

EVOLUCIÓN

VOLUMEN 10(2) 2015



PENSANDO DESDE LA EVOLUCIÓN, por A. MOYA — 3

ARTÍCULOS:

MORENO, J.

Gaia: ¿ciencia o mito?— 5

PÉREZ RAMOS, H.

Nuestras normas y preceptos morales podrían ser obra de la selección natural actuando, no sobre nuestros genes, sino sobre nuestros memes — 13

MARÍN, C.

Selección multinivel: historia, modelos, debates, y principalmente, evidencias empíricas — 51

BUSCALIONI, A. D.

El paleoarte, entre arte público y cultura popular — 71

BERROCAL POZAS, J. P.

Neuronas de Von Economo: un problema evolutivo entre mamíferos — 83

COMENTARIOS DE LIBROS:

Darwin para todos los públicos. Un comentario a dos libros sobre la vida y obra de Charles Darwin
Comentado por **J. A. GONZÁLEZ OREJA** — 88

NORMAS DE PUBLICACIÓN — 92



Editores de eVOLUCIÓN

José Martín y Pilar López

Junta Directiva de la SESBE

Presidente: Andrés Moya
Vicepresidente: Santiago Merino
Secretario: Toni Gabaldón
Tesorera: Susanna Manrubia
Vocales: Inés Alvarez
Camilo José Cela Conde
Jordi García
Arcadi Navarro
Antonio Rosas
Cori Ramón

eVOLUCIÓN es la revista de la Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)

eVOLUCIÓN no tiene necesariamente que compartir todas las ideas y opiniones vertidas por los autores en sus artículos.

© 2015 SESBE
ISSN 1989-046X

Quedan reservados los derechos de la propiedad intelectual.

Cualquier utilización de los contenidos de esta revista deberá ser solicitada previamente a la SESBE.



Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)

Facultad de Ciencias
Universidad de Granada
18071 Granada

<http://www.sesbe.org>

e-mail: sesbe@sesbe.org

Para enviar artículos a eVOLUCIÓN:

José Martín y Pilar López
Dep. Ecología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales
CSIC
José Gutiérrez Abascal 2
28006 Madrid

jose.martin@mncn.csic.es
pilar.lopez@mncn.csic.es

El estudio de la teoría evolutiva en todos estos años ha puesto de manifiesto que aspectos muy diversos del conocimiento pueden ser estudiados bajo la luz de la evolución. Aspiramos a que eVOLUCIÓN pueda servir para mostrar las múltiples formas en las que considerar un problema con pensamiento evolutivo puede ayudar a comprenderlo mejor. Con este ánimo presentamos un nuevo número de la revista.

Comenzamos con la carta habitual del presidente de la SESBE (*Andrés Moya*) a los socios, con nuevas noticias sobre nuestra Sociedad y su papel como divulgadora de la evolución.

Continuamos, con una nueva serie de interesantes *artículos* en los que se revisan y discuten diversos aspectos evolutivos:

- 1) Si la idea de Gaia tiene alguna base científica a la luz del conocimiento evolutivo o es simplemente un mito.
- 2) La posible evolución de las normas morales como memes en humanos.
- 3) Una revisión de las evidencias empíricas que sugieren una selección natural actuando a múltiples niveles.
- 4) El paleoarte como una forma de expresión artística que ha progresado bajo el paraguas de la teoría de la evolución.
- 5) Una discusión sobre la posible evolución de las Neuronas de Von Economo, relacionadas con la socialización, en mamíferos.

Además, incluimos un *comentario sobre dos libros* con distintos enfoques sobre la vida y obra de Charles Darwin.

Para acabar, agradecemos muy sinceramente a los autores, revisores y lectores de eVOLUCIÓN por su interés en el estudio y la divulgación de los múltiples aspectos de la teoría evolutiva, y, sobre todo, por elegir esta revista como medio para darlos a conocer o donde buscarlos y encontrarlos. Estamos encantados de poder contribuir así a difundir el conocimiento de la evolución.

José Martín y Pilar López
Editores de eVOLUCIÓN

Pensando desde la evolución

Estimados Socios de la SESBE:

Del 18 al 22 de Enero celebramos el **V Congreso de la SESBE** en la ciudad de Murcia, organizado por el Prof. José Serrano, catedrático de Zoología. A pesar de las dificultades de financiación que los grupos de investigación tienen, podemos congratularnos porque hemos mantenido un número de inscritos del orden del que tuvimos en el congreso anterior, celebrado en Barcelona.

La Junta Directiva ha mantenido conversaciones con diferentes grupos de investigación del país con la finalidad de explorar **futuras sedes del congreso**. Debo anunciar que las conversaciones han sido fructíferas porque varios de ellos se han mostrado dispuestos a organizarlo. Es una buena noticia, como señalo, dado que no solo vamos a poder cerrar en la Asamblea ordinaria de la Sociedad quien organiza el VI Congreso de la SESBE, sino también grupos dispuestos a organizar el VII.

La **Junta Directiva**, por otro lado, tal y como se recoge en nuestros estatutos debe, por un lado, ratificar en Asamblea ordinaria los miembros que continúan, así como aprobar la entrada de nuevos. También hemos tenido conversaciones con diferentes investigadores animándoles a que presenten candidaturas para su aprobación en la Asamblea. Es importante hacer las renovaciones, que entren nuevos miembros y que revitalicen con sus propuestas e ideas a la SESBE.

El **número de socios** está estabilizado y los pagos regularizados. Es una importante noticia de la que también hemos de congratularnos, aunque siempre bajo la premisa de atraer nuevos socios, en buena medida porque son muchos los interesados en Biología Evolutiva. En efecto, no debe extrañarnos esta circunstancia porque son numerosos los particulares atraídos por la Evolución, los grupos de



investigación en el país que se dedican a la Biología Evolutiva y, lo que es más importante, la existencia de varios centros pertenecientes a las Universidades y al CSIC que hacen de la Biología Evolutiva su mascarón de proa. Por otro lado muchos biólogos evolutivos de nuestro país tienen el mayor reconocimiento por sus investigaciones en Evolución, dados sus logros científicos, publicaciones y proyectos financiados por diferentes agencias nacionales e internacionales. Estamos empeñados en que la SESBE sea la sociedad científica donde atraer a todos estos colectivos.

Ciertamente la SESBE puede entrar en competencia con otras sociedades más especializadas que también hacen investigación en Biología Evolutiva, pero la importancia de la nuestra, o un valor añadido, radica en que se constituye en un foro real donde discutir y contrastar las muchas formas en que se investiga la evolución biológica y donde, por lo tanto, se pueden aprender métodos y conceptos que proceden de los otros. Hagamos como Darwin y pensemos que las grandes ideas pueden venirnos precisamente a partir del conocimiento de qué y cómo los otros hacen su investigación.

Un segundo valor añadido adicional es el propio pensamiento evolutivo y su proyección en la Sociedad. A través de nuestra revista, pero también por la participación y acción en debates y los medios, la SESBE debe tener presencia lo más activa posible en la Sociedad.

Un cordial saludo y nos vemos pronto en el IV Congreso de la Sociedad.

Andrés Moya

Presidente de la SESBE



Cómo hacerse miembro de la SESBE...

Para hacerse miembro de la Sociedad Española de Biología Evolutiva hay que realizar 3 trámites muy sencillos

- Crear una cuenta nueva en la base de datos de la web de la SESBE (www.sesbe.org) completando los datos personales (como mínimo los campos obligatorios).
- Realizar el pago de la cuota anual de 15 ó 30 euros (según sea miembro estudiante u ordinario) en la siguiente cuenta corriente de **Bankia**:

Número de cuenta: 2038 6166 21 3000095394
Código IBAN: IBAN ES33 2038 6166 2130 0009 5394
Código BIC (SWIFT): CAHMESMMXXX

- Remitir el comprobante de pago bancario junto con los datos personales por correo postal o electrónico (escaneado-pdf) a la tesorería de la SESBE:

Dra. Susanna Manrubia
Centro Nacional de Biotecnología (CSIC)
c/ Darwin 3
28049 Madrid
e-mail: tesoreria@sesbe.org

- Una vez completados los tres trámites, la tesorera se pondrá en contacto con el nuevo socio para comunicarle que el proceso se ha realizado con éxito, activará su cuenta y le dará la bienvenida en nombre de la Junta Directiva.

Gaia: ¿ciencia o mito?

Juan Moreno

Depto. Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid. E-mail: jmoreno@mncn.csic.es

eVOLUCIÓN 10(2): 5-11 (2015).

La popularmente llamada teoría de Gaia ha inundado recientemente los medios de comunicación y los estantes de las librerías, tiñendo la percepción de la naturaleza de una buena parte de la humanidad con acceso a la cultura. Incluso ciertos ambientes científicos se han visto afectados por esta curiosa visión de la realidad que nos rodea. En algunos casos se ha llegado hasta confundir la teoría con la propia realidad. Simplificando sus presupuestos básicos, Gaia propone que la vida ha mantenido condiciones favorables para su propia existencia sobre este planeta mediante mecanismos desconocidos que han conservado una cierta estabilidad en los parámetros básicos del medio físico. Según dicha idea, esta homeostasis planetaria a lo largo de miles de millones de años no es una casualidad sino una propiedad básica de los organismos vivos. Los organismos serían así reguladores de su propio medio físico por definición. Ello además a escala planetaria, no a la característica escala del ambiente inmediato. Si encontráramos otro planeta con vida, los seres vivos allí mantendrían la homeostasis igual que aquí en la Tierra. Como no los hemos hallado todavía con nuestras fabulosas naves espaciales, solo tenemos un planeta para comprobar la veracidad de la teoría, el nuestro. Ello no es impedimento para su verificación empírica según sus proponentes, porque sin Gaia, se afirma, la historia de la Tierra no se puede entender. O al menos así lo aseguran los seguidores de Lovelock, el fundador de la teoría (Lovelock 1991). Los argumentos empíricos se pueden discutir igual que los curiosos modelos de ordenador que se manipulan hasta que emerge la homeostasis planetaria por algún lado (un ejemplo son los famosos modelos “daisyworld”, Watson y Lovelock 1983). Pero lo que no se puede discutir es que no existe ninguna forma de comprobar empíricamente las predicciones fundamentales de la teoría, lo que según la filosofía de la ciencia convierte a Gaia en una especulación ajena a la misma. Curiosamente, y según algunos expertos más o menos bien fundados, Marte tuvo vida en el pasado aunque es posible que ya no la posea. Si ello fuera cierto, la desaparecida vida en Marte negaría la teoría en el sentido de que los organismos necesariamente mantienen condiciones favorables para su propia existencia (se plantea aquí además la pregunta sobre cuáles organismos se ven favorecidos).

Como señalaba el filósofo Popper, un solo caso negativo descarta a una teoría mientras un caso positivo no la confirma. Siendo benévolo, podríamos decir que tenemos un 50% de aciertos sobre dos casos posibles lo que no es precisamente una base sólida para Gaia. Porque está también claro que hay una alternativa a Gaia: que aunque es cierto que la vida afecta al medio físico y viceversa, ello no supone que estos efectos más o menos dramáticos de la vida sobre la atmósfera y la gea sean el producto de una propiedad intrínseca de los seres vivos (Schneider y Londer 1984). En definitiva, la dilatada supervivencia de vida sobre la Tierra podría solo deberse a un cúmulo de casualidades.

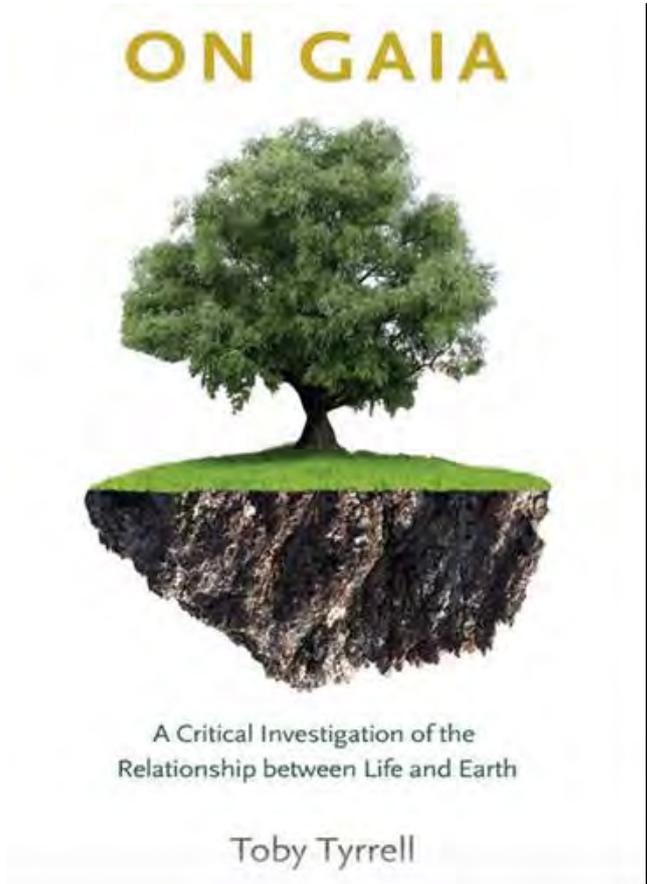


Fig. 1. Hacía falta un análisis serio de las pretensiones de la teoría de Gaia de explicar la existencia de vida sobre este planeta. Tyrrell hace un buen trabajo de poda de las argumentaciones poco sólidas de sus partidarios.

Veamos primero la base empírica de la teoría aquí en la Tierra para pasar luego a su sustento allá en el cielo del principio antrópico y de la lógica más elemental. En un reciente y sólido libro del experto en Ciencias de la Tierra Toby Tyrrell (Tyrrell 2013) (Fig. 1) se desgranar una serie de argumentos que ponen seriamente en duda la homeostasis planetaria y apuntan a que existe vida en este planeta por pura chiripa y no gracias a la vida que nos ha dado tanto como decía la canción. Voy a desgranar en lo que sigue sus contundentes argumentos. Los defensores de Gaia se sorprenden a menudo de la fabulosa adaptación del medio a los organismos. Es como si los organismos se fabricaran un ambiente a medida mediante aquella fabulosa capacidad intrínseca que les caracteriza según Gaia. Como comentaba el escritor y humorista Douglas Adams (Fig. 2), es como si el agua de un charco se sorprendiera de lo exactamente ajustado a sus propias dimensiones que estaba el terreno que lo contenía. Desde Darwin sabemos por qué los organismos están tan bien adaptados a su ambiente, es decir por pura selección natural. El ambiente no está adaptado a los organismos sino al revés, igual que el charco del que hablaba irónicamente Adams está adaptado al terreno que lo contiene por las simples propiedades del agua. Así pues Gaia no es necesaria para explicar por qué los ambientes de este planeta parecen tan confortables para la vida. La vida se ha ido acoplado a ella hasta en los ambientes más extremos.



Fig. 2. El socarrón escritor Douglas Adams imaginó un charco que se asombraba de lo bien que se ajustaba el terreno a su propia forma. Los partidarios de Gaia se sorprenden de lo bien que se ajusta el ambiente planetario a la existencia de vida. La vida debe estar manteniendo un ambiente favorable para ella misma ¿Y si el charco se ajustara al terreno y no al revés? La vida se adapta a los cambios ambientales por selección natural.

Gaia sentencia que las condiciones en la Tierra son favorables para la vida, pero ello plantea el interrogante de cómo de favorables son éstas en realidad. Es decir, ¿podrían ser aún más favorables? Si ello fuera así, Gaia podría ser acusada de torpe e ineficaz. Con excepciones, se puede comprobar que las tasas fisiológicas de los organismos, la biomasa presente y la biodiversidad aumentan con la temperatura. Solo hay que comparar la selva amazónica con los campos de hielo antárticos para comprobarlo (como siempre hay excepciones en esto como en cualquier generalización en ecología). ¿Por qué Gaia permite que un 10% de la superficie terrestre emergida apenas presente vida debido a bajísimas temperaturas? Si en eras recientes, los períodos glaciales abarcan mucho más tiempo que los interglaciales, podríamos suponer que la normalidad geológicamente reciente es que una enorme proporción de las tierras emergidas esté cubierta de hielo y solo habitable por organismos extremófilos. Se estima que al terminarse la última glaciación, la cantidad de carbono contenida en plantas y suelos se duplicó. Aunque Lovelock argumentó en su día que los periodos glaciales eran óptimos para la vida, la evidencia apunta a que han supuesto dilatados períodos de empobrecimiento de la biota terrestre con respecto a su potencial estimado (Macdougall 2004). También sabemos que el Cretácico se caracterizó por altas temperaturas a nivel planetario con bosques llenos de vida cerca de los polos y mares más productivos (no hay más que pensar en que los inmensos sedimentos calizos de aquella era son producto de organismos). El calor no mata al parecer (ello no implica para nada que el enormemente rápido cambio climático actual vaya a beneficiar a la mayoría de organismos). Los animales homeotermos parecen preferir temperaturas elevadas pues regulan sus sistemas corporales para mantener la temperatura de los tejidos a niveles superiores a los externos en la mayoría de los ambientes. La evolución ha votado por calor, no por frío (Whitfield 2006).

Pero Tyrrell todavía tiene un argumento en la recámara y es demoledor. La vida está rodeada y bañada en nitrógeno inerte que apenas puede utilizar para construir sus moléculas. Solo algunos organismos saben fijar nitrógeno y éstos limitan la disponibilidad de este elemento para toda la biota (no hay más que pensar en las toneladas de abono nitrogenado que vertemos sobre los campos para poder comer). Si el ciclo de nitrógeno realmente estuviera controlado por un mecanismo que trabajara para Gaia, las tasas de fijación deberían ser superiores o las tasas de destrucción del nitrógeno fijado inferiores. El hambre de nitrógeno en un planeta bañado en nitrógeno es una paradoja que Gaia no es capaz de explicar. Como señala Tyrrell “una biota verdaderamente gaiana incluiría bacterias desnitrificadoras que por consideración hacia sus

camaradas terrícolas cesaran en la destrucción de nitrógeno fijado en cuanto los stocks alcanzaran niveles bajos. O eso o el restante fitoplancton (el que no puede fijar nitrógeno) auto-limitaría continuamente su asimilación de otros nutrientes para permitir dejar suficientes para el uso exclusivo de los fijadores, de forma que los fijadores pudieran mantener niveles de nitrógeno fijado en exceso de la demanda. Claro que ninguno de esos fenómenos es observado en la naturaleza. El fenómeno de ubicua hambre de nitrógeno entre abundante nitrógeno libre puede ser fácilmente entendido desde una perspectiva de supervivencia de los más aptos (organismos que compiten por recursos utilizando las formas más convenientes primero), pero no desde la perspectiva de optimización de la biosfera para la biota”. Por lo que parece, la Tierra solo ofrece un ambiente relativamente pobretón para la vida, no un paraíso gaiano. Eso sí, aparentemente mejor que el de Marte en la actualidad.

Lovelock sí tenía razón (junto a muchos otros) en que la vida ha cambiado la biosfera produciendo la atmósfera que nos rodea y las rocas sedimentarias bajo nuestros pies. Existe pues una interacción a dos bandas entre la vida y el medio físico terrestre. Esta revelación de las últimas décadas de investigación y comúnmente aceptada desde hace tiempo (Barlow 1991) no es sin embargo una confirmación de Gaia. Esta confirmación solo se obtiene si los cambios inducidos por la vida han sido siempre favorables para sí misma. El principal cambio inducido por los organismos es el gran evento de oxidación de la atmósfera que acaeció hace unos 2400 millones de años y a partir del cual la atmósfera terrestre presentó altos niveles de oxígeno (Knoll 2003). Estos niveles probablemente permitieron la evolución de los eucariotas con mitocondrias consumidoras de oxígeno y células intolerantes a la radiación UV de la que les protege la capa de ozono, capa que es a su vez producto de altos niveles de oxígeno. Pero las nuevas condiciones devastaron a la mayoría de los organismos existentes entonces que eran anaerobios y para los que el oxígeno era tóxico. Además, éstos sufrieron la feroz competencia de organismos aerobios de metabolismo más eficaz. Gaia parece haberse portado mal con la biota de entonces, aunque si lo contemplamos teleológicamente (hay teleología implícita en Gaia como veremos después) fue benévola al permitir la evolución de organismos “avanzados” que darían lugar a Lovelock y a todos nosotros en un futuro. Parece que Gaia también provocó entonces una glaciación masiva al eliminarse de la atmósfera gases de invernadero incompatibles químicamente con elevados niveles de oxígeno. Gaia parece torpe cuando no directamente letal para la vida existente en el momento en que actúa (Fig. 3).

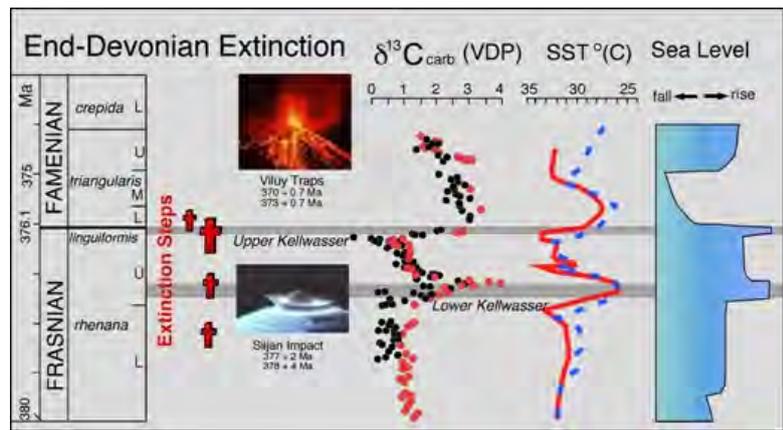


Fig. 3. La habitabilidad continuada del planeta descrita por Gaia es un término confuso que no tiene en cuenta la continua extinción de linajes evolutivos favorecida por cambios ambientales inducidos por algunos organismos. La extinción de muchos linajes de organismos marinos a finales del Devónico puede relacionarse con eutrofización marina, anoxia y enfriamiento global quizás relacionados con la mayor producción primaria de los primeros bosques. Ello conduce a la pregunta de a quién favorecen los supuestos mecanismo gaianos y pone en duda que estos sean realmente eficaces. O Gaia es inexplicablemente selectiva o realmente torpe.

La ocupación de las tierras emergidas por las plantas fue otro cambio radical que aconteció hace unos 450 millones de años. Los primeros árboles y bosques supusieron nuevos cambios hace unos 370 millones de años (Beerling 2007). Ello fue seguido de una gradual reducción de CO₂ en la atmósfera debido a la formación y enterramiento de cantidades masivas de materia orgánica en los sedimentos (este CO₂ empezó a regresar a la atmósfera con la combustión de carbón en la revolución industrial). La lignina de los troncos apenas era descompuesta ya que no habían evolucionado organismos capaces de ello (otra torpeza de Gaia pero fácilmente explicable para un evolucionista) y los troncos debieron apilarse en cantidades inmensas antes de ser cubiertos por los sedimentos. Tanto carbono retirado del medio debió inducir niveles de oxígeno superiores a los actuales (de ahí los fósiles de libélulas y otros insectos gigantes en el Carbonífero). Las plantas por medio de sus raíces deben haber inducido mayores tasas de erosión de silicatos que a su vez podían reaccionar con CO₂ atmosférico contribuyendo a la disminución de este gas en la atmósfera. La consecuencia de estos efectos de las plantas sobre la composición atmosférica fueron glaciaciones repetidas que pudieron estar detrás de una de las así llamadas “grandes extinciones”, la del Devónico medio y tardío (Fig. 3). Si las plantas causaron esta extinción masiva, la que está provocando actualmente la humanidad no sería la primera causada por organismos. Así que Gaia fue de nuevo poco previsor. Bromas aparte, lo que resulta aparente de estos cambios es que la biota cambia las condiciones de su existencia y que estos cambios implican ulterior adaptación por

selección natural, no que los organismos estén consiguiendo mejorar las condiciones generales para ellos mismos y sus compañeros de viaje.

Uno de los asertos más frecuentemente enunciados por los partidarios de Gaia es el de que las condiciones existentes en el planeta han sido sorprendentemente constantes para no ser producidas por un mecanismo estabilizador que solo puede provenir de la biota. Tyrrell demuestra que esa estabilidad es una quimera y que la vida ha estado a punto de desaparecer en varias ocasiones a lo largo de su historia. Primero, el agua marina no ha tenido siempre la misma composición como se pensaba. La composición del agua marina ha cambiado y mucho, con tasas de cambio especialmente elevadas en los últimos tiempos (geológicamente hablando). Además estos cambios, aunque han permitido que existieran organismos que calcifican sus cubiertas, han favorecido a ciertos grupos de organismos marinos sobre otros. Nada de benevolencia general. Parece que Gaia siempre hace pagar a alguien. Segundo, la temperatura planetaria ha estado disminuyendo en los últimos cien millones de años (en estos intervalos, el cambio antrópico reciente es indistinguible por su ínfima dimensión temporal). El patrón detectado es el de cambios violentos y erráticos en el clima, no de algo producido por un termostato global (o el termostato lleva cien millones de años sin reparación). Los pasos entre glaciales e interglaciales no son cambios graduales sino la suma de caprichosos saltos arriba y abajo que no deben ser agradables de experimentar para la biota. Así por ejemplo, el aumento de temperaturas que se experimentaba después de la última glaciación en Eurasia fue interrumpido por una brutal recaída, el llamado joven Dryas. En menos de un siglo, las temperaturas medias se desplomaron 10°C (estamos actualmente hablando sobre la conveniencia de que la temperatura global no ascienda en 2°C para evitar una catástrofe). Después de esta recaída que duró la friolera (literalmente en este caso) de 1300 años, la temperatura se disparó de nuevo 10°C pero hacia arriba. Los climatólogos actuales describen el clima terrestre como caracterizado por cambios importantes, rápidos y globales, no como estable (Cox 2002). La acidez de los océanos tampoco se mantiene estable. En los últimos 60 millones de años, el pH ha aumentado considerablemente.

El último ejemplo de inestabilidad proviene de investigaciones muy recientes y sugiere que Lovelock no podría haber desarrollado su teoría con los conocimientos actuales sobre el clima global del pasado remoto. Hace entre 700 y 580 millones de años el termostato global falló tan dramáticamente que la vida se convirtió en algo testimonial. La teoría de la “Tierra Bola de Nieve” se basa en evidencias sobre glaciación masiva incluso cerca del Ecuador durante millones de años (Walker 2003) (Fig. 4). Aunque

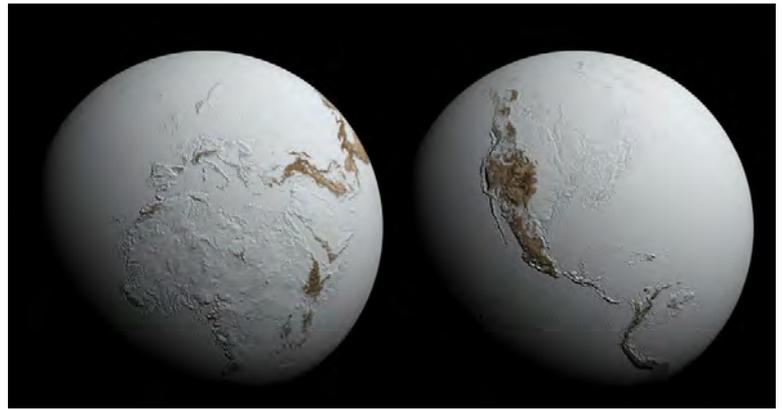


Fig. 4. Hace entre 700 y 580 millones de años el supuesto ‘termostato global’ propuesto por Gaia falló tan dramáticamente que la vida se convirtió en algo testimonial. La teoría de la “Tierra Bola de Nieve” se basa en evidencias sobre glaciación masiva incluso cerca del Ecuador durante millones de años. Sabemos que la evidencia fósil más antigua de vida multicelular data de hace 580 millones de años, es decir algunos millones de años después del último evento “Bola de nieve”. El “beneficio” de esta evolución fue fortuito y resultó de colapsos brutales en la supuesta regulación de la temperatura planetaria, colapsos que estuvieron a punto de esterilizar la Tierra.

hay discrepancias entre los expertos sobre la intensidad y duración de estas glaciaciones, existe consenso sobre la magnitud y excepcionalidad del fenómeno. Se piensa que los períodos “Bola de nieve” terminaban debido a emisiones masivas de gases por volcanes y que lo hacían brutalmente con cambios de 50°C en pocos años. Si las glaciaciones masivas debieron destruir a la mayoría de los nichos ecológicos y a sus ocupantes, los posteriores calentamientos globales facilitaron explosiones evolutivas para cubrir los nuevos nichos abiertos por las rápidamente cambiantes condiciones. Sabemos que la evidencia fósil más antigua de vida multicelular data de hace 580 millones de años, es decir algunos millones de años después del último evento “Bola de nieve”. El beneficio de esta evolución fue fortuito y resultó de colapsos brutales en la supuesta regulación de la temperatura planetaria, colapsos que estuvieron a punto de esterilizar la Tierra. Como comenta Tyrrell, cada avance técnico en el nivel de resolución en los estudios de los cambios ambientales del pasado muestra mayor inestabilidad y mayor rapidez en los cambios. La vida no se salvó por Gaia en el pasado remoto sino probablemente por fenómenos de volcanismo ajenos totalmente a la influencia de los organismos y su supervivencia.

Pasamos ahora a argumentos más filosóficos sobre la validez de Gaia. Los partidarios de Gaia muestran sorpresa ante la prolongada historia de la vida sobre nuestro planeta. Algún fenómeno debe explicar este hecho sorprendente e irrefutable. La sorpresa no debería ser tal pues es evidente que si partimos de la existencia de científicos como Lovelock como un hecho, debe necesariamente haber existido continuidad evolu-

tiva de la suficiente dimensión temporal para permitir la evolución de dichos observadores. Nuestro planeta no representa por tanto una muestra al azar en el universo de los planetas con posibilidades para la vida sino una muestra sesgada y por tanto estadísticamente inválida. Cualquier científico sabe que para comprobar hipótesis hay que utilizar muestras no sesgadas en algún sentido relevante para la teoría. El razonamiento que sustenta la invalidez estadística de Gaia es una versión suave del mal llamado Principio Antrópico (trata de efectos de cualquier observador, no necesariamente humano, como señala Tyrrell) y dice que, siguiendo la lógica más elemental, no se puede observar aquello que refuta la existencia del propio observador (Fig. 5). Siguiendo este principio, no se pueden observar evidencias de esterilidad planetaria desde la más reciente aparición de la vida sobre la Tierra (solo ha habido un origen según el conocimiento actual). Como observadores predefinimos la respuesta a la pregunta planteada por Gaia sobre la habitabilidad planetaria para la vida. Así no se puede hacer ciencia. La solución sería estudiar el origen y la supervivencia de vida en una muestra al azar de planetas. Con los conocimientos actuales no sabemos si el universo está repleto de planetas con experimentos de vida fallidos y esterilizados por el medio físico. Los planetas inhabitables no generan observadores curiosos e inteligentes. La historia de la humanidad está afectada por un problema similar ya que



Fig. 5. El principio antrópico débil es un argumento lógico imposible de contradecir: no se puede observar aquello que refuta la existencia del propio observador. Si el condenado observa al pelotón de ejecución después de los disparos es que los disparos han errado. Siguiendo este principio, no se pueden observar evidencias de esterilidad planetaria desde la aparición de la vida sobre la Tierra. Como observadores predefinimos la respuesta a la pregunta planteada por Gaia sobre la prolongada habitabilidad planetaria para la vida. Así no se puede hacer ciencia. Necesitamos la observación de la historia de la vida en una buena muestra de planetas escogidos al azar para comprobar los asertos de Gaia.

está escrita por los vencedores de los conflictos y no se basa en un muestreo al azar de sociedades y eventos. El cálculo de probabilidades desde una perspectiva que mira del presente al pasado es totalmente diferente al que contempla el futuro. La probabilidad en los orígenes de la vida de que existiéramos cualquiera de los organismos que hoy poblamos el planeta era astronómicamente ínfima, pero dicha probabilidad retrospectiva es del 100% puesto que existimos en la actualidad. Igualmente, la probabilidad de que nuestro planeta fuera habitable podía ser minúscula hace más de 4000 millones de años, pero retrospectivamente dicha probabilidad es del 100%. ¿A qué tanta sorpresa entonces? Tyrrell se enfasca en el capítulo 9 en una discusión confusa sobre el principio antrópico confundiendo con una hipótesis científica. En realidad, la versión suave del principio antrópico es un argumento lógico irrefutable, no una teoría científica a comprobar. Lo que viene a decir el principio es que Gaia es científicamente insostenible en la actualidad por que no se puede comprobar empíricamente. Todo podría deberse a un cúmulo de casualidades como las que podrían estar detrás de nuestra propia existencia. La Tierra representa un solo dato y sesgado en relación a la habitabilidad. Sin embargo, existe una versión fuerte del principio antrópico que retuerce la lógica del argumento para plantear que si existimos como observadores, es porque ello era una necesidad que explica todo el resto. No se razona que si existimos como observadores es que se han cumplido determinadas condiciones previas, sino que se argumenta falazmente que esas condiciones necesariamente se tenían que cumplir. Como señala Dennett (1991) en su acerada crítica de estos razonamientos que extraen un “debe” de un hecho concreto (es la “falacia naturalista” en una de sus muchas versiones), esta versión constituye un error lógico. Este mismo error sustenta al Diseño Inteligente (DI), pero curiosamente también afecta a Gaia en sus versiones más fuertes. El argumento es que si las condiciones para nuestra propia existencia como observadores son tan extremas y difíciles de cumplir a priori (aunque no retrospectivamente), debe de existir un mecanismo (Gaia) o un poder supremo (DI) capaz de hacer que se cumplan estas condiciones. La improbabilidad a priori de nuestra existencia es la base de argumentos teleológicos sobre la evolución emitidos por sesudos físicos (Dyson 1979), evolucionistas creyentes (Conway-Morris 2003) y panfletistas del DI (internet por doquier). El objetivo de la vida sería mantener la habitabilidad planetaria contra viento y marea (Gaia) y el del universo producirnos a nosotros (DI). A priori, la existencia de una rata o de una cucaracha es tan improbable como la nuestra pero nadie argumenta que el fin del universo sea que existan cucarachas o ratas. Para muchos proponentes de

Gaia, se trata de justificar nuestra existencia, no de estudiar la realidad. En definitiva, la lógica y el método científico refutan a Gaia, no solo la evidencia sobre este planeta concreto.

