo” y que en parte ayudaba a contrarrestar las condiciones climáticas hostiles de la zona.

En esta propuesta está presente la imagen de que el comportamiento social genera un beneficio al grupo que le permite su supervivencia. La propuesta de Kropotkin asociada a esta imagen es distinta de la presupuesta por Thomas

Huxley y Herbert Spencer, y fue retomada años después por el ecólogo estadounidense Warder Clyde Allee, quien defendió la idea de que la selección natural no favorece la agresión sino la cooperación entre los animales. Él esperaba que los estudios biológicos inspiraran una sociedad sin jerarquías en la cual la cooperación y el pacifismo fueran la norma. Al contrario de Huxley, creía que la respuesta a las cuestiones morales se podría encontrar en la naturaleza; estaba convencido de que el medio ambiente y la ecología de los organismos son la clave para comprender la vida que se definía por el impulso a cooperar tanto con parientes como con extraños.

Finalmente, desde la propuesta de Darwin, Kropotkin y Allee, podemos identificar una imagen de la naturaleza implícita: los comportamientos prosociales (como altruismo y cooperación) evolucionan por selección natural y dicha selección puede operar a un nivel diferente del organismo: tribu, familia, grupo. Además, la presencia de estos rasgos mejora la supervivencia del grupo, en otras palabras, opera “por el bien del grupo”, un bien entendido como ventaja evolutiva para el grupo o la tribu. Esta imagen será adoptada posteriormente por varios investigadores que buscan caracterizar el grupo como una unidad de selección.

3. CONTINUIDAD Y RUPTURA EN LA EXPLICACIÓN DEL COMPORTAMIENTO PROSOCIAL

3.1. Imágenes en Wynne-Edward

La imagen de que la selección natural favorece conductas “por el bien del grupo” fue enriquecida, desarrollada y formalizada por Wynne-Edwards, quien, apoyado en los modelos iniciales de la genética de poblaciones, propone que las poblaciones de animales utilizan señales hormonales y mecanismos sociales como la defensa del territorio, jerarquías de dominación y agrupaciones que ayudan a regular la dinámica colectiva, y así evitar el uso excesivo de los recursos disponibles.

Si cada especie mantiene una densidad de población óptima de manera autónoma no solo proporcionará las condiciones favorables para su propia supervivencia, sino que ofrecerá automáticamente mejores condiciones a las especies que dependen de ella para su alimentación. Por lo tanto, este sistema no puede basarse en la selección individual, sino que presupone la selección grupal que implica, independientemente de los diferentes grados de gregariedad, que todos los animales se convierten en miembros de sociedades organizadas capaces de proporcionar una competencia convencional.

Para Wynne-Edwards (1962) la selección del grupo es posible porque “las especies animales (y plantas) tienden a agruparse en poblaciones más o menos aisladas que dependen de los recursos alimenticios localizados en un territorio” (19), y de esta manera los grupos conservan los recursos locales y salvaguardan su supervivencia y la de sus descendientes. En este argumento es posible rastrear la imagen de la naturaleza de que rasgos como el comportamiento social pueden evolucionar por el “por el bien del grupo”.

Es importante destacar que la idea de autorregulación del tamaño de la población a través del control demográfico implícitamente conduce a una explicación de la evolución de la sociabilidad: cuando asume que el número de animales de una población puede limitarse, por razones prudenciales, de convenciones que generalmente involucran dominio de territorio, dichas “convenciones homeostáticas” o acuerdos ajustan la densidad de población a un nivel que los recursos alimentarios pueden soportar sin sobrecargarse. Así, si un individuo tiene éxito y gana una propiedad o rango, esto le da el derecho a alimentarse; de lo contrario, deberá emigrar, o correrá el riesgo de morir a manos de depredadores, enfermedades o hambre, dinámica que afecta directamente la tasa de reproducción de la población, e inhibe la reproducción de los adultos excedentes:

The conventional systems are essentially social, and I surmise that this is how sociality originally came to evolve. If so, it gives one a new insight on society, as being inherently competitive and deeply concerned with rank and possessions as status symbols. At the same time societies are brotherhoods, needing collaboration in the observance of conventions and in repelling invaders; they depend on allegiance and the virtues of conformity (Wynne-Edwards 1962 653).

Según Wynne-Edwards, gracias a la selección de grupo se limita o suspende temporalmente la reproducción de algunos individuos, logrando así que no se produzca el colapso de la población por sobreexplotación de los recursos. En su libro *Evolution through Group Selection* (1986), defiende la idea de que el proceso de selección natural, tal como se concebía para su época de manera mayoritaria, era insuficiente ya que no daba cuenta de todos los atributos que han desarrollado los animales, refiriéndose especialmente al fenómeno de la cooperación como universal y que muchas especies han llegado a ser sociales precisamente por las ventajas que reporta este comportamiento. No obstante, para este autor, si la cooperación es buena para el grupo, se debería esperar que la selección operara sobre los grupos, y esto condujera a adaptaciones como la socialidad que incrementaría su aptitud.

Cabe mencionar la conexión entre los modelos matemáticos tempranos de Sewall Wright y el trabajo de Wynne-Edwards: el primero concedió gran importancia a la aptitud relativa, además contempló la posibilidad de rasgos que beneficien a todo el grupo, incluyendo a los individuos que los expresen. Sin embargo, dichos rasgos poseen un costo individual que no se comparte. Como bien lo presenta Borrello, los primeros documentos de la síntesis moderna tácitamente le dieron importancia a la selección de grupo (Dobzhansky; Haldane; Wright). No obstante, a medida que el papel de la adaptación se acentuó cada vez más a través del espectro biológico, muchas de las interpretaciones flexibles sobre la acción de la selección natural se fueron eliminando en ediciones posteriores. Desde la síntesis moderna se asume que las adaptaciones evolucionan por selección natural, y por supuesto aumentan la aptitud de los individuos que las poseen. Esta idea de adaptación es fundamental para la crítica hacia al modelo de la selección de grupos en el periodo de posterior a la síntesis.

3.2. La crítica de Williams

G. C. Williams refutó la imagen asociada a la propuesta de Wynne-Edwards argumentando una carencia e inconsistencia en la justificación de su trabajo: si todos los individuos en una población redujeran su tasa de reproducción debido a los recursos alimenticios limitados, esto podría apoyar dos imágenes distintas: 1) los individuos redujeron su tasa reproductiva para que toda la población pudiera sobrevivir y prosperar (selección de grupo) o 2) cada individuo redujo su tasa reproductiva para evitar su propia muerte, lo cual revela un comportamiento inherentemente egoísta (selección génica). Para Williams, la selección de grupo debe estar presente por defecto en el sentido de que la selección genética o individual no actuaría. A diferencia del modelo de Wynne-Edwards donde es posible que opere la selección de grupo y la selección individual.

A pesar de la formalización que Wynne-Edwards hizo de la selección de grupo, el valor de su pensamiento no se reconoció con facilidad, en parte por la manera como integró sus puntos de vista sobre la selección con su comprensión de la regulación del tamaño de la población, y por la falta de base empírica que demostrara la veracidad y utilidad de su propuesta. Estos elementos incidieron significativamente para que su modelo no fuera reconocido como tal; tendría que esperar dos décadas para que algunos trabajos empíricos sacaran a la luz la importancia de la selección de grupo.

La propuesta de Wynne-Edwards sugería que un proceso genuino de selección del grupo daría lugar a la evolución de un rasgo de grupo (una adaptación).