La prueba más clara del carácter teleológico, quasireligioso y maniqueo de Gaia son las conclusiones morales que extrae Lovelock en sus libros (Lovelock 2006). El cambio climático antropogénico que experimentamos y que experimentaremos cada vez con más fuerza representaría una quiebra del termostato que rompería con el compromiso de la vida con la habitabilidad del planeta. La humanidad habría roto su pacto con Gaia y tendría por ello que esperar la venganza devastadora del planeta entero (designar a los humanos como los malos de la película ha sido la base de la popularidad de Gaia en algunos medios ecologistas). Gaia aparece en estos escritos como un agente intencional con propiedades morales que se ha visto traicionado por la humanidad y que no tendrá otra opción que la venganza y el castigo. No sabemos si Gaia representa el planeta o la vida exceptuados los humanos en esta visión maniquea del planeta y sus habitantes, pero el aspecto teleológico, moral y mítico de Gaia indica que no estamos tratando de una teoría científica sino de una parábola sobre la vida en la Tierra sin base empírica. Otro tanto ocurre con la idea de que Gaia es un “superorganismo” (Lovelock y Margulis 1974), idea extraña que prescinde de la biología y que tampoco especifica que parte representamos los humanos en este supuesto ente (¿seremos las células cancerosas?). Aunque Gaia puede resultar consolador para algunos, el combinado de teleología, lecciones morales y falsas metáforas resulta científicamente indigesto.

Así pues para Tyrrell y para muchos detractores de Gaia (Schneider et al. 2004, Cockell et al. 2008), los mecanismos que han regulado el medio físico hasta el presente no están diseñados para mantener la estabilidad de las condiciones de habitabilidad, sino que han logrado mantenerlas dentro de unos márgenes amplios, incluyendo la casi extinción de la vida, pero podrían no haber tenido dicho efecto. El hecho de que lo hayan hecho podría ser una casualidad y solo parece generalizable por que ha persistido suficiente tiempo para permitir que existamos como observadores. Los partidarios por su parte nunca han explicado como han podido surgir mecanismos reguladores a prueba de manipuladores “egoístas” como los humanos y su explotación de carbono fósil. El planeta no es un organismo y no experimenta evolución en el sentido actual científico del término. Los organismos solo se adaptan a sus condiciones próximas por selección natural y modifican su entorno inmediato para mejorar sus opciones reproductivas, aunque ello destruya las opciones de otros organismos (pensemos en los pobres

anaerobios arrinconados por el oxígeno derivado de la fotosíntesis). La vida ha evolucionado en unión de cambios en el medio físico en parte debidos a los organismos, y eso es todo. No hay mecanismo alguno que regule el medio físico para garantizar la habitabilidad y los organismos son tan poco educados con el resto de sus coetáneos como los humanos, que por otro lado son tan organismos como cualquier bacteria. Gaia como concepto representa un callejón sin salida científica, aunque ha estimulado la investigación de los sistemas terrestres desde una perspectiva planetaria, quizás su único aspecto positivo.

Pero Gaia puede también inculcar la falsa ilusión de que a pesar de las actividades humanas, el sistema terrestre tiene suficiente capacidad de regulación como para evitar un desastre climático. Los científicos del cambio global no parecen contar con esa confianza pues en lugar de prever mecanismos reguladores de retroalimentación negativa pronosticados por Gaia, contemplan más bien retroalimentaciones positivas, saltos bruscos, umbrales catastróficos y puntos de no retorno en sus escenarios predictivos. Los cambios no lineales están a la orden del día en la ciencia del cambio climático (menos entre científicos mercenarios de las corporaciones económicas que se benefician del cambio global). Cualquier tentación teleológica de tipo Gaia es desechada en aras del realismo requerido por una aproximación científica. Tyrrell concluye con un ejemplo de lo fácil que es eliminar un mecanismo regulador, el del agujero del ozono (Fig. 6).

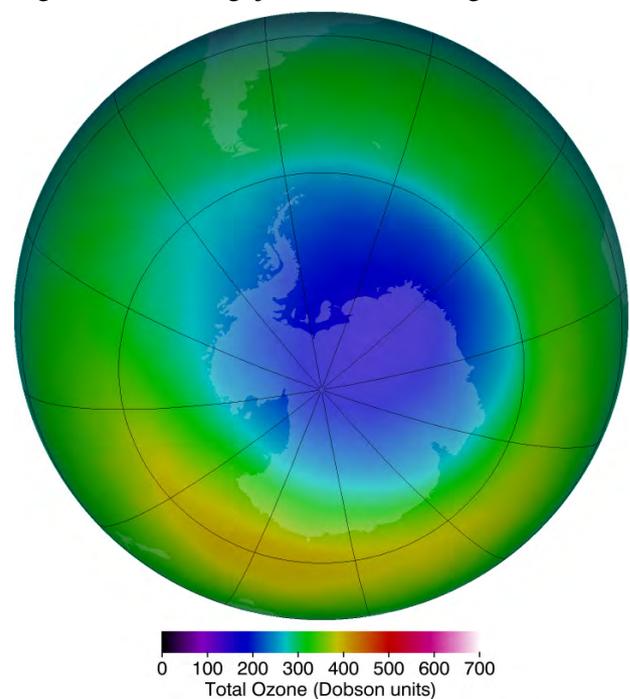


Fig. 6. La industria química estuvo a punto de reducir la habitabilidad del planeta hace unas décadas cuando creó el agujero en la capa de ozono. Los científicos que lograron convencer a los poderosos de entonces para que controlaran a la industria de los CFCs no confiaron afortunadamente en ningún mecanismo gaiano para controlar el problema, solo en estricta regulación de la industria. Gaia puede infundir falsas esperanzas al predecir mecanismos de regulación del sistema planetario que nunca han existido.

Frente a los intentos de las corporaciones económicas por acallarles, los científicos que descubrieron los devastadores efectos de ciertos compuestos industriales sobre la capa de ozono que protege a la vida terrestre de la radiación solar pudieron convencer a los gobiernos de la necesidad imperiosa de eliminar las emisiones de dichos compuestos (no había tanto poder económico en juego como en la industria de los combustibles fósiles). Pero nos salvamos por pura chiripa (Walker 2007). En los inicios de la producción de estos compuestos se estuvo decidiendo entre clorofluorcarbonos (CFCs) y bromofluorcarbonos como alternativas viables para la industria química. Por razones ajenas a la ciencia, se eligió seguir adelante solo con CFCs, cuya capacidad de destrucción de ozono es 50 veces menor. Si se hubiera optado por la otra alternativa, la capa de ozono se hubiera destruido totalmente antes de que los científicos hubieran podido siquiera abordar el problema. La conclusión es que la industria química se lanzó a una aventura que pudo habernos costado a todos muy cara sin saber nada sobre las consecuencias de lo que estaba haciendo (estas aventuras son consecuencia ineludible de la tan valorada “mano invisible” en la economía). Lovelock fue uno de los que consideró en aquel momento que los CFCs no eran problema porque Gaia (el sistema sin humanos, por supuesto) podía fácilmente encargarse del asunto (Lovelock et al. 1973). Menos mal que no se le hizo caso. Debemos tener claro que el sistema terrestre que engloba a la biosfera es defectuoso y sensible y que la habitabilidad continuada del planeta puede ser producto de la casualidad. La humanidad está actualmente poniendo a prueba como de defectuoso y de sensible es en realidad el sistema de regulación del clima planetario. La respuesta llegará en décadas y probablemente no va a ser grata incluso para los negacionistas. Confiar actualmente en Gaia o creer que el sistema está diseñado para nuestra supervivencia es jugar a la ruleta rusa con el destino de las generaciones futuras.

REFERENCIAS

- Barlow, C.C. 1991. *From Gaia to Selfish Genes: Selected Writings in the Life Sciences*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Cockell, C., Corfield, R., Edwards, N. y Harris, N. 2008. *An Introduction to the Earth-Life System*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Conway-Morris, S. 2003. *Life's Solution. Inevitable Humans in a Lonely Universe*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Cox, J.D. 2002. *Climate Crash: Abrupt Climate Change and What It Means for Our Future*. Joseph Henry Press, Washington DC.

- Dennett, D.C. 1991. *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life*. Allen Lane, Londres.
- Dyson, F. 1979. *Disturbing the Universe*. Harper & Row, Nueva York.
- Knoll, A.H. 2003. The geological consequences of evolution. *Geobiology* 1: 3-14.
- Lovelock, J.E. 1991. *Gaia: The Practical Science of Planetary Medicine*. Gaia Books, Londres.
- Lovelock, J.E. 2006. *The Revenge of Gaia: Earth's Climate in Crisis and the Fate of Humanity*. Basic Books, Nueva York.
- Lovelock, J.E. y Margulis, L. 1974. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: The Gaia hypothesis. *Tellus* 26: 2-10.
- Lovelock, J., Maggs, R.J. y Wade, R.J. 1973. Halogenated hydrocarbons in and over the Atlantic. *Nature* 241: 194-196.
- Macdougall, J.D. 2004. *Frozen Earth: The Once and Future Story of Ice Ages*. Univ. California Press, Berkeley.
- Schneider, S.H. y Londer, R. 1984. *The Coevolution of Climate and Life*. Sierra Club Books, San Francisco.
- Schneider, S.H. et al. 2004. *Scientists Debate Gaia: The Next Century*. MIT Press, Cambridge MA.
- Tyrrell, T. 2013. *On Gaia. A Critical Investigation of the Relationship between Life and Earth*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Walker, G. 2003. *Snowball Earth: The Story of the Great Global Catastrophe that Spawned Life as We Know it*. Crown Publ., Nueva York.
- Walker, G. 2007. *An Ocean of Air: Why the Wind Blows and other Mysteries of the Atmosphere*. Harcourt, Orlando, FL.
- Watson, A.J. y Lovelock, J.E. 1983. Biological homeostasis of the global environment. *Tellus* (B) 35: 284-289.
- Whitfield, J. 2006. *In the Beat of a Heart: Life, Energy, and the Unity of Nature*. Joseph Henry Press, Washington DC.

Información del Autor

Juan Moreno Klemming se doctoró en ecología animal por la Universidad de Uppsala (Suecia) y actualmente es profesor de investigación del CSIC en el Departamento de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Desde 1980 ha estudiado diversos aspectos de la ecología evolutiva y eco-fisiología de aves en Suecia, España, Antártida y Patagonia, especialmente en relación con la reproducción. Ha publicado más de 200 trabajos científicos en revistas internacionales sobre estos temas, además de varios artículos divulgativos, capítulos de libro, y dos libros.

Nuestras normas y preceptos morales podrían ser obra de la selección natural actuando, no sobre nuestros genes, sino sobre nuestros memes

Hernán Pérez Ramos

Avda. de la Costa Blanca, 14, buzón 44, Playa San Juan, 03016, Alicante.
E-mail: puchoramos0562@yahoo.es

RESUMEN

En el volumen 2 (2014) de eVOLUCIÓN aparece un artículo en el que este autor intenta esgrimir una serie de argumentos destinados a ilustrar el hecho de que es poco probable que nuestros comportamientos cooperativos y altruistas, las bases de nuestra moral, sean hereditarios. La gran extensión del artículo nos impidió desarrollar en él dos temas fundamentales en el marco del propósito que albergábamos. 1- Explicar que los modelos empleados en el marco de la Teoría de juegos para ilustrar cómo y por qué pudo aparecer la cooperación son simulaciones planteadas desde un presupuesto irreal, ya que están basados en la suposición de que los participantes en las interacciones son libres a la hora de decidir que estrategia emplean (cooperar o no cooperar). Esto no sucedía en ningún modo en el panorama social que existía antes de que apareciera la cooperación. De aquí se puede concluir que los estudios relacionados con la Teoría de juego, con toda probabilidad, no son un modelo que ilustre convenientemente la suposición de que la interacción continuada de los individuos inevitablemente conduciría a la aparición de los comportamientos cooperativos. 2- Nos proponemos ilustrar cómo la selección natural actúa sobre nuestros memes morales, cambiándolos cada vez que el desarrollo de las fuerzas productivas hace materialmente posible organizar un reparto más amplio y equitativo de la riqueza generada por el trabajo. *eVOLUCIÓN 10(2): 13-50 (2015)*.

Palabras Clave: Teoría de juegos, Cooperación, Altruismo, Moral, Jerarquía, Dominante, Subordinado, Alianza.

ABSTRACT

In Volume 2 (2014) of this publication appeared an article in which this author explained that it is unlikely for our altruistic behaviours to have a genetic basic. The great length of the article prevented us to develop the two fundamental issues. 1. To explain that the model used in game theory in order to explain how cooperation might appears, are based on an unrealistic budget. That individual are free to choose the strategy used (cooperate or not cooperate). This does not happen in the wild because when two individuals interact there is a relationship of domination between them. This is the reason why game theory does not prove that continued interaction between individuals leads to cooperation. 2- We intend to show how natural selection acting on our moral standards. Changing them every time it becomes possible to make a more just distribution of wealth. *eVOLUCIÓN 10(2): 13-50 (2015)*.

Key Words: Game theory, Cooperation, Altruism, Moral, Hierarchy, Dominant, Subordinate, Alliance.

¿Es posible que la Teoría de Juegos no demostrase la posibilidad de que aparecieran las conductas de cooperación?

John Nash demuestra que Adan Smith no había acertado del todo

A finales de los años 40 del siglo pasado John Nash logró demostrar matemáticamente que Adam Smith se había equivocado al pensar que el velar por el beneficio individual (no cooperar) es lo que conducía inexorablemente al bien común. Nash probó a través de la teoría de juegos que en muchos casos la mejor estrategia desde el punto

de vista individual no es el egoísmo sino la de cooperar por el bien común. Basándose en estos estudios en 1984 Robert Axelrod publicó "La evolución de la cooperación", en este importantísimo trabajo argumentaba basándose en la teoría de juegos que era posible que los comportamientos innatos que nos impulsan a cooperar, a ser solidarios y a compadecernos de los demás (los fundamentos de nuestra moral) pudieron haber aparecido en el marco de un mundo natural debido a que el motor del desarrollo no siempre era el egoísmo. Particularmente empleó el juego del Dilema del prisionero para desarrollar el estudio que le permitió arribar a esta conclusión.



Fig. 1. Jhon Nash (Una mente maravillosa) demostró que, contrariamente a lo que explicaba Adam Smith (derecha), no siempre seguir el beneficio propio conducía al bien colectivo, sino que a veces la mejor estrategia desde el punto de vista individual era la cooperación.

Las premisas del juego son las siguientes. Dos sujetos que han participado en un atraco son atrapados por la policía. El fiscal les ofrece a cada uno de forma independiente la posibilidad de salir inmediatamente de la cárcel si delatan al compañero. Pero les advierte que si es el otro quien le delata a ellos cumplirán 15 años de cárcel. También les explica que en el caso de que ambos se delaten el uno al otro la pena se repartiría y cada uno cumpliría 10 años y que si ninguno de ellos delata al otro, en un año quedarán en libertad.

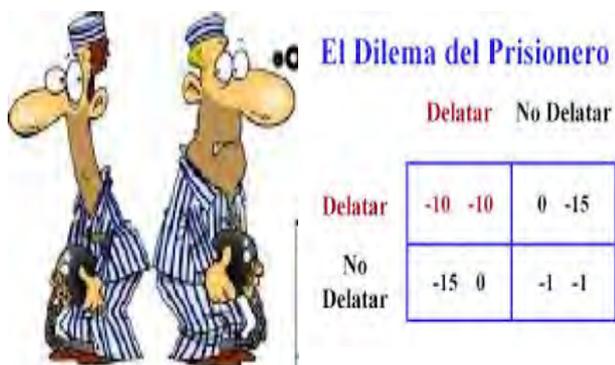


Fig. 2. La repetición continuada del juego del Dilema del prisionero conduce al equilibrio de Nash. Ambos jugadores se convencen de que la mejor estrategia desde el punto de vista individual es la de cooperar con el otro jugador.

A primera vista parece ser que la mejor opción es delatar de inmediato al compinche porque con ello evitarían pasar un solo día en la cárcel. El inconveniente de esta estrategia (no cooperar) es que si los dos la utilizan, ambos pasarán 10 años en prisión. Así que en realidad la mejor estrategia es callar (cooperar), a riesgo de cumplir 15 años de cárcel y esperar que el otro comprenda lo mismo y utilice la misma estrategia (la cooperación). Robert Axelrod nos explicó que la repetición continuada del juego conduce inevitablemente al equilibrio de Nash (ambos

jugadores descubren, cada uno por su cuenta, que no les conviene utilizar ninguna otra estrategia que no sea la cooperación), así que inexorablemente surge la cooperación entre los participantes y con ello quedó firmemente argumentada la posibilidad de que apareciesen conductas de cooperación en el marco de un mundo que se suponía regido únicamente por el egoísmo despiadado. Con el tiempo se han desarrollado experimentos utilizando otros juegos como El ultimátum, El gallina, La guerra de los sexos y la repetición continuada de todos ha desembocado en resultados muy similares. Aunque los modelos de juego empleados para ilustrar cómo pudo haber aparecido la cooperación parecen haber argumentado que esta pudo aparecer en el marco de un mundo regido por el egoísmo, tengo la sospecha de que quizás estos modelos es posible que no ilustren de manera correcta como pudo aparecer la cooperación. ¿En que baso mi sospecha?



Fig. 3. Robert Axelrod con su magnífico libro "La Evolución de la Cooperación" puso de manifiesto que era muy probable que las conductas altruistas y de cooperación, características de nuestra especie, pudieron haber surgido genéticamente porque todos los modelos (simulaciones) empleados en Teoría de juegos inevitablemente conducían a la cooperación entre sujetos como el mejor medio de alcanzar el bien individual.

Relación entre desiguales

"El dominante se lo lleva todo"

Cuando admitimos que la Teoría de juegos sirve para ilustrar como pudieron surgir las conductas de cooperación, lo hacemos porque podemos observar que la libre elección de estrategias (cooperar o no cooperar) de los participantes en las interacciones (del juego) conduce inevitablemente a la cooperación. Para decirlo de otro modo, si las elecciones de los jugadores en cada jugada no fuesen libres, sino impuestas, el modelo no cumpliría su propósito..Así que la Teoría de Juegos no sería válida para ilustrar el origen de las conductas de cooperación, la reciprocidad y la solidaridad (los principios de nuestra moral) gracias a que las

elecciones (cooperar o no cooperar) que toman los participantes en los juegos no son totalmente libres.

Y aquí es donde me asaltó la duda. ¿En el marco del mundo real en el que vivieron nuestros antepasados antes de que surgiera la cooperación eran siempre libres los sujetos que interactúan a la hora de decidir si cooperan o no? ¿Cómo pudo ser el mundo social real en el que vivían nuestros antepasados cuando apareció la cooperación? El mundo social en el que viven las especies que no practican ningún tipo de cooperación entre sujetos no emparentados es extremadamente despótico, basado en la férrea tiranía de la jerarquía social, el estatus que se ocupa lo determina todo. Si tramos de desarrollar cualquiera de los juegos de la Teoría de Juegos en el marco de unas condiciones similares a las que existen en las sociedades donde no se practica ningún tipo de cooperación entre sujetos no emparentados, nos daremos cuenta que ningún modelo mostraría el proceso de surgimiento de la cooperación porque en una sociedad regida únicamente por el sistema de estricta jerarquía social el sujeto (de los dos que interactúan) que está por debajo del otro en la escala social (el subordinado) no puede actuar libremente. Así que nunca podría decidir si coopera o no. Siempre estaría obligado a cooperar. Al mismo tiempo pasa lo contrario con el dominante. Al saber que el subordinado siempre tendría que cooperar el dominante jamás estaría dispuesto a hacerlo. Todos los modelos de la teoría de juegos se fundamentan en el hecho de que ambos sujetos, de alguna manera o de otra dependen de lo que haga el otro en función de lograr beneficio. En el mundo social existente antes del surgimiento de la cooperación uno de los dos participantes de las interacciones, el dominante, no depende del otro, el subordinado, para lograr beneficio. El sabe que el subordinado siempre está obligado a "cooperar" a la fuerza y por ello jamás cooperará. Esta es una premisa muy importante a la hora de tener en cuenta los modelos de la Teoría de Juegos en función de hacernos una idea de como pudo surgir la cooperación. Estos modelos están elaborados con arreglo a una premisa falsa, la interdependencia de los dos sujetos que participan en la interacción. Esta interdependencia no existe en el mundo social que existía antes de que apareciera la cooperación. Así que de ninguna manera los modelos basados en la Teoría de Juegos pueden ofrecernos una imagen real de como pudo haber surgido la cooperación.

Es posible que alguien crea que no es muy importante que un modelo se ajuste a las condiciones del fenómeno que se intenta describir a través de él, a fin de cuentas, es solo un modelo. Pero, imaginemos que alguien desarrollase un modelo para intentar ilustrar como funciona el universo y no tuviese en cuenta la gravedad. Del mismo modo que un modelo que no tiene en

cuenta la gravedad jamás podría generar una imagen acertada de como funciona nuestro universo. Un modelo, basado en la Teoría de Juegos, que no tiene en cuenta el hecho de que en el marco de la sociedad que existía antes de que apareciera la cooperación, uno de los dos participantes de las interacciones no depende para su beneficio de lo que haga el otro, jamás podría proyectar una imagen certera del surgimiento de la cooperación.

El surgimiento de la cooperación transforma el universo social de sociedades despóticas, basadas en la tiranía del estatus social, en sociedades más o menos igualitarias, donde existe la tolerancia y la solidaridad

Como se propone en este y en los dos artículos anteriores que he dedicado a este tema, la cooperación aparece cuando alguien descubre que hay una nueva manera menos riesgosa y mucho más ventajosa de beneficiarse a costa de los otros. Aparece cuando alguien se da cuenta de que dándole o haciendo algo por otro sujeto, lo que necesita, cuando lo necesita y en la proporción justa en que lo necesita, este individuo se convertirá en un amigo y aliado de su benefactor y en consecuencia estará dispuesto a ayudarlo, a cuidarle, a compartir con él, e incluso, hasta arriesgar su propia vida por su amigo. (Hemos explicado y volveremos a exponer en este trabajo, que es posible convertir a otro sujeto en nuestro amigo debido a que todos disponemos de un comportamiento Instinto Filial que predicablemente se transforma en el comportamiento Amistad para hacer que sintamos aprecio, gratitud, solidaridad y confianza hacia quienes se ocupan de nosotros, nos cuidan, nos ayudan, nos defienden y nos alimentan). Este conocimiento es el que precisamente hace que comience a cambiar poco a poco la actitud de los dominantes para con los subordinados. Si pretendemos lograr que otro se sienta nuestro amigo lo último que tenemos que hacer es golpearlo, herirlo, arrebatarle lo que tiene, amenazarlo o amedrentarlo. Paulatinamente este importantísimo conocimiento se transmitiría a toda una población convirtiéndose en un comportamiento común a todos los individuos. Esta nueva manera de tratar a los subordinados es realmente lo que haría la sociedad más igualitaria, más tolerante y más solidaria. En el marco de un mundo social en el que los dominantes asumen un nuevo tipo de relación con los subordinados, un nueva relación que no va a estar estrictamente basada en el "tienes que hacer lo que yo quiero porque me da la gana", por primera vez los subordinados van a comenzar a ser libres para elegir si cooperan o no y en consecuencia de ello los dominantes por primera vez van a depender del otro participante en la interacción. Es precisamente aquí cuando se dan la premisas en las que se basan los modelos de la

Teoría de Juegos, pero en este momento la cooperación ya ha surgido. Contrariamente a lo que se propone en la Teoría de Juegos, la causa de que apareciese la cooperación no es la existencia de una sociedad más o menos igualitaria y tolerante en la que el dominante depende para su beneficio de lo que decida hacer el subordinado. Sino que por el contrario, la cooperación es la causa de que surgiese esa sociedad solidaria, tolerante y más o menos igualitaria en la que el dominante depende para su beneficio de lo que decida hacer el subordinado.

Lo que pretendemos en este momento del artículo es que el lector pueda observar ejemplos de que esa relación de dominancia todavía existe, inclusive, en sociedades transformadas por la cooperación. Veamos algunos casos reales de dominancia.

En 1987 la escritora científica Virginia Morell visitaba a Jane Goodal en Gombe, Tanzania, para entrevistarla. Las dos estaban escondidas en un lugar en el que usualmente los científicos daban plátanos a los chimpancés que pasaban por allí. Un macho dominante, Beethoven se acercó junto con Dilly, una huérfana que había adoptado, e inmediatamente emitió el grito de llamada a comer, una conducta estándar de los chimpancés. Tras comerse rápidamente todo un racimo -los machos no suelen compartir con las crías, ni siquiera las que están a su cargo- se recostó para echar una siesta dejando a la hambrienta Dilly a cargo de su acicalamiento. Fue entonces cuando Goodal estableció contacto visual con la pequeña huérfana y le mostró una banana. Dilly no emitió el grito de llamada a comer, como hacen usualmente los chimpancés, sino que fue sigilosamente hacia donde Goodal había puesto la fruta, la devoró de tres mordiscos y después regresó con el mismo sigilo a donde estaba roncando Beethoven. Bajo nuestro prisma antropocéntrico nos parece muy reprochable que un padre, en este caso adoptivo, no priorice la alimentación de su descendiente. Pero tenemos que tener en cuenta que el mundo de Dilly solo existe gracias a que Beethoven es capaz de protegerla de los machos de clanes rivales. Así que quien tiene que comer es él. Pero esta no es la causa por la que nos interesa esta historia. Lo que queremos ilustrar con ella es la existencia de una marcada relación de dominancia entre ambos sujetos. El dominante come y el subordinado se queda absolutamente sin nada, teniendo además que demostrar con su comportamiento al individuo de mayor rango que acepta de buena gana esta situación desigual e injusta.



Fig. 4. Los sujetos dominantes comen y los subordinados, simplemente, tienen que aceptarlo. Un mundo regido por una estricta jerarquía social impone la dominación de unos sobre otros y por consiguiente la desigualdad entre los miembros del grupo.

Con la finalidad de averiguar qué es lo que saben los chimpancés acerca de lo que otros chimpancés saben el antropólogo Brian Hare desarrolló un ingenioso experimento. Preparó dos recintos que contenían a dos chimpancés, uno en cada extremo. Luego puso comida en el centro y manipulando unas barreras lograba que unas veces los dos simios podían ver el alimento y en otras ocasiones solo uno de ellos la veía. El resultado fue que el chimpancé subordinado nunca tocó la comida cuando sabía que el chimpancé dominante la había visto (Guillén Salazar 2005; pág. 101). Este experimento nos muestra claramente que existen jerarquías entre los chimpancés y que siempre que interactúan cualquier par de sujetos, uno de ellos siente que tiene derecho a la comida y el otro simplemente acepta la situación sin protestar.



Fig. 5. Brian Hare desarrolló un experimento en el que utilizó la consabida relación Dominante-subordinado que existe entre nuestros primos para demostrar que los chimpancés si son conscientes de lo que otro chimpancé sabe.

Las ventajas de ascender a un rango elevado son muy importantes para machos y hembras. En el caso de los primeros, un rango elevado permite un mayor acceso al sexo, circunstancia que permitirá al sujeto dejar más descendientes que sus rivales. En lo que respecta a las hembras un mayor estatus social significa un mayor acceso a los alimentos, esencialmente durante el embarazo y la lactancia, hecho que incrementa su éxito reproductivo. En el caso de los macacos rhesus el rango es tan importante que una hembra dominante solo tiene que abrir la boca de una hembra de bajo rango y sacar de allí todo el alimento que esta ha conseguido a lo largo del día (Waal 2007; pág. 57).



Fig. 6. El mundo de los macacos japoneses, como el de los macacos rhesus y como el del resto de los primates está organizado con arreglo al estatus social que se posee. El acceso a los placeres, al sexo, a la confortabilidad y a la comida depende de ello.

Es tan importante para la estrategia reproductiva de los machos el lograr un alto rango que lo primero que hacen los machos cuando se ven por primera vez es establecer un orden jerárquico entre ellos. Los chimpancés lo hacen cargando a la vista de los rivales con la finalidad de mostrar su poderío y nosotros lo hacemos, lo mismo en una convención de científicos que en el bar de la esquina, con posturas corporales amenazadoras, elevando la voz, con chistes maliciosos y desacreditando los comentarios de los otros, con independencia de si el tema nos interesa o no. En un segundo encuentro ya se ha establecido un orden jerárquico y el enfrentamiento es mucho menos agresivo (Waal 2007; pág 58-59). En los chimpancés la jerarquía lo impregna todo. Si traemos a dos hembras con el objetivo de realizar cualquier prueba a una de ellas, la dominante se pone enseguida a interactuar con el experimentador mientras que la subordinada apenas se atreverá a aceptar recompensas, ni tocará los instrumentos de la prueba. Esto sucede aunque las chicas sean buenas amigas. No hay tensión ni hostilidad, simplemente cada una acepta su lugar



Fig. 7. El hecho de que estemos configurados genéticamente para aceptar la dominación durante un período determinado de tiempo es lo que nos ha permitido vivir en sociedad.

en la relación (dominante o subordinada) y actúa como tal (Waal 2007; pág 63). He aquí la mayor de todas las paradojas, aunque las posiciones dentro de una jerarquía nacen de los enfrentamientos, la estructura jerárquica misma, una vez establecida, elimina la necesidad de más conflicto. Obviamente, los que están abajo en la escala preferirían estar más arriba, pero se conforman con alcanzar el siguiente mejor objetivo, que les dejen en paz hasta el momento en el que se vean capaces de luchar por ascender a un escalón más alto en el organigrama de su grupo. El frecuente intercambio de señales de rango es lo que garantiza la paz y la tranquilidad de los de abajo ya que confirma a los de arriba que no hay necesidad de reafirmar su posición mediante la fuerza (Waal 2007; pág 70).

Pensemos de nuevo en las características de la sociedad antes de que apareciera la cooperación. Una sociedad despótica basada en la tiranía del estatus social, en la que los subordinados no son libres de elegir si cooperan o no, están obligados a hacerlo y en consecuencia el beneficio de los dominantes no depende de lo que haga el subordinado. ¿Pudo aparecer en el marco de una sociedad así la cooperación de la forma que plantean los modelos de la Teoría de Juegos?. Con el objetivo de ilustrar esta idea intentaremos desarrollar algunos de los juegos más conocidos en el marco de situaciones de dominancia.

La Teoría de juegos analizada desde el contexto del mundo jerarquizado que predicablemente existe antes de que apareciese la cooperación y en el que todavía viven algunos de nuestros parientes

Aunque ya sabemos que las sociedades de los chimpancés y de los bonobos no son un fiel reflejo de la sociedad que existía antes de que apareciese la cooperación, debido a que esta las ha transformado en sociedades más o menos igualitaria, solidarias y tolerantes, en sociedades en las que los subordinados en algunos casos son libres de elegir si cooperan o no y en consecuencia, en el marco de estas situaciones el beneficio de los dominantes depende de lo que haga el subordinado. Todavía perviven fuertes reminiscencias de las características de la sociedad que existía antes de que apareciese la cooperación. Nos referimos a las relaciones de dominancia y a la tiranía basada en la jerarquía social. Por esta razón utilizaremos ejemplos estudiados en estas dos sociedades con el objetivo de que el lector pueda ver como cuando se aplica a cualquier modelo de la Teoría de Juegos las características reales que existían en la sociedad antes de que apareciese la cooperación (la relación de dominancia) estos modelos no son capaces de ilustrar el surgimiento de la cooperación.