Sin embargo, la existencia de rasgos que beneficien al grupo no es suficiente para demostrar que estos sean adaptaciones; para ser una adaptación, bajo este punto de vista, el rasgo debe evolucionar por selección natural. El argumento de Williams era que los beneficios grupales no existen, en general, porque el beneficio para el grupo no tendría una historia causal apropiada (véase Brandon 1981, 1995; Sober 1993a y Sober & Wilson).

En su libro *Adaptation and Natural Selection*, Williams percibe “dificultades semánticas” en la tesis de que hay selección en el nivel de grupo y, consecuentemente, adaptaciones relativas a grupos. Se propone resolverlas analizando los conceptos de adaptación y de selección, y su aplicabilidad a diferentes niveles. Lo anterior en un intento por evitar distracciones innecesarias y desarrollar una “ciencia rigurosa para analizar la adaptación”. Él propone una regla básica o (doctrina) según la cual:

... la adaptación es un concepto especial y costoso que debe ser usado solamente cuando es realmente necesario. Cuando tenga que ser reconocido, no debe ser asignado a ningún nivel más alto de organización de lo que es requerido por la evidencia. Al explicar la adaptación, se debe asumir la adecuación de la forma más simple de selección natural, la de alelos alternativos en poblaciones mendelianas, a menos que la evidencia claramente demuestre que esa teoría no es suficiente... (4-5).

Esta regla está claramente asociada a un principio de parsimonia, que podemos reconocer como una imagen de la ciencia relacionada con un principio de simplicidad (como valor cognitivo en la evaluación de teorías científicas).

La aptitud de un grupo sería, para Williams, un “espejismo” (término usado por Sober), un mero “reflejo” de las aptitudes de los individuos situados en niveles inferiores de organización, que sí serían reales. Aunque Sober (1993a), en última instancia, no acompañó a Williams en la identificación de cuáles son los “espejismos”, sí apunta a la importancia de este último por haber reconocido un problema filosófico en biología evolutiva: “... un problema fundacional, y no un problema estrecho y técnico, es necesario aclarar los conceptos de aptitud, selección y adaptación para poder pensar de forma apropiada sobre las unidades de selección” (5).

Asimismo, Sober (1993a) reconoce que Williams sucumbió a otro espejismo, a “la selección génica”, un tipo de reduccionismo que, al apelar al principio de parsimonia, lo llevó a localizar la unidad de selección en el nivel más bajo. Williams defiende, de hecho, el llamado punto de vista del gen, que marcaría el trabajo de las décadas de los 70 y 80 del siglo pasado: “Para explicar la adaptación, debemos dar por sentado la idoneidad de la forma más simple

de selección natural, la que acontece entre alelos alternativos en poblaciones mendelianas” (5). Con esta aseveración incluso los que estudian formas de comportamiento social como el altruismo deben pensar en términos de genes.

Williams afirmó que “sólo el gen es lo suficientemente estable como para ser efectivamente seleccionado” (109), dejando así la selección a nivel de alelos como la regla más importante. También introdujo una manera de probar el proceso de selección grupal en un nivel empírico: “Nuestra búsqueda debe dirigirse específicamente a encontrar adaptaciones que promuevan la supervivencia del grupo, pero son claramente neutrales o perjudiciales para la supervivencia reproductiva individual en la competencia dentro del grupo” (Williams 124).

A pesar de sus divergencias, Sober reconoce que Williams hizo una importante contribución filosófica: “Porque las cuestiones son fundacionales, hay un alcance considerable para cuestiones que son de naturaleza filosófica. Es imposible pensar la controversia en torno a las unidades de selección sin que se piense acerca de la causalidad, explicación y reducción” (1993a 5). En este pasaje, Sober apunta a problemas filosóficos aún más generales (tanto en metafísica y en epistemología), que trascienden las fronteras de la biología e incluso de la filosofía de la ciencia. Mediante estas aportaciones podemos apreciar cómo los filósofos hacen explícitas las imágenes de la naturaleza que los científicos presuponen y aceptan a menudo de modo tácito.

La controversia entre Wynne-Edwards y Williams da paso a uno de los temas más polémicos en filosofía de la biología: las unidades y los niveles en los que opera la selección, especialmente el debate sobre la asignación (o no) de la realidad a los procesos causales en que supuestamente estaría involucrada una unidad de selección. Sober, E. (1993a) escribe acerca de lo que sería la temática central de uno de sus libros: “... es sobre un conjunto de problemas conceptuales que impidieron que se alcanzara claridad en la teoría evolutiva ... Distinguir realidad de ilusión es un emprendimiento característicamente filosófico. También es parte de la actividad corriente de la propia Ciencia” (5-6).

Por su parte, Santilli enfatiza cómo en ese debate se invocan diferentes criterios de individuación para distinguir los niveles de selección. Pabón-Mora y Gonzáles (2018) consideran, a su vez, el problema metafísico de la individuación en el contexto de la evolución de los genes:

La unidad en la evolución orgánica (la especie) se mantiene como un individuo, pero cada uno de los miles o millares de genes de un organismo también poseen su propia individualidad y su propio destino evolutivo, y en consecuencia, la selección natural o cualquier otro factor con capacidad de

modificar el destino evolutivo, tiene dos escalas de acción posibles pero independientes, la organísmica y la génica. Por lo tanto, inferir la evolución de los linajes de genes es una tarea mucho más complicada que las de los propios organismos de los que hacen parte (Pabón-Mora & Gonzáles 178).

Vamos a desarrollar esta cuestión en seguida.

3.3. La cuestión de la individualidad

Lo que Sober (1993a) llama “espejismos” nosotros lo asociamos con distintas imágenes de la naturaleza, aunque no les damos un carácter irreal o falso, como si fueran obstáculos al progreso científico. Ciertamente, toda investigación presupone imágenes de la naturaleza que la orientan e imágenes de la ciencia que afectan el modo en que las hipótesis, teorías, modelos, entre otros, se evalúan (Abrantes 1999, 2004).

Williams deja claro que la selección natural apunta a las propiedades de los individuos y abre el camino a puntos de vista como la selección genética de Dawkins, lo cual demuestra que la imagen “por el bien del grupo” no debería ser una guía para las explicaciones de la evolución del altruismo. La teoría de la síntesis moderna insiste en el hecho de que los beneficios de las adaptaciones son individuales. No obstante, es posible pensar en grupos que formen individuos emergentes, y si estos individuos son capaces de evolucionar, se podría pensar en un sentido de adaptación de grupo². Actualmente, dicha idea genera tensión porque se reconoce que algunos grupos evolucionaron o es probable que evolucionen hacia individuos y se comporten como tales.

Uno de los problemas actuales en biología y filosofía de la biología es la caracterización de individuo. Por ejemplo, se puede considerar a las entidades colectivas como individuos: “Grupos de seres vivos que de alguna manera son como organismos o individuos por derecho propio”. (Godfrey-Smith 2013 18) Hay casos problemáticos que incluyen colonias de hormigas, abejas y líquenes. En otros, parece que el colectivo no cuenta como un individuo biológico, sino que es solo un grupo de individuos en niveles inferiores, por ejemplo, un rebaño de búfalos o un cardumen (Godfrey-Smith 2013). Esto es evidencia de que los límites de los organismos (y los linajes de los que forman parte) son más permeables de lo que a menudo se supone³.

Varias propuestas se dirigen a identificar los requisitos que debería cumplir una entidad para que la selección natural puede actuar, en otras palabras, lo

2 Para una crítica de esta idea, véase Gould & Lloyd (1999).

3 Véase Dupré & O'Malley (2007, 2009).

que se necesita para ser un individuo o agente evolutivo (Bouchard; Clarke 2010). De hecho, el grueso de la discusión que se mueve más allá de la visión darwiniana estándar se ha centrado en dos agentes de este tipo: los grupos “por encima” y los genes “por debajo” (Godfrey-Smith; Haber; Pabón-Mora & Gonzáles; Sober & Wilson).