Dilema del prisionero

Imaginemos un caso real en el que se enfrentan al dilema del prisionero un jefe de la mafia y un simple miembro (soldado) de filas. Este último no solo cooperará sino que se inculpará él para que su jefe no vaya a la cárcel. Sabe que de no inculminarse está firmando su sentencia de muerte y perjudicando seriamente a sus seres queridos. Tanto es así que para que los miembros de menor rango de una banda (subordinados) declaren en contra de sus jefes mafiosos se han tenido que desarrollar sofisticados y costosísimos programas de protección de testigos. Por la otra parte el dominante, el jefe mafioso, nunca está dispuesto a cooperar pues sabe que al otro no le queda más remedio que asumir toda la culpa. Esta es una importante evidencia de que cuando dos sujetos entre los que existe una relación de dominancia se enfrentan al dilema del prisionero jamás se produce la cooperación.

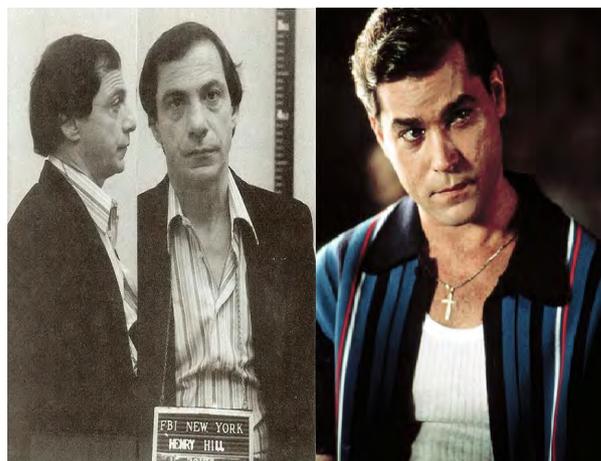


Fig. 8. Para que Henry Hill (interpretado por Ray Liota en el filmen de Martin Scorsese "Uno de los nuestros") pudiese declarar en contra de la familia Lucchese (el grupo mafioso para el que trabajaba) tuvo que ser acogido en un programa de protección de testigos. Ello es una poderosa evidencia de que los subordinados no son libres a la hora de elegir si cooperan o no, tienen que hacerlo sin remedio.

El gallina

Este juego lo hemos observado en algunas películas. Se trata de dos jóvenes llenos de testosterona, espoleados por el grupo de amigos, que ponen sus coches, uno frente a otro, en una carretera o camino sin mucho tránsito. A la señal, salen disparados hacia el otro coche con la intención de embestirlo y el que primero de un volantazo para evitar el impacto mortal pierde. Aparentemente la mejor estrategia es la de aguantar, ya que si el otro es el que cede ganamos el máximo prestigio entre el grupo de amigos, prestigio que pierde el rival. El inconveniente es que el otro también aguante la presión y no dé el volantazo, en ese caso ambos sujetos pierden la vida. Así que en realidad el equilibrio de Nash se produce cuando después de jugar, simuladamente, muchas partidas, ambos jugadores se convencen que la mejor estrategia siempre es la de cooperar (dar el volantazo salvador).



Fig. 9. En el juego del gallina, de lo que se trata, es de tener el valor suficiente como para no dar el volantazo que evite la coalición con el otro coche y esperar que sea el otro el que lo de (1,0). Pero al final se impone el equilibrio de Nash, los dos jugadores comprenden que la mejor estrategia desde el punto de vista individual es la de cooperar (dar el volantazo salvador) 1/2,1/2.

Ahora imaginemos que quien viene en nuestra dirección, arremetiendo con todo y contra todos, como un tsunami devastador, es un macho alfa chimpancé. ¿Quién es el valiente que no se quita de su camino? El "volantazo" tiene que darlo siempre el otro porque el macho alfa nunca cederá. En otras palabras, aquí jamás se produciría la cooperación.



Fig. 10. Un subordinado jamás se interpone en el camino de un dominante cuando este está realizando una demostración de fuerza. El dominante jamás dará el volantazo salvador, el subordinado es el que está obligado a hacerlo.

En las siguientes líneas de este artículo desarrollaremos un ejemplo que ilustra que los chimpancés tienen su propia versión del juego del gallina. Cuando dos machos, que se necesitan mutuamente para mantener el poder, se pelean, luego de la trifulca necesitan recomponer su alianza, pero el primero en ceder pierde prestigio ante la comunidad. No obstante, siempre el que más necesita al otro de los dos, que suele ser el que menos inteligencia social tiene, es el que da el primer paso, así que tampoco aquí se da la cooperación. (segundo ejemplo, relación entre Luit, Nikie y Yeroen).

La guerra de los sexos

Es un matrimonio con gustos diferentes que se va de vacaciones. A ella le gusta la montaña y él prefiere el mar, a ella le gusta el cine y él prefiere salir con amigos, ella se pirra por escuchar música pop y a él le gustan los ritmos latinos. Si uno de los dos logra que el otro acepte su plan obtendrá el máximo de satisfacción, la felicidad de estar con su pareja y haciendo lo que le gusta (20). El otro en cambio solo logra como premio la satisfacción de estar con su pareja (15). El problema es que el otro no acepte y decida irse a pasárselo bien solo, en este caso los dos sujetos disfrutarán únicamente de estar haciendo lo que cada uno prefiere (5). Pero si cada uno acepta pasar la mitad del tiempo haciendo lo que le gusta (2,5) ambos pueden disfrutar de su pareja (15) y obtendrán una satisfacción máxima de (17,5). Así



Fig. 11. En el juego de la guerra de los sexos los dos participantes terminan por darse cuenta de que la mejor estrategia desde el punto de vista individual es cooperar con el otro.

que a la postre la mejor estrategia que pueden elegir es la de compartir su tiempo libre entre la actividad que les gusta a ellos y la actividad que le gusta a la pareja.

Aplicemos ahora el juego de la guerra de los sexos a nuestros parientes. Los primatólogos que estudian los chimpancés, tanto en la naturaleza como en cautividad, a menudo utilizan la broma de que a los chimpancés solo le interesan tres cosas en la vida. Comer, comer y comer. Según un estudio acerca de la competencia por el alimento en los zoológicos se sabe que un chimpancé macho encerrado con dos hembras reclama toda la comida para sí. Mientras que a un macho adulto bonobo, en las mismas condiciones, ni siquiera se le permitiría acercarse a la comida. No importa todos los amagos de violencia que haga, ellas simplemente le ignorarán (Wall 2007; pág. 72). En el caso de los chimpancés, ellas y en los bonobos, ellos no disponen de la opción de elegir si cooperan o no, sencillamente tienen que aceptar el hecho de que son subordinados y por lo tanto están obligados a permitir que el otro sea el único que disfrute. Por su parte el sexo dominante en cada especie nunca está dispuesto a compartir su premio con el sujeto del otro sexo por lo que en este caso jamás se produciría la cooperación.



Fig. 12. En esta pacífica sociedad de los bonobos ellas son quienes cortan el bacalao. Ellos no son libres para elegir si cooperan o no, simplemente, tienen que hacerlo. Por el contrario las bonobas reclaman para ellas y obtienen todos los privilegios. Así que la simple repetición del juego de la guerra de los sexos aquí jamás conduciría a la cooperación.



Fig. 13. El juego del ultimátum , en el caso de nuestra especie, conduce a la cooperación gracias a nuestro sentido de la justicia.

El juego del ultimátum

Se le ofrece una determinada cantidad de dinero al jugador A. Este tiene que darle una parte al jugador B. Si este último rechaza la oferta ambos pierden el dinero.

Supongamos que el jugador A es un chimpancé dominante al que se le ofrecen varios trozos de fruta y el B uno subordinado. El A decidirá no dar absolutamente nada al B y este lo aceptará de buena gana porque gana no llevarse una soberana paliza. Supongamos ahora que el jugador A, al que se le ofrece la fruta, es el subordinado y el B el dominante, el A tendrá que darle toda la fruta al B para evitar una soberana paliza y el B la recibirá como algo que simplemente le pertenece por derecho propio, como quedó demostrado en los ejemplos que referimos más arriba. De hecho este experimento lo han realizado Keith Jensen, Joseph Call y Michael Tomasello en el Instituto Max Planck de antropología evolutiva. Y para que los chimpancés pudieran elegir libremente si aceptaban o no la comida tuvo que mantenerse separados, cada uno en su jaula, de modo que no pudiese ejercer su influencia el dominante sobre el subordinado.

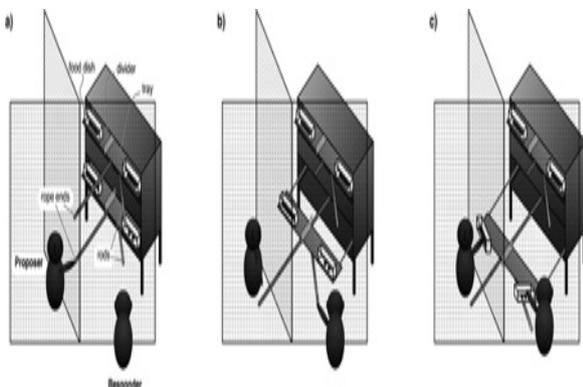


Fig. 14. Para evitar que las relaciones de dominancia entre los sujetos que participaron en el experimento (hacer que dos chimpancés jueguen al ultimátum) impidiera el buen desenvolvimiento del mismo los científicos tuvieron que mantenerlos encerrados en jaulas individuales.

Por cierto, este estudio pareció demostrar que nuestros parientes no tenían sentido de la justicia ya que los póngidos, en la posición del jugador que decide si acepta o no la porción del premio que le da el otro jugador, aceptaron siempre cualquier cantidad de comida con tal de comer algo. Pero ello es una conclusión engañosa. Imaginemos que a principio de 1944 una nave espacial de otro planeta, con la misión de estudiar a nuestra especie, llegara a un campo de concentración Nazi y sus tripulantes valorasen nuestra conducta, maneras de proceder y comportamientos a partir de lo que vieron allí. En este hipotético caso habrían regresado a su planeta con la firme convicción de que somos una especie que tampoco tiene sentido de la justicia. Este es precisamente el gran problema de los experimentos con primates en laboratorios, las condiciones en las que viven los sujetos (en algunos casos muy similares a las de un campo de concentración Nazi) son bastante diferentes de las condiciones en las que vivirían en su hábitat natural. En el marco de una situación así la supervivencia (comer) se convierte en el único objetivo y ello hace que todas las conductas y comportamientos se modifique en aras de conseguirlo. Por ello es muy probable que los comportamientos que exhiben los primates y su actuación durante las pruebas a las que se les someten podrían estar determinadas por estas anormales condiciones de vida. De aquí que las conclusiones que se extraen de estos experimentos en laboratorios podrían estar tan herradas como las que arribaron los tripulantes extraterrestres de la hipotética nave espacial a la que nos hemos referido.



Fig. 15. La relación dominante-subordinado que existe entre los chimpancés provoca que los segundos estén obligados a aceptar que el dominante se quede con toda la comida. Por lo tanto, no son libres de elegir si cooperan o no. Por su parte el dominante jamás cooperará debido a que sabe que el subordinado esta obligado a dejarle toda la comida. Esto nos está diciendo claramente que el juego del ultimátum, en el marco del mundo real en el que vivieron nuestros parientes, jamás conduciría al surgimiento de conductas de cooperación.

Concluyendo

Si tenemos en cuenta el importantísimo hecho de que en el mundo social que existente previo al surgimiento de la cooperación la sociedad está regida única y exclusivamente por la férula tiránica y despótica que impone la relación de dominancia y el estatus social, tenemos que concluir que los modelos desarrollados en la Teoría de Juegos no sirven para que podamos entender correctamente como pudieron aparecer la cooperación, la moral y el altruismo debido a que en el marco de las relaciones de dominancia establecidas en esta sociedad (pre-cooperativa) uno de los dos participantes de la interacciones no es libre de elegir si coopera o no y en consecuencia el otro participante de la interacción no depende para su beneficio de lo que haga el primero. Este importantísimo hecho no ha sido tenido en cuenta al desarrollar los modelos de la Teoría de Juegos. Así que los modelos desarrollados por esta no son capaces de mostrarnos una imagen fidedigna de como pudo surgir la cooperación.

Pero, las conductas de cooperación entre sujetos no emparentados sí existen

Convertir a los, en principio competidores, en amigos dispuestos a darnos todo lo que necesitamos

Sin embargo, las conductas de cooperación entre sujetos no emparentados y la reciprocidad, sí existen. ¿Cómo entonces pudieron surgir? Como se explica en el artículo (Pérez Ramos 2014) de esta misma publicación, los sujetos con gran inteligencia social descubren que existe una manera mucho más sencilla, eficiente y sobre todo, menos peligrosa para obtener cosas, bienes y favores de los otros a través del procedimiento de convertirlos en amigos y aliados. Ello es precisamente lo que les conduce a iniciar el desarrollo de comportamientos destinados a la cooperación, la ayuda y la solidaridad para con los otros con el objetivo de hacer que estos les sientan como sus amigos y aliados. De esta manera el comportamiento Amistad (instinto Filial) de estos otros los hará sentirse bien o mal en dependencia de si satisfacen o no las necesidades de sus "amigos" de gran inteligencia social.

Volvamos a explicarlo brevemente.

1. Predeciblemente disponemos de un comportamiento Instinto Filial que nos hace sentir aprecio, gratitud y cariño para con los sujetos que se ocupan de nosotros, que nos cuidan, protegen y ayudan (nuestra madre o padre), al mismo tiempo que nos premia con felicidad y bienestar cuando ayudamos, cuidamos, protegemos y compartimos con esos seres o

nos castiga inmisericordemente con sensaciones de culpabilidad, malestar, infelicidad e insatisfacción cuando no obramos de esta forma para con ellos. El probable objetivo de la selección natural al crear dicho comportamiento (Instinto Filial) es el de lograr que el hijo desee y necesite permanecer al lado del ser que le sustenta, cuida y protege y que este otro ser, el progenitor, obtenga recompensas materiales y afectivas provenientes del hijo, premios que le estimulen a realizar todavía mejor su labor. Veamos ejemplos del comportamiento Instinto Filial. Krom, una chimpancé sorda del zoo de Arnhem estaba interesada en un neumático en el que se había acumulado agua, pero era el último de una fila que estaba colgada de una barra. Tiró denodadamente del neumático durante 10 minutos para sacarlo pero el resto de las gomas se lo impidieron, hasta que al final desistió. Cuando Krom lo dejó se acercó Jakie, un joven de 7 años de quién ella se había hecho cargo. Sacó uno a uno los neumáticos hasta que alcanzó el que quería su tía, lo cargó con mucho cuidado y se lo llevó a ésta que de inmediato se puso a beber con la mano (Wall 2007; pág 188).

Pero el instinto Filial no solo se activa para con nuestros progenitores sino que al parecer también se pone en marcha con todo aquel que dedique tiempo a cuidarnos, ayudarnos, alimentarnos, apoyarnos o a protegernos. Despertando en nosotros sentimientos de cariño y aprecio hacia esos sujetos, sentimientos que hemos denominado con el nombre de Amistad debido a que están dirigidos hacia individuos con los que no estamos emparentados. Además, de igual manera que hace con respecto a nuestros progenitores, el comportamiento Instinto Filial (Amistad) nos premia con sensaciones de júbilo, bienestar y satisfacción cada vez que ayudamos, cuidamos y protegemos a los amigos y nos castiga con terribles sensaciones de culpabilidad, malestar, insatisfacción e infelicidad cuando no satisfacemos sus necesidades convenientemente. Veamos ejemplos de cómo el comportamiento Instinto Filial actúa sobre sujetos no emparentados. Durante un aguacero dos chimpancés se habían quedado a la intemperie, Wolfgang Köhler, uno de los pioneros en el estudio del uso de herramientas, pasó por allí y los vio empapados ateridos y tiritando de frío. Inmediatamente les abrió la puerta esperando que entraran corriendo, pero en vez de eso los dos chimpancés lo abrazaron en un delirio de satisfacción (Wall 2007; pág. 205). Aquí podemos observar claramente la profunda gratitud y el aprecio que despertó el acto del investigador en los chimpancés. Kuif, una chimpancé del zoo de Arnhem había perdido a sus hijos por no tener leche y Krom los había perdido ya que al ser sorda no era capaz de responder a sus peticiones de auxilio o a los reclamos de comida. Este pudo haber sido también el destino de Roosje así que el

equipo de Franz de Waal adiestró a Kuif de manera que fuera capaz de suministrar un biberón de leche a la pequeña. Kuif deseaba tanto adoptar a la hija de Krom que lloraba cada vez que oía a la bebé llorar (como consecuencia de que su madre sorda no podía responder a su reclamo). Antes de la adopción la relación de Kuif con el primatólogo era bastante neutra, en palabras suyas, pero a partir de la adopción, durante treinta años, Kuif le colma de afecto cada vez que va a visitarla. Reacciona como si Frans de Waal fuera un querido familiar al que no ve hace mucho tiempo, tomándole las manos y gimoteando si hace ademán de irse (Waal 2007; pág. 205-207). Este es otro claro ejemplo de los profundos e imperecederos sentimientos de aprecio y gratitud que alguien no emparentado puede despertar en otro sujeto cuando hace algo que este desea mucho.



Fig. 16. Un genio de la inteligencia social como Luís Bárcenas logró ser el amigo querido y apreciado por Mariano Rajoy, convirtiéndose en el apoyo financiero para todos sus proyectos, estando pendiente de sus necesidades, ambiciones y deseos y apoyándolo incondicionalmente en su lucha por ascender a la cúspide del partido Popular. Hasta tal punto llegó a ser el aprecio y el cariño que Bárcenas logró despertar en Rajoy, que en el momento en el que se destapa el escándalo, no solo dice públicamente (el presidente del gobierno) que terminará demostrándose la inocencia de su amigo querido, sino que también escribe el célebre correo electrónico con aquella famosa frase llena de la compasión que solo se siente cuando vemos a un amigo sufrir. - ¡Aguanta Luis, aguanta! En cambio, Bárcenas solo fingió durante muchos años ser amigo de Rajoy con el propósito de alcanzar un gran poder en el seno del PP para así poder robar a sus anchas de la caja B del partido. Este es un claro ejemplo de cómo los sujetos de gran inteligencia social desarrollan algoritmos de conductas de cooperación con el objetivo de convertirse en amigos y aliados de los otros para poder obtener de estos grandes servicios, valiosos bienes e importantísimos favores, pagando por ellos muy poco y con riesgo cero (por parte del sujeto expoliado).

2. El grado de aprecio y cariño que el otro sujeto va a experimentar por nosotros depende del valor que otorgue a lo que hacemos por él y esto no siempre se corresponde con la cantidad de esfuerzo que invertimos en satisfacer sus necesidades. Veamos. Imaginemos que le damos todo un racimo de plátanos a alguien que acaba de comer opíparamente. La valoración de nuestro sacrificio es mínima, sin embargo, si le damos a ese mismo sujeto un trocito mínimo de nuestra manzana cuando hace tres días que no come, otorgará un valor inmenso a lo que hacemos por él y en consecuencia, el aprecio que experimentará por nosotros será el máximo. Esto nos indica que para obtener el máximo aprecio de alguien no es necesario que nos desprendamos de cosas muy valiosas o que dediquemos una gran cantidad de tiempo a satisfacerle, sino que lo realmente importante es darle aquello que el otro necesita en el momento justo en el que lo necesita. Imaginemos ahora que nuestro hijo se muere de ganas por tener un tren de juguete que vale muy barato y nosotros para reyes nos gastamos un dineral y le compramos una valiosísima enciclopedia de arte contemporáneo. La valoración que hace el niño de nuestro regalo es pésima y en consecuencia el aprecio que experimentará por nosotros es mínimo. Esto también nos indica que para obtener el grado máximo de aprecio de otro sujeto hacia nosotros no es necesario que invirtamos un descomunal esfuerzo o que le demos algo muy valioso, solo es necesario que le demos o que hagamos exactamente aquello que el otro sujeto necesita o desea. El aprecio que alguien experimentará por nosotros también depende de la cantidad de cosas que hagamos por él y de la cantidad de cosas que le demos. El exceso de cuidados, atenciones y regalos genera un proceso de acostumbamiento en el sistema mesolímbico de recompensa (Pérez Ramos 2015). Así que mientras menos (lo estrictamente necesario) le demos a alguien y menos hagamos por él, más valorará lo que le damos y más valorará lo que hacemos en su beneficio y en consecuencia, más aprecio y cariño experimentará hacia nosotros. En resumen, el máximo aprecio de otro sujeto hacia nosotros se logra cuando le damos exactamente lo que necesita, en el momento justo en el que lo necesita y en la proporción exacta en que lo necesita, ni menos ni más. Esto es precisamente lo que hace posible obtener mucho de alguien a cambio de darle muy, muy poco.

Los sujetos con gran inteligencia social han descubierto todo esto y en consecuencia desarrollan algoritmos de comportamientos encaminados a convertirse en amigos y aliados de otros individuos ya que cuando están en esa preciosa lista, el otro ser se sentirá feliz cada vez que hace algo por ellos y se sentirá mal y culpable cuando no satisface sus necesidades.

¿Qué es lo que hace posible el intercambio desigual entre "amigos"?

Para que pudiesen convivir durante un tiempo más o menos largo la madre y el hijo necesariamente tuvo que desarrollarse un mecanismo que de alguna manera anulase los comportamientos y sistemas que nos previenen de los peligros que pudieran provenir de los otros, es decir, era preciso que surgiese la confianza en el otro. Esa es la misión de la hormona oxitocina que se encargan de generar el comportamiento Instinto Maternal en la madre y el comportamiento Instinto Filial en el hijo. La oxitocina hace que desciendan los niveles de serotonina en la corteza prefrontal lateral, el lugar donde previsiblemente nosotros rastreamos los peligros y amenazas que pueden venir del entorno social. Al estar hipoactiva esta zona del cerebro experimentamos una confianza irracional en el otro ser, confianza que nos hace descartar la más mínima posibilidad de que el otro nos provoque algún tipo de daño o perjuicio. Este previsiblemente es el mecanismo que surgió para que el comportamiento Instinto Maternal y el comportamiento Instinto Filial lograran que su portador no desconfiase del otro y así pudiesen convivir durante todo el tiempo necesario madre e hijo. Así que es previsible suponer que el comportamiento Instinto filial, en su versión Amistad, también utilice este mismo mecanismo, provocando con ello esa gran confianza que sentimos hacia los amigos que realmente apreciamos. La influencia de la oxitocina en el cerebro es lo que probablemente impide que actué el mecanismo que nos alerta cuando un intercambio con un amigo está siendo desigual, por ello probablemente es que cuando experimentamos verdadera amistad hacia alguien el sentido de la justicia no es capaz de hacer correctamente su función. En resumen, cuando nos sentimos realmente amigos de alguien el mecanismo que vigila los costes y beneficios de una interacción con otro deja de funcionar, de manera que el sentimiento de justicia no se activa para hacernos rechazar un intercambio injusto.

Una posible contradicción

Imagino que a estas alturas el lector se estará preguntando. ¿Y no experimentan verdadero aprecio los "amigos" interesados por sus víctimas? Es que estos también cuentan con un comportamiento Amistad (Instinto Filial) que en teoría tendría que hacerles sentir bien, cuando ayudan a quienes les benefician y mal cuando no lo hacen. Aquí entra en juego otra de las grandes ventajas que otorga al que la posee la inteligencia social. Nos referimos al control emocional. En esencia, los "amigos" interesados tienen presente un objetivo primordial cuando abordan una relación con otro ser. Y en dependencia del cum-



Fig. 17. Durante la declaración de Jordi Pujol en el parlamento de Cataluña, acusado de haber traicionado vilmente los ideales de todo un pueblo, lejos de sentir la más mínima culpabilidad o el más ínfimo remordimiento, mostró un tremendo enfado (que verdaderamente estaba experimentando) porque le estaban acusando de algo, que aunque sabía que lo había hecho, no le interesa reconocer ante los demás su culpabilidad. Esto nos permite ver claramente que los genios de la inteligencia social son capaces de lograr un control total sobre sus emociones, hasta el punto de que son capaces de seleccionarlas de manera de sentir las solo cuando las necesitan o les interesa que estas sean percibidas por los otros.

cumplimiento de ese objetivo primordial regulan sus emociones de manera que estas no les hagan sufrir cuando están apuñalando a sus amigos-víctimas. Tal es el grado de control emocional que consiguen los seres de gran inteligencia social que logran mantener hipoactivas sus amígdalas, aún en el marco de las más terribles circunstancias, hasta el punto de que los psicólogos y neurocientíficos que los han estudiado los definen como psicópatas.

La Inteligencia social confecciona los conocimientos que nos permiten convertir a los otros en amigos y aliados

Estos comportamientos destinados a hacer amigos no sirven absolutamente de nada si no somos capaces de averiguar que es lo que necesita esa otra persona, cuando lo necesita y cual es la proporción justa en la que se le debe dar para que no se produzca el acostumbramiento. Y enterarnos de ello no es nada sencillo. La experiencia de la vida enseña a los padres de que cualquier cosa que se revele a otro sujeto que no esté en el marco de la relación padre-hijo puede ser utilizado en su propia contra. Esto sucede debido a que en última instancia todos somos competidores y si tenemos que elegir entre nuestro beneficio y el de otro normalmente optamos por nosotros. Ella es la razón por la que desde nuestra más temprana edad nos inculcan el

importantísimo conocimiento social de que no se le debe revelar nada a los otros. Este conocimiento poco a poco va siendo corroborado a través de los golpes de la vida y su aceptación, el ser consciente de que mientras menos digamos a los demás mejor nos irá en la vida, es un importantísimo símbolo de que hemos llegado a la madurez. "El hombre es dueño de sus silencios y esclavo de sus palabras" Aristóteles. Pero nuestras palabras no son lo único que informa a los demás, en realidad la verdadera información acerca de nosotros se expresa a través del lenguaje de las emociones. Como nos explica A. Damasio en "El error de Descartes" toda las vivencias que guardamos disponen de un marcador somático, este se encarga de que en cuando estas, por algún motivo, afloran a nuestra mente, cuando estamos recordando algo que hemos vivido, ese marcador somático hace que se activen las mismas emociones que experimentamos cuando vivimos los hechos que recordamos. Por ejemplo, si hemos traicionado a alguien que nos hace bien (Bárceñas a Rajoy), las imágenes de esa vivencia se almacenan en nuestra memoria episódica conjuntamente con el marcador somático que activa las emociones que experimentamos durante ese suceso. En este caso se trata de las emociones y sensaciones de culpabilidad y vergüenza que nos hizo experimentar el comportamiento Instinto Filial (Amistad) por causar daño a alguien que solo nos hace bien. Ello crea la necesidad de ocultar estas emociones de manera que no puedan ser de ninguna manera percibidas por la otra persona, ya que el hecho de verlas desataría todas las alarmas y se activarían todos sus comportamientos de vigilancia, lo que traería como consecuencia que sería muy difícil seguir aprovechándose de ese sujeto. Ello es la razón por la que se precisa construir historias alternativas (autoengaño) para pasarlas por la mente, en el momento preciso, para evitar que el recuerdo de la traición (las vivencias) desaten a través del marcador somático las emociones que queremos impedir que el otro perciba. Pero todo esto tiene que suceder de forma automática, sin que sea necesario que pensemos en ello, la historia alternativa (el autoengaño) tiene que salir disparado a nuestra conciencia (esa historia alternativa tiene que pasar por nuestra mente) sin que tengamos que perder tiempo ni que tengamos que desviar el foco de la atención, de la percepción (estamos hablando con el otro) a los recuerdos, para buscarla. ¿Quién se encarga de construir los resortes necesarios para que esto suceda? La inteligencia social no solo crea historias alternativas (autoengaños medianamente creíbles) sino que también se encarga de crear los mecanismos para que estos acudan a la mente en el momento justo en el que se precisa de ellos.

Ahora bien, si intentamos por todos los medios, lenguaje verbal y emocional, ocultar a los otros

información acerca de nosotros, ¿cómo puede alguien interesado en convertirnos en su migo saber qué necesitamos, cuando lo necesitamos y en que proporción lo necesitamos. Esta es la otra importantísima tarea de la que se encarga la estructura cognitiva que genera la inteligencia social. Ella se responsabiliza de descubrir los errores de exteriorización de las emociones falsas.

Es completamente imposible crear todas las historias alternativas (los autoengaños) necesarios para ocultar, según a quien, las informaciones que no nos interesa que sepan, ni siquiera para los genios de la inteligencia social (los políticos de renombre). Así que el recurso más socorrido es el de construir mediante el entrenamiento (observación, copia y repetición) emociones falsas. Emociones que activamos cuando, de expresarse en nuestro rostro la emoción que realmente estamos experimentando, podría ponerse en peligro una buena convivencia con el otro individuo. El problema de las emociones falsas es que no logran reclutar exactamente todos los músculos que utiliza la emoción verdadera. Ejemplo de ello son las importantísimas diferencias de expresión (exteriorización de la emoción) que hay entre la Sonrisa de Duchenne, la sonrisa verdadera y la sonrisa que nos pone el camarero cuando viene a pedirnos la comanda. El hecho de que las emociones falsas no logren reclutar todos los músculos que utiliza una emoción verdadera crea pequeños errores de exteriorización. Errores que pueden ser aprovechados para descubrir si lo que nos está diciendo alguien es verdad o mentira. También cuando se expresan emociones falsas se producen pequeñísimos cambios en el timbre, el tono y la inflexión de la voz, que de igual manera pueden ser detectados con la misma finalidad.

Se ha pensado que si esto es así podría haber sujetos que con mucha facilidad detectarían los mentirosos. Y en función de demostrarlo se hicieron muchos estudios para ver si existían estas personas especialmente dotadas para detectar mentirosos. Participaron policías, personal de servicios secretos, guarda espaldas, gente de contrainteligencia, etc. El resultado fue que solo algún que otro policía fue capaz de detectar a los mentirosos. ¿Por qué estos estudios fueron incapaces de demostrar algo tan evidente como que hay importantísimas diferencias entre la expresión de una emoción verdadera y la exteriorización de una emoción falsa.

¿Es posible detectar los errores de exteriorización de las emociones falsa? ¿Por qué fracasaron estos estudios? Porque los participantes no conocían a los sujetos de la investigación (los actores utilizados para expresar las emociones), los probables mentirosos. Y los músculos faciales que recluta un individuo en concreto para expresar una emoción falsa nunca son los mismos que logra reclutar otro sujeto para

expresar, cuando no la está experimentando, esa misma emoción así que no hay un único patrón de la expresión de una emoción falsa que nos permita aplicarlo a todas las personas. Por ello la tarea de detectar los errores de exteriorización de las emociones falsas no es algo que se pueda hacer a bulto, sino que es preciso desarrollar mecanismos de detección particulares para cada una de las personas con las que nos relacionamos. Y la única manera que se puede hacer esto es pasando todo el tiempo que sea posible con ellos.

¿Cómo sucede el proceso mediante el cual la estructura que confecciona los conocimientos relativos a la inteligencia social detecta los errores de exteriorización de las emociones falsas en las personas con las que interactuamos cotidianamente? Siempre hay cosas a las que le damos menos importancia que a otras, de manera que no protegemos todas nuestras mentiras o las cosas que no queremos revelar con la misma rigurosidad. También las características de la situación que estamos viviendo puede afectar la protección de nuestra información clasificada, un ambiente relajado de fiesta y alcohol es extremadamente nocivo para la seguridad de nuestros secretos. No solo porque los podíamos revelar verbalmente a quien no debemos, sino porque la calidad con la que expresamos una emoción falsa destinada a dar veracidad a algo incierto, que estamos diciendo con el objeto de ocultar lo que en realidad pensamos, puede ser muy mala. Por ello es precisamente aquí, en los momentos de descuido o de flaqueza, cuando los otros tienen la oportunidad de conocer los detalles físicos de nuestra cara cuando estamos expresando una determinada emoción que no estamos sintiendo. Una vez que el sistema cognitivo, que confecciona la inteligencia social, de alguien ha identificado en nosotros los detalles físicos de nuestra cara cuando expresamos una determinada emoción o sentimiento falsos, almacena esta información con la finalidad de utilizarla como patrón con el que comparar todas las exteriorizaciones que hagamos de esta misma emoción para así poder determinar la veracidad de lo que le estamos diciendo en ese otro momento, siempre que usemos esa misma emoción. Este trabajo lo tiene que hacer nuestro sistema cognitivo para la inteligencia social para cada una de las emociones o sentimientos que pueden expresar cada una de las personas con las que nos relacionamos, es un trabajo realmente titánico, de proporciones faraónicas.

La función del sistema que confecciona la inteligencia social no termina aquí. Porque de lo que se trata es de que seamos capaces de detectar estas exteriorizaciones falsas cuando se producen y para ello es preciso desarrollar programas de vigilancia (en su esencia programas motrices de percepción con una señal de alerta para que se activen) destinados a rastrear en el momento

preciso, en el marco de la interacción con el otro, la posibilidad de que aparezca la emoción particular que nos indicará si la información que se transmite verbalmente, conjuntamente con la emoción, es falsa o verdadera.

Pero esto tampoco es suficiente, no se puede esperar a los momentos de debilidad para averiguar algo, a veces es preciso crearlos. Es necesario mover la hierba para que salte la liebre. El sistema cognitivo de la inteligencia social necesita elaborar conocimientos-comportamientos, para con cada individuo en particular, que los induzcan a hablar, a recordar o simplemente a pensar en aquellos asuntos y cuestiones sobre la que nos interesa recabar información. Se trata de desarrollar y ejecutar en el instante idóneo acciones aparentemente inocentes, comentarios solapados que por un breve lapso de tiempo logren burlar las defensas del otro (que impidan que aparezca en su mente una historia alternativa, el autoengaño) de manera que nuestros programas de Vigilancia sean capaces de captar un sonrojamiento instantáneo de las mejillas, una mueca apenas imperceptibles en la comisura del labio, pestañeo, desequilibrio en el tono y la inflexión de la voz y sobre todo, los importantísimos errores de exteriorización de las emociones falsas. En resumen, la inteligencia social hace dos importantísimas tareas, la primera de ella es la de elaborar los comportamientos (las historias alternativas) para evitar que descubran lo que no queremos que sepan y con la misma intención elabora las emociones falsas adscribiéndolas a los comportamientos destinados a ocultar las informaciones que debemos proteger. Y en segundo momento la inteligencia social tiene la misión de fabricar los comportamientos de vigilancia y los destinados a recavar información, destinados a atravesar el escudo que los otros utilizan para proteger su información. Tenemos que destacar que todo este trabajo cognitivo sucede por intermedio de las implicaciones causales de cadena corta, el tipo de conocimiento que confecciona el sistema cognitivo que genera la inmensa mayoría de los conocimientos relativos a la inteligencia social, de manera que no queda huella en el cerebro que nos permita rastrear como, cuando, donde y por qué confeccionamos estas informaciones.

Como decía Aristóteles, es muy fácil enfadarse, todos sabemos hacerlo, lo realmente difícil es saber con quien hay que enfadarse, cuando hay que enfadarse, por que hay que enfadarse y con que intensidad hay que hacerlo. Es decir, para que un enfado nos beneficie en vez de perjudicarnos tenemos que ser capaces de conocer hasta la saciedad a la persona con la que nos vamos a enfadar. Y descubrir esta importantísima información es el trabajo que hace para nosotros la estructura cognitiva que elabora nuestra inteligencia social.

Veamos ahora algunos ejemplos que nos servirán para argumentar la idea de que las conductas de cooperación aparecen porque permiten a los sujetos de gran inteligencia social obtener bienes, servicios, comida y favores de los otros a cambio de casi nada y con ningún riesgo. Ejemplos que nos mostrarán que el comportamiento Instinto Filial (Amistad) activa el mecanismo que nos hace confiar en el sujeto que se ocupa de nosotros, nos cuida, nos ayuda, y comparte su comida. Y en consecuencia, nuestro sistema que evalúa costes y beneficios deja de actuar en el marco de la interrelación con este individuo.

Intercambio desigual. Ejemplos de que la cooperación es utilizada por los sujetos de gran inteligencia social para obtener bienes, servicios y comida de los otros a bajo coste y con ningún riesgo

Una vez que la cooperación ha transformado la sociedad haciéndola más igualitaria, solidaria y tolerante, la inmensa mayoría de las interacciones que se producen generan intercambios equitativos en los que ambas partes obtienen beneficios parecidos y asumen costos más o menos similares. Esto sucede así debido a que la capacidad para inteligencia social de la mayoría de las personas es más o menos similar. Sin embargo también se producen intercambios extremadamente desequilibrados en los que los sujetos con gran inteligencia social logran obtener grandes beneficios a cambio de dar muy poco. Estos son los ejemplos que nos interesa exponer ya que en ellos es donde el lector podrá observar de manera nítida el funcionamiento de un modelo que pudiera servir para entender como gracias al egoísmo surgió la cooperación y como esta cambió la sociedad para hacerla más igualitaria, tolerante, amable y solidaria. Y también en este modelo el lector podrá ver como con la aparición de los líderes, los sujetos con gran inteligencia social, surge la posibilidad de actuar en equipo.

Primer ejemplo

La manera en que las hembras veteranas ponen a las jóvenes en su sitio es fascinante pues la mayor parte del tiempo no se observa ninguna agresión evidente. Contempladas como figuras maternas por las jóvenes, que no tienen a sus propias madres a su lado, todo lo que una hembra mayor de edad tiene que hacer para mandar un mensaje es rechazar el contacto, negarse a compartir la comida o simplemente apartarse en respuesta a un intento de acercamiento. La veterana está apretando los tornillos emocionales hasta el punto que puede provocar una rabietta por parte de la joven, rabietta que la mayor contemplará imperturbable, ya ha visto esto antes. Las

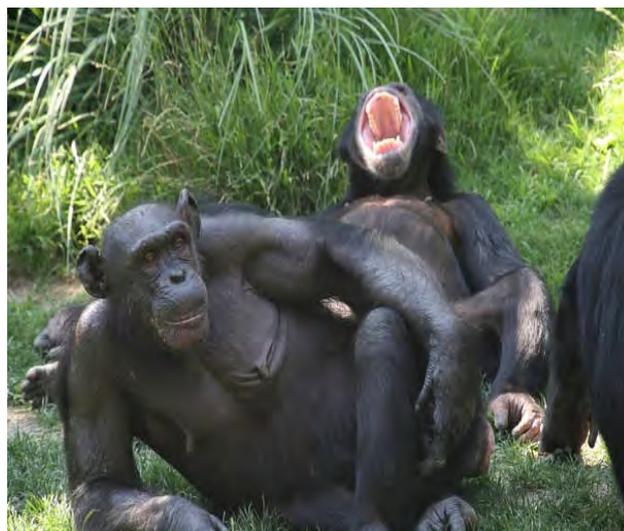


Fig. 18. Las bonobas matriarcas logran que las novatas les cedan la comida, renuncien a relacionarse con los machos poderosos y accedan a las peticiones de sus hijos sin tener que coaccionarlas mediante la violencia. Todo lo contrario, gracias a la destacada inteligencia social que poseen logran convertirse en amigas-madre de las hembras jóvenes. De manera que el comportamiento Amistad (Instinto Filial) de estas les hace sentir tan mal cuando contrarían a la matriarca (experimentan una soberana rabietta) que no les queda más remedio que estar pendientes de los mínimos deseos de las hembras dominantes para complacerlas.

razones de tales desaires también suelen ser sutiles. Pueden producirse horas después de que una joven haya pellizcado a un vástago de la mayor, o que se haya apropiado de una vianda en la que la otra había puesto el ojo, o no haya dejado de acicalar al macho alfa después de que la mayor acudiera para remplazarla (Waal 2007; pag. 76-77).

Como se puede observar claramente de la interesantísima descripción que nos ofrece Frans de Waal, las matriarcas dominantes constantemente desarrollan un algoritmo de comportamientos destinados a manipular a las nuevas integrantes del clan de manera de que estas las sientan como sus amigas y aliadas. Es decir, manipulan a las novatas dejándoles acceder a una pequeña parte del alimento que, en consecuencia de su alto rango, les pertenecería solo a ellas. También protegen a las jóvenes, si no les resulta perjudicial, cada vez que se ven inmersas en problemas con alguien más poderoso. Están siempre ahí para consolarlas, calmarlas y darles su apoyo siempre y cuando no tengan una cosa mejor que hacer. Podría pensarse que este conjunto de comportamientos que utilizan las hembras dominantes para con las jóvenes es consecuencia de que realmente experimentan aprecio y cariño de madre-amiga para con ellas, pero nada más lejos de la realidad. Como podemos observar en las causas que provocan los desaires que inflingen las matriarcas a las novatas, ese cariño verdadero no existe en lo

absoluto. Las reprimendas afectivas pueden suceder porque la joven pellizque al hijo de la dominante (al que ellas sí quieren verdaderamente) o porque la chica se haya comido algo que ha visto la veterana (normalmente las madres chimpancés disfrutan cuando comparten la comida con sus hijos verdaderos y no los castiga por ello). Así que se trata de un algoritmo de comportamientos diseñados a propósito para manipular a las nuevas integrantes del grupo. El resultado de esta manipulación intencionada es que el comportamiento Instinto Filial (Amistad) de las chicas jóvenes, que han tenido que dejar su clan de nacimiento separándose con ello de sus madres, inscribe a las hembras dominantes en la categoría de amiga-madre. Así que cada vez que la joven hace algo que disguste a la veterana y esta se lo haga saber, su comportamiento Instinto filial (Amistad) se activará y le generará una soberana sensación de castigo, infelicidad, malestar, autorreproche (lo que provoca la rabieta) y en consonancia activará el sistema motivacional para que la chica haga todo lo posible por recuperar lo antes posible la aceptación, el aprecio y el cariño de la amiga-madre. Como nos revela Franz de Waal, apenas se observan agresiones evidentes por parte de las hembras dominantes a las jóvenes. Ello quiere decir que las veteranas han arribado al conocimiento de que es mejor, más rentable y mucho menos arriesgado manipular a las novatas por las buenas que por las malas (agredirlas). Es mucho más beneficioso lograr que hagan lo que la dominante quiere sin tener que enfrentarse a ellas. Así un conjunto de conductas de cooperación de un bajísimo coeficiente perjudicial para quién las ejecuta, como son el dedicar tiempo para acicalar, acompañar, proteger, dejar una pequeña porción del alimento, logran que el otro sujeto (el subordinado) acepte de buena gana desempeñar conductas de cooperación de un altísimo coeficiente perjudicial como lo son el no tocar el alimento si ve que el dominante lo ha visto, abandonar la oportunidad de relacionarse con el macho alfa si la dominante no lo ve bien o tener mucho miramiento con el hijo de la dominante aunque este abuse de ella.

Segundo ejemplo

Yeroen había sido el Macho alfa de la colonia del zoológico de Arnhem (Holanda) hasta que Luit logró destronarlo. En este instante en viejo manipulador inició una fuerte amistad con un macho más joven, Nikie. La amistad de los chimpancés se pone de manifiesto a través de comportamientos de besos y abrazos de reconciliación, acicalamiento mutuo y protección y ayuda contra terceros. Estos comportamientos provocan que el comportamiento Amistad (Instinto Filial) coloque al sujeto que los desempeña para con nosotros en el rango de amigo y

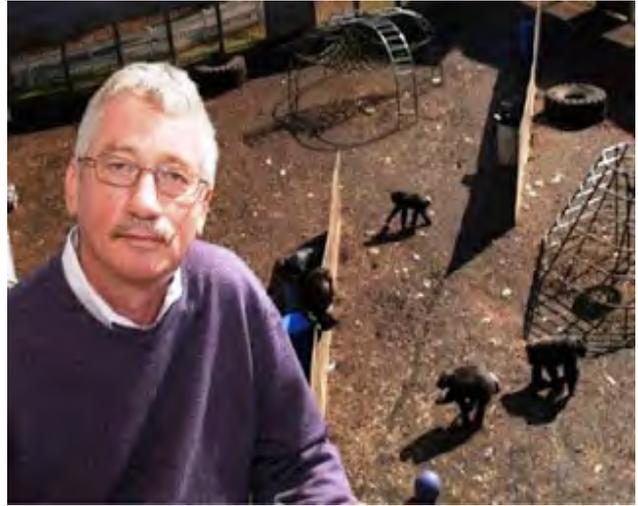


Fig. 19. Franz de Waal es el genial primatólogo que ha desvelado ante nuestros ojos la manera como se desenvuelve la sociedad chimpancé ha llegando al convencimiento de que lo más parecido a los comportamientos sociales que se observan es el texto de "El Príncipe" escrito hace 300 años por Nicolás Maquiavelo.

aliado, castigándonos, en consecuencia, cuando hacemos algo en contra de este ser y premiándonos con bienestar, regocijo y felicidad cuando obramos en su favor. Pérez Ramos (2014). En el extraordinario libro "El Mono que Llevamos Dentro" Frans de Waal nos cuenta que, aunque Luit, uno contra uno, era capaz de vencerlos, juntos Yeroen y Nikie lograron destronar a Luit un año después de su ascenso al poder. Gracias a su apoyo Yeroen obtuvo privilegios sexuales muy por encima del resto de los machos. Pero a los cuatro años Nikie había ganado confianza en el desempeño del cargo de macho alfa e intentó renegociar el acuerdo con Yeroen restringiéndole significativamente el acceso a las hembras más deseables. Ello sucedió hasta que Yeroen, después de una pelea con Nikie, no accedió a reconciliarse con este. Esa misma noche Luit ascendió de nuevo al poder, perdiendo con ello Nikie y Yeroen todos los privilegios sexuales que habían disfrutado. La noche en la que fue asesinado los cuidadores intentaron que no entraran los tres sujetos en la misma jaula. Pero Luit asumió el riesgo con tal de impedir que en la soledad de la noche Yeroen y Nikie se aliaran otra vez. Con la muerte de Luit Nikie recuperó el poder pero al no necesitar a Yeroen como aliado este no obtuvo muchos beneficios. Es aquí cuando el viejo manipulador inicia una amistad con un macho joven llamado Dandy que en algunos años desafió el liderazgo de Nikie, quien terminó ahogándose en el estanque cuando huía para salvar la vida. En el marco de este relato apasionante podemos observar como por dos veces un sujeto de gran inteligencia social, Yeroen, desarrolla un conjunto de comportamientos de cooperación

con el objetivo de que un macho prometedor (Nikie y después Dandy) lo sienta como su amigo y aliado, logrando con ello privilegios de apareamiento que de otra manera jamás habría disfrutado después de perder el poder. En otras palabras, gracias a estos comportamientos destinados a manipular a los otros sujetos logra multiplicar su eficacia biológica en detrimento de la de sus amigos-víctimas, quienes pusieron en riesgo sus vidas para enfrentarse a los rivales, cosa que no tuvo que hacer Yeroen para obtener tamaños beneficios. Este ejemplo ilustra claramente la idea de que las conductas de cooperación son usadas por los sujetos de gran inteligencia social con la intención de manipular a otros individuos de manera que estos estén dispuestos y felices de brindarles favores, servicios y de compartir sus recursos alimenticios y sexuales con ellos a cambio de acicalamientos, besos y abrazos (casi nada). ¿Cómo manipulaba Yeroen a Nikie? En un escarceo, antes de que se produjera su alianza, Nikie mordió a Yeroen en una mano. Franz de Wall y su grupo comprobaron que días después del suceso Yeroen continuaba cojeando ostensiblemente, pero solo cuando sabía que estaba a la vista de Nikie. Así, en opinión de Frans de Waal, mandaba un claro mensaje a Nikie de que si quería contar con un aliado capaz de ayudarlo a arrebatar el trono a Luit, tendría en el futuro que tener mucho cuidado de no dañarlo, con ello el viejo Zorro se aseguraba de que Nikie le dejara hacer a su gusto a la hora de comer y cuando tocaba tener sexo. Waal (2007) pág. 199 y 236. Nos gustaría aclarar que en apariencia este ejemplo contradice la parte de este trabajo en la que explicamos que la relación de dominancia impediría el surgimiento de la cooperación con arreglo a los modelos de la Teoría de Juegos debido a que el subordinado no es libre de elegir si coopera o no. Aquí sucede todo lo contrario, el subordinado es Yeroen, quien libremente coopera con la intención de beneficiarse de los dominantes. ¿Por que sucede esto? La cooperación cambia, como se explicó más arriba, el panorama de la sociedad porque al dominante no le conviene ser despótico con el subordinado ya que si lo convierte en su amigo, sacará más de él que con amenazas y golpes. Así que como consecuencia de la cooperación la sociedad va dejando de ser despótica y represiva para ser tolerante y solidaria. En este nuevo marco, una mayor calificación para la inteligencia social, que no siempre coincide con el vigor físico que permite a alguien ocupar el estatus de dominante, hace que su portador logre convertirse en alguien imprescindible para el dominante, cambiando con ello la relación de poder. Ahora el dominante real va a ser el que menos necesita del otro.

La reconciliación entre los chimpancés es una variante del juego del gallina, quien pierde prestigio es el que da el primer paso hacia la reconciliación (el volantazo salvador) ya que esto da un cierto margen al otro sujeto para no dar a su rival todo lo que pide. Así que siempre el que da el primer paso es el que más necesita de la ayuda del otro. Cuando Nikie agraviaba a Yeroen impidiéndole el acceso a una hembra, después de la pelea, siempre era este el que se rebajaba e intentaba reconciliarse con el viejo genio político. Sabía que sin su apoyo no duraría mucho en el poder, como al final se confirmó. El disponer de gran inteligencia social permite apretar las tuercas emocionales del otro de manera de lograr que siempre sea este quien dé primero el volantazo salvador. La relación dominante subordinado se invierte. El dominado pasa a ser el dominante real.

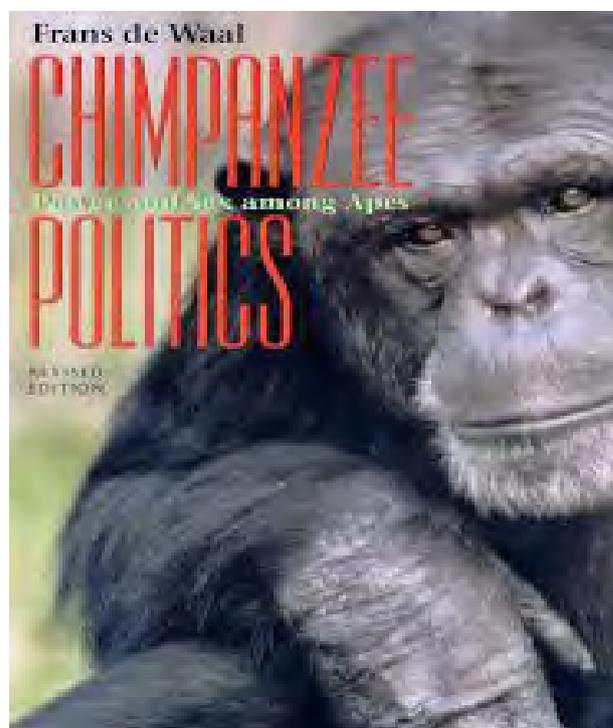


Fig. 20. En la portada de este magnífico libro aparece Yeroen, el chimpancé que revolucionó todo lo que sabíamos acerca de nuestros parientes. Frío, taimado y calculador manipulaba a su antojo a los machos más jóvenes de la comunidad. Desarrollando algoritmos de comportamientos (acicalamientos, besos, abrazos, apoyo, compañía y reconciliación) que le convertían en el amigo querido y en el aliado imprescindible, lograba que el macho alfa de turno compartiera con él el acceso sexual a las hembras más deseadas. También, utilizando la misma fórmula, conseguía que fuesen los otros quienes arriesgaran su vida intentando destronar al macho alfa que no le otorgase privilegios de apareamiento. Este es un magnífico ejemplo de cómo alguien con mucha inteligencia social es capaz de obtener de los otros favores, bienes y recursos (incluido, poner en riesgo la propia vida) de gran valor a cambio de ofrecerles muy poco y con ningún riesgo.

Tercer y cuarto ejemplo

Las bonobas han llevado hasta su máxima expresión el arte de la manipulación. El acceder a tener un contacto sexual con alguien hace que en el marco de este acontecimiento se genere oxitocina en el cerebro del otro sujeto. Entre otras, la principal consecuencia de la acción de esta hormona es la inhibición de la corteza prefrontal lateral, circunstancia que provoca en nuestro partener una confianza ciega en que no le vamos a causar ningún daño (Pérez Ramos 2015). En otras palabras, cuando se tiene sexo con alguien se desactivan todas las alarmas que podrían prevenirlo de un ataque de cualquier índole que proviniese de nosotros, así que cuando un bonobo macho o hembra accede a tener contacto sexual con algún interesado lo que está haciendo es desactivando todas las alarmas que podrían prevenir a este sujeto contra él. Por otra parte la oxitocina también genera poderosos sentimientos de cariño y aprecio hacia el sujeto que ha accedido a tener sexo con nosotros, circunstancia que unida a la primera termina por dejarnos por completo a su merced. De esta manera, utilizando el sexo, las bonobas restablecen una y otra vez, incesantemente, los lazos de confianza, apoyo, cariño, solidaridad y aprecio que unen a las unas con las otras permitiéndoles así formar poderosas coaliciones gracias a las cuales dominan sin ninguna dificultad a los machos de su especie. En este caso la manipulación, al ser mutua, va encaminada a obtener servicios, bienes, comida y favores de unos terceros, los bonobos machos.

Pero el sexo no solo les sirve para esto. Cuando se les pone comida a los bonobos del zoo de San Diego las chicas se acercan a la comida ululando ruidosamente y toman posesión de las viandas, pero en vez de ponerse de inmediato a comer lo que hacen es entregarse frenéticamente al sexo entre ellas, así se preparan para poder compartirla (Wall 2007; pág 162-163). Que es lo que predeciblemente sucede aquí, las chicas de rango inferior saben que solo podrán comer si las matriarcas se lo permiten así que en cuanto las hembras se adueñan de las viandas estas se entregan desenfadadamente a los frotamientos genitales con las jefas, creando con este comportamiento (gracias a la oxitocina que se libera en el cerebro de las matriarcas) profundos sentimientos de cariño, confianza y aprecio. Sentimientos (Amistad y de Attachment) que hacen que las dominantes acepten de buena gana la presencia de las novicias en el banquete. Este es otro ejemplo que nos permite ver como las bonobas con gran inteligencia social desarrollan comportamientos poco costosos, como el sexo con hembras dominantes, con el propósito de obtener a cambio un bien muy costoso para quien lo otorga, la comida. Tenemos que recordar que el ejecutar un determinado comportamiento

destinado a convertir a otro en nuestro amigo no es necesariamente sinónimo de gran inteligencia social. Lo importante, para que el comportamiento logre su objetivo, es descubrir que es exactamente lo que hay que hacer, cómo hay que hacerlo, en que momento y en que proporción. Ese es el conocimiento que elabora la estructura que genera la inteligencia social. La bonoba capaz de descubrir esto en otra y en virtud de ello aplique el comportamiento cuando, como, donde y en la proporción justa, logrará que el sentimiento de aprecio, gratitud y confianza que la dominante experimenta hacia ella se multiplique y en consecuencia, obtendrá muchas más comida, protección y ayuda de la dominante que otra con una inteligencia social menos cualificada para averiguar correctamente esta información. Parafraseando a Aristóteles. "Lo importante no es tener sexo con las dominantes, eso lo hacen todas las bonobas. Lo importante es saber con quién, cuando, como, de que manera y en que proporción hay que tener sexo con una de ellas. Este es el conocimiento que elabora la estructura cognitiva que genera la parte más importante de nuestra inteligencia social. El sistema procesador de implicaciones causales de cadena corta (SPICCC).



Fig. 21. Las bonobas no saben, ni que existe la oxitocina, ni los cambios que esta hormona produce en el cerebro. Pero esto no es en ningún modo necesario para que ellas hayan descubierto que cuando acceden a tener sexo con otra, esta última experimentará hacia ellas profundos sentimientos de confianza y aprecio. Así que gracias a los frotamientos genitales han logrado forjar alianzas tan poderosas que les han permitido, siendo mucho menos fuertes que los machos, dominarlos y someterlos a sus deseos. Estos mismos frotamientos genitales son utilizados también por las hembras de bajo rango del zoo de San Diego para lograr que las matriarcas experimenten Attachment para con ellas y en consecuencia las acepten y las dejen participar a su gusto del banquete diario. Esto es un claro ejemplo de la utilización, por parte de alguien con inteligencia social, del Attachment (las emociones, sensaciones y sentimientos que experimentamos para con una pareja de la cual no estamos enamorados) con el fin de obtener de este sujeto mucho más de lo que se le ofrece a cambio.

Quinto ejemplo

“Un gran número de observaciones nos permitió relacionar el éxito en la obtención de comida con el acicalamiento previo. Nuestro fue el primer estudio estadístico que demostraba el intercambio de favores (comida por acicalamiento) con un intervalo de varias horas” (Wall 2007; pág. 203). Los estudios de campo también han revelado que en la naturaleza los chimpancés intercambian acicalamiento por carne. Este es otro importantísimo ejemplo que pone de manifiesto como empleando un comportamiento como el acicalamiento que requiere de un gasto exiguo de energía se puede obtener a cambio un preciado bien que nos permite obtener gran cantidad de energía (la comida, la carne). Este ejemplo pone de manifiesto la fuerza del sentimiento de aprecio y gratitud que despierta, en quien lo recibe, el comportamiento de acicalamiento. Tal es el poder de estas sensaciones que logran someter las sensaciones emociones y sentimientos que emplea la amígdala del cazador para evitar que este comparta su carne con otro sujeto. Así que este es otro valiosísimo ejemplo que nos permite ver como las conductas de cooperación son utilizadas por sujetos de gran inteligencia social con la finalidad de obtener de los otros bienes, servicios, comida y favores a cambio de casi nada y con ningún riesgo.



Fig. 22. El comportamiento de acicalamiento permite al sujeto que lo propensa convertirse en amigo aliado del individuo que lo recibe. Gracias a ello este último está dispuesto a compartir la carne del animal que ha cazado con el aliado que le libera de los parásitos. Esto es un ejemplo claro de cómo un sujeto de gran inteligencia social logra, dando muy poco, obtener mucho a cambio y sin tener que asumir el más mínimo de los riesgos.

Sexto ejemplo

En la naturaleza los episodios de caza a menudo van seguidos de la cesión de carne a las chimpancés en celo. De hecho, la presencia de hembras en tal estado puede incitar a los machos a cazar con el objetivo de incrementar así las posibilidades de aparearse. Un macho de bajo rango que captura un colobo se convierte

automáticamente en un imán para las féminas lo que le proporciona una oportunidad de intercambiar carne por sexo hasta que lo pille con las manos en la masa otro macho de rango superior (Wall 2007; pág. 126). Los chimpancés disponen de la inteligencia social necesaria para saber que cuando se ocupan de proteger a una hembra, de espulgarla y sobre todo, cuando comparten su carne con ella, el comportamiento Emparejamiento de esta se encarga de hacerle experimentar profundos sentimientos de cariño y afecto (el Attachment) hacia ese sujeto. Sentimientos de cariño que le permiten copular con él aunque este no haya sido elegido por su Mecanismo Selector de Beneficios Indirectos (Pérez Ramos 2015). Esto es lo que probablemente hizo que los machos con más inteligencia social comenzaran a compartir la carne con las hembras que pretendían. Este es otro ejemplo que nos muestra como un sujeto de gran inteligencia social emplea comportamientos de cooperación (acicalar, dar protección y compartir carne) poco valiosos con la intención de obtener a cambio beneficios mucho más grandes y sin riesgo algunos (transmitir los genes a la descendencia). (Cuando una chimpancé acepta copular con un macho a cambio de carne, está dándole al macho toda la energía que invertirá en el embarazo, en la lactancia y en los cuidados hasta que el hijo sea adulto). Recordemos que lo importante no es desarrollar el comportamiento (dar la carne a la chica), eso lo hacen todos. Sino hacerlo cuando ella más lo necesite, en el lugar preciso y en la proporción justa. Así que aunque ella copulará también con otros machos, quien aplique mejor el comportamiento de dar carne (el que tiene más inteligencia social) es el que más activará en ella el conjunto de emociones sentimientos y sensaciones que integran el Attachment y en consecuencia más oportunidades tendrá de pasar sus genes a la próxima generación.



Fig. 23. Los chimpancés de gran inteligencia social saben que compartiendo carne con las chicas (en celo) que desean éstas terminarán por experimentar profundos sentimientos de aprecio y cariño hacia ellos (el Attachment) estos sentimientos son los que la conducirán a copular con este macho. Este es otro ejemplo de que los sujetos con gran inteligencia social desarrollan conductas de cooperación con la intención de obtener beneficios mucho más cuantiosos que los que proporcionan. Deshacerse de un trozo de carne es una ínfima inversión energética si lo comparamos con la energía que tendrá que invertir ella durante el embarazo, la lactancia y los cuidados hasta la madurez del chico que llevará los genes del macho que le ha dado el trocito de carne.

Séptimo ejemplo

Después que un chimpancé ha mordido a otro en el marco de una trifulca, cuando se le ha pasado el enfado, vuelve para resarcir el daño causado. Inspecciona la herida de su víctima y luego comienza a limpiarla. En el caso del ataque al naturalista Bernhard Grzimek el chimpancé agresor, cuando se le pasó el enfado, regresó e intentó cerrar las peores heridas presionando los bordes con sus dedos (Wall 2007; pag.151). Lo primero que podemos inferir de aquí es que los chimpancés son conscientes de lo que significa herir a alguien. Y sobre todo, que los chimpancés son capaces de comprender la influencia que tendrá lo que han hecho, la agresión, en el comportamiento futuro de la víctima para con ellos. Saben que la herida causada (imagen causa) irremediablemente despertará en el otro un deseo irrefrenable de venganza (imagen consecuencia), deseo que encenderá la necesidad de devolver el daño recibido. También se pone de manifiesto claramente que los sujetos con gran inteligencia social saben que cuando se cuida a alguien, que cuando se le consuela y que cuando se trata de sanar sus heridas (imagen causa) este podría experimentar profundos sentimientos de gratitud, cariño y aprecio hacia el benefactor (imagen consecuencia). Así que después de la agresión emplean un algoritmo de comportamientos destinados a convertirse en amigos y aliados de sus víctimas para de esta manera evitar un más que probable ataque del otro sujeto en el futuro. No se trata solamente de lamer la herida, estamos hablando de una ristra de comportamientos utilizados en el momento justo que el otro los necesita y con la intensidad idónea para que no se produzca el acostumbramiento. Al convertirse en amigos y aliados de sus víctimas, el comportamiento Amistad (instinto Filial) de estas hará que se sientan mal y culpables cuando hacen o planean hacer algo que pueda dañar al "amigo" que les ha agredido. De esta manera el individuo con gran inteligencia social logra un gran beneficio, evitar ser atacado en el futuro por el agredido o por una coalición encabezada por este, y lo consigue a cambio de ofrecer solo cuidados, carantoñas y atenciones a su víctima. Este es otro claro ejemplo de que las conductas de cooperación empleadas por sujetos de gran inteligencia social tienen el propósito de obtener de los otros cosas, favores y beneficios muy importantes dándoles a cambio muy poco por estos.

La reconciliación, el perdonar a alguien que nos ha causado un daño, es un magnífico ejemplo de cooperación y de altruismo. Franz de Wall observó dos macacos rhesus (una especie pendenciera y regida por una férrea jerarquía, en la que casi nunca hay reconciliaciones) casi bebés reconciliándose. De aquí que no nos quede más remedio que pensar que el comportamiento de



Fig. 24. Los comportamientos de reconciliación son utilizados por los agresores y agredidos con la intención de convertirse en amigo y aliados del oponente. De esta manera el agresor evita la venganza, sobre todo una coalición en su contra y el agredido logra evitar una nueva paliza. Ambos sujetos manipulan el comportamiento Amistad (Instinto Filial) del otro mediante comportamientos de acicalamiento, besos, abrazos y cuidados para que este haga que en el futuro su portador se sienta mal si arremete contra el "amigo" interesado. Los sentimientos de aprecio y gratitud que logran despertar estos comportamientos son de tal intensidad que a veces logran aplacar los tremendos sentimientos de venganza contra el agresor que impone su todopoderosa amígdala a la víctima.

reconciliación podría ser innato en macacos rhesus. Para averiguarlo mezcló a varios macacos rhesus con un grupo de macacos rabones (cola de tocón) que viven en una sociedad más pacífica en la que los sujetos usualmente se reconcilian después de las peleas agarrándose por las caderas y acicalándose el uno al otro. Al cabo de cinco meses ya se había producido la completa integración de los rhesus en la sociedad de los cola de tocón y habían adquirido el hábito de sus anfitriones de reconciliarse después de las peleas. Cuando se les reintegró a sus comunidades de origen estos sujetos continuaron reconciliándose después de las riñas tres veces más que lo que lo hacen normalmente el resto de macacos rhesus. Demostrándose con esto que la reconciliación en macacos rhesus no es innata sino que se aprende con la experiencia. (Wall 2007; pág.154-155). Debido a que la reconciliación, el ser capaz de perdonar a quien nos ha causado daño, es un acto de genuino altruismo, el hecho de que en este ejemplo se demuestre que la reconciliación no es innata nos hace pensar que el resto de actos y maneras de proceder relacionadas con el altruismo y la cooperación también pudieran existir sin necesidad de tener que estar anclados en el genoma.



Fig. 25. Los pendencieros macacos rhesus (izquierda) aprendieron a reconciliarse después de las peleas durante su estancia de cinco meses con los pacíficos macacos cola de tocón (derecha) macaca arctoide. Hecho este que pone de relieve que la reconciliación (el perdón), excelsa cualidad del altruismo, no es innata. De aquí se puede inferir que el resto de los comportamientos relacionados con el altruismo y la cooperación también pudieran existir sin necesidad de que estén anclados en nuestro genoma.