Teniendo en cuenta el peso contundente de la teoría de Hamilton (1963, 1964), Trivers y Dawkins a partir de la segunda mitad del siglo xx, quisiéramos ser enfáticos en apuntar que el principio de parsimonia (como una imagen de la ciencia) generó una influencia significativa, haciendo que la selección de grupo en los años siguientes se considerara refutada, siendo una razón suficiente para que muchos investigadores de su tiempo no se interesaran por retomarla o recuperarla. La epistemología y la metafísica, en gran parte implícita y tácita, que abarcaban las disquisiciones en términos de unidades de análisis más pequeñas en lugar de mayores explican en parte la fuerza en contra de la selección de grupo. Al parecer durante ese periodo no resultaba provechoso en términos generales y aún detallados pensar acerca de los grupos y sus relaciones con los individuos, lo que hace que los grupos parezcan más efímeros y místicos de lo que realmente son (Hamilton & Dimond). Esta discusión está embebida en un problema filosófico de cómo pensar las entidades supraorganizadas como unidades de evolución, selección e incluso desarrollo.

4. LAS EXPLICACIONES IMPERANTES DEL COMPORTAMIENTO PROSOCIAL A PARTIR DE LA SEGUNDA MITAD DEL SIGLO XX

Después de la segunda mitad del siglo xx una serie de teorías encarnan los referentes imperantes en la búsqueda de explicación sobre la evolución del comportamiento social. La teoría de *fitness* incluso de Hamilton (1963, 1964), el altruismo recíproco de Trivers, Axelrod y Hamilton, y la teoría del gen egoísta de Dawkins se caracterizan por compartir un conjunto de imágenes que tienen como presupuesto común la noción de individuos como conjuntos de genes, cuyo único interés es replicarse a sí mismos (Sober & Wilson).

Las primeras explicaciones demostraron de modo convincente que la cooperación puede ser estable evolutivamente cuando los individuos interactuantes están relacionados genéticamente (Hamilton 1963) y cuando las interacciones son iteradas y los individuos toman turnos de apoyo altruista con sus compañeros (Axerold & Hamilton; Trivers). En otras palabras, comportamientos prosociales evolucionan gracias a que ayudan a los genes a maximizar su aptitud. Claramente, este cuerpo de conocimiento basado en ciertas imágenes

no solo centralizó y direccionó las investigaciones y los debates sobre evolución del comportamiento social, sino que atenuó los estudios sobre selección de grupo por varios años y llegó a ser considerada un modelo refutado.

La intuición básica de Hamilton (1964) estuvo direccionada a entender que el altruismo se mantenía en las poblaciones gracias a que la selección natural no solo actúa maximizando el éxito reproductivo individual, sino que llega más lejos tratando de extender el máximo número de copias de genes de un individuo en generaciones futuras, ampliando de esta manera el concepto de aptitud darwiniana al añadir un componente indirecto debido al éxito obtenido a través de las interacciones con parientes. Definió la aptitud biológica inclusiva como una medida de éxito reproductivo; el modelo describe el comportamiento de las especies cuyos organismos parecen estar tratando de maximizar su "*fitness* inclusivo". En particular, el beneficio de los familiares, incluso a costa de la reproducción individual, podría causar el aumento de genes altruistas porque los individuos relacionados comparten estos genes. La capacidad inclusiva de un gen se refiere al número de copias que pasan a la siguiente generación por un individuo más el número de genes transmitidos por los familiares como resultado del comportamiento hacia ellos.

La propuesta de Hamilton refleja una imagen de la naturaleza abocada a un funcionalismo individual; la condición básica bajo la cual la selección natural favorece un rasgo es que los individuos que llevan genes para ese rasgo son, en promedio, más aptos que aquellos que no lo hacen. Sin embargo, las adaptaciones que posteriormente evolucionan no están diseñadas para maximizar la aptitud personal del individuo, sino más bien su capacidad inclusiva, es decir, la suma de todos los efectos de condición física que tiene en todos sus parientes genéticos, cada incremento o decremento siendo ponderado por el correspondiente coeficiente de parentesco genético (Hamilton 1964). Por lo tanto, el agente adaptativo permanece igual que en la visión darwiniana estándar de adaptación que considera que el individuo maximiza su aptitud.

Aunque la teoría de selección de parentesco ha sido el modelo abanderado para explicar la evolución de comportamientos altruistas en animales, a lo largo de la escala evolutiva se presentan muchos comportamientos altruistas que no implican relaciones de parentesco, y que requieren ser explicados. En este sentido Trivers propone, desde un enfoque complementario a la selección de parentesco, que un comportamiento altruista o cooperativo puede convertirse en un comportamiento condicional (condicionado a la reciprocidad) para poder tener éxito adaptativo. En la década de 1970 mostró cómo otros tipos de interacciones sociales como el altruismo recíproco, el conflicto entre padres

e hijos, la selección sexual y la inversión de los padres podrían influir en los cambios en las frecuencias genéticas.

Las explicaciones del altruismo recíproco de Trivers fueron desarrolladas posteriormente por Axelrod y Hamilton y popularizadas por Dawkins a través de su integración con la teoría evolutiva de juegos, especialmente con el modelo del dilema del prisionero. Desde esta perspectiva, se genera una imagen de la naturaleza donde el fenómeno social se entiende como un comportamiento estratégico que permite describir patrones de conflicto y cooperación entre individuos racionales que toman decisiones por interés propio. Además, aportó modelos y evidencias empíricas de cómo el altruismo podría proliferar en interacciones entre individuos.

Para representar la cooperación como una estrategia evolutiva estable fue necesario recurrir al dilema del prisionero en su versión iterativa: la estrategia TFT (“Tit For Tat” en inglés; traducido como “toma y dame”), que consiste en cooperar en la primera interacción del juego y después actuar como actuó el oponente en la ronda anterior (de este modo, se castiga a quien no coopera y se recompensa al que sí lo hace). Si se mantiene como una estrategia tipo TFT queda implícito que, en juegos iterados, la estrategia individualista de defección (que busca la maximización en el corto plazo) no funciona porque, cuando la probabilidad de volverse a encontrar es alta, los agentes no estarán dispuestos a ser explotados y repelerán la traición; por lo tanto, si se coopera una vez, lo más probable es que se cooperará en las siguientes ocasiones.

Por su parte, Dawkins se dio cuenta de que la teoría de selección de parentesco desarrollada por Hamilton involucraba que los genes podían transmitir copias de sí mismos a la próxima generación por una vía imprevista. Esto le permitió proponer las metáforas de los genes como “replicadores” y los individuos como “vehículos” que utilizan los genes para su transmisión. En este sentido, los genes como modificaciones que son toleradas por la selección natural tienen continuidad evolutiva, pero los individuos son efímeros. Así Dawkins formula una explicación de las bases de la conducta desde una perspectiva del gen, asumiendo que la evolución opera por selección natural y que la supervivencia diferencial de los “más aptos” depende de los genes que son las unidades de información hereditaria y el nivel en el que actúa la selección natural.

Es importante mencionar que los postulados de Hamilton y Trivers no solo fueron ampliamente difundidos por Dawkins, sino que E. O. Wilson (1975) también desempeñó un papel importante en ello: dichos referentes se convirtieron en las bases de la sociobiología, que introdujo una imagen o punto de vista del gen a las ciencias humanas. Esta escuela de pensamiento, centrada en

el estudio sistemático de las bases biológicas del comportamiento, pretendía establecer su significado funcional preguntándose cómo los animales habían sido seleccionados para comportarse de manera particular (Laland & Brown). A pesar de que la sociobiología se mantuvo abiertamente en el campo de la evolución darwinista, al intentar justificar que el comportamiento social humano, al igual que en otros animales, está sujeto a la selección natural y a la herencia biológica, generó fuertes controversias académicas en la década de 1970 específicamente por el tratamiento dado a la conducta humana.

4.1. Imágenes de la naturaleza y la ciencia asociadas a las explicaciones imperantes del comportamiento social

La imagen de la naturaleza que queremos destacar de las teorías predominantes en la segunda mitad del siglo xx sobre el comportamiento social (selección de parentesco, cooperación y conflicto, y la teoría de juegos) corresponde a un funcionalismo individual. Dado que dichas teorías mantuvieron su enfoque a nivel de los organismos individuales como la unidad primaria de análisis (Damuth y Heisler; Wismatt), desde este punto de vista, que es el usual, los individuos entran en los sistemas sociales, o se mantienen en ellos, basados en la ventaja en aptitud que reciben del grupo. En consecuencia, dentro de los grupos sociales, el interés individual promueve conflictos y la evolución de las estrategias de engaño (Axelrod & Hamilton; Smith & Price).

La cohesión del grupo depende del grado en que los individuos alinean sus intereses, sumado con el grado de relación entre los miembros (regla de Hamilton). Sin embargo, a pesar de que estas condiciones y sus efectos resultantes que aparecen de forma ubicua en todos los sistemas sociales, no se ha dado una explicación universal cómoda para muchos otros fenómenos sociales, por ejemplo, aquellos que implican relaciones sin parentesco en grandes grupos o relaciones cooperativas entre diferentes especies.

Por otra parte, las teorías dominantes en la segunda mitad del siglo xx, arraigadas en los fundamentos de la síntesis moderna, asumen que un rasgo altruista se puede explicar a través de modelos con una perspectiva génica, en la que el individuo es entendido como un conjunto de genes cuyo objetivo es replicarse a sí mismo. Presentaremos a continuación dos imágenes de la ciencia asociadas a esas teorías dominantes durante las décadas de 1960 a 1980.

Los postulados de Hamilton, Trivers y Dawkins prevalecieron durante la segunda mitad del siglo xx, y componen una imagen que concibe a los individuos como conjuntos de genes cuyo único interés es replicarse a sí mismos con miras a maximizar su aptitud. En esta imagen de la ciencia el conocimiento

de los objetos y procesos en un nivel jerárquico inferior (el genético) ayuda a reconstruir lo que se pasa a niveles más altos y suministra una comprensión exhaustiva de estos (esta imagen excluye referencia a propiedades emergentes o una causación multinivel). Lo anterior nos permite asociar estas propuestas con un tipo de reduccionismo, caracterizado por buscar explicaciones omni-comprendivas desde los niveles inferiores de organización de los seres vivos. En este caso, según las teorías imperantes en las décadas de 1960 a 1980, para determinar cuándo evoluciona una conducta social es suficiente conocer a nivel genético los costos y los beneficios a los cuales se ven expuestos los individuos interactuantes. Esto implica que un fenómeno tan complejo como la cooperación se considere, en últimas, una mera dinámica del nivel genético.

En síntesis, la cooperación se explicó usando solamente las entidades y procesos de nivel más bajo que pueden ser definidos sin referencia a ninguna otra entidad o proceso, dando como resultado una explicación genética de los rasgos fenotípicos (características estructurales o comportamientos). Para demostrar que los genes explican la expresión de un rasgo, el genotipo es modelado jerárquicamente como *loci* múltiple en el cual pueden ocurrir diferentes alelos. Se utilizan las leyes (estadísticas) de la transmisión de genes para demostrar que un conjunto particular de genes (alelos) está estadísticamente asociado con un rasgo (Sarkar).

Claramente esta imagen de ciencia tiene grandes implicaciones para el entendimiento de fenómenos como la cooperación y el altruismo. Una investigación bajo este principio genera una simplificación del fenómeno social, y caerá probablemente en un determinismo genético, perdiendo de vista la complejidad que presenta la evolución de comportamientos sociales, en palabras de Corning:

The crux of the debate, however, has to do with the evolution of complexity. An individualistic, gene-centered theory seems insufficient to account for the evolution of more complex, multileveled biological systems over time... Thus, a major challenge for evolutionary theory is to develop a better understanding of cooperation and complexity in the natural world (2).

5. EL RESURGIMIENTO DE LA SELECCIÓN DE GRUPO

5.1. Imágenes en E. Sober y D. S. Wilson

En el recorrido anterior, podemos observar que el pensamiento biológico ha ofrecido resistencia a la idea de la selección de grupo debido a las imágenes imperantes en la segunda mitad del siglo xx. A finales de los años setenta

investigadores como David S. Wilson (1975), Michael Wade (1978, 1979), Dan Cohen e Ilan Eshel, y Carlo Matessi y Suresh Jayakar reexaminaron de manera independiente modelos de la selección de grupo y recuperaron imágenes del final del siglo XIX y principios del XX que habían sido rechazadas. Además filósofos de la biología (Griesemer & Wade; Hull; Lloyd 1988; Mishler & Brandon; Sober 1993b; Sober & Lewontin 1982) también se involucraron gradualmente en los debates de selección grupal, que caen bajo la denominación de selección multinivel. Esto ayudó a que se convirtiera en una visión respetable en la filosofía de la biología (Lloyd 2001; Okasha 2006).

Uno de los protagonistas en el resurgimiento de la selección de grupo fue D. S. Wilson, quien por varios años trabajó en un modelo de selección de rasgos (utilizó el término “rasgos de grupo” para destacar que los individuos pertenecen al mismo grupo por sus interacciones, no porque estén juntos). Demostró que incluso cuando un altruista pierde aptitud en relación con un egoísta dentro de cada grupo, la variación en la aptitud entre los grupos favorece a los grupos con más altruistas y puede anular la variación en la aptitud dentro de cada grupo y beneficiar a un egoísta sobre un altruista.

Para comprender las implicaciones de esta forma de selección de grupo, Sober y Wilson presentaron un modelo formal que buscaba dar respuesta a las críticas esgrimidas inicialmente por Hamilton. Con un ejemplo sencillo muestran cómo el altruismo no resulta ser un rasgo adaptivo de los individuos, pero sí del grupo. Ellos proponen que la selección natural puede actuar simultáneamente en los distintos niveles de la jerarquía de los sistemas biológicos: entre los genes dentro de los individuos, entre los individuos dentro de los grupos de individuos, entre los grupos dentro de las poblaciones e incluso en niveles más altos.

En su artículo “Evolución ‘por el bien del grupo’”, Wilson y Wilson afirman que, en cada nivel de la jerarquía, la selección natural beneficia un conjunto distinto de adaptaciones: “La selección entre grupos dentro de la población total favorece las conductas que aumentan la eficacia biológica relativa del grupo, aunque estas conductas también puedan tener un efecto negativo a una escala todavía mayor (2009 147)”. Así, al generarse una adaptación en un nivel x , se requiere un proceso correspondiente de selección en ese nivel que no está completamente determinado por las presiones de selección a niveles más bajos.

Con el resurgimiento de la selección de grupo, la imagen “por el bien del grupo” se modificó y solidificó con la propuesta de Sober y Wilson. Es importante destacar que no se busca defender que cada rasgo sea el resultado de presiones selectivas que operan en un solo nivel, sino que este puede estar simultáneamente sujeto a presiones selectivas en distintos niveles. En la actua-

lidad estos postulados reciben el nombre de teoría de la selección multinivel (SMN), y muchos biólogos sostienen que esta constituye una propuesta sólida y bien sustentada por la evidencia empírica (Lehmann & Keller; Nowak; Okasha 2006; Sober & Wilson; West, Griffin & Gardner 2007, 2008; Wilson & Wilson).