Octavo ejemplo

La mediación. Cuando después de una pelea dos machos no logran reconciliarse suelen sentarse a un par de metros de distancia como si esperaran que fuese el adversario quien diese el primer paso para la reconciliación. La tirantez entre ambos se evidencia en como miran en todas direcciones evitando escrupulosamente mirarse a los ojos. Este punto muerto puede prolongarse por media hora o también puede ser interrumpido por un tercero. Normalmente la hembra de más alto rango se dirige a uno de los machos y lo acicala por un momento y después se dirige muy despacio hacia el otro. Si el primer macho la sigue, lo hace detrás de ella sin siquiera mirar al otro macho. Si la hembra no percibe que el sujeto que acaba de acicalar la sigue, mira hacia atrás para comprobarlo y si es así, suele tirar del brazo del macho renuente. Cuando ella se sienta al lado del segundo macho los dos rivales terminan acicalándose, uno a cada lado hasta que ella simplemente se va dejando que ellos se acicalan el uno al otro. Los machos jadean, farfullan y se dan manotazos mucho más sonoros que los que se daban antes de partir la hembra, todo esto indica su entusiasmo por el acicalamiento mutuo y por la reconciliación. Este comportamiento de la hembra conocido como Mediación permite que dos machos rivales se aproximen sin que ninguno tenga que tomar la iniciativa, sin tener que mirar a los ojos del otro y por ende, sin perder prestigio (Waal 2007; pág. 165). El comportamiento de Mediación solo es desempeñado por las hembras de más alto rango (las que ostentan más inteligencia social), como nos explica Frans de

Waal a cambio de su "trabajo" refuerzan su poder en la comunidad de chimpancés, lo que significa privilegios de todas clases a la hora de comer, dormir, obtener protección y tener siempre a alguien dispuesto a acicalarte todo el tiempo que deseen. Parecería que cualquier hembra sería capaz de hacer esto, pero no es así. Para poder mediar entre dos machos enfadados hace falta granjearse con antelación el respeto y la aceptación de al menos una gran parte de la comunidad, incluidos los machos enemistados. Hay que conocer bien a estos dos para poder saber de que manera se les puede entrar, cuando es el momento propicio, en que circunstancias se puede mediar. Es decir, para mediar con éxito es preciso disponer de una gran inteligencia social. Este es un ejemplo claro de como actúan los líderes, de como manipulan a los demás para unir los hilos invisibles que los unen de manera que toda la comunidad pueda tirar en una misma dirección. Gracias a ello aparece la posibilidad de trabajar en equipo. En el Volumen 9 (1) 2014 de esta misma publicación aparece un artículo en el que desarrollo este tema de la aparición de los líderes y su importancia en lo que respecta a la posibilidad de trabajar en equipo y al surgimiento del clan. Concluyendo, este también es otro ejemplo de cómo un pequeño gasto energético, en el momento justo y de la forma adecuada, revierte al sujeto de gran inteligencia social que lo pone en práctica, pingues beneficios, en este caso, provenientes de toda la comunidad.



Fig. 26. El comportamiento de mediación ejecutado por las matriarcas, las hembras con más inteligencia social, permite a sus ejecutoras obtener los mejores alimentos y el mejor lugar para pasar la noche con independencia del rango y el poder del otro que los reclame para sí. Además, le otorga la posibilidad de disponer siempre de alguien decidido a protegerla y defenderla en cualquier tipo de conflicto y tendrán a sus pies a toda una cohorte de acicaladores que la mantendrán siempre limpia de parásitos y a gusto. Este es otro importantísimo ejemplo que nos permite ver con claridad que se puede obtener mucho a cambio de dar muy poco si se sabe que hay que dar o hacer y cuando hay que darlo o hacerlo.

Noveno ejemplo

Los chimpancés respetan la propiedad de otros chimpancés adultos, una vez que un sujeto se ha apropiado de comida jamás se la arrebatan por la fuerza. Frans de Wall y su equipo daban comida (brotes de zarzamora) a May, una hembra de bajo rango y ésta normalmente se quedaba los mejores brotes par ella y los demás los regalaba. Esto no era consecuencia de que May fuese una hembra de bajo rango, otra chica llamada Georgia, también de bajo rango, no repartía absolutamente nada. El resultado de esta conducta era que cuando no era May quien recibía los alimentos y quería comer, solo tenía que tomarlos de las manos de sus propietarios, quienes no se molestaban en ningún modo. En cambio ningún otro miembro de grupo quería compartir su comida con Georgia (Wall 2007; pág. 202-203). Veamos lo que sucede aquí. Al repartir siempre, May, una joven con mucha inteligencia social, se había granjeado toda una cohorte de amigos agradecidos que estaban dispuestos siempre a compartir con ella, todo lo contrario de lo que sucedía a Georgia. May realizaba una reducida inversión cada vez que tenía comida de gran calidad, repartiendo pequeñas porciones a los sujetos que deseaba convertir en sus amigos y a cambio de esto siempre podía comer brotes de zarzamora porque todos ellos estaban contentos de compartir el apetitoso manjar con ella cada vez que lo tenían. En cambio Georgia solo comía bien el día que le daban la comida a ella. Como hemos explicado, lo importante para hacer amigos no es dar la comida, eso también, a regañadientes, en alguna medida lo hacía también Georgia. Lo realmente importante para May era saber a quien, en que momento, en que situación y en que cantidad había que darle un poco de comida a un determinado compañero de manera de lograr en este sujeto los mayores sentimientos de amistad y aprecio hacia su persona. En otras palabras, la pobre inteligencia social de Georgia le permitía comer bien muy de cuando en cuando, solo cuando los cuidadores directamente le daban la comida, mientras que la gran inteligencia social de May le permitía comer bien casi siempre. Los investigadores no registraron la cantidad de brotes que ofrecía May y la cantidad que recibía a cambio, pero tengo la impresión de que recibía mucho más de lo que daba porque, como nos relata Frans de Wall, ella daba solamente el día que recibía la comida y a cambio recibía todos los días comida de manos de algún otro. Este es otro magnífico ejemplo de que los sujetos con gran inteligencia social logran obtener mucho a cambio de dar muy poco cuando son capaces de convertirse en amigos y aliados de sus víctimas.



Fig. 27. Cuando se reparte lo necesario, en el momento que se necesita y en la proporción justa en la que se requiere, se logra despertar poderosos sentimientos de aprecio, amistad y gratitud en los beneficiados. Ello es lo que hace posible que dándoles muy poco se pueda obtener mucho a cambio. May no podía dar mucho porque solo recibía la comida de vez en cuando, pero repartía con tal inteligencia social que lograba comer bien, a expensas de sus "amigos", casi todos los días.

Décimo ejemplo

Los monos capuchinos, nativos de América central y sur son, para muchos primatólogos, el equivalente americano de los chimpancés. Forman partidas de cazadores, usan herramientas, establecen complejas alianzas políticas, pelean contra clanes rivales y comparten la comida. Eso los hace ideales para estudiar la reciprocidad. En un experimento típico se pone a dos sujetos separados por una reja y a uno se le pone un bol de pepinos y al otro de gajos de manzana. Los capuchinos suelen llevar montones de comida al extremo de su jaula a donde el otro la puede coger y hasta llegan a embutirla a través de la reja que los separa. En este experimento se puede comprobar que dependiendo de lo generoso que estuviese A a la hora de compartir su pepino, B estaría más o menos dispuesto a compartir su manzana con él (Wall 2007; pág. 209-210). Para comprender lo que ha pasado aquí tenemos que referirnos a otro importantísimo experimento que realizó Frans de Wall también con monos capuchinos. Dos capuchinos son entrenados para entregar una piedra, anteriormente depositada en su jaula, y a cambio reciben un trozo de pepino. Las jaulas estaban una al lado de la otra de manera los sujetos pudieran ver lo que recibía el otro. En un momento determinado se cambia la recompensa de uno de los dos participantes y en vez de recompensarle con pepino se le empieza a dar una uva por cada piedra. En cuanto el otro se da cuenta que él está recibiendo pepino mientras el otro recibe una uva, monta en cólera y en muchos casos hasta arroja despectivamente el pepino que recibe como pago (Wall 2007; pág.

212). De este segundo experimento podemos concluir que los capuchinos otorgan muy poco valor al pepino y mucho valor a las frutas que contienen azúcar, como la uva y la manzana. Esto nos permitirá hacernos una idea de lo difícil que es para un capuchino desprenderse de sus gajos de manzana a cambio de trozos de pepino. Se trata de un intercambio profundamente desigual que ningún capuchino en su sano juicio aceptaría, como queda evidenciado en el segundo experimento, de manera que esta transacción solo será posible si el capuchino propietario de los gajos de manzana llegase a experimentar un poderoso sentimiento de aprecio y gratitud hacia el sujeto que tan "bondadosamente" le está proporcionando su propio alimento (el pepino). Pongamos otro ejemplo que nos permitirá observar más claramente qué es lo que sucede aquí. En muchos países muy pobres como es el mío de origen, Cuba, los turistas son la única manera que tiene muchísima gente para obtener los recursos necesarios para sobrevivir. El nivel de pobreza y miseria en la que viven la inmensa mayoría de los cubanos es extremo, a pesar de ello cada vez que alguien tiene la posibilidad de entablar relación con algún extranjero lo lleva a su casa y le brinda lo mejor que tiene, una taza de café, o quizás hasta una comida casera. Este comportamiento de altruismo supremo, dar a alguien una parte de lo poquísimo que se tiene para sobrevivir, usualmente despierta en el turista un gran sentimiento de aprecio y gratitud aderezado con una cálida sensación de cariño hacia su anfitrión. Y como consecuencia del cúmulo de emociones que le embargan termina casi siempre por ofrecer a cambio cualquier baratija que tenga, un creyón de labios, los jabones y el champú del hotel, que no consume porque se ha comprado unos de mejor calidad, unos bolígrafos, un pantalón viejo o un par de zapatos que sabe que tirará en cuanto llegue a su país, un paquete de caramelos o de chicles, una camiseta que nunca le gustó mucho y aprovecha la oportunidad para deshacerse de ella o puede que hasta algunos dólares, presentes que la familia cubana recibe agradecidísima. Aunque en principio no lo parezca, el trueque para nosotros es en extremo lucrativo, es cierto que una taza de café o un poco de arroz, para un cubano, tienen un gran valor, pero el valor de un creyón de labios, de un par de zapatos usados, de unos bolis, de un pantalón viejo, de una camiseta fea o de unos cuantos dólares es el de una pequeña fortuna, es el equivalente a cientos de tazas de café o platos de arroz. Este tipo de comportamiento ampliamente extendido logra que una gran parte de los turistas que visitan mi país vuelven a sus lugares de origen con la impresión de que se trata de un pueblo profundamente humano, generoso y solidario, capaz de dar, aún, estando en la más extrema pobreza. Pero esta es tristemente solo una falsa ilusión, nunca vi a ningún cubano invitar a su

casa a un compatriota desconocido y brindarle parte de lo que tiene a menos que se tratase de alguien que sufriese un accidente o algún otro tipo de percance, tal y como hacen el resto de las personas de cualquier otro lugar del mundo. Este es un comportamiento destinado únicamente a turistas, así que de lo que se trata aquí es de una pequeña estafa emocional que deja felices y satisfechos a ambas partes. El cubano recibe una pequeña fortuna y el extranjero se va con la sensación de haber estado en el mundo generoso, solidario y humano que le gustaría que existiera a escala global y además su pequeña donación hace que experimente una felicidad y un bienestar consigo mismo indescriptible. (Al revelar este pequeño secreto no estoy afectando a ningún compatriota debido a que cuando intervienen las emociones, la razón tiene muy poco que hacer. Ya pueden estar prevenidos, alertados y aleccionados los extranjeros que vayan en el futuro a Cuba, que volverán a caer como moscas felices en la dulce trampa emocional que les tenderá su comportamiento Amistad). Del mismo modo que hacemos los cubanos, el capuchino A dona generosamente su poco valioso pepino al capuchino B, quien conmovido por el gesto altruista y abrumado por las sensaciones de aprecio y gratitud que ha activado su comportamiento Amistad (Instinto filial) hacia el "benefactor", no tiene fuerzas (su amígdala) para evitar que le dé parte de su preciada manzana al capuchino A. Este es otro ejemplo claro de cómo los sujetos de gran inteligencia social obtienen cosas, servicios y favores de los otros a cambio de darles muy poco, gracias a la utilización de algoritmos de comportamientos destinados a activar el comportamiento Amistad de estos.



Fig. 28. Los capuchinos con gran inteligencia social también desarrollan comportamientos de cooperación destinados a convertir a los otros en amigos y aliados con la finalidad de obtener mucho de ellos, dándoles a cambio muy poco y con ningún riesgo.

Undécimo ejemplo

Panbanisha fue la bonobo escogida por la investigadora Sue Savage-Rumbaugh para estudiar la capacidad lingüística en estos primates. Panbanisha recibía de parte de la científica una dieta muy diferente de la que tenían el resto de los sujetos de su comunidad, pasas, extra de leche, zumos y muchos privilegios comestibles. Cuando Sue le llevaba estos presentes el resto de bonobos veían lo que pasaba y se ponían a chillar como posesos, obviamente, querían la misma comida que estaba recibiendo Panbanisha, quien había captado la situación y parecía muy preocupada aunque ella fuera la favorecida. Pidió zumo, pero en cuanto este llegó, en vez de aceptarlo hizo un gesto con el brazo, a la vez que vocalizaba, señalando al resto de su grupo. Estos respondieron con sus llamadas y se sentaron junto a la jaula de Panbanisha a esperar el zumo. Sue expresó a F. de Wall que tenía la clara impresión de que Panbanisha quería proporcionarle a los otros lo mismo que disfrutaba ella. Para F. de Wall esto es una prueba de que para que nazca el sentimiento de la equidad (el deseo de que los demás puedan tener lo que uno tiene) en alguien solo tiene que ser capaz de ver el resentimiento que está despertando en el resto de su grupo. El envidiado se arriesga a ser el blanco de la ira de los otros. Si esta fue la razón que llevó a Panbanisha a compartir, estaríamos ante la forma en la que pudo aparecer la equidad. El resentimiento por tener menos provocará en el privilegiado el miedo a represalias y ello es lo que lo llevaría a compartir parte de lo que tiene con los demás (Wall 2007; pág.214). Aquí podemos observar como Panbanisha, a cambio de ofrecer un poco de zumo a sus conespecíficos, espera que despierten en ellos sentimientos de amistad y aprecio hacia su persona, emociones que atenúen el resentimiento que experimentan al ver que no son tratados con la misma deferencia que la tratan a ella. Es decir, a cambio de un pequeñísimo esfuerzo (dar un poco de zumo), logra evitar la ira de sus compañeros de grupo y así poder seguir coexistiendo pacíficamente con ellos a pesar de ser una privilegiada, Panbanisha siguió disfrutando de una extensa cantidad de manjares que nunca estuvieron a disposición de sus compañeros. Este es otro importantísimo ejemplo de cómo a cambio de dar muy poco se puede obtener mucho si se sabe que se debe dar, cundo, como y en que proporción.

Este es un ejemplo diferente del resto de ejemplos que se exponen en este espacio ya que este nos ilustra como un sujeto de gran inteligencia social crea un nuevo comportamiento destinado a manipular al resto de sus compañeros de grupo. En el resto de los ejemplos expuestos el comportamiento social ya existe, solo se trata de ver como la inteligencia social de un sujeto



Fig. 29. Panbanisha intentó que sus compañeros le permitieran seguir viviendo como una reina a cambio de compartir con ellos solo un poco de lo mucho que recibía. Trató de que los comportamientos Amistad de sus "amigos", refrenasen el resentimiento que sus amígdalas les estaban haciendo sentir en su contra. Evitando con ello la marginación y el castigo al que sin dudas se vería sometida.

encuentra la manera más óptima de aplicar el comportamiento de manera de despertar en el otro los mayores sentimientos de amistad, aprecio, confianza y solidaridad.

Duodécimo ejemplo

Entre los chimpancés se produce lo que Frans de Wall ha denominado <negociación sexual> esta se caracteriza porque los machos, en lugar de pelearse por una hembra, se entregan a largas sesiones de acicalamiento. Un subordinado acicala durante largo tiempo al macho alfa antes de acercarse a una hembra en celo que espera pacientemente. Si la hembra acepta la cópula el subordinado no le quitará ojo al macho alfa mientras procede a montarla, es que a veces este se levanta y comienza a balancear el cuerpo con el pelo erizado lo que significa amenaza. En este instante el subordinado se aparta de la hembra para continuar acicalando al macho alfa durante otros diez minutos, más o menos, entonces lo intenta de nuevo. Invita a la chica a copular sin perder de vista al jefe. "He visto a machos cansarse de acicalar al otro y terminar, manteniéndose al lado de la hembra, suplicando al macho alfa, con el brazo extendido y la palma de la mano hacia arriba (gesto típico de pedir de los humanos) que le permita aparearse en paz. Ni siquiera el todopoderoso macho alfa está libre de tener que acicalar a los otros. Aunque es inusual que los otros se confabulen contra él, cuando los subordinados se sienten frustrados por la imposibilidad de acceder a las chicas aumenta la probabilidad de que hagan exhibiciones de fuerza cuando el jefe esté intentando copular lo que puede frustrar el intento del dominante. Así que todo el mundo paga su cuota de acicalamiento.

Por extrañamiento que parezca, los chimpancés machos se acicalan más unos a otros cuando crecen las tensiones sexuales" (Waal 2007; pág. 125). Analicemos este magnífico ejemplo. Todo en la naturaleza de los seres vivos está configurado en función de que los sujetos transmitan sus genes a la postrera generación. Ello es en sí la tarea primordial que debemos cumplir los seres vivos, así que, si de algo estamos seguros, es que no estamos preparados biológicamente para permitir que sea otro en lugar de nosotros quien transmita sus genes a la descendencia. Esto que acabamos de referir nos permite aquilatar la fuerza inimaginable del sentimiento de amistad, solidaridad, confianza que puede lograr un sujeto de gran inteligencia social en otro. No se trata de un simple acto de acicalamiento, se trata de saber a que macho dominante hay que acicalar, cuando hay que hacerlo, como hay que hacerlo, en que proporción hay que acicalarlo. Este momento final en el que se aplica este comportamiento es solo un último paso del proceso de manipulación que tratan de aplicar todos los machos del grupo con tal de ganarse su amistad. El hecho de que los diferentes machos obtengan diferentes resultados nos está diciendo que la inteligencia social con la que aplican los algoritmos de comportamientos destinados a granjearse la amistad del macho alfa y la inteligencia social con la que aplican el comportamiento "acicalar al macho dominante para que este les permita aparearse" es distinta. El sujeto que logra que el macho alfa experimente con más intensidad para con él los sentimientos de aprecio, amistad, confianza y gratitud tendrá muchas más oportunidades de aparearse con una misma hembra que el resto de los machos con derechos sexuales. Este era el caso de Yeroen quien logró tener casi tantas oportunidades de pasar sus genes a la descendencia como los machos alfa con los que convivió. Este es otro ejemplo que nos brinda la posibilidad de observar como la inteligencia social es determinante a la hora de lograr el intercambio más desigual que pueda existir.

Es un ejemplo de como como un sujeto subordinado, pero de gran inteligencia social, es capaz de lograr, poniendo en práctica comportamientos como el acicalamiento, convertirse en un amigo querido y en un aliado apreciado, hasta el punto, que el sentimiento de culpabilidad y malestar que experimenta el macho alfa por no dejar que se aparee el "amigo" es capaz de superar a las poderosísimas sensaciones, emociones y sentimientos que desata la propia amígdala del dominante con la intención de que sea él y no otro quien transmita sus genes a la descendencia. ¿Cómo podemos saber que Frans de Waal presencié una verdadera relación de amistad desde el jefe para con el subordinado? Cuando un sujeto extiende la mano suplicando que le den algo o pidiendo que le dejen hacer alguna cosa está apelando al aprecio, a la gratitud y a la

amistad que el otro individuo debería experimentar por él. Es ilógico que un chimpancé apele a estos sentimientos del otro si no sabe que este los experimenta para con él experimenta para con él. En resumen, un acto como el acicalamiento que causa un perjuicio mínimo a quien lo propensa (el macho subordinado), es capaz de lograr que a cambio el otro sujeto (el macho alfa) devuelva el favor poniendo en práctica uno de los comportamientos que más perjudica a un ser vivo, dejar que sea otro, en vez de nosotros, quien transmita los genes a la postrera generación. Parafraseando a Aristóteles podemos decir que una vez creado el comportamiento "Acicalar al macho dominante (imagen causa) hace que este te deje aparearse con la hembra en celo (imagen consecuencia)" todos los sujetos del grupo terminarán copiándolo, esto es lo fácil. Pero no es lo importante a la hora de sacar el máximo rendimiento del comportamiento "Acicalar al macho dominante para que nos deje aparearnos". Lo realmente importante es saber cuando, como, donde, de que manera y durante cuanto tiempo el macho dominante necesita ser acicalado. Quienes tienen más capacidad para la inteligencia social obtendrán la información más certera, de manera que lograrán que el comportamiento Instinto Filial (Amistad) del macho dominante le genere la mayor cantidad de oxitocina en su presencia. En consecuencia la corteza prefrontal lateral del macho dominante quedará hipoactiva, generándose una gran confianza en el otro y desactivándose también con ello el mecanismo que mide los costes y beneficios de una transacción, circunstancia que hará posible el intercambio desigual. En resumen, el más inteligente desde el punto de vista social es el que logrará que el dominante experimente más aprecio, confianza, gratitud y amistad hacia él y en consecuencia tendrá muchas más oportunidades que los otros para acceder a las hembras y en consecuencia, de pasar sus genes a la próxima generación.

Esto es una muestra fehaciente de las importantísimas ventajas que otorga la inteligencia social para el sujeto que es capaz de ponerla en práctica. Y es un ejemplo inmejorable de que las conductas de cooperación pudieron aparecer porque los sujetos de gran inteligencia social descubrieron que implementándolas podrían obtener servicios, comida y favores de los otros, a cambio de muy poco y con ningún riesgo.

Concluyendo

El hecho de que ser más inteligente desde el punto de vista social otorgue tamañas ventajas a los portadores de esta magnífica configuración cognitiva, desataría sin remedio una fulgurante carrera armamentística en pos de conseguir la excelencia del sistema cognitivo que confecciona

los conocimientos sociales, en especial del SPICCC. En otras palabras, la posibilidad de obtener servicios, favores, comida y ayuda de los otros, con costos mínimos y con ningún riesgo, hace extremadamente necesario que los conozcamos a fondo, ya que esto es imprescindible para lograr lo primero. Esta necesidad de conocer a los otros, a su vez, es lo que predicablemente impulsaría el desarrollo del sistema cognitivo que genera la inteligencia social, el SPICCC. El sistema cognitivo que nos permite conocer todo de los sujetos con los que nos relacionamos. Así que, si lo que nos condujo a convertirnos en lo que somos es el desarrollo de la inteligencia social y el desarrollo de esta es consecuencia de la necesidad de ser más listos que los otros porque de esta manera podemos aprovecharnos de ellos. Lo que nos convirtió en seres humanos, contrariamente a lo que habíamos supuesto hasta ahora, no fue en ningún modo el ser buenos y nobles, sino todo lo contrario, nuestra más profunda naturaleza egoísta es lo que nos ha traído hasta aquí. Nuestro egoísmo, nuestro afán por tener más gastando siempre menos, como acabamos de ilustrar, generó la cooperación y esta, como también hemos explicado, cambió la sociedad haciéndola cada vez más solidaria, amable e igualitaria. Además el egoísmo, al desarrollar la inteligencia social con la finalidad de aprovecharnos de los demás, trajo consigo aparejada la posibilidad de trabajar en equipo. Porque con el desarrollo de la inteligencia social aparecen los sujetos capaces de manipular a los otros (los líderes). El afán de estos por su propio beneficio los conduce a recomponer una y otra vez los hilos invisibles que unen a todos los miembros de la comunidad. (Esto es precisamente lo que hacía Mama cuando mediaba entre dos machos enemistados). La mediación les genera pingües beneficios provenientes de toda la comunidad. Esta unión lograda gracias a la mediación del líder permite que todos los miembros del grupo pudiesen tirar en la misma dirección, en pos de los mismos objetivos. Así que si pensamos en quienes pudieran ser los modelos más avanzados, tecnológica y funcionalmente hablando, del prototipo biológico al que pertenecemos (los humanos) no nos queda más remedio que señalar a los Bárcenas, a los Pujol, a los Roca, a los Gil, a los Díaz Ferrán, a los Ganados, a los Ortiz, a los Fabra, a los Rato, a los Correa, a los Mata, a los Del Nido, a los Muñoz, a los Marjaliza, a los Munar y a una lista interminable de políticos corruptos, la inmensa mayoría de ellos ocupando todavía importantísimos cargos públicos. Estos sujetos son la cúspide del "desarrollo tecnológico" del modelo biológico al que pertenecemos porque son con mucha diferencia los más aptos a la hora de engañar, fingir, embaucar, mentir, dividir, medrar, conspirar, dar falsas esperanzas, ilusionar, someter,

amedrentar, perjurar, traicionar, embaucar, coaccionar, manipular, perjudicar y corromper.

¡Que no, que no. Esto es una exageración, los políticos honestos no solo existen sino que son la mayoría! ¿Existen los políticos honestos? Piense en el político que por excelencia es, ha sido y es el ejemplo supremo de honestidad, de rectitud moral, de principios inmaculados, de nobleza, decoro y de dignidad, este es sin duda Habrahan Lincoln. Steven Spielberg construye una magnífica película sobre los cuatro últimos meses de vida del excepcional presidente americano basándose en la biografía más fidedigna que existe sobre su vida y obra. En ella nos relata como Abrahan Lincoln logró que el congreso americano aprobara la enmienda por la que quedó abolida la esclavitud en los Estados Unidos, sin dudas, uno de los hechos más nobles, altruistas, humanos y solidarios de la historia reciente de la humanidad. Sin embargo, para lograr este magnífico fin este genial político hizo lo que mejor se le daba hacer a alguien provisto de la inteligencia social necesaria para llevar a cabo tamaña proeza. Urdió y puso en práctica un maquiavélico plan para corromper, para manipular, para hacer que otros traicionaran sus ideales, para coaccionar, para comprar botos y para doblegar voluntades. Abrahan Lincoln mintió, conspiró, corrompió, traicionó, engañó, manipuló y coaccionó a otros congresistas hasta que logró reunir los botos necesarios para lograr tan magnífico fin. Es decir, solo hizo con suma eficacia el trabajo que normalmente hacen los políticos. Es que el trabajo de un político es precisamente este, corromper, engañar, manipular, coaccionar y traicionar, en otras palabras, "aunar voluntades con el objetivo de hacer posible algo que es necesario". El hecho de que el trabajo diario de alguien consista en mentir, traicionar, coaccionar, manipular y corromper es la razón por la que las personas que disponen de la inteligencia social necesaria para convertirse en políticos de renombre, si pasan mucho tiempo en el poder, inevitablemente terminarán corrompiéndose.

Es muy importante que acabemos de darnos cuenta de esto porque si continuamos albergando la esperanza de poder vivir algún día en un mundo mejor, es preciso que nos concienciamos de que tendremos irremediabilmente que luchar a brazo partido contra nuestra propia biología. Tenemos que protegernos de ella con leyes que impidan que los políticos, los genios de la inteligencia social, se sigan aprovechando inmisericordemente de nosotros, leyes que impidan que roben, que esquilen las arcas públicas, que defrauden y que acepten sobornos. Tenemos que elegir gobiernos a todos los niveles que ganen su salario según los resultados que obtengan y que pierdan el derecho a gobernar cuando no cumplan lo que han prometido. Al mismo tiempo hay que

restringir el servicio público a un corto período de tiempo para impedir que los políticos terminen corrompiéndose. Solo cuando dejemos de pensar que somos buenos, solidarios y nobles por naturaleza, cosa que los políticos constantemente afirman acerca de si mismos, entonces comenzaremos a ser conscientes de la necesidad de protegernos eficientemente de los mejores diseños de nuestro prototipo biológico.



Fig. 30. Los políticos en general y estos en particular son el prototipo más avanzado de nuestro modelo biológico porque son los genios de la manipulación, la felonía, la corrupción, la mentira, la conspiración, la falsedad, la traición y el engaño. Si no dispusiesen de la configuración cognitiva que genera de manera superlativa estas espectaculares habilidades sociales jamás habrían llegado a ser políticos de renombre. Así que del mismo modo que es inevitable que una rana termine respirando aire, es también inevitable que un político no termine traicionando la confianza depositada en él y corrompiéndose hasta la médula, solo se precisa darle tiempo en el poder.

La solución más sencilla

Si no le parecen suficiente las explicaciones vertidas con la intención de explicar la predecible imposibilidad de que el altruismo, la solidaridad y la cooperación (las bases de nuestra moral) apareciesen por vía genética, veamos el asunto a través del prisma que nos brinda el principio de la navaja de Ockhan.

¿Es más sencillo que apareciesen las conductas de cooperación y el altruismo (la moral) por vía genética o por vía <memética> (a través del sistema cognitivo)?



Fig. 31. Willan de Ockhan descubrió el principio que establece que si algo puede explicarse sin tener que suponer entidad hipotética alguna, no hay porque suponerla. Este principio se conoce con el nombre de la navaja de Ockhan.

Aunque es muy probable que la Teoría de juegos no demostrase la posibilidad de que apareciesen por vía genética las conductas altruistas, tomemos los argumentos de quienes piensan que sí con la intención de poder ver la extrema complejidad de la demostración. Para redactar este artículo he rebuscado en Internet información acerca de la Teoría de juegos. He encontrado interminables secuencias de juegos, miles de matrices de pago, enrevesadas estrategias de juego y decenas y decenas de complejas fórmulas matemáticas

Jugador B

		-----	-----	
Jugador A	Cooperar		Desertar	
Cooperar		3, 3		0, 5
Desertar		5, 0		1, 1

a^{}_{i,j}, a_{j,i} - es - un - ENEP - si:*

$$\pi_j(a_{ij}^*, a_{jk}^*) \pi_j(a_{ij}, a_{jk}^*) - a_{ij} a_{jk}^*$$

$$\pi_k(a_{jk}^*, a_{ji}^*) \pi_k(a_{jk}, a_{ji}^*) - a_{jk} a_{ji}^*$$

El si esto está escrito en el que los cuatro argumentos son números reales positivos y el nivel de juego π , que cumple la siguiente función:

$$\max_{p_i, p_j, p_k} (a - bp_i - cp_j)p_i \quad \forall i, j = 1, 2, 3, \dots, V$$

Las condiciones de primer orden permiten obtener las funciones de reacción que tienen la siguiente forma:

$$p_i = R_i(p_j) = \frac{a - cp_j}{2b} \quad i, j = 1, 2, 3, \dots, V$$

Eligiendo funciones de reacción que cumplen la condición de primer orden se obtiene el equilibrio de Nash de las ecuaciones simultáneas definidas por estas funciones de reacción se obtiene las siguientes ecuaciones de equilibrio:

$$p_i^* = \frac{a}{2b - c} + \frac{a_i(\beta - \gamma)}{(2\beta - \gamma)} \quad \forall i = 1, 2, 3, \dots, V$$

Implementando estas producciones en las funciones de demanda se obtienen las cantidades y los precios de equilibrio:

$$q_i^* = \frac{ab}{2b - c} + \frac{a\beta}{(\beta - \gamma)(2\beta - \gamma)} \quad \forall i = 1, 2, 3, \dots, V$$

$$p_i^* = \frac{a^2 b}{(2b - c)^2} + \frac{a^2 \beta (\beta - \gamma)}{(2\beta - \gamma)^2 (\beta - \gamma)} \quad \forall i = 1, 2, 3, \dots, V$$

Tabla 3. Matriz de Pagos Caso 5 Barras

		ADMINISTRADOR				
		A	B	C	D	E
INTERDICTOR	A	640	640	640	640	640
	B	590	640	640	640	640
	C	590	640	640	640	640
	D	490	590	590	640	640
	E	490	570	570	620	640

Fig. 32. Como podemos observar claramente, no es nada sencillo poder argumentar a través de los modelos estudiados en la Teoría de juegos la evolución hacia el surgimiento de las conductas de cooperación.

Sin embargo, argumentar el surgimiento de nuestra moral por vía cognitiva es muy sencillo. Veamos.

Las aves y mamíferos tenemos un sistema de respuestas (cerebro) que elabora conocimientos y luego convierte estos conocimientos en comportamientos asociándolos con nuestros comportamientos innatos para que de esta manera los conocimientos puedan acceder al sistema motivacional, al mecanismo de castigo y recompensa y al sistema emocional. Algunos de estos comportamientos están destinados a que nos aprovechemos del medio y otros nos permiten interrelacionar convenientemente con nuestros semejantes. Este sencillo mecanismo crea y copia de generación en generación toda nuestra cultura, incluidos, claro está, nuestros comportamientos morales.

De acuerdo con el principio de la navaja de Ockham. Si un fenómeno puede explicarse sin tener que suponer entidad hipotética alguna, no hay porqué suponerla. Así que la solución más simple siempre suele ser la acertada. Juzguen ustedes mismos.