Las aproximaciones teóricas contemporáneas a la selección de grupo han permitido ampliar nuestra comprensión sobre los procesos que pueden dar forma a las conductas altruistas y cooperativas que están tan extendidas en la jerarquía biológica. En lo específico, propuestas como la SMN cuestionan la imagen de la evolución centrada en el gen (frecuente en los modelos clásicos), por lo que al hablar de “adaptaciones” es necesario comprenderlas no como respuestas definitivas a retos biológicos absolutos (por ejemplo, la replicación de genes individuales), sino como resultados del equilibrio dinámico que se establece entre las presiones selectivas que operan en diferentes niveles.

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

E. Sober y D. S. Wilson plantean un “verdadero” pluralismo en biología evolutiva en el que las teorías de la aptitud inclusiva, de juegos evolutiva y del gen egoísta no se perciben como opciones rivales que recurren a diferentes procesos, al contrario, pueden ser entendidas como “teorías que se presentaron como alternativas a la selección de grupos son sólo diferentes formas de considerar la evolución en poblaciones estructuradas como grupos” (98).

5.2. Selección de grupo en la teoría de la doble herencia

Boyd y Richerson (1985) proponen la teoría de la doble herencia que expresa una relación entre las formas de transmisión de información genética y cultural. La publicación inicial de su trabajo en la década de 1980 generó controversia en gran medida por introducir la cultura como un factor decisivo en la evolución de ciertas especies⁴. Definen *cultura* como:

⁴ Su teoría se desarrolla principalmente para explicar la evolución humana. No obstante, puede tener un alcance mayor, en parte por la “flexibilidad” en sus conceptos, como es el caso de la definición de cultura.

... información, almacenada básicamente en cerebros (aunque puede también ser codificada en objetos materiales, como artefactos) y transmitida de individuo a individuo en una población a través de procesos de aprendizaje social que incluyen la imitación, la enseñanza, etc. (Richerson & Boyd 2005 5).

Indubitablemente los seres humanos presentan particularidades: son (ultra) sociales pues cooperan en grandes grupos de individuos no emparentados y (ultra) culturales dado que acumulan cultura de una generación a otra, de una manera que ninguna otra especie presenta. Esto equivale a decir que la cultura se ha convertido, a partir de un cierto punto en el linaje homínido, en otro sistema de herencia, que actúa en conjunto con el sistema genético de herencia. La capacidad psicológica necesaria para que la cultura se acumule de una generación a otra es el aprendizaje social por imitación fidedigna.

Los efectos más importantes de la coevolución gen-cultura son las características psicológicas que subyacen a nuestra ultrasociabilidad. Esta ocurre más allá de la relación entre parientes o en grupos con un pequeño número de integrantes. De esta propuesta emana una imagen de hombre ultracultural asociada a la de un hombre ultrasocial. Las predisposiciones psicológicas que posibilitan fundamentalmente la ultrasociabilidad humana son el sesgo conformista, la predisposición a castigar a aquellos que ofenden las normas sociales adoptadas por su grupo y la sensibilidad a marcadores simbólicos.

En la literatura especializada, la predisposición a castigar incluso cuando no se está afectado directamente por la deserción o el engaño por parte de otro individuo es llamada “reciprocidad fuerte”. La reciprocidad se dice “débil” cuando el comportamiento cooperativo se basa en una expectativa de reciprocidad en interacciones repetidas entre dos individuos. La reciprocidad débil incluye, además del altruismo recíproco, la reciprocidad indirecta, en la cual el altruista toma en consideración informaciones acerca de la reputación de aquellos con los cuales interactúa, para aumentar la probabilidad de que su comportamiento sea dirigido a otros altruistas, y no a desertores u oportunistas. El conformismo, a su vez, hace que los grupos sean homogéneos en cuanto a comportamientos y reduce los costos individuales del castigo.

La combinación entre el sesgo conformista y la reciprocidad fuerte son factores que mantienen la variación (cultural) entre grupos, a pesar de una posible migración de individuos de un grupo a otro. Los marcadores simbólicos también desempeñan un papel fundamental en el mantenimiento de la variación entre grupos, pues a medida que estos aumentan, se hace imposible saber quién es o no del grupo con base simplemente en la memoria de las interacciones que se tiene con otros individuos.

Para la teoría de la doble herencia, la cultura no es solo una causa próxima a la plasticidad conductual humana, sino también una causa última de nuestra psicología. Según esta teoría, estamos dotados de dos conjuntos de predisposiciones innatas: a) instintos sociales, que compartimos con otros animales sociales, fundados en la selección de parentesco o en la reciprocación, y b) instintos tribales, que resultaron de la coevolución gen-cultura en sociedades con una organización social más compleja (tribus), incorporando individuos no relacionados genéticamente (no emparentados), o de los cuales no es posible esperar la reciprocación.

Esta psicología “innata”, que provee las condiciones para que se dé la cooperación a gran escala, incluye también la predisposición al uso de marcadores simbólicos, las expectativas de regulación social basadas en normas morales, la tendencia a buscar recompensas y a evitar sanciones o emociones como la culpa y la vergüenza, así como el sesgo conformista en la transmisión cultural, entre otros. En palabras de Gintis “La sociedad humana es una construcción cultural que proporciona el entorno para que se produzca en los individuos los cambios genéticos que mejoran la adaptación” (885). Por lo tanto, el altruismo sería una de las características más relevantes para promover la supervivencia de la especie.

La cooperación a la que se refiere la propuesta de Richerson y Boyd es interna a cada grupo cultural, y no es usual entre grupos, nivel en el que prepondera el conflicto, que puede llegar a la forma extrema de la guerra, aunque no necesariamente. El conflicto constituye paradójicamente un elemento crucial de la teoría que proponen para explicar la cooperación. La selección natural solo puede efectivamente actuar a nivel del grupo si tenemos variación (cultural entre grupos) y competencia entre grupos⁵.

El mantenimiento de la variación entre grupos culturales está garantizado, aunque ocurra migración entre ellos, por el sesgo conformista y por los marcadores simbólicos. Esto hace que la selección a nivel del grupo tenga una intensidad inusual en la evolución humana, aunque puede ser en general despreciada como factor causal en la evolución de otras especies. La cooperación entre los miembros de un grupo cultural reduce la intensidad de la selección en ese nivel, es decir, internamente a cada grupo. Al mismo tiempo, el conflicto entre grupos culturales aumenta la intensidad de la selección a nivel del grupo.

5 Para una crítica de esta visión, véase Abrantes (2014).

Finalmente, la teoría de la doble herencia fortalece las imágenes asociadas a la selección de grupo o, más precisamente, de la selección en múltiples niveles en la evolución humana. El efecto más importante de esto, como hemos dicho antes, ha sido la evolución de la cooperación a gran escala (la ultrasociabilidad) en el linaje homínido.