El tiempo necesario

Si a esto le sumamos el hecho de que si el comportamiento es adquirido por vía cognitiva, una manera por la cual el comportamiento puede aparecer en un reducidísimo espacio de tiempo en comparación con el gigantesco lapso de tiempo que es necesario para que el comportamiento aparezca por vía genética, nos damos cuenta que deja de ser necesario que se modifiquen los genes en función de generar un comportamiento que ya existe (Pérez Ramos 2014). De aquí podemos concluir que la posibilidad de que nuestros preceptos morales (conductas de cooperación, solidaridad y altruismo) estén anclados en el genoma que portamos es muy, muy reducida, por no decir casi nula.

Sin embargo, el hecho de que nuestras normas y preceptos morales no dependan de nuestro genoma sino del <memona> (entiéndase: variedad de cultura que transmiten todas las especies) no quiere decir que estas no estén sujetas a la acción de la selección natural. Todo lo contrario.

¿Cómo actúa la selección natural sobre nuestras normas y preceptos morales?

Como se explicó anteriormente, parece ser que las aves y mamíferos estamos predispuestos genéticamente para vivir en el marco de estructuras jerarquizadas, así que gracias a la circunstancias de que estamos diseñados para aceptar la dominación durante todo el tiempo necesario para acopiar las fuerzas y habilidades imprescindibles para ascender en la escala social, las sociedades, en el marco de las cuales

existimos, viven largos períodos de paz y prosperidad y pequeños períodos de lucha y destrucción. Si fuese al revés (si no estuviésemos diseñados genéticamente para aceptar la dominación durante un largo período de tiempo) la vida en sociedad, simplemente, no existiría. A continuación intentaremos ilustrar como, basándose en este principio, discurre la existencia de nuestra sociedad. Desarrollaremos este análisis con la intención de que podamos observar como actúa la selección natural sobre nuestras normas y preceptos morales.

Fuerzas productivas, relaciones de producción y superestructura social

En 1867 un extraordinario filósofo publicó un magnífico libro donde nos explica que el desarrollo de las fuerzas productivas (ciencia, tecnología, organización del trabajo, etc.) determina las relaciones de producción que se instauran (las relaciones que se establecen entre los hombres en el marco del proceso de producción y obtención de bienes materiales). A su vez estas relaciones de producción determinan la superestructura política a través de la cual se organiza la sociedad (comunidad primitiva, esclavismo, feudalismo y capitalismo), sus ideas políticas, sus leyes, su religión y también sus normas morales.

Esto, traducido a los términos de la biología evolutiva, es lo mismo que decir que la selección (avance y perfeccionamiento) de los memes ecológico-tecnológicos modifica el medio en el que vivimos (cambiando la relación entre la cantidad de trabajo necesario y la cantidad de riqueza obtenida gracias al mismo).



Fig. 33. La superestructura política de cada sociedad siempre está configurada con arreglo a las ideas sociales, las reglas morales, las normas religiosas y los preceptos legales que impone el grupo dominante con la intención de legitimar un modelo que le permita apoderarse de la mayor parte de la riqueza generada por el trabajo.

La existencia de una mayor cantidad de bienes hace materialmente posible satisfacer, hasta cierto punto, los anhelos de vivir mejor de la gran masa de productores. Anhelos impulsados por el genoma egoísta de cada una de las personas. Pero para que sea posible un reparto más amplio de la riqueza se hace necesario sustituir los memes que configuran la superestructura política que rige la sociedad. Es decir, es necesario cambiar las leyes, las relaciones sociales, las normas y preceptos morales y la religión (que es un instrumento de autorepresión) en función de que los memes que se instauren (los nuevos memes legales morales y religiosos) sirvan para facilitar el acceso a las riquezas y al bienestar de cada vez más cantidad de personas.

¿Cómo sucede el proceso de selección natural de memes sobre las normas morales?

La selección natural actúa sobre las fuerzas productivas

Sentimos un impulso natural procedente de nuestro genoma egoísta que nos hace desear y necesitar obtener cada vez más bienes gastando cada vez menos energía para su obtención. Esta contradicción entre nuestra necesidad de tener más bienes materiales y la necesidad de invertir menos esfuerzo en el proceso que genera la riqueza, es la fuerza que impulsa el desarrollo de los memes científico, tecnológicos y de organización del trabajo (las fuerzas productivas). Así que la selección natural de memes, en un primer momento, impulsa la búsqueda de nuevas tecnologías y en un segundo momento va sustituyendo los memes que integran los procesos productivos, la tecnología y la organización del trabajo establecidos cada vez que se descubren nuevos procesos productivos, organizativos y tecnológicos que permiten obtener más riquezas con menos gasto.



Fig. 34. Nuestro genoma egoísta nos impone la necesidad de obtener más gastando siempre menos. Ello es lo que nos impulsa a crear nuevos memes científicos, tecnológicos y de organización del trabajo y a sustituir los antiguos por aquellos que garanticen una mayor rentabilidad. Esta es la manera a través de la cual la selección natural actúa sobre las fuerzas productivas, reemplazando los viejos memes tecnológicos, científicos y de organización del trabajo por los nuevos.

La selección natural de memes actúa sobre la superestructura política

El que se logre, gracias al desarrollo de las fuerzas productivas, generar más riquezas no significa que automáticamente más cantidad de individuos se beneficiarán de ello. El reparto de la riqueza en cada época está regulado por el conjunto de memes legales, sociales, morales, políticos y religiosos que impone el grupo dominante (esta es la superestructura política de la sociedad). Lógicamente, este conjunto de ideas morales, políticas, religiosas y sociales regulan y legitiman un reparto de bienes que favorece al grupo en el poder en detrimento de una inmensa masa de productores. Así que para que sea posible un reparto más amplio de la riqueza se hace estrictamente necesario sustituir la superestructura política existente (sus memes legales, morales, religiosos y sociales) de manera de instaurar una nueva basada en ideas morales, políticas, legales y religiosas que garanticen que el gran plus de riquezas generado por el avance de las fuerzas productivas llegue a más cantidad de personas.

Aquí se produce una nueva contradicción entre la necesidad del grupo dominante de mantener el viejo orden de cosas (las viejas ideas morales, legales, sociales y religiosas) que les beneficia y la necesidad de una gran masa de productores que anhela cambiarlas en aras de lograr un reparto más equitativo de la riqueza. Esta contradicción provoca la lucha de clases, que es el motor que impulsa el cambio de los viejos memes morales, sociales, legales y religiosos por unos nuevos que regulan un orden de cosas mucho más justo y social. Expliquémoslo.

Como mencionamos, el grupo dominante trata de mantener la superestructura vigente ya que garantiza y legitima un reparto de la riqueza que les beneficia, por su parte la gran masa de productores va paulatinamente comprendiendo quien es el enemigo que les perjudica y cuales son las leyes, normas morales, términos sociales y preceptos religiosos que impiden un reparto más justo de la riqueza. En este marco algunos de los afectados por el orden de cosas vigente, los ideólogos, construyen nuevos memes legales, morales y religiosos que garantizarían y legitimarían, de instaurarse, un reparto más equitativo de la riqueza que el que sucede con arreglo a los memes legales, morales y religiosos que defiende el grupo dominante. Estos nuevos memes políticos, morales, sociales y religiosos van siendo asumidos como estandarte por cada vez más cantidad de sujetos descontentos que ven en ellos la garantía real de poder vivir en un mundo mejor. Es aquí cuando las miles de amígdalas laterales (Pérez Ramos 2014) de los oprimidos les unen debido a que comparten un nuevo conjunto de ideas (los nuevos memes) y a que se enfrentan a un enemigo común,

haciéndoles sentirse como hermanos, amigos y aliados los unos de los otros, circunstancia que los hace desear ayudarse, socorrerse y estar dispuestos a sacrificarse por la causa común. Así se integra el clan de los revolucionarios.

En un momento dado salta una chispa y entran en acción las amígdalas mediales (comportamiento Enfado-Ataque) de los dos grupos. Los sujetos sienten una furia indescriptible y avasalladora contra los enemigos, pierden el miedo a entrar en combate y se produce el enfrentamiento entre ambos bandos. Si es el caso de que la causalidad y la casualidad obran a favor de los revolucionarios, vencen e instauran, en el marco de la nueva superestructura política que se forma, los nuevos memes legales, morales y religiosos garantizando con ellos un reparto más amplio de los bienes generados por el trabajo.



Fig. 35. La lucha de clases es el instrumento que utiliza la gran masa de productores para tratar de imponer un conjunto de memes políticos, sociales, morales, legales y religiosos que garanticen un reparto más justo y equitativo del plus de riqueza generado por el avance de las fuerzas productivas.

En teoría, el triunfo del grupo revolucionario garantizaría la instauración definitiva y para siempre de los nuevos memes políticos, morales, legales y religiosos que garantizan un reparto más amplio y justo de la riqueza. Pero ello no sucede así. Veamos.

El desarrollo de las fuerzas productivas, y no la voluntad humana, es quien selecciona los memes políticos, morales, sociales y religiosos que van a permanecer establecidos

Después de estar instaurados en el poder por más de 70 años en la antigua URSS los memes políticos, legales, morales y sociales que garantizaban el reparto de bienes más justo, humano, solidario y altruista que se pueda hacer, un buen día fueron sustituidos por el conjunto de memes políticos, religiosos, sociales y morales inherentes a la superestructura capitalismo, memes que regulan un reparto desigual, mezquino e injusto

de la riqueza. ¿Por qué sucedió una cosa así, por qué se produjo esta regresión nefasta de los memes políticos, morales, sociales y legales? En esencia, el reparto de bienes que se hacía en la URSS y en la Europa comunista era mucho más amplio y general que el que el desarrollo de las fuerzas productivas (memes tecnológicos, científicos y de organización del trabajo) allí hacía materialmente posible. En esencia, se gastaba mucho más de lo que se ingresaba, circunstancia que provocaba unos niveles de endeudamiento insoportables y el resultado de todo esto fue un empobrecimiento galopante generalizado a toda la población. Ello irremediamente dio al traste con el más grande, esperanzador y noble proyecto que la humanidad emprendió jamás con el anhelo de construir un mundo más justo y humano.



Fig. 36. Cuando el reparto de la riqueza excede los límites impuestos por el desarrollo de las fuerzas productivas, los memes políticos, sociales, morales y religiosos que lo garantizan son sustituidos por memes que legitiman un reparto mucho menos justo y equitativo de los bienes producidos por el trabajo.

Hoy en día en las sociedades industrializadas de occidente el enfrentamiento entre la clase que ostenta el poder y la gran masa de productores normalmente sucede en las urnas y no en las barricadas, pero en esencia sucede exactamente lo mismo. Una gran cantidad de individuos se enfrenta al poder dominante en función de lograr instaurar un nuevo conjunto de memes morales, sociales, legales y religiosos que permitan realizar un reparto más amplio, humano y altruista de la riqueza generada. Esto es lo que ha sucedido recientemente en Grecia, sin embargo, la improductividad de la economía helena (el poco avance de las fuerzas productivas) hace materialmente imposible un reparto más amplio de la riqueza (no se puede gastar indefinidamente más de lo que se ingresa), ello es lo que impide el que se instauren, aunque hayan sido botados de forma democrática por una gran mayoría del pueblo griego, unos memes políticos, sociales, morales, religiosos y legales (los que defiende SYRIZA) mucho más justos, humanos, nobles y

altruistas que los que al final han continuado imponiéndose (los que propugna la derecha europea encabezada por Ángela Merkel).



Fig. 37. El desarrollo de las fuerzas productivas y no la voluntad política de los hombres es lo que hace posible un reparto más justo y equitativo de la riqueza generada por el trabajo y es lo que determina, en última instancia, que memes políticos, sociales, religiosos, legales y morales van permanecer establecidos y cuales no.

Estos ejemplos, unidos a la situación de carestía, miseria y necesidad extrema que sufren los pueblos de Cuba, Venezuela y Corea del Norte, situación provocada debido a que en estos países existen superestructuras políticas que garantizan un reparto justo, humano y mayoritario de la riqueza, al mismo tiempo que exhiben un desarrollo paupérrimo de las fuerzas productivas (gastan mucho más de lo que ingresan), son una prueba inequívoca de que poder establecer un reparto de bienes más general, humano y altruista no depende de lo justos, nobles o democráticos que sean los nuevos memes políticos, morales, legales y religiosos que lo regulan y legitiman, sino que depende, en última instancia, del grado de desarrollo de los memes ecológico-tecnológicos (del avance de la ciencia, la tecnología y la organización del trabajo). De todo esto podemos extraer la importantísima conclusión de que el desarrollo de las fuerzas productivas (y no la voluntad política y moral de los hombres) es el mecanismo que utiliza la selección natural de memes para determinar que memes políticos, morales, sociales y religiosos pueden existir (permanecer instaurados) y cuales no.

Concluyendo

Nuestro impulso natural (procedente de nuestro genoma egoísta) de obtener siempre más gastando siempre menos es el mecanismo que utiliza la selección natural para seleccionar los memes que hacen avanzar las fuerzas productivas. Y el desarrollo de estos memes

tecnológicos, científicos y de organización del trabajo (las fuerzas productivas) es el mecanismo que utiliza la selección natural para seleccionar que superestructura política (memes políticos, legales, morales, sociales y religiosos) puede existir y cual no. De esta manera la selección natural actúa sobre nuestros memes morales, cambiando unos por otros cada vez que se hace materialmente posible organizar un reparto más equitativo de la riqueza generada por el trabajo. Solo me queda agregar que el excepcional filósofo que nos mostró todo esto se llamó Carl Marx y la genial obra donde nos explica, entre otras cosas, como y por que evolucionan nuestras normas y preceptos morales es "El Capital".

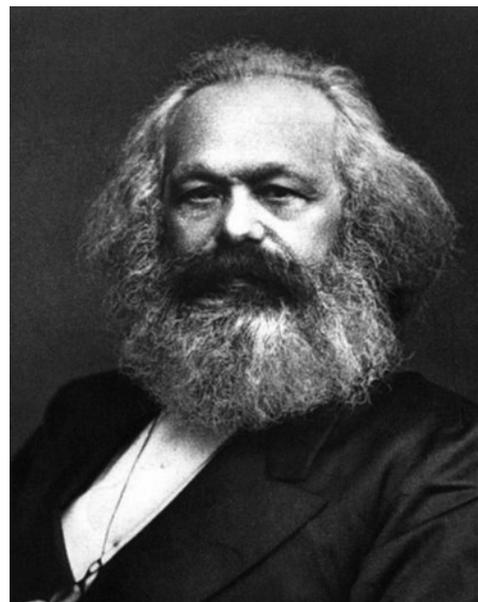


Fig. 38. Carl Marx nos explicó en el marco de su genial obra "El Capital" que la superestructura política de una sociedad (los memes políticos, sociales, morales, legales y religiosos que la configuran) depende en última instancia del grado de desarrollo de las fuerzas productivas (los memes científicos, tecnológicos y de organización del trabajo).

Las bases innatas de nuestra moral

Hasta aquí solo nos hemos limitado a describir la mitad del asunto que estamos tratando. Solo hemos hablado de los sujetos de gran inteligencia social que son capaces de desarrollar algoritmos de comportamientos, que logran convertir al resto de sus congéneres en leales aliados y en serviciales amigos, con la intención de aprovecharse de ellos, expoliarlos, esquilmarlos, saquearlos y apropiarse de todo lo que tienen. Estos mismos son también los sujetos que tampoco se avienen a las normas morales que regulan nuestro comportamiento para con el colectivo. Son los que se roban el dinero público, los grandes traficantes de drogas, los que aceptan sobornos, los que evaden impuestos, los que esconden su dinero en paraísos fiscales, los

empresarios que realizan cohecho, los que vendieron preferenciales de Bankia siendo conscientes de lo que hacían, los que organizan estafas piramidales, los sicarios, los que se roban el dinero destinado a la ayuda de los más necesitados, etc. Pero nada de lo dicho sería posible sin la contraparte, si no existieran sujetos capaces de sentir verdadero aprecio, cariño y agradecimiento para con los individuos no emparentados que se ocupan de ellos, la inteligencia social jamás habría aparecido. Estos sujetos se sienten felices cuando ayudan a un amigo y muy tristes y culpables cuando no lo hacen. Ellos también son quienes necesitan pagar religiosamente sus impuestos, se sienten agraviados si les proponen un soborno, la idea de estafar a otros les parece inmundicia y despreciable, sienten vergüenza ajena de quienes sustraen de alguna u otra manera el dinero común de la sociedad, necesitan ser solidarios, les duele en su propia carne cuando desahucian a personas sin recursos y se sienten felices cuando dan algo de lo poco que tienen a otro que lo necesita más. Como decía, estas personas son la contraparte imprescindible para que funcione la sociedad. Los listos no existirían si no existiéramos los "tontos". El objetivo de este espacio, como indica su título, es el diseccionar nuestros comportamientos morales con la intención de esclarecer de donde provienen las emociones que estos utilizan. Los listos, al igual que el resto de nosotros, son personas que aprenden, comenzando desde la más tierna edad, a someter sus emociones con el común objetivo de convertirse en personas maduras y aptas para la vida como adultos independientes y responsables (esto es el control emocional). Pero a diferencia del resto de nosotros, la proverbial configuración cognitiva para la inteligencia social que poseen les permite un éxito superlativo con respecto al control emocional. Logran, como mencionamos más arriba, someter hasta tal punto las emociones, sentimientos y sensaciones que le imponen sus comportamientos que consiguen que estas aparezcan solo cuando les conviene que los otros las perciban. Esta es la razón por la que los listos no nos sirven para estudiar las emociones morales y éticas y por ello es preciso que nos centremos en los "tontos", en los individuos que no somos capaces de controlar convenientemente estas emociones, sensaciones y sentimientos y por lo tanto nos vemos obligados y alentados por nuestros comportamientos morales a ser honestos, nobles, desinteresados, solidarios, caritativos y humanos. Pero antes de entrar en materia, primeramente intentaremos describir como los comportamientos morales y éticos pasan de actuar del nivel interpersonal (en el marco de la relación entre dos sujetos) al nivel de toda la sociedad.



Fig. 39. Francisco Verdú (en la foto), Íñigo Aldaz, Félix Manuel Sánchez y Esteban Tejera (solo 4 de 86 beneficiados) no hicieron uso de la tarjeta opaca que Bankia les proporcionó porque el hecho de considerar que se trataba de una práctica fraudulenta y perjudicial para la institución por la que se suponía que debían velar les hizo sentir un profundo rechazo. Analicemos esto. A un cargo de estos (consejero de una importante institución bancaria) no se arriba si no se dispone de una excepcional inteligencia social, ello quiere decir que estos 4 nobles mosqueteros de la dignidad, a pesar de tener inteligencia social suficiente como para aprovecharse de los demás, no lo hicieron. Ello es una prueba de que siempre existen individuos con gran inteligencia social (aunque sean una exigua minoría) que ponen por encima el bien común al bien individual. Es decir, las emociones, sensaciones y sentimientos relacionados con las normas de convivencia social le pueden a las sensaciones, emociones y sentimientos que les imponen sus comportamientos innatos egoístas. Por el otro lado, una gran parte de la población no dispone de una configuración cognitiva (relacionada con la inteligencia social) de tal cualificación y excelencia que permite saltarse a la torera las normas de convivencia moral sin pagar las consecuencias, de manera que la inmensa mayoría de nosotros, los "tontos", nos vemos obligados a tener muy en cuenta las emociones, sensaciones y sentimientos que evitan que transgredamos las normas éticas de convivencia social que rigen en el mundo en el que nos ha tocado vivir.

El paso de los comportamientos morales de lo particular a lo general, de lo interpersonal a lo social

Como se ha tratado de explicar en este artículo, a nivel individual, la existencia del comportamiento Instinto filial (Amistad) es lo que hace posible y necesario el perfeccionamiento de la inteligencia social, con ella aparecen las conductas de cooperación entre sujetos no emparentados (debido a que los sujetos con gran inteligencia social descubren que al convertirse en amigos y aliados de los otros pueden obtener de estos servicios, bienes, comida y favores, dándoles muy poco y sin ningún riesgo). A su vez estas conductas de cooperación crean lazos de Amistad e interdependencia entre todos los miembros de un grupo. Ilustrémoslo. A necesita que C, J, K le acicalen y si pueden ser también D

y M, mucho mejor, porque así siempre tendrá a alguien ocupándose de quitarle los molestos parásitos. Pero también necesita que L le apoye si es el caso de que tenga algún problema con X y que N desee aparearse con él cuando esté en celo. Pero la cosa no acaba aquí, es que V suele tener mucho acierto a la hora de cazar y es muy importante para A estar a buenas con él para que le dé algún pedacito de vez en cuando. Esto mismo es lo que le sucede a cada uno de los miembros del grupo, pero casi siempre con respecto a un grupo diferente de individuos, el resultado de ello es que todos dependen de todos para satisfacer sus necesidades y esta compleja red de interdependencias entre unos y otros es lo que configura el clan. Expliquemos esto. En una comunidad paleolítica, al igual que en la sociedad de los chimpancés, las relaciones entre los sujetos ocurren de manera muy similar al modelo que se plantea en el juego del ultimátum, cada uno de los miembros puede ser capaz de afectar de una u otra manera el beneficio de otro ya que como se acaba de exponer, cada individuo necesita que algún otro le de algo, invierta tiempo en espulgarlo, le ayude y o le proteja. Esta circunstancia es la que obliga a los poseedores de algún tipo de bien o capaces de ofrecer alguna variedad de servicio a compartir lo que tienen con los otros o a hacer algo por los demás, es decir, todos están obligados a cooperar con todos. Pero la necesidad mutua de ayuda, la obligación de cooperar, no es lo que integra el clan. La cooperación, al contrario de lo que propone la teoría de juegos, no es un mero intercambio de bienes, servicios, ayuda o favores porque la cooperación, con independencia de nuestra voluntad, raciocinio y capacidad para calcular costes y beneficios, activa emociones, sensaciones y sentimientos en los sujetos que la practican, debido a que cuando alguien nos da algo o hace algo por nosotros nuestro comportamiento Instinto Filial (Amistad) se activa para hacernos experimentar amistad, aprecio, tolerancia, comprensión, solidaridad y confianza hacia ese sujeto. Son precisamente esos sentimientos y emociones los que unen a J con C y con N, a N con A, con D y con H, a V con C, con F y con D y sí sucesivamente. Es decir, esos sentimientos de amistad, aprecio, cariño, confianza y gratitud que experimentan los unos por los otros son los que verdaderamente configuran el clan y no el interés de te doy algo ahora para que tu me des algo en el futuro. Pero estos sentimientos de amistad que unen a todos con todos no lo hacen siempre directamente, sino que en la mayoría de los casos los sujetos están unidos a través de segundos o de terceros, así que para poder vivir en grupo, para poder mantener una convivencia pacífica entre los miembros no directamente relacionados por el comportamiento Amistad (Instinto filial) se hace necesario que aparezcan normas de conducta social (la moral). Estas normas de conducta social no son otra cosa

que comportamientos que se transmiten de generación en generación mediante el aprendizaje. Son comportamientos que disponen de un grupo de emociones, sensaciones y sentimientos que se suman a los relacionados con el comportamiento Amistad (instinto Filial) para obligar y motivar al sujeto portador a que cumpla lo dispuesto por el comportamiento (con la norma de convivencia social). Es decir, emociones, sensaciones y sentimientos que harán que el sujeto se sienta mal y culpable si transgrede la norma de conducta social y emociones, sensaciones y sentimientos que le premiarán cuando sigue a pie juntillas estas normas de conducta. Esto, el hecho de sentirnos bien cuando cumplimos con las normas de convivencia social y mal cuando no lo hacemos, es lo que hemos denominado moral.



Fig. 40. Las emociones de aprecio, cariño y gratitud enlazan a unos con otros de manera individual, pero no unen a todos con todos. Por ello para garantizar la convivencia en paz se hace preciso que aparezcan reglas de convivencia social (la moral). Pero estas normas no son leyes sino indicaciones que existen en forma de comportamientos en cada sujeto. Comportamientos que precisan de nuevas emociones, sensaciones y sentimientos, al margen de los que controla el comportamiento Amistad, para hacer que los sujetos necesiten y deseen cumplir con lo que disponen esas normas de conducta social.

Ahora se trata de ver como se produce el paso del comportamiento que regula la relación entre dos sujetos (Amistad) a los comportamientos que regulan las relaciones a nivel de colectivo (comportamientos morales). No olvidemos que nuestro objetivo último es el de lograr que el lector pueda ver que las emociones sensaciones y sentimientos que regulan la vida en colectivo, las emociones, sensaciones y sentimientos éticos, se originaron mucho antes de que apareciese la vida en grupo en aves y mamíferos.

El ejemplo de Panbanisha que desarrollamos más arriba nos sirve para explicar esto. Los privilegios de los que disfrutaba esta bonoba con excepcionales habilidades lingüísticas despertaron sensaciones de Envidia y Animadversión en sus compañeros de grupo. Ella se dio cuenta de

que invitando a los otros a zumo apaciguaría el Resentimiento de estos hacia ella. De esta manera una norma de conducta individual (que regula la relación entre dos sujetos) se convierte en una norma de conducta general que afecta a toda la comunidad (Waal 2007; pág. 214). "El que tiene no debe hacer una exhibición ostentosa de sus riquezas sino que debe tratar de ocultarlas todo lo que pueda y en el caso de que esto sea imposible está obligado a compartirlas con los demás". Pero como podemos ver, aquí entraron en juego nuevas emociones, sensaciones y sentimientos como el Miedo a futuras represalias que experimentó Panbanisha, la Preocupación que tenía acerca de su relación con los otros en el futuro, los sentimientos de Envidia y Animadversión que despertó en sus compañeros. Por su parte, el ser invitados a sumo activó en los otros sensaciones de Aprecio por Panbanisha y Gratitud que de alguna forma terminan aplacando el Resentimiento que experimentaban para con ella. Todas las emociones sensaciones y sentimientos que se ponen de manifiesto en el marco de esta historia real documentada por Frans de Waal, como veremos a continuación, existen como parte integrante de otros comportamientos inalienables a la vida, desde mucho antes de que apareciesen la vida en sociedad en aves y mamíferos. Pero veamos antes un ejemplo más. Era una tarde muy agradable en el zoológico de Arnhem. Ya todos los chimpancés habían entrado a sus jaulas pero dos hembras adolescentes decidieron que querían seguir disfrutando del buen tiempo, de manera que entraron unas cuantas horas después. El resto de sus compañeros estaban que trinaban de enfado puesto que las normas del zoo eran que no se repartía la comida hasta que todos los chimpancés estuviesen en sus jaulas. Esa noche los cuidadores tuvieron el cuidado de ponerlas en una jaula aparte para impedir las represalias, pero fue en vano. En cuanto salieron a la isla a la mañana siguiente las chicas díscolas fueron perseguidas por toda la comunidad y terminaron recibiendo una soberana tunda de golpes proporcionada por el resto de sus enfadados compañeros. El resultado final fue que esa tarde fueron las primeras en entrar a sus jaulas. Waal (2007) pág. 197. La norma de conducta establecida para toda la comunidad de los chimpancés de Arnhem era la de "Entrar en cuanto los cuidadores lo indican puesto que inmediatamente sirven la cena". Las chicas actuaron de forma insolidaria atendiendo solo al placer y al bienestar que estaban experimentando como consecuencias de permanecer al aire libre. Al día siguiente sus compañeros les enseñaron de forma indeleble que cuando se vive en comunidad "el bienestar de la mayoría prevalece sobre el bienestar individual". ¡Y lo aprendieron!, fueron las primeras en entrar esa misma tarde. A partir de ese instante estas dos adolescentes estarían pendientes de las reacciones

de los otros ante sus comportamientos de manera de no hacer nunca nada que pudiese perjudicar a una mayoría de sujetos. En el marco del aprendizaje de este comportamiento moral se activaron muchas emociones como la Furia, el Enfado, el Miedo, la Preocupación y en el futuro se activaría la Culpabilidad cada vez que una de estas dos chicas planeara hacer algo que pudiese perjudicar a otros. Todas estas son también sensaciones emociones y sentimientos que se encargan de hacernos necesitar y desear cumplir las normas morales de convivencia. Sensaciones, emociones y sentimientos que, como veremos a continuación, existen mucho antes de que apareciese la vida en sociedad en aves y mamíferos.



Fig. 41. Los chimpancés, al igual que hicimos nosotros hasta hace muy poco tiempo, enseñan a los jóvenes las normas de convivencia social que deben acatar siguiendo el principio de "La letra con sangre entra" Ellos no sienten el menor remordimiento cuando utilizan este método de aprendizaje, igual que nosotros tampoco nos sentíamos culpables al respecto hasta hace bien poco. Ello es una importante evidencia de que el avance de los conocimientos de los que disponemos hacen variar nuestra manera de ver las cosas y así es como se crean las nuevas normas de convivencia social ("no es aceptable pegarle a un niño bajo ninguna circunstancia"). Luego solo tenemos que asociar nuestras emociones, sensaciones y sentimientos (los comportamientos innatos que las activan) a estos nuevos memes (las nuevas normas de convivencia social). Así aparecen en los individuos los comportamientos que se encargan de hacerles sentir bien y satisfechos consigo mismo cuando cumplen con estas normas y mal, culpables y avergonzados cuando no lo hacen. Así surge la moral.

La procedencia de las emociones que utilizan nuestros comportamientos morales

¿Cuáles son los comportamientos innatos capaces de activar las emociones, sensaciones y sentimientos que luego se incorporarán a nuestros comportamientos éticos y morales (los comportamientos que se forman con arreglo a las normas de convivencia social)?

Instinto Maternal

Su propósito es que los progenitores, cuiden, atiendan, protejan, ayuden, alimenten y amparen a sus descendientes. Para ello este comportamiento cuenta con la emoción Compasión, esta hace que el sujeto portador (el progenitor) sienta una necesidad apremiante y avasalladora de ayudar, alimentar, proteger, defender, cuidar, guiar y sanar al sujeto a su cargo (el hijo). Esta emoción está reforzada con profundos sentimientos de Cariño incondicional hacia el descendiente y escoltada por la sensación de Culpabilidad asoladora y Dolor-Sufrimiento atroz cuando el sujeto no cumple convenientemente su cometido (el hijo, se daña, enferma o muere). También escolta la emoción Compasión el más embriagador y maravilloso sentimiento de Alegría, Bienestar y Satisfacción cuando el progenitor observa los progresos de sus vástagos. Creo que este conjunto de emoción-sensaciones y sentimientos los desarrolló la selección natural con el objetivo de poder garantizar el éxito reproductor de los prototipos con un mínimo indispensable de descendientes. Del mismo modo el comportamiento Instinto Maternal necesita contar con la emoción Perdón para poder rehacer inmediatamente la relación madre-hijo en el caso de que este hiciese algo que perjudicase a la madre.

Comportamiento Instinto Filial.

Para que existiesen individuos que pudieran convivir un determinado período de tiempo al lado de sus progenitores la selección natural también se vería obligada a desarrollar el comportamiento Instinto filial. Y pertrecharlo de una abrumadora sensación de Cariño hacia el que cuida, protege y alimenta, para hacer que el descendiente desee y necesite estar al lado del progenitor. Pero para que todo esto pudiese ocurrir el descendiente no podía sentir miedo de su progenitor ya que esto haría completamente imposible su labor. Sin embargo el miedo a los adultos es una importantísima estrategia de supervivencia con la que cuentan una inmensa mayoría de las crías de gran parte de las especies que conocemos, así que la selección natural tendría que configurar un mecanismo neuronal que neutralizara el comportamiento Miedo-Huida del descendiente para que de esta manera pudiese permanecer junto a su progenitor. Esta es la razón por la que aparecería en el descendiente el sentimiento de Confianza ciega hacia el ser que le va a cuidar, a acompañar, a alimentar y a proteger. El comportamiento Instinto Filial también tendría que contar con sentimientos de Agradecimiento y Fidelidad que hiciesen que el descendiente emprendiese acciones que beneficien al progenitor para que de esta manera se reforzase el vínculo entre ambos. De igual manera estos sentimientos y emociones estarían

escoltados con sensaciones de Bienestar y Satisfacción cuando se paga al otro sujeto con la misma moneda y con profundas sensaciones de Culpabilidad y Malestar cuando no se obra con este convenientemente. Tenemos que agregar a todo esto las emociones de Vergüenza y Remordimiento para cuando el retoño desobedece al progenitor o no se comporta de la manera debida, estas son emociones trascendentes para que pudieran coexistir durante un largo período de tiempo cría y progenitor, ya que es la vía que le permitiría al progenitor controlar a la cría sin tener que dañarla, de manera de poder protegerla de sí misma.

Comportamiento Enfado-Ataque de la amígdala medial

Este es el comportamiento que da origen a la vida ya que es el que provoca que todo ser vivo luche por sobrevivir y reproducirse. Pero todo lo necesario para lograr esto, comida, parejas, refugios, territorios, abrevaderos, ya está en manos de algún otro que lo está empleando para su beneficio. Así que este comportamiento necesita que su portador vea como un enemigo a todo aquel que tenga lo que él necesita para vivir. Para ello emplea las emociones de Animadversión, Odio y Resentimiento para todo aquel que tenga algo que él desea. También es preciso que el portador impida que otros hagan cosas que pudieran perjudicarle y para ello la selección natural lo pertrecha de la emoción Indignación. Pero esto es solo el comienzo, no basta con odiar a los que tienen, sino que también es preciso arrebatarlo. Para ello este comportamiento emplea emociones como el Odio, la Furia y el Rencor contra los rivales y competidores, escoltado de la sensación de Regocijo y Júbilo atronador cuando les vencemos y la sensación de Culpabilidad y Vergüenza cuando no damos la talla y perdemos el territorio o nos arrebatan comida o la posibilidad de aparearnos. También es importante que el sujeto desee volver a intentarlo, que desee volver a pelear con el mismo rival, aunque en una primera oportunidad su comportamiento de miedo le haya hecho retroceder. Para esto el comportamiento dispone de las emociones que nos hacen desear la Venganza. Otro importantísimo sentimiento que debe formar parte de este comportamiento es la Autosuficiencia (Seguridad en nosotros mismos). A menudo las mujeres, y no sin razón, se quejan y hacen chistes maliciosos con relación a la autosuficiencia de los hombres. Sin embargo si un joven macho elefante, sepia, ciervo saltamontes, oso o de cualquier otra especie no sintiese un profundo y estruendoso sentimiento de que es el mejor, que es el más fuerte, el más capaz, el más rápido y el más poderoso jamás se atrevería a retar al macho alfa. Lo siento señoras,

pero creo que sin el sentimiento de autosuficiencia jamás habríamos llegado hasta aquí.

Miedo-Huida de la amígdala

La sensación de Miedo ante los depredadores, rivales más fuertes, condiciones climáticas adversas y situaciones de peligro es la principal estrategia de la selección natural a la hora de conseguir la supervivencia de los individuos. Este comportamiento también utiliza con el mismo fin, pero con la intención de prevenir, los sentimientos de Dudas, Incertidumbre e Inseguridad.

Comportamiento Nutrición

Este es otro de los comportamientos básicos con los que venimos pertrechados todos los seres vivos. Su tarea no es solo la de hacernos comer sino también la de seleccionar lo que comemos. Para ello cuenta con las sensaciones de Aprobación-Desaprobación, Aceptación y Gusto-Asco y Repugnancia.

Ofrezcamos ahora al lector una lista de las emociones, sensaciones y sentimientos que acabamos de mencionar. Compasión. Cariño. Culpabilidad. Dolor emocional. Satisfacción emocional. Confianza. Aprecio. Agradecimiento. Solidaridad. Sentimiento de malestar con nosotros mismos. Satisfacción con nosotros mismos. Vergüenza. Animadversión. Odio. Resentimiento. Enfado. Furia. Autosuficiencia. Seguridad en uno mismo. Miedo. Duda. Incertidumbre. Desaprobación-Aprobación. Gusto-Rechazo.

Como podemos comprobar fácilmente no existe una sola emoción, sensación o sentimiento relacionado con nuestros principios morales o éticos que no esté en la lista que acabamos de ofrecer. Todas estas emociones existen como parte de un comportamiento innato. Así que mi opinión es que la selección natural no tuvo que crear nuevas sensaciones, emociones o sentimientos para destinarlas a nuestros comportamientos morales, ni nuevos comportamientos para que apareciese la moral, debido a que todas las que los acompañan ya existían como parte del conjunto de comportamientos egoístas que se encargan de garantizar la supervivencia de los individuos y de sus descendientes. (El comportamiento Instinto Maternal no puede considerarse un comportamiento altruista porque no está dirigido hacia los hijos de los otros. Su objetivo es facilitar la supervivencia de la línea de vectores que transmiten los mismos genes). Estas emociones sensaciones y sentimientos (los comportamientos innatos capaces de activarlas) solo precisan conectarse en nuestro cerebro a los memes sociales (los preceptos éticos y las normas morales) para ser capaces de alentar a los individuos a cumplir y desalentarlos a no cumplir con las normas de convivencia social de nuestro

grupo. Esta conexión, por su puesto, estaría a cargo del sistema que se ocupa de convertir en comportamientos (dentro del cerebro de cada individuo) toda la cultura que transmite una especie de generación en generación.



Fig. 42. El comportamiento Instinto Maternal, para poder motivar y obligar al sujeto portador a que cuide, proteja, alimente, acicale y ayude a su descendiente necesita disponer de la emociones Compasión, Perdón, Culpabilidad. Por su parte el comportamiento Instinto Filial, para que el progenitor pueda controlar al descendiente sin tener que dañarlo, necesita de la emociones de Gratitud, Culpabilidad y Remordimiento. Estas cinco emociones (Compasión, Gratitud, Perdón, Remordimiento y Culpabilidad) están directamente relacionadas con nuestros comportamientos éticos y morales, tanto, que se ha llegado a pensar que aparecieron como parte de estos. Pero sin embargo son emociones que existen mucho antes de que apareciese la vida en sociedad, de aquí que sea desacertado suponer que los comportamientos morales que las emplean las hicieron aparecer. El hecho de que todos, sin excepción, los sentimientos, emociones y sensaciones relacionados con nuestros comportamientos morales ya existían en nuestro cerebro como parte de algún otro comportamiento inalienable a la vida nos está diciendo que la selección natural no tenía que crear por vía genética nuevos comportamientos para que apareciese la moral. Para lograr este importantísimo fin le bastaba con un simple apañeo. Enlazar estos nuevos memes morales con las emociones, sensaciones y sentimientos necesarios para hacer que los sujetos deseen y necesiten cumplir con lo que estos memes morales predicen. El mecanismo que predicablemente hace esto es el que se encarga de convertir todos los conocimientos (memes) que adquieren los individuos mediante la experiencia en comportamientos, sistema que necesariamente tiene que existir en todas las especies que transmiten cultura (memona) de generación en generación.

Concluyendo, no podía estar más acertado Darwin que cuando escribió. "Cualquier animal dotado de marcados instintos sociales, incluyendo los afectos parentales y filiales, adquiriría inevitablemente un sentido moral o conciencia en cuanto sus capacidades intelectuales se hubieran desarrollado tanto o casi tanto como las del ser humano". C. R. Darwin 1871. Darwin se había dado cuenta de que las bases innatas de nuestra moral ya existían, es decir, el fue capaz de ver que todas nuestras emociones morales ya existían como parte de otros comportamientos. Por eso es que menciona como elementos imprescindibles para la aparición de la ética y la moral a los comportamientos Instinto Maternal y el Instinto Filial, ya que estos son quienes suministran una gran parte de las emociones, sensaciones y sentimientos que integran los comportamientos éticos. De manera que para Darwin no tenía que aparecer por vía genética ningún nuevo comportamiento para que apareciese la moral sino que solo tendría que perfeccionarse la configuración cognitiva (que trabaja con memes, no con genes) para que apareciesen los conocimientos (memes sociales) que luego se asociarían con estas emociones, sensaciones y sentimientos (con los comportamientos IF e IM que son quienes las contienen) con la finalidad de establecer todo el ramillete de conductas éticas y morales que caracterizan a cada especie que exhibe esos comportamientos morales. Esta es la razón por la que existe, como apunta Marc Hauser, una gramática universal de la moral. Todos los comportamientos morales son conocimientos que se hayan asociados a algún comportamiento innato para así poder acceder al sistema motivacional, al sistema emocional y al mecanismo de castigo y recompensa. Esto es lo que hace que un comportamiento moral, en su esencia última, sea un comportamiento innato. Y por ende, análogo a toda la especie humana, aunque en la realidad se trate de comportamientos que se transmite mediante el aprendizaje.

Nuestros comportamientos morales, casi con toda seguridad, sí están anclados en el genoma

A manera de resumen me gustaría decir que aunque en este artículo hemos querido volver a explicar, desde diferentes puntos de vista y esgrimiendo distintos argumentos, que es en extremo poco probable que nuestra tendencia al altruismo y a la cooperación, las bases de nuestras normas y preceptos morales, hayan podido aparecer por vía genética. No obstante, a pesar de todo lo que acabamos de exponer y a pesar de lo lógico o razonables que pudieran parecer al lector los argumentos vertidos, es muy plausible pensar que nuestras normas y preceptos morales, como el resto de nuestros comportamientos adquiridos por medio del aprendizaje, en ultima instancia, son todos

comportamientos anclados en el genoma. Ya que todos ellos parten de conocimientos adquiridos (memes) que por lo tanto, presumiblemente, necesitan asociarse a comportamientos innatos para poder acceder al sistema emocional, al sistema motivacional y al mecanismo de castigo y recompensa para de esta forma poder ser capaces de hacer la función de comportamientos. De modo que todos nuestros comportamientos adquiridos mediante el aprendizaje tendrían dos partes. La primera podría ser la formada por los memes adquiridos mediante la experiencia y la segunda sería la predicablemente formada por la asociación de estos memes con algún comportamiento innato que es quien les asegura el acceso al sistema emocional, al sistema motivacional y al mecanismo de castigo y recompensa. Esta, quizás, es la causa por la que nos cuesta tanto diferenciar los comportamientos innatos de los aprendidos. Por esta razón podemos afirmar que con toda probabilidad nuestros comportamiento morales, aunque sean fruto del aprendizaje vivencial, pudieran ser, en su esencia, comportamientos innatos. Ello sería la razón por la que, a pesar de que la moral es consecuencia de la acción y el trabajo del sistema cognitivo, existe una gramática universal de la moral, tal y como plantea Marc Hauser.



Fig. 43. Nuestros comportamientos morales, predicablemente, son en última instancia comportamientos innatos debido a que en su esencia pudieran ser el resultado de la asociación entre un conocimiento adquirido y un comportamiento innato, quien le brinda al conocimiento la posibilidad de acceder al sistema emocional, al sistema motivacional y al mecanismo de castigo y recompensa para que de esta manera pueda actuar como comportamiento.

Conclusiones

Me pregunto, ¿qué pensaría Willan de Ockhan de todo esto, lo vería como una identidad hipotética innecesaria o se percataría de la extrema sencillez de lo que se está proponiendo?

Por una parte todas las emociones, sensaciones y sentimientos que acompañan nuestros comportamientos morales existen, predeciblemente en aves y mamíferos, antes de que apareciera la vida en sociedad en estos dos linajes. Por la otra, disponemos de un sistema en la corteza cerebral que fabrica conocimientos y luego los convierte en comportamientos, probablemente, enlazando los nuevos memes con los comportamientos innatos que controlan las emociones, las sensaciones y los sentimientos que utilizarán esos memes (morales) para poder actuar como comportamientos. ¿Qué necesidad hay de que por vía genética surja un comportamiento con emociones, sensaciones y sentimientos destinadas a regular nuestras relaciones con los otros cuando todas las emociones necesarias para esto ya existen como parte de los comportamientos innatos que nos obligan y alientan a cumplir con las tareas inalienables a la vida y cuando la capacidad cognitiva se ha desarrollado hasta el punto que es capaz de fabricar memes para regular la interrelación social? En mi opinión, ninguna. ¿Es lógico pensar que la selección natural escogería una vía, la innata, extraordinariamente compleja y que requiere de una gran cantidad de tiempo, para desarrollar nuestros comportamientos morales cuando dispone de una manera fácil, sencilla y rápida, la cognitiva, de hacerlo? (La vía cognitiva es capaz de desarrollar comportamientos a la carta en un brevísimo espacio de tiempo). En mi opinión la respuesta es no. Tengo la impresión de que probablemente Willan de Ockhan calificaría como entidad hipotética innecesaria todos los esfuerzos científicos destinados a probar la aparición de nuestra moral por vía genética. Si a esto le sumamos el hecho de que los supuestos basados en los modelos estudiados en Teoría de Juegos pudieran ser modelos irreales por que no tienen en cuenta la relación de dominancia que existía antes del surgimiento de la cooperación. Tenemos que concluir que casi con toda probabilidad nuestra moral no está anclada en el genoma, al menos, no de la forma que se ha propuesto hasta ahora. Pero el hecho de que nuestros comportamientos morales sean de origen cognitivo no implica que la selección natural de memes no pueda actuar sobre ellos, todo lo contrario. La selección natural de memes es artífice y reguladora de nuestros comportamientos morales, es, como se explicó, quien determina que memes morales prevalecen y cuales no, a través de la interrelación que se produce entre las fuerzas productivas y la superestructura política que rige la sociedad.

Nota

En el anterior numero de esta publicación aparece un artículo "¿Quién me eligió como pareja?" de este mismo autor en el que se explica que el mecanismo que genera el proceso de acostumbamiento en el sistema de recompensa mesolímbico tiene la facultad de resetearse cuando el individuo cambia de actividad (se pasa de comer a dar un paseo) o las condiciones en las que realiza la misma actividad (cuando se cambia de pareja, por ejemplo). Nos gustaría agregar un ejemplo que pudiera dar validez a los argumentos expuestos.

El doctor Shepard Siegel de McMaster University de Ontario, Canadá realizó un interesante estudio en más de 20 hospitales que usualmente reportan muertes por sobredosis. En él analizó las historias clínicas de cientos de pacientes y descubrió que las muertes no se producían por consumir más sino por consumir la misma cantidad o menos, pero en el marco de un ambiente diferente al medio en el que usualmente los fallecidos consumían. Siegel (2005). El hecho de que las muertes por sobredosis no se produzcan porque los fallecidos aumentaran la dosis, sino porque cambiaran las características del medio en el que usualmente consumían (lugar, ambiente, utensilios, compañía) probablemente podría estar diciéndonos dos cosas muy importantes.

La primera de ellas es que el estudio de Siegel está confirmando que el mecanismo que genera el proceso de acostumbamiento podría ser el que se encarga de recaptar la dopamina del sistema mesolímbico de recompensa, tal y como se explicó en el artículo de esta publicación V9 (2). La certeza nos la da el hecho de que el consumo continuado genera una gran disminución de los receptores dopaminérgicos en las neuronas del sistema mesolímbico de recompensa, circunstancia que también produce acostumbamiento. Pero en este caso se necesitan muchos meses y hasta años para que la cantidad de receptores dopaminérgicos vuelva a ser la necesaria para ofrecer al sujeto un gran premio cuando cumple con alguna tarea inalienable a la vida. Por ello, el hecho de que se produzca una sobredosis (por cambio de las condiciones en las que se consume) de un día para otro descarta a la disminución de los receptores dopaminérgicos como posible mecanismo de conteo regresivo y esto es precisamente lo que nos hace sospechar que el mecanismo que genera el proceso de acostumbamiento pudiera ser el propuesto. El que predeciblemente basa su funcionamiento en el incremento de la velocidad con la que se recapta la dopamina del sistema de recompensa mesolímbico.

La segunda gran conclusión que podemos extraer del artículo de Siegel es que el sistema de recompensa mesolímbico es capaz de hacer que

el mecanismo de Conteo Regresivo (el que genera el proceso de acostumbramiento) se resetee cuando el sujeto cambia de actividad, de lugar, de compañía o cambie la manera de hacer algo. Esto como se explicó en el artículo (de esta misma publicación), es necesario que suceda así para que el sistema de recompensa mesolímbico pueda hacer su función correctamente. Ello quiere decir que el artículo de Siegel nos está sugiriendo que el proceso de recaptación de dopamina vuelve a los niveles mínimos (se resetea) de manera que el sistema mesolímbico de recompensa pueda volver a estar capacitado para ofrecer al individuo un gran premio cuando cumple con una nueva tarea inalienable a la subsistencia o cuando cumple la misma en el marco de unas condiciones diferentes o de distinta manera. Tal y como se propone en el artículo "¿Quién me eligió como pareja?"

REFERENCIAS

- Darwin, C.R. 1871. *Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Jhon Murray, Londres.
- Gillen, F. 2005. *Existo Luego Pienso*. Ateles Ed., Madrid.
- Marx, K. 1867. *El Capital*.
- Pérez Ramos, H. 2012. Mistic River, los robot y los insectos eusociales. *eVOLUCIÓN* 7(1): 45-51.
- Pérez Ramos, H. 2014. El altruismo desde el punto de vista de nuestros memes. *eVOLUCIÓN* 9(2): 27-59.
- Pérez Ramos, H. 2015. ¿Quién me ha elegido como pareja? *eVOLUCIÓN* 10(1). 13-58.
- Wall, F. de. 2007. *El Simio que Llevamos Dentro*. Tusquets Ed., Barcelona.
- Siegel, S. 2005. Drug tolerance, drug addiction and dug anticipation. *Current Direct. Psychol. Sci.* 14: 296

Información del Autor

Hernán Pérez Ramos es licenciado en educación, especialidad historia y ciencias sociales por el Instituto Superior Pedagógico, Enrique José Varona de Ciudad Habana. Es autor del libro "La Huella de Mary. El Surgimiento de los Homínidos" y ha publicado siete artículos en esta misma revista.

Selección Multinivel: historia, modelos, debates, y principalmente, evidencias empíricas

César Marín

Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Universidad Austral de Chile. Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Edificio Emilio Pugín, Campus Isla Teja, Valdivia 5090000, Chile

E-mail: cesar.marin@postgrado.uach.cl

RESUMEN

Aunque por décadas la dominante posición neo-darwinista argumentaba que la selección natural actúa únicamente a nivel génico/organísmico, la evidencia empírica de los últimos cuarenta años contradice esa posición. Existe numerosa evidencia empírica de que la selección natural actúa en niveles de la jerarquía biológica por encima y por debajo del gen/organismo, desde el nivel molecular hasta el ecosistémico, lo que se denomina teoría de selección multinivel. Éste artículo da una visión general sobre la historia y modelos de selección multinivel, explica algunos de los puntos de encuentro y desencuentro con otras formas de explicar el comportamiento social y la cooperación, muestra las herramientas que se utilizan para detectar selección multinivel en la naturaleza, y principalmente hace énfasis en las evidencias empíricas que han surgido utilizando dichas herramientas. *eVOLUCIÓN 10(2): 51-70 (2015)*.

Palabras Clave: Altruismo, Análisis contextual, Cooperación, Egoísmo, Evidencia empírica, Jerarquía biológica, Niveles de selección, Selección parental, Selección multinivel, Teoría de juegos evolutiva.

ABSTRACT

Although for decades the dominant neo-Darwinist position argued that natural selection acts only at the genic/organismic level, the empirical evidence of the last forty years contradicts that position. There is numerous empirical evidence that natural selection act on biological hierarchy levels above and below the gene/organism, from the molecular to the ecosystem level; this is called multilevel selection theory. This article gives an overview on the history and models of multilevel selection, explains some of the points of connection and divergence with other ways to explain social behavior and cooperation, shows the tools that are used to detect multilevel selection in nature, and mainly it emphasizes the empirical evidence that has emerged using these tools. *eVOLUCIÓN 10(2): 51-70 (2015)*.

Key Words: Altruism, Biological hierarchy, Contextual analysis, Cooperation, Empirical evidence, Evolutionary game theory, Kin selection, Levels of selection, Multilevel selection, Selfishness.

Introducción

¿Actúa la selección natural en niveles biológicos diferentes a los del organismo o del gen?, ¿existe el altruismo, y de existir, cómo se define?, ¿es la selección multinivel una fuerza evolutiva significativa o es, por el contrario, irrelevante?, ¿existe alguna evidencia empírica de que la selección multinivel opera en la naturaleza?, ¿la cooperación y el comportamiento social en general se pueden explicar únicamente por selección de parental o reciprocidad? Estas preguntas y varias relacionadas han inquietado –y llegado a desesperar, a generaciones completas no sólo de biólogos evolutivos, pero también de ecólogos, teóricos de juegos, antropólogos, economistas, entre otros. El presente texto pretende responder o aproximarse a responder

dichas preguntas, centrándose en la teoría de selección multinivel. No se pretende hacer una revisión histórica exhaustiva (ya que existen excelentes compendios, como Wilson 1983 y Borrello 2010), ni una discusión filosófica (donde existen textos como Okasha 2006), ni tampoco una revisión de los modelos matemáticos (donde existen revisiones tan tempranas como Wade 1978); por el contrario, el enfoque es centrarse en la abundante –pero muchas veces ignorada– evidencia empírica de procesos de selección multinivel ocurriendo en la naturaleza. Se realizará una exploración general de la historia, los modelos y los álgidos debates que la discusión sobre niveles de selección ha despertado en más de siglo y medio, pero se hará un fuerte énfasis en la importancia de no ignorar la evidencia empírica que muestra que la selección natural

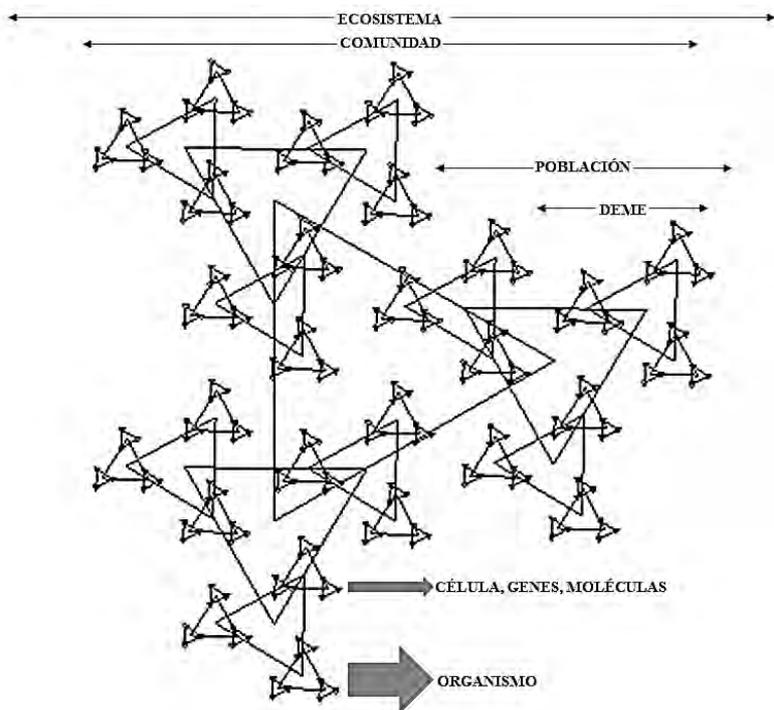


Fig. 1. La complejidad de la jerarquía biológica es evidente e ineludible en la actualidad, pero no siempre ha existido, y la selección natural debió actuar en niveles inferiores al organismo o al gen (entes ya complejos) para dar origen a los mismos.

Niveles de la jerarquía biológica: cada triángulo representa un nivel de la jerarquía biológica, que se compone de los triángulos (niveles) que le siguen en tamaño, representando que por ejemplo, el organismo se compone de células, o las poblaciones se componen de organismos. Las flechas indican el límite de cada nivel.

actúa en diversos niveles de la jerarquía biológica. Las preguntas enunciadas anteriormente se pueden responder en buena parte mirando dicha evidencia empírica. Desde luego hay casos en los que la evidencia empírica contraría cuerpos teóricos arduamente contruidos, pero, si esto ocurre, es la teoría la que debe ajustarse a la evidencia, y no se debe simplemente ignorar la evidencia.

El presente texto se estructura de la siguiente forma: con base en los principios para que ocurra evolución por selección natural (variación fenotípica, *fitness* diferencial y heredabilidad; Lewontin 1970), se explica el concepto de selección natural de forma abstracta y se lo relaciona con los conceptos de individualidad y de jerarquía biológica (Fig. 1), se explica el concepto y los tipos de selección multinivel y algunas temáticas a tener en cuenta como la definición de *fitness* relativo y de grupo, se explica el principal método estadístico para medir selección multinivel en la naturaleza, el análisis contextual, y se contrasta dicho método con otros métodos como la partición de Price, y se presentan los puntos de encuentro y divergencia con otras formas de explicar el comportamiento social, tales como la selección de parentesco. Se presenta una visión general de la jerarquía

biológica (Fig. 1), se menciona el concepto de transiciones mayores en evolución (Fig. 2), que ha sido fundamental para revivir el debate de niveles de selección, y se presentan otros mecanismos de cooperación además de selección multinivel, provenientes de la teoría de juegos evolutiva (Fig. 3). Se presenta una visión general de la historia de los modelos de selección multinivel (Tabla 1). Y finalmente, se presenta la evidencia empírica de selección multinivel en laboratorio y en la naturaleza (Tabla 2, Tabla 3), y se especifican los casos donde se ha utilizado el análisis contextual (Tabla 3), que permite comparar la fuerza y dirección de la selección natural sobre un carácter (y su efecto en el éxito reproductivo) en dos niveles de la jerarquía biológica,

Cuando la selección natural actúa simultáneamente por lo menos en dos niveles de la jerarquía biológica, y los entes de estos niveles cumplen los principios para que ocurra un cambio evolutivo por selección natural (variación fenotípica, *fitness* diferencial y heredabilidad; Lewontin 1970), se habla de un proceso de selección multinivel. De entrada, debe hacerse una distinción semántica que ha llevado a muchas confusiones: la selección multinivel ocurre cuando la selección natural opera simultáneamente en dos (o más) niveles de la jerarquía biológica; aunque el término 'selección de grupo', es común en la literatura, éste hace referencia a la selección natural operando en un grupo (cualquier tipo de grupo, un grupo de poblaciones conformando una meta-población, un grupo de organismos conformando un deme, un grupo de células conformando un organismo multicelular); la selección individual hace referencia a la selección natural operando en entes individuales, cualesquiera que éstos sean (poblaciones, organismos, células). Dado esto, la selección multinivel incluye, siempre, selección individual y selección de grupo. El concepto de selección multinivel fue propuesto por Darwin (1871) y ha tenido un amplio desarrollo histórico (Tabla 1), despertando uno de los debates más duraderos en biología evolutiva. Un punto clave de dicho debate se dio en los 60's, donde emergió el concepto de selección multinivel naïve, es decir, donde la selección natural actúa sólo a nivel de deme-grupo. Pero la teoría de selección multinivel es clara: siempre que se cumplan los principios para que ocurra selección natural en al menos dos niveles biológicos (desde moléculas hasta ecosistemas), se habla de selección en múltiples niveles. Se puede afirmar que los organismos individuales siempre cumplen dichos principios, por lo que decir que existe selección natural en un nivel superior o inferior al organismo de ningún modo cancela o ignora la existencia de selección a nivel organismo-individual. Esa ha sido una gran confusión tras varias décadas de debate.

TABLA 1. Hitos e historia de los modelos de selección multinivel.

Autor	Años	Hito
Darwin	1859, 1871	Comportamiento social en himenópteros. Moral en humanos explicada por selección multinivel.
Kropotkin	1890, 1896, 1902	Cooperación como fuerza evolutiva.
Weismann	1902, 1903	Ampliación de la selección natural a otros niveles de la jerarquía biológica.
Wright	1931, 1932, 1945, 1977	Paisajes adaptativos y teoría del equilibrio cambiante (fase 3). Selección interdémica.
Allee et al.	1949	Selección multinivel aplicada en comportamiento animal.
Wynne-Edwards	1962	Selección multinivel naïve.
Lewontin	1970	Principios para evolución por selección natural (variación fenotípica, <i>fitness</i> diferencial, heredabilidad).
Price	1970, 1972	Partición de selección natural en varios niveles de organización.
Levin y Kilmer	1974	Primer modelo computacional de selección interdémica.
Hamilton	1975	Hamilton cambia su modelo (Hamilton 1964a,b) y lo extiende a selección multinivel.
Wilson (DS)	1975	Modelo de selección multinivel altamente citado, basado en interacciones y efectos en <i>fitness</i> .
Wilson (EO)	1975	Publicación de <i>Sociobiología</i> . No usó formalmente selección multinivel, pero explicaba comportamiento social.
Wade	1976	Primera evidencia experimental de selección multinivel, utilizando escarabajos.
Griffing	1977	Evidencia empírica de efectos de interacciones sobre el <i>fitness</i> , utilizando plantas.
Heisler y Damuth	1987	Análisis contextual: método estadístico para medir selección multinivel en la naturaleza.
Maynard-Smith y Szathmáry	1995	Concepto de transiciones mayores en la evolución.
Stevens et al.	1995	Uso de análisis contextual=primera evidencia empírica de selección multinivel en la naturaleza.
Okasha	2006	Libro: <i>Evolution and the levels of selection</i> .
Wilson y Wilson	2007	Artículo seminal donde se argumenta que la selección multinivel debe guiar a la sociobiología.
Nowak et al.	2010	Artículo seminal y altamente controvertido, donde se crítica la teoría de <i>fitness</i> inclusivo.
Pruitt y Goodnight	2014	Evidencia experimental de que la selección multinivel moldea caracteres colectivos en poblaciones naturales.

Tres son los argumentos que hacen ineludible pensar en la existencia de selección multinivel en la naturaleza (Okasha 2006): i), la naturaleza abstracta del concepto de selección natural (Okasha 2006, p. 18; en abstracto, habrá evolución por selección natural en todos los entes que presenten variación fenotípica, *fitness* diferencial y heredabilidad), ii), la existencia de la jerarquía biológica y el hecho de que para alcanzar la complejidad de un gen o un organismo individual, una transición mayor (Fig. 2) debió ocurrir, y por lo tanto la selección natural operó en niveles inferiores al gen o al organismo, y iii), la abundante evidencia empírica (Tabla 2, Tabla 3) que muestra casos en los que la selección natural opera en niveles diferentes al organismico. Habiendo señalado lo anterior, ¿Cómo de fuerte es la selección en un nivel superior (de grupo), comparada con un nivel inferior (individual)? Pese a que en los 60's se argumentó que la selección multinivel era teóricamente posible, pero que su fuerza sería irrelevante y finalmente suprimida por la fuerza de la selección organismica-individual (Williams 1966), lo cierto es que la evidencia empírica, derivada de métodos de genética cuantitativa como el análisis contextual, parece indicar que ese no siempre es el caso en la naturaleza (Tabla 3). En muchos casos, la fuerza de la selección natural a nivel de grupo es superior que a nivel individual. También, los experimentos manipulativos que han impuesto artificialmente selección multinivel, indican que su fuerza es mucho mayor de lo esperada (Goodnight y Stevens 1997).

El objetivo del presente texto es dar una visión general sobre la historia y modelos surgidos del debate de niveles de selección en biología evolutiva, explicar algunos de los puntos de encuentro y desencuentro con otras formas de explicar el comportamiento social y la cooperación, y mostrar las herramientas que se utilizan para detectar selección multinivel en la naturaleza, así como las evidencias empíricas que han surgido utilizando dichas herramientas.

Selección natural en abstracto, jerarquía biológica e individualidad

Darwin (1859) estableció que cuando una población de organismos varía en algunos caracteres (variación fenotípica), y si dicha variación lleva a que algunos individuos dejen más descendencia que otros (*fitness* diferencial), y si la descendencia tiende a parecerse a los padres en dichos caracteres (heredabilidad), entonces la composición de la población cambiará en el tiempo -los organismos que tengan caracteres que representen ventajas reproductivas se volverán más comunes. Los organismos más aptos gradualmente reemplazarán a los menos aptos. Esto es la Selección Natural. Sin embargo, la selección natural no tiene por qué restringirse a

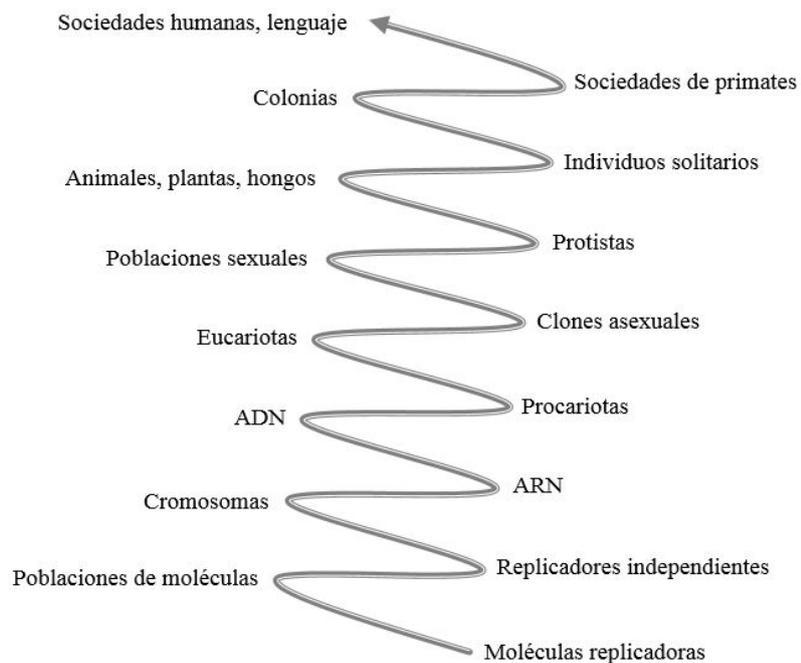


Fig. 2. Mayores transiciones en la evolución (adaptado de Maynard Smith y Szathmáry 1995).

organismos individuales. Cualquier ente que varíe, se reproduzca diferencialmente como consecuencia y presente similitud entre padres e hijos, puede ser sujeto de selección natural.