5.3. Imágenes de la ciencia en la modelización del comportamiento prosocial

En este texto hemos rastreado varias propuestas sobre la evolución del comportamiento prosocial: iniciamos con Darwin, quien entiende que los grupos con mayor presencia de individuos que se ayudan entre sí tendrían ventaja sobre aquellos en los que sus integrantes no lo hacen. Posteriormente, Wynne-Edwards se percató de que la selección individual es limitada y formaliza su idea de que aquellos grupos que mejor pueden autorregularse tendrían una ventaja evolutiva, propuesta cuestionada por George C. Williams y Richard Dawkins, quienes defienden vigorosamente la idea de que la selección natural es siempre, o en su mayor parte, selección para y contra genes aislados, apelando a la simplicidad que prefiere el nivel más bajo posible de análisis. Como consecuencia de estas críticas, y teniendo como telón de fondo el advenimiento de la síntesis moderna, se da un giro hacia la construcción de modelos formales basados en alelos para la difusión del altruismo o el egoísmo. Dichos modelos deberían predecir correctamente los cambios de frecuencias genéticas:

The Modern Synthesis received from Mendel a workable conception of the mechanism of heredity. But as important as this contribution was, the role of Mendelian “factors” was more profound. Not only did Mendelism succeed in filling in a missing link in the three-part structure of variation, selection, and transmission; it also provided a canonical form in which all evolutionary processes could be characterized. Evolutionary models must describe the interactions of diverse forces and phenomena. ... Change in gene frequencies is the “normal form” in which all these aspects are to be represented, and so genes might be termed the canonical objects of evolutionary theory. Evolutionary phenomena can be distilled into a tractable mathematical form by treating them as preeminently genetic (Sober & Lewontin 158)⁶.

6 Sober y Lewontin asumen que los modelos de procesos evolutivos que se ajustan a la visión de la selección génica, que permite una cierta computarización, a menudo falsifican las causas de la evolución. “The reason is that genic selection coefficients are artifacts, not causes, of population dynamics. Since the gene’s eye point of view exerts such a powerful influence both within biology and in popular discussions of sociobiology, it is important to show how limited it is...” De ninguna manera, de estos modelos se puede deducir que su caracterización capture todo lo que es biológicamente significativo. En particular, la adecuación computacional de los modelos genéticos deja abierta la cuestión de si también identifican correctamente las causas de la evolución. La forma canónica de los modelos ha alentado a muchos biólogos a pensar en toda la selección natural como selección génica.

A continuación analizaremos algunas concepciones de los científicos acerca de la modelización de sus teorías y su incidencia en el surgimiento y desarrollo de las explicaciones sobre el comportamiento prosocial a partir de la segunda mitad del siglo pasado.

Las explicaciones basadas en los cambios de las frecuencias alélicas, que eran fácilmente expresadas en un modelo matemático, colonizaron rápidamente las teorías biológicas de la evolución e impusieron un estilo de trabajo. Por ejemplo, Hamilton (1963) es enfático en señalar que la propuesta de Wynne-Edwards, según la cual los comportamientos de los animales son producto de la adaptación del grupo más que del individuo, debía ser tratada con cuidado siempre y cuando no esté soportada por modelos matemáticos:

The explanation usually given for such cases and for all others where selfish behavior seems moderated by concern for the interests of a group is that they are evolved by natural selection favoring the most stable and co-operative groups. But in view of the inevitable slowness of any evolution based on group selection compared to the simultaneous trends that can occur by selection of the classical kind, based on individual advantage, this explanation must be treated with reserve so long as it remains unsupported by mathematical models (354).

Hamilton señala la importancia de los modelos matemáticos en las explicaciones evolutivas del comportamiento social, evidenciando una ausencia de dicha modelización en la propuesta de selección de grupo. Sin duda, el desarrollo de modelos matemáticos formales ha desempeñado un papel fundamental en los estudios sobre comportamiento, dado que permiten capturar las relaciones de dependencia entre ciertos factores clave como el parentesco, la tasa de migración y el mantenimiento de las interacciones cooperativas en una población (por ejemplo, Axelrod & Hamilton; Boyd et ál.; Boyd & Richerson 1985; Dugatkin, entre otros). También Calcott argumenta que los modelos formales sobre cooperación y altruismo resultan útiles porque presentan un amplio margen de generalización dado por su capacidad de producir predicciones a partir de la abstracción del comportamiento y sus mecanismos. Además, esta capacidad es particularmente útil al analizar conceptos como el de *fitness*, ya que es posible construir generalizaciones muy amplias que apliquen a su cálculo en poblaciones y organismos muy diversos. Se concluye que gran parte de la capacidad explicativa de estos modelos proviene precisamente de la amplitud que adquieren por el método de abstracción.

En este sentido, Hurford señala que la selección de parentesco y el altruismo recíproco postulan modelos idealizados y condiciones simplificadas; la gran ventaja de esas idealizaciones es que los modelos pueden ser tratados con un

análisis matemático preciso o, en su defecto, mediante simulación por computador, lo que se ha mostrado fructífero en las ciencias.

Teniendo en cuenta la relevancia de los modelos matemáticos, es importante mencionar que se han realizado varias críticas a la estructura de los modelos formales de las teorías de *fitness* inclusivo y el dilema del prisionero. Una de ellas es que consideran a los organismos como separados de un grupo (Gordon). Dichos modelos no alcanzan a contemplar las interacciones ecológicas de los individuos dentro del grupo y con su medio ambiente, dejando de lado aspectos tan importantes como las relaciones sociales. Los estudios empíricos sobre la cooperación en los grupos de animales revelan redes de interacciones que no son fáciles de enmarcar en modelos como los que presenta la teoría evolutiva de juegos. Finalmente, para estos modelos el medio ambiente y el desarrollo son factores secundarios, subsumidos en coeficientes de selección, que con diversos parámetros poblacionales son manipulados en modelos matemáticos. Las variables dependientes en tales modelos son cambios en las frecuencias de alelos alternativos

Por su parte, Boyd & Richerson (1985) y McElreath & Boyd promueven la importancia del desarrollo de modelos matemáticos simples para comprender procesos indiscutiblemente complejos como la evolución humana. Lo que se esperaría de la actividad científica es que construya “modelos realistas” que reflejen la complejidad de los fenómenos:

El estudio de fenómenos diversos y complejos como la evolución orgánica requiere teorías complejas, involucrando múltiples niveles, pero ... tales teorías son mejor construidas sobre la base de una herramienta que incluye una colección diversa de modelos simples, porque los modelos individuales de esta caja de herramientas están diseñados para proporcionar comprensión (*insight*) en sólo aspectos seleccionados de un todo más complejo, ellos son necesariamente incompletos. Sin embargo, los estudiantes de fenómenos complejos objetivan una teoría razonablemente compleja por el estudio de muchos modelos simples relacionados (Boyd & Richerson 1985 397).

Richerson y Boyd argumentan que los modelos complejos tienen las siguientes desventajas:

- son difíciles de comprender;
- no son adecuados para manejar procesos que, además de complejos, presentan gran diversidad, como es el caso de los procesos evolutivos y, en general, aquellos estudiados por las ciencias sociales;
- es difícil, cuando no impracticable, explotar las implicaciones de modelos complejos, pues ellos emplean un gran número de variables y

presuponen un número aún mayor de relaciones entre ellos. Las ecuaciones involucradas en estos modelos no tienen soluciones exactas y debemos completar con métodos numéricos. Incluso si disponemos de computadores poderosos, esto puede demandar mucho tiempo y tener un costo alto.

En consecuencia, a favor de modelos simples argumentan:

- estos ayudan a “disciplinar nuestras intuiciones”. Dadas nuestras limitaciones cognoscitivas, las intuiciones a menudo conducen al error cuando tratamos precisamente con sistemas y procesos complejos. Los modelos simples impiden que el científico se pierda en los detalles de una complejidad poco tratable, dejando a un lado lo que es relevante en el fenómeno que estudia;
- permiten evaluar si nuestras descripciones son sólidas desde el punto de vista deductivo, revelando inconsistencias que son usuales en el lenguaje común. Por lo tanto, funcionan como prótesis para nuestras mentes;
- señalan las propiedades genéricas de procesos que envuelven dimensiones diversas, como es el caso de la evolución de la ultrasociabilidad humana.

Sin embargo, reconocen que los modelos simples tienen un poder predictor limitado ya que son idealizados y poco realistas. La construcción de modelos complejos se justifica, por lo tanto, en aplicaciones prácticas, cuando la predicción es un objetivo ineludible (este es el caso en meteorología). Pero no siempre ese objetivo es alcanzable, ya sea porque no hay computadores suficientemente poderosos o por la falta de datos empíricos para alimentar los modelos complejos en simulaciones computacionales. En esos casos, ganamos poco en desarrollar modelos complejos y sacrificamos demasiado nuestra comprensión de los procesos involucrados.

Richerson y Boyd son explícitos en defender una imagen de la ciencia según la cual el poder predictor no puede ser privilegiado en detrimento del poder explicativo y de la comprensión, que constituyen, para ellos, los objetivos centrales de la actividad científica. En sus investigaciones, estos autores emplean modelos y herramientas matemáticas usados, por ejemplo, en la genética de poblaciones o en teoría de juegos para estudiar las condiciones en las que el aprendizaje social en humanos es adaptativo y posibilita la acumulación cultural. En estos modelos, varios parámetros son manipulados en situaciones idealizadas: la rapidez con que el ambiente cambia; el número de estados y la modalidad del cambio ambiental (discreta o continua); los genotipos para los que aprenden

individualmente, para los imitadores o para ambos, que se supone existen en la población; las reglas empleadas en el aprendizaje social (que estipula a quien se imita y cuando), y los costos del aprendizaje individual y social, entre otros.

El enfoque poblacional, que constituye para ellos la esencia misma del darwinismo, permite que se trate no solo de los procesos que ocurren en los individuos, sino también de sus efectos en la población. Esta aplicación a diversos procesos y niveles ofrece oportunidades para que las ciencias sociales y la biología evolutiva se acerquen.

CONCLUSIONES

La identificación y la evaluación de las imágenes de la naturaleza y las imágenes de la ciencia nos permitieron reconstruir la actividad científica alrededor del comportamiento social, especialmente de las explicaciones sobre la evolución de la cooperación y el altruismo en el siglo xx. Ciertamente, esta investigación no agota todas las imágenes que puedan ser rastreadas en este campo; aún queda un arduo trabajo por realizar que contribuiría sin duda a la historiografía en este campo.

A lo largo del artículo desarrollamos la *imagen de la naturaleza* “por el bien del grupo” exponiendo cómo esta imagen guió la actividad científica por décadas e incorpora una gran cantidad de ideas e intuiciones de las cuales los científicos no siempre fueron conscientes. La imagen “por el bien del grupo” no fue inmutable; al contrario, con el paso de los años fue revisada y sustituida, evidenciando así su naturaleza discontinua y su carácter difuso.

Por otro lado, *las imágenes de la ciencia* aquí expuestas mostraron las concepciones que los científicos tienen de la propia ciencia, como es el caso del principio de parsimonia que actuó como criterio de validación de las teorías imperantes a partir de la segunda mitad del siglo xx. Así mismo, desarrollamos las concepciones que tienen los científicos acerca de los métodos para la adquisición del conocimiento científico discutiendo, por ejemplo, las implicaciones del empleo de modelos simples y complejos en las explicaciones de la evolución del comportamiento social. Estas imágenes de la ciencia nos ayudan a entender las decisiones que toman los científicos respecto a aceptar o no ciertas líneas de investigación sobre el comportamiento prosocial, así como las heurísticas que adoptan para construir sus explicaciones, modelos y teorías.

Creemos que la identificación de las imágenes de la ciencia y de las imágenes de la naturaleza sirve como punto de partida para análisis históricos y filosóficos más detallados; sin duda una perspectiva historiográfica tiene mucho que aportar a la filosofía de la ciencia y a su vez la filosofía de la ciencia a la historiografía.

TRABAJOS CITADOS

- Abrantes, Paulo. "Analogical reasoning and modeling in the sciences". *Foundations of Science* 4.3 (1999): 237-270. <http://repositorio.unb.br/handle/10482/13751>. Traducción en español: "Razonamiento analógico y modelado en las ciencias". *Psicología cognitiva y filosofía de la mente: pensamiento, representación y conciencia*. Eds. Duarte, A. Eduardo, R. (orgs.). Buenos Aires: Alianza, 2003. 55-98.
- _____. "Models and the Dynamics of Theories". *Philosophos* 9.2 (2004): 225-270.
- _____. "Conflito e cooperação na evolução humana". *Ciência & Ambiente* 48 (2014): 289-301. <http://repositorio.unb.br/handle/10482/19401>.
- _____. *Imagens de natureza, imagens de ciência*. 2.^a ed. Rio de Janeiro: EDUERJ, 2016.
- Allee, W. C. *The Social Life of Animals*. London: Heinemann, 1938.
- Axelrod, R. y W. D. Hamilton. "The Evolution of Cooperation". *Science, New Series* 211.4489 (1981): 1390-1396.
- Borrello, M. *Evolutionary Restraints: the Contentious History of Group Selection*. Chicago: The University of Chicago Press, 2010.
- Bouchard, F. "What Is a Symbiotic Superindividual and How Do You Measure Its Fitness?" *From Groups to Individuality: Evolution and Emerging Individuality*. Eds. Frederic Bouchard y Philippe Huneman. Cambridge: MIT, 2013.
- Boyd, Robert, Herbert Gintis, Samuel Bowles y Peter Richerson. "The Evolution of Altruistic Punishment". *National Academy of Sciences of the United States of America* 100.6 (2003): 3531-3535. doi.org/10.1073/pnas.0630443100.
- Boyd, R. y P. Richerson. *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago: The University of Chicago Press, 1985.
- _____. *The Origin and Evolution of Cultures*. Oxford: Oxford University Press, 2005.
- Brandon, Robert N. "Biological Teleology: Questions and Explanations". *Studies in History and Philosophy of Science* 12.2 (1981): 91-105.
- _____. *Adaptation and Environment*. Nueva Jersey: Princeton University Press, 1995.

- Calcott, B. "The Other Cooperation Problem: Generating Benefit". *Biology and Philosophy* 23.2 (2008): 179-203.
- Clarke, E. "The Problem of Biological Individuality". *Biological Theory* 5.4 (2010): 312-325. doi.org/10.1162/BIOT_a_00068.
- Cohen, D. e I. Eshel. "On the Founder Effect and the Evolution of Altruistic Traits". *Theoretical Population Biology* 10.3 (1976): 276-302.
- Corning, Peter A. *Holistic Darwinism: Synergy, Cybernetics, and the Bioeconomics of Evolution*. Chicago: University of Chicago Press, 2005.
- Damuth, J. y Heisler, I. L. "Alternative Formulations of Multilevel Selection". *Biology and Philosophy* 3.4 (1988): 407-430.
- Darwin, C. *El origen de las especies por medio de la selección natural*. 1859. México. Universidad Nacional Autónoma de México-Academia Mexicana de Ciencia, 2009.
- _____. *El origen del hombre y la selección en relación al sexo, I*. 1871. Madrid: Ediciones Ibéricas, 1966.
- Dawkins, R. *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press, 1976.
- Dobzhansky, T. "Nothing in Biology Makes Sense except in the Light of Evolution". *The American Biology Teacher* 35.3 (1973): 125-129.
- Dugatkin, L. *Cooperation among Animals: An Evolutionary Perspective*. New York: Oxford University Press, 1997.
- Dupré, Jonh y Maureen A. O'Malley. "Metagenomics and biological ontology". *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 38.4 (2007): 834-846. doi.org/10.1016/j.shpsc.2007.09.001.
- Gintis, H. "Gene-culture Coevolution and the Nature of Human Sociality". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (2011): 878-888. <10.1098/rstb.2010.0310>
- Godfrey-Smith, P. *Darwinian Populations and Natural Selection*. Oxford: Oxford University Press, 2009.
- _____. "Darwinian Individuals". *From Groups to Individuality. Evolution and Emerging Individuality*. Eds. Bouchard, F. y Philippe, H. Cambridge: Massachusetts Institute of Technology, 2013.
- Gordon, Deborah M. "What We Don't Know about the Evolution of Cooperation in Animals". *Cooperation and Its Evolution*. Comps. Kim Sterelny,

- Richard Joyce, Brett Calcott y Ben Fraser. Cambridge: MIT Press, 2013. 195-202. www.jstor.org/stable/j.ctt5vjqb0.
- Griesemer, J. y Michael J. Wade. "Laboratory Models, Causal Explanation and Group Selection". *Biology and Philosophy* 3.1 (1988): 67-96.
- Gould, S. J., y Lloyd, E. A. "Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism?". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96.21 (1999): 11904-11909. doi.org/10.1073/pnas.96.21.11904.
- Haber, Matt. "Colonies Are Individuals: Revisiting the Superorganism Revival". *From Groups to Individuality. Evolution and Emerging Individuality*. Eds. Frédéric, Bouchard y Philippe Huneman. Cambridge: MIT Press, 2013. 195-218.
- Hamilton, A. y C. Dimond. "Groups, Individuals, and Evolutionary Restraints: the Making of the Contemporary Debate Over Group Selection". *Biology and Philosophy* 27.2 (2012): 299-312. <https://doi.org/10.1007/s10539-011-9255-5>.
- Hamilton, W. D. "The Evolution of Altruistic Behavior". *The American Naturalist* 97 (1963): 354-356.
- _____. "The Genetical Evolution of Social Behavior. I". *Journal of Theoretical Biology* 7.1 (1964): 1-16.
- Haldane, J. B. S. "A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection (Part VI, Isolation.)". *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society* 26.2. Cambridge: Cambridge University Press, 1930. 220-230 <https://doi.org/10.1017/S03050004100015450>.
- Hull, D. "Individuality and Selection". *Annual Reviews in Ecology and Systematic* 11 (1980): 311-332. www.jstor.org/stable/2096911.
- Hurford, James R. *The Origins of Meaning: Language in the Light of Evolution. Studies in the Evolution of Language*. Oxford: Oxford University Press, 2007.
- Huxley, T. H. "The struggle for existence in human society" *Evolution, Ethics and Other Essays: Preface IX*. COMP. Huxley, T. Collected Essays, 1898. 195-236. <https://mathcs.clarku.edu/huxley/CE9/index.html>. (acceso 23/05/2019)
- Kropotkin, P. *La ayuda mutua: un factor de la evolución*. 1902. Venezuela: Monte Ávila Editores, 2009.

- Laland, Kevin N. y Gillian R. Brown. *Sense and Nonsense: Evolutionary Perspectives on Human Behaviour*. Oxford: Oxford University Press, 2002.
- Lehmann, L. y L. Keller. "The Evolution of Cooperation and Altruism - a General Framework and a Classification of Models". *Journal of Evolutionary Biology* 19.5 (2006): 1365-1378.
- Lloyd, Elisabeth A. *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*. 2.^a ed. New York: Princeton University Press, 1988.
- _____. "Units and Levels of Selection: An Anatomy of the Units of Selection Debates". *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical and Political Perspectives*. Eds. Rama S. Singh, Costas B. Krimbas, Diane B. Paul y John Beatty. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 267-290
- Matessi, C. y S. Jayakar. "Conditions for the Evolution of Altruistic Traits". *Theoretical Population Biology* 9 (1976): 360-387.
- McElreath, R., & Boyd, R. *Mathematical Models of Social Evolution: A Guide for the Perplexed*. Chicago: University of Chicago Press, 2007.
- Mishler, Brent D. y Robert N. Brandon. "Individuality, Pluralism, and the Phylogenetic Species Concept". *Biology and Philosophy* 2.4 (1987): 397-414.
- Nowak M. A. "Evolving Cooperation". *Journal of Theoretical Biology* 299 (2012): 1-8
- Okasha, S. *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford: Oxford University Press. 2006.
- _____. "Rational Choice, Risk Aversion, and Evolution". *The Journal of Philosophy* 104.5 (2007): 217-235.
- Pabón-Mora, N. & González, F. "La clasificación biológica: de especies a genes". *Filosofia da Biologia/Filosofia de la Biología*. 2^a edição. Seropédica (RJ). Eds. Abrantes, P. (Org.). Editora do PPGFIL-UFRRJ, 2018. Edición electrónica revisada y ampliada, de libre acceso: <http://nulfic.org/publicacoes/filosofia-da-biologia-filosofia-de-la-biologia/>.
- Richerson, Peter J. y Robert Boyd. *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*. Chicago: The University of Chicago Press, 2005.
- Ruse, M. *Charles Darwin*. EE. UU.: Blackwell Publishing, 2008.
- Santilli E. "Níveis e unidades de seleção e o pluralismo e seus desafios filosóficos". *Filosofia da Biologia*. Ed. Paulo C. Abrantes. Brasília: Grupo Artmed, 2011.

- Sarkar, S. *Genetics and Reduction*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
- Smith, M. J. y G. R. Price. "The Logic of Animal Conflicts". *Nature* 246 (1973): 15-18. <http://dx.doi.org/10.1038/246015a0>.
- Sober, Elliott y David S. Wilson. *Unto others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1998.
- Sober, Elliott y Richard C. Lewontin. "Artifact, Cause and Genic Selection". *Philosophy of Science* 49.2 (1982): 157-180. www.jstor.org/stable/186916.
- Sober, E. *The Nature of Selection*. 1984. Chicago: The University of Chicago Press, 1993a. <https://www.jstor.org/stable/2185056>.
_____. *Philosophy of Biology*. Boulder, Colo: Westview Press, 1993b.
- Spencer, Herbert. *The Principles of Biology*. Vol. I. Eds. William y Norgate. Edinburgh: 1864.
- Trivers, Robert. "The Evolution of Reciprocal Altruism. Reviewed Work: University of Chicago Press". *The Quarterly Review of Biology* 46.1 (1971): 35-57. <https://www.jstor.org/stable/2822435>.
- Wade, Michel J. "A Critical Review of the Models of Group Selection". *Quarterly Review of Biology* 53.2 (1978): 101-114.
- Wade, Michael J. "The Primary Characteristics of Tribolium Populations Group Selected for Increased and Decreased Population Size" *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 33.2 (1979): 749-764. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1979.tb04727.x>.
- West, S. A., A. S. Griffin y A. Gardner. "Social Semantics: Altruism, Cooperation, Mutualism, Strong Reciprocity and Group Selection". *Journal of Evolutionary Biology* 20.2 (2007): 415-432.
_____. "Social Semantics: How Useful Has Group Selection Been". *Journal of Evolutionary Biology* 21.1 (2008): 374-385.
- Williams, G. C. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press, 1966.
- Wilson D. S. y E. O. Wilson. "Evolución 'por el bien del grupo' ". *Investigación Ciencia* 388 (2009): 46- 57.
- Wilson, D. S. "A General Theory of Group Selection". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 72 (1975): 143-146.

Wright, S. "Evolution in Mendelian populations". *Genetics* 16.3 (1931): 97.

Wynne-Edwards, V. C. *Animal Dispersion, in Relation to Social Behaviour*.
Edinburgh: Oliver & Boyd, 1962.

_____. *Evolution through Group Selection*. Oxford: Blackwell Scientific, 1986.