Ahora bien, ¿qué entes, además de los organismos individuales, cumplen los principios para que ocurra evolución por selección natural (variación fenotípica, *fitness* diferencial y heredabilidad; Lewontin 1970)? La estructura de la jerarquía biológica (desde el nivel molecular hasta el comunitario/ecosistémico) es obvia actualmente, pero la complejidad estructural que hoy vemos no siempre ha existido (Fig. 1). La complejidad jerárquica no siempre estuvo presente, y no se puede argumentar que la selección natural lleva a cambios evolutivos *únicamente* en niveles jerárquicos altamente complejos como el gen o el organismo (Dawkins 1976, 1983). La selección natural debió operar al menos en niveles de menor complejidad que el gen y el organismo, para dar origen a los mismos.

Dicho lo anterior, el concepto de individualidad debe ampliarse: un individuo será todo ente ubicado en un nivel de la jerarquía biológica (desde moléculas hasta ecosistemas), que cumpla los principios para que ocurra evolución por selección natural (variación fenotípica, *fitness* diferencial y heredabilidad; Lewontin 1970). Dichos individuos forman grupos, siendo el individuo el *nivel inferior*, y siendo el grupo el *nivel superior*. El *fitness* relativo se mide generalmente en el nivel inferior, y se miden los efectos que tiene pertenecer a un grupo determinado (nivel superior). Pero el *fitness* relativo también se puede asignar el nivel superior. Se puede decir, sencillamente, que el

TABLA 2. Ejemplos empíricos representativos de selección multinivel en varios niveles biológicos y taxones de organismos.

Nivel/Organismo	Microorganismos	Plantas	Invertebrados	Vertebrados
Ecosistemas	<u>Swenson et al. 2000a, b</u>			
Comunidades	<i>Brookfield 1998; Xavier y Foster 2007; Nadell et al. 2008, 2009, 2015; Xavier et al. 2009; Mitri et al. 2011; Cornforth y Foster 2013</i>	<i>Pfister y Hay 1988; Hjältén et al. 1993; Campbell et al. 1997; Danell et al. 1999</i>	<u>Goodnight 1990a, b</u>	<i>Vedder et al. 2014; Campobello et al. 2015</i>
Meta- Poblaciones		<i>Acosta et al. 1993; Solis et al. 2002; McIntre y Fajardo 2011; <u>Driscoll et al. 2013</u></i>	<i>Korb y Foster 2010</i>	
Demes, grupos	<i>De Vargas Roditi et al. 2013</i>	<u>Goodnight 1985; Stevens et al. 1995; Kelly 1996; McCauley y Taylor 1997; McCauley et al. 2000; Aspi et al. 2003; Donohue 2003, 2004; Weinig et al. 2007; Weiner et al. 2010; López Bernal et al. 2012; Marín y Weiner 2014</u>	<u>Wade 1976, 1977, 1980, 1982, 1987; Wade y McCauley 1980; McCauley y Wade 1980; Craig 1982; Breden y Wade 1989; Wade y Goonight 1991; Tsuji 1995; Banschbach y Herbers 1996, 1999; <u>Schamber y Muir 2001; Eldakar et al. 2010; Formica et al. 2011; Pruitt y Goodnight 2014</u></u>	<u>McClintock 1984; Muir 1996; Craig y Muir 1996a, b; Hester et al. 1996a, b, c; Cheng et al. 2001a, b; Foster y Ratnieks 2005; Laiolo y Obseo 2012; Moorad 2013a, b; Muir et al. 2013; Searcy et al. 2014</u>
Organismos, clones		<i>Alpert 1991, 1996, 1999; Cheplick 1997; Holzapfel y Alpert 2003</i>		
Células	<i>Foster et al. 2002; Queller et al. 2003; Castillo et al. 2005; Gilbert et al. 2007, 2009; Kuzdzal-Fick et al. 2007; Koschwanez et al. 2011, 2013; Ratcliff et al. 2012, 2013a, b</i>	<i>Nedelcu y Michod 2006; Michod 2007; Herron y Michod 2008; Herron et al. 2009</i>		

*Ejemplos putativos de selección multinivel (en cursiva): modelos experimentales, teóricos o naturales donde los autores pueden o no describir o mencionar un proceso de selección multinivel, pero que cumplen con todas las características para serlo; Ejemplos experimentales de selección multinivel (subrayados): experimentos manipulativos con el objetivo específico de demostrar selección multinivel; **Ejemplos de selección multinivel en la naturaleza** (en negrita): medición directa y sin intervención de procesos de selección multinivel ocurriendo en la naturaleza, por medio de análisis contextual (se amplía en la Tabla 3). **Selección a nivel de Especies: Rankin et al. 2007 y Simpson 2013. ***Fenómenos de selección a niveles inferiores al celular, como conflicto intergénico, hipótesis del mundo ARN y otros, no se abordan. El conflicto intergénico es un ejemplo de selección a nivel génico bastante conocido (ver por ejemplo Burt y Trivers 2006), mientras que la hipótesis del mundo ARN (Gilbert 1986; Orgel 2003), donde la selección operaría en un nivel molecular, es altamente especulativa y no se puede considerar como evidencia empírica de selección multinivel.

individuo es el ente en el que se decida medir el *fitness* y el grupo es el nivel biológico inmediatamente superior.

Existen, desde luego, numerosos casos en los que se demuestra empíricamente que la selección natural puede actuar en más de un nivel de organización biológica (Tabla 2, Tabla 3). Se puede pensar en el cáncer como un caso emblemático de selección celular, donde algunas células (variación fenotípica) tienden a reproducirse más (*fitness* diferencial) y a parecerse a las células hijas (heredabilidad). En el caso del cáncer, el nivel inferior es el de las células individuales y el nivel superior es el del organismo, pero asignar *fitness* relativo a cada célula individual es una tarea poco realista. En todo caso, es un claro ejemplo de cómo la selección puede tener tanta fuerza en un nivel diferente al orgánico (un nivel inferior, como lo es el celular), que la selección a nivel orgánico es totalmente suprimida (con la eventual muerte del organismo). Al preguntar en qué nivel de organización actúa la selección natural, se debe tener en cuenta la naturaleza abstracta de dicho concepto, la estructura de la jerarquía biológica y la existencia de eventos en los que la selección actúa en niveles diferentes al orgánico.

Okasha (2006, p. 18), define de forma abstracta la Selección Natural:

“Una población de entes evoluciona por selección natural cuando diferencias heredables entre los entes llevan a diferencias en su desempeño reproductivo; la reproducción es entendida como dejar entes descendientes en el mismo nivel jerárquico que los padres (a menos que se fije de otro modo). Los entes que cumplen estas condiciones son las unidades de selección; el nivel en la jerarquía que es ocupado por los entes, es el nivel de selección”.

Concepto de Selección Multinivel

Un proceso de Selección Multinivel ocurre cuando la selección natural actúa simultáneamente en dos o más niveles de la jerarquía biológica (Heisler y Damuth 1987). Así, desde el nivel molecular, pasando por genes, células, organismos, familias, demes, grupos, subpoblaciones, poblaciones e incluso hasta comunidades y ecosistemas, pueden ser sujetos de selección natural, desde que cumplan los principios para que ocurra evolución por selección natural (variación fenotípica, *fitness* diferencial y heredabilidad; Lewontin 1970). La fuerza y dirección con los que actúe la selección en cada nivel pueden ser las mismas o pueden ser diferentes (Goodnight et al. 1992).

Una de los principales resultados de la selección multinivel es que individuos (*nivel inferior*) egoístas vencen en competencia a individuos altruistas dentro del grupo (*nivel*

superior), pero grupos altruistas vencen a grupos egoístas (Darwin 1871; Wilson y Wilson 2007). Cuando la fuerza de selección en un nivel superior es lo suficientemente fuerte como para que la selección individual sea irrelevante, una transición mayor ocurre (Fig. 2; Michod y Roze 2001; Okasha 2006, cap. 8; Szathmáry 2015).

La importancia del *fitness* relativo

El concepto de selección multinivel (Heisler y Damuth 1987) se basa en el *fitness* relativo (el *fitness* de cada individuo dividido por el promedio del deme), de la misma forma que las mediciones de selección natural, que son la base de la genética cuantitativa actual, al estilo Lande y Arnold (1983). Medir la fuerza de selección natural sin tener en cuenta las características ambientales específicas de cada grupo o deme, sería caer en la ‘falacia del promedio’ (Sober y Wilson 1998), donde el *fitness* se promedia sin tener en cuenta dichas características. Para la genética cuantitativa es claro que el *fitness* relativo es una base central para calcular selección natural en la naturaleza, sin embargo, muchos críticos de la selección multinivel parecen olvidar dicha base (Sober y Wilson 1998).

¿Existen grupos en la naturaleza?

Además del *fitness* relativo, otro aspecto a tener en cuenta es la definición de grupo. Wilson (1975) y Okasha (2006) han discutido sobre la definición de grupo. Un punto en común, tras varias décadas de discusión, parece ser que la definición de grupo se puede ampliar hasta por lo menos a todos los individuos que afecten el *fitness* de un individuo, más el individuo focal estudiado. El trabajo pionero de Griffing (1977, 1989), demostró que las interacciones sociales en plantas son heredables y tienen efectos claros en el *fitness* de un individuo. Goodnight (1990a, b) incluso demostró que las interacciones epistáticas entre diferentes especies, a nivel de comunidad (en dos especies de escarabajos), también son heredables y tienen efectos en el *fitness*. Conceptos como interacción epistática, *fitness* relativo, paisajes adaptativos y la teoría del equilibrio cambiante (Wright 1931) son fundamentales para entender los procesos de selección multinivel.

Heisler y Damuth (1987) describieron dos **tipos de selección multinivel**:

Selección multinivel tipo I: se refiere a los efectos de la pertenencia a un grupo en el *fitness* individual, es decir, que el *fitness* de un individuo depende de sus características y de las características del grupo a las que pertenece. Así, el *fitness* es una propiedad del individuo, y en este tipo de selección multinivel interesa evaluar el cambio de frecuencias de fenotipos individuales

como consecuencia tanto de características individuales como grupales.

Selección multinivel tipo II: se refiere al cambio en la frecuencia de diferentes tipos de grupos. El *fitness* y los caracteres son propiedades de los grupos y por ende en la población se evalúa el cambio en la frecuencia de grupos, compuestos de individuos.

Pese a que esta clasificación ha sido ampliamente utilizada, Goodnight (2013a) ha criticado su uso, argumentando que el nivel de selección es sencillamente donde se decida medir el *fitness*.

Historia de los modelos de Selección Multinivel

Los principales autores e hitos de los modelos de selección multinivel se presentan en la Tabla 1. Los primeros modelos de Selección Multinivel se pueden rastrear hasta Darwin, cuando examinaba los mecanismos sociales en himenópteros (Darwin 1859) y cuando intentaba explicar la moral en humanos (Darwin 1871). Para Darwin, la existencia de castas estériles en avispas y abejas desafiaba su propia teoría (Darwin 1859). La base firme de la teoría de Selección Multinivel se estableció en *El Origen del Hombre* (Darwin 1871), donde se argumenta que un alto grado de moralidad representa pocas o nulas ventajas para un individuo, pero que tribus compuestas de individuos con un alto grado de moralidad vencen a tribus poco morales; esta es la base de la selección multinivel actual (Wilson y Wilson 2007). El trabajo de Pyotr Kropotkin, contemporáneo de Darwin y quien en la década de 1860 exploró regiones de la Siberia rusa y publicó artículos al respecto entre 1890 y 1896, se sintetizó en la obra *El Apoyo Mutuo: un Factor en la Evolución* (Kropotkin 1902), donde destacaba el papel que la cooperación –además del azar y la competencia, tiene en el cambio evolutivo. Kropotkin estableció que esos tres factores, conjuntamente, son responsables del cambio evolutivo, ideas que serían retomadas más de un siglo después (Nowak y Highfield 2011). Por la misma época de Kropotkin, Weismann (1903) escribía que “*la extensión del principio de selección natural a todos los grados de unidades vitales, es un rasgo característico de mis teorías*” (citado por Gould 2002, p. 223).

Wright (1931, 1932, 1945, 1977), en uno de los pasos de su ‘teoría del equilibrio cambiante’, propuso la selección inter-démica como un proceso evolutivo importante. La teoría de Wright además de introducir el concepto de paisaje adaptativo y selección inter-démica, ha levantado fuertes controversias (Coyne et al. 1997; Wade y Goodnight 1998; Coyne et al. 2000; Goodnight y Wade 2000). Pese a las críticas de Coyne et al. (1997, 2000), la evidencia empírica obtenida y reseñada por Wade y Goodnight (1991, 1998) y obtenida también por

otros autores (i.e. Mallet 2010) parece resolver el debate de más de siete décadas. Se debe clarificar que el modelo evolutivo de Wright es altamente opuesto, o ‘compite’ con la visión de Fisher (1930). Sin ahondar en una revisión histórica, los supuestos del modelo de Fisher son: poblaciones con poca estructura y de tamaño poblacional cercano al infinito, donde las interacciones tanto poblacionales como epistáticas son poco importantes; mientras que para Wright, las poblaciones son pequeñas y están altamente estructuradas, la epístatis es importante, y las interacciones no son al azar. A la luz de la evidencia actual, Wright tenía razón.

Allee et al. (1949) utilizó conceptos cercanos a la selección multinivel para explicar aspectos de ecología animal. En los años 60’s –y desde entonces- la controversia por la teoría de selección multinivel ha sido especialmente fuerte, casi que reviviendo el choque entre Fisher y Wright. Con la publicación de *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior* (Wynne-Edwards 1962), se expone una visión *naïve* de la selección multinivel: donde la selección natural actúa por “el bien del grupo”, es decir, donde la selección natural sólo opera en un nivel superior (el grupo). La selección multinivel, como su nombre implica, opera en por lo menos dos niveles de la jerarquía biológica. Por supuesto, el trabajo de Wynne-Edwards (1962) fue inmediata y famosamente criticado (Hamilton 1963, 1964a, b; Maynard-Smith 1964, 1976; Williams 1966; Dawkins 1976). Durante los 70’s también florecieron varios trabajos seminales referentes a la cooperación y al comportamiento social (*Sociobiología* de Wilson (EO) 1975; Wilson (DS) 1975; Dawkins 1976). También en los 70’s, Wade (1976, 1977) proveyó la primera evidencia experimental de selección multinivel en laboratorio, evidencia que se extendería con numerosos estudios más (Tabla 2, Tabla 3). Levin y Kilmer (1974) construyeron un primer modelo computacional de selección interdémica, y Griffing (1977) demostró empíricamente que las interacciones epistáticas entre individuos deben ser tenidas en cuenta al calcular el éxito reproductivo. El trabajo de Price (1970, 1972; Hamilton 1975) constituyó una primera herramienta estadística para la partición de la selección natural en varios niveles jerárquicos.

Pese a la gran cantidad de modelos antiguos y recientes (Traulsen y Nowak 2006; Simon et al. 2013), en el debate de niveles de selección, la numerosa evidencia empírica (Tabla 2, Tabla 3) parece haber sido largamente ignorada (Wilson y Wilson 2007; Eldakar y Wilson 2011). Tan temprano como en los 70’s, Wade (1978) argumentaba que muchos de los inconvenientes de los modelos teóricos podían resolverse mirando los resultados empíricos de selección multinivel. En los 80’s, Heisler y Damuth (1987) proveyeron una herramienta estadística más

sólida que la partición de Price (1970, 1972) para medir selección multinivel en la naturaleza, el análisis contextual. Stevens et al. (1995) utilizaron por primera vez el análisis contextual, y desde entonces se ha usado en repetidas ocasiones (Tabla 3). En los 90's, los trabajos de Maynard-Smith y Szathmáry (1995) sobre transiciones mayores (Fig. 2) y de Michod (1999), han sido seminales en el resurgimiento de la selección multinivel como un proceso evolutivo significativo (Okasha 2006); recientemente, Szathmáry (2015) ha llamado la atención sobre la necesidad de incorporar realmente el concepto de transición mayor en la teoría evolutiva y en sus resultados empíricos, recalando la necesidad de una teoría evolutiva completa que explique el origen mismo de entes altamente complejos (como el gen o el organismo), y no simplemente los de por dados. Recientemente se ha demostrado experimentalmente que la selección multinivel, a nivel de grupo, incluso moldea caracteres colectivos en poblaciones naturales (Pruitt y Goodnight 2014).

Formas de medir selección multinivel en la naturaleza: análisis contextual

El análisis contextual (Heisler y Damuth 1987; Goodnight et al. 1992) es una regresión múltiple de caracteres fenotípicos sobre el *fitness* relativo, en la que se tienen en cuenta caracteres individuales, caracteres agregados o medios del grupo (la media grupal, excluyendo el individuo focal) y caracteres emergentes o contextuales (que sólo se pueden medir en el contexto del grupo, como la densidad). Dicha regresión es similar a la de Lande y Arnold (1983), pero se extiende a caracteres agregados y emergentes. Por medio de métodos como análisis de vías, el análisis contextual (Stevens et al. 1995; Weinig et al. 2007) ha mostrado medir correctamente los procesos de selección multinivel ocurriendo en la naturaleza.

La formulación original (Heisler y Damuth 1987) del análisis contextual es la siguiente:

$$W_{ij} - W = \beta_{I1}(z_{1ij} - z_{1..}) + \beta_{I2}(z_{2ij} - z_{2..}) + \dots + \beta_{In}(z_{nij} - z_{n..}) \\ + \beta_{C1}(z_{1ij} - z_{1..}) + \beta_{C2}(z_{2ij} - z_{2..}) + \dots + \beta_{Cn}(z_{nij} - z_{n..}) \\ + \beta_{Cn+1}(y_{1i} - y_{1..}) + \beta_{Cn+2}(y_{2i} - y_{2..}) + \dots + \beta_{Cn+m}(y_{mi} - y_{m..}) + \epsilon_{ij}$$

Donde el *fitness* relativo (W) del individuo i perteneciente al grupo j , depende de los coeficientes de regresión individuales (β_I) sobre caracteres individuales (z_1, z_2, \dots, z_n), los coeficientes de regresión agregados (β_C) sobre caracteres agregados (el promedio del deme, excluyendo el individuo focal) y de los coeficientes de regresión emergentes ($\beta_{Cn+1}, \beta_{Cn+2}, \dots, \beta_{Cn+m}$) sobre caracteres emergentes (y_1, y_2, \dots, y_m). Se debe tener precaución con la denominación de caracteres 'agregados' y 'emergentes' (o 'medios' y 'contextuales', respectivamente), ya que como indica Goodnight (2015), ésta distinción se vuelve poco clara en el análisis contextual, pues tanto caracteres agregados y emergentes son 'caracteres a los que un individuo se ve sometido'. Así, por ejemplo, cada individuo focal de estudio experimenta una media poblacional de altura (un carácter agregado), y una densidad poblacional (un carácter emergente), única.

El valor y signo de cada coeficiente de selección indican, respectivamente, la fuerza y dirección de la selección natural en cada carácter (individual, medios o contextuales) sobre el *fitness* relativo. Cuando se evalúa un mismo carácter en su forma individual y media, por medio de los coeficientes de regresión del análisis contextual se puede comparar la fuerza y dirección de la selección natural en dos niveles de la jerarquía biológica.

Selección multinivel y la partición de Price

La partición multinivel de Price (Price 1970, 1972; retomada por Hamilton 1975) ha sido contrastada ampliamente con el análisis contextual como método de medición de selección multinivel en la naturaleza (Okasha 2004, 2006; Frank 2012; Okasha y Paternotte 2012; Earnshaw 2015). Goodnight (2015) nota que aunque algunos modelos teóricos utilizan la partición de Price para procesos de selección multinivel (Gardner 2015), el método utilizado en estudios empíricos ha sido siempre el análisis contextual (Tabla 3; Stevens et al. 1995; Tsuji 1995; Banschbach y Herbers 1996; Campbell et al. 1997; Solis et al. 2002; Aspi et al. 2003; Donohue 2003, 2004; Weinig et al. 2007; Eldakar et al. 2010; Formica et al. 2011; Laiolo y Obeso 2012; Moorad 2013a; Pruitt y Goodnight 2014; Searcy et al. 2014; Campobello et al. 2015). Esto se debe a que la regresión múltiple del análisis contextual de hecho involucra un análisis de vías (Stevens et al. 1995; Frank 2012; Goodnight 2015), siendo el análisis de vías una explicación causal de la selección (Wright 1968; Li 1975), mientras que la partición de Price no implica una única vía causal de explicación, por lo que no se puede asumir que la partición a nivel de grupo equivale a la fuerza de la selección en un nivel superior (el grupo; Goodnight et al. 1992).

TABLA 3. Fuerza y dirección de la selección natural actuando en dos niveles de la jerarquía biológica, sobre diferentes caracteres y tipos de organismos, utilizando análisis contextual.

Organismo	Selección	Referencia
Planta	I+<G- (6), I+ (1), G+ (1)	Stevens et al. 1995
Hormiga	I+ (1), G- (2), G+ (1)	Tsuji 1995
Hormiga	I+ (1), G+ (2)	Banschbach y Herbers 1996
Plantas	I+<G+ (1), G+ (1)	Campbell et al. 1997
Planta	I+<G- (5), I+>G- (5), I+ (10), G- (2)	Solis et al. 2002
Planta	I+>G+ (1), I+>G- (1), G+ (1)	Aspi et al. 2003
Planta	I+>G+ (1), G- (1)	Donohue 2003
Planta	I-<G+ (1), I+>G- (1)	Donohue 2004
Planta	I+>G- (3), I+>G+ (1), G- (3)	Weinig et al. 2007
Chinche acuático	I+>G- (1)	Eldakar et al. 2010
Escarabajos	I+>G- (5)	Formica et al. 2011
Aves	I->G+ (1), I+>G- (1)	Laiolo y Obeso 2012
Humanos	I+>G+ (1), I+<G+ (1)	Moorad 2013b
Arañas	I+<G- (1)	Pruitt y Goodnight 2014
Salamandras	I-<G+ (1)	Searcy et al. 2014
Aves	G+ (1), G- (1)	Campobello et al. 2015

*Para un mismo carácter, 'I' representa el coeficiente de regresión para el nivel individual (inferior), 'G' representa el coeficiente de regresión para el nivel grupal (superior, excluyendo el individuo focal). **Se representa con '+' y '-' el signo del coeficiente, y con '<' y '>' se representa, respectivamente, si el coeficiente de regresión para el nivel individual fue menor o mayor que el coeficiente de regresión para el nivel grupal. ***Entre paréntesis se representa el número de caracteres que comparten una condición similar, respecto al valor y signo de los coeficientes. **** Se resaltan los casos en los que la selección en el nivel grupal tuvo mayor fuerza que en el nivel individual.

Modelos teóricos muy debatidos, evidencia empírica abundante muy ignorada

Una diferenciación básica debe hacerse al hablar de selección multinivel: los modelos teóricos y los métodos estadísticos para medir selección multinivel en la naturaleza. Un corpus importante de modelos se ha establecido en el contexto de selección multinivel *náíve*, principalmente el modelo de Wynne-Edwards (1962), que ha llevado a enormes confusiones (Maynard-Smith 1964, 1976; West et al. 2007); como se ha mencionado, la selección multinivel no implica que la selección natural actúa *únicamente* a un nivel superior (el grupo). Otro corpus de modelos (Wade 1985; Gardner 2015) tiene su base en la partición de Price (1970, 1972), la que, cómo se ha demostrado (Goodnight et al. 1992; Goodnight 2015) no está dando cuenta de procesos de selección multinivel ni estableciendo vías causales de selección. Algunos modelos (Wilson

1975; Traulsen y Nowak 2006; Simon et al. 2013) capturan de una u otra forma la esencia (Darwin 1871; Wilson y Wilson 2007) de la selección multinivel: selección natural ocurriendo mutuamente en al menos dos niveles de la jerarquía biológica llevando a que individuos egoístas venzan a individuos altruistas y grupos altruistas venzan a grupos egoístas, interacciones poblacionales no azarosas y epistáticas de gran importancia en poblaciones pequeñas y grandes estructuradas, y efectos de las características del grupo sobre el *fitness* relativo de un individuo focal.

Muchos modelos de selección multinivel y las críticas a los mismos, o bien no han tenido en cuenta el concepto de selección multinivel y su esencia, o bien argumentan que los modelos de selección multinivel no son compatibles, por ejemplo, con los modelos de *fitness* inclusivo. Lo cual es como decir que el ruso no es un idioma compatible con el inglés: desde luego suenan

diferente y se expresan diferente, pero puede haber traducción entre los mismos (la equivalencia y diferencias entre éstos modelos se desarrolla en Taylor et al. 2007 y Goodnight 2013b, 2015). Otras críticas a los modelos de selección multinivel se orientan a cosas a las que en primer lugar la selección multinivel no está necesariamente orientada: coeficientes de relación genética, óptimos de *fitness*, cambios alélicos en la población por cuenta de selección multinivel y altruismo (se discutirá más adelante con más detalle). Goodnight y Stevens (1997) identificaron dos enfoques con los que en general se estudia el comportamiento social, y específicamente la selección multinivel: el enfoque adaptacionista, que busca entender la evolución de caracteres existentes examinando mecanismos plausibles para su evolución y persistencia, y el enfoque genético, que busca establecer cómo la selección natural y/o artificial actuales cambian los caracteres en las poblaciones, estableciendo el cambio evolutivo en proceso. Éste segundo enfoque está mucho más relacionado con la tradición de la genética cuantitativa, que empezó a desarrollarse en los 80's, mientras que el primer enfoque proviene de la genética de poblaciones clásica, que tiene más de un siglo de desarrollo. Muchas de las críticas a los modelos de selección multinivel provienen de un enfoque adaptacionista, donde preguntas como el altruismo, los óptimos poblacionales y el cambio en las frecuencias alélicas (en contraste a cambios y paisajes fenotípicos) son centrales; dichas preguntas son elementos derivados o secundarios en un enfoque de genética cuantitativa.

Dejando de lado los modelos teóricos, es claro que los métodos estadísticos (análisis contextual; Heisler y Damuth 1987; Goodnight et al. 1992) para determinar empíricamente procesos de selección multinivel en la naturaleza, derivan directamente o son una extensión de los modelos de regresión de genética cuantitativa ampliamente utilizados para medir selección natural (Lande y Arnold 1983; Arnold y Wade 1984). No debe sorprender que la primera evidencia experimental de selección multinivel (Wade 1976) está dada por uno de los mismos autores fundacionales de dichos métodos de regresión (Arnold y Wade 1984). La evidencia empírica que soporta la existencia de procesos de selección multinivel se puede agrupar por el nivel de la jerarquía biológica en la que se ha detectado, el tipo de organismos y el tipo de evidencia (putativa, experimental -manipulativa o empírica- en la naturaleza, Tabla 2). Así pues, la Tabla 2 muestra que aunque hay una gran cantidad de ejemplos putativos, la evidencia experimental-manipulativa ha sido también muy importante, y la evidencia empírica no se queda atrás. Existen relativamente pocos trabajos en niveles muy por encima o muy por debajo del organismo y grupos de organismos, pues es natural que la mayor cantidad de

trabajos se hayan concentrado en comprobar selección natural en grupos de organismos. Existe en general una buena proporción de evidencia empírica-en la naturaleza en grupos de plantas, lo que contrasta con una buena cantidad de estudios experimentales-manipulativos tanto en invertebrados como en vertebrados.

Al reproducir artificialmente microcosmos por varias generaciones, Swenson et al. (2000a, b) demostró por primera vez que ecosistemas completos (a microescala), pueden ser seleccionados inter-generacionalmente y presentar heredabilidad. Los estudios manipulativos pioneros de Goodnight (1990a, b) con una comunidad de dos especies de escarabajos (simplificando al máximo las comunidades naturales, claro), demostraron que los efectos genéticos indirectos pueden ser altamente significativos en la variación del *fitness* relativo, tal como lo predijo y describió Griffing (1977) previamente en plantas. Las comunidades microbianas han fascinado por décadas a los biólogos y representan un problema complejo multidimensional, especialmente a la hora de explicar el comportamiento social y las interacciones cooperativas en especies que viven en constante interacción. Mecanismos como el *Quorum sensing* (Brookfield 1998; Cornforth y Foster 2013), y la regulación y formación de biofilms (Xavier y Foster 2007; Nadell et al. 2008, 2009, 2015; Xavier et al. 2009; Mitri et al. 2011) han sido puestos en el contexto de múltiples niveles de selección. Así mismo, la selección multinivel se ha puesto, putativamente, en el contexto de explicar la evitación de herbivoría en comunidades de plantas (Pfister y Hay 1988; Hjältén et al. 1993; Danell et al. 1999), o se ha probado empíricamente (mediante análisis contextual) que las redes de polinización responden a mecanismos de selección multinivel (Campbell et al. 1997). Putativamente, la selección actuando a nivel comunitario ha sido propuesta como mecanismos regulatorio de interacciones depredador-presa, en comunidades de dos especies de aves (Vedder et al. 2014). Algunos ejemplos putativos de selección multinivel a escala metapoblacional se han demostrado en plantas (Acosta et al. 1993; McIntre y Fajardo 2011), en sociedades de termitas (Korb y Foster 2010) y en el incremento de la alelopatía como un bien público explotable en microalgas (Driscoll et al. 2013).

Dado que durante décadas el enfoque de investigación principal ha sido demostrar selección multinivel ocurriendo en la naturaleza, y como tradicionalmente los grupos se asumen como grupos de organismos (y no de otros entes en la jerarquía biológica, Fig. 1), casi toda la evidencia empírica de selección multinivel actuando en la naturaleza (mediante análisis contextual; Heisler y Damuth 1987; Goodnight et al. 1992) se ha producido en organismos indivi-

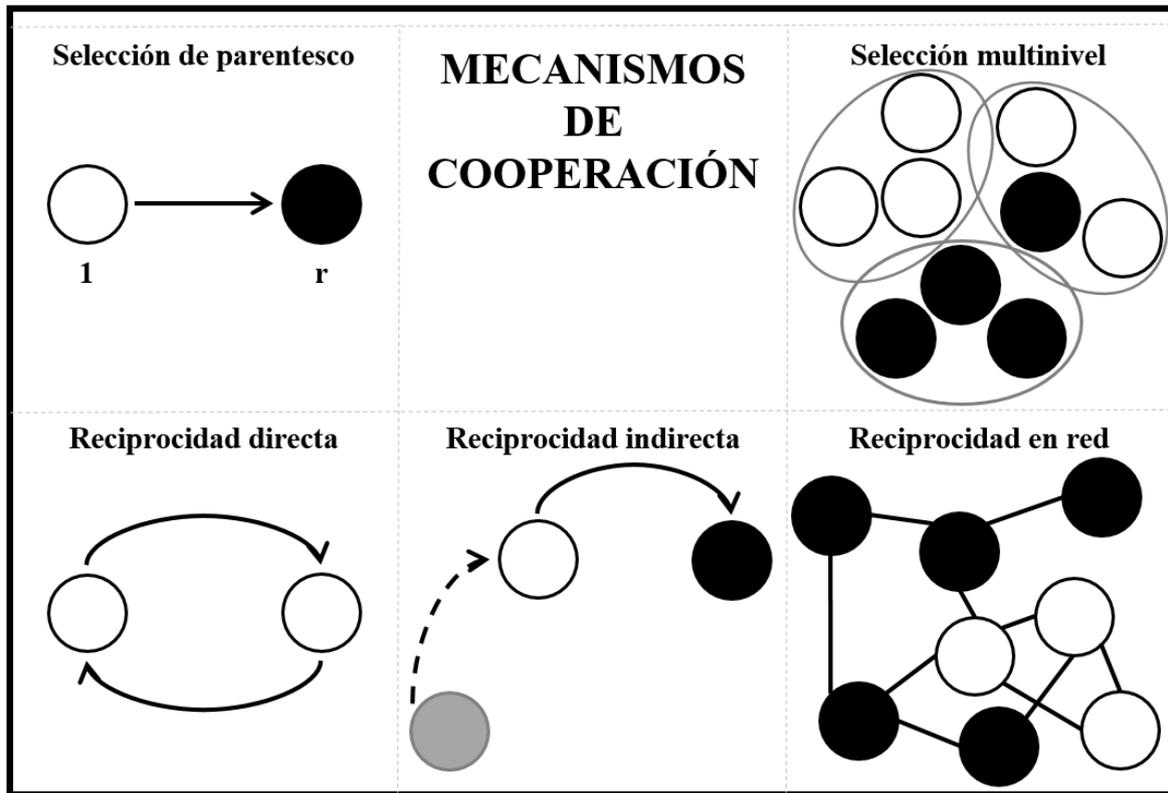


Fig. 3. Cinco mecanismos para la evolución de la cooperación (adaptado de Nowak 2006).

○ = cooperadores, ● = desertores. Selección de parentesco: opera cuando el donante y el beneficiario de un acto altruista están relacionados genéticamente. Selección multinivel: ocurre cuando la selección natural actúa simultáneamente en al menos dos niveles de la jerarquía biológica, a nivel individual los desertores vencen a los cooperadores, a nivel de grupo, los grupos de cooperadores vencen a los grupos de desertores; el límite de los grupos está dado por los individuos que tengan efectos sobre el éxito reproductivo de un individuo focal. Reciprocidad directa: requiere encuentros repetidos entre los mismos dos individuos cooperadores. Reciprocidad indirecta: está basada en la reputación, un individuo cooperador tiene mayor probabilidad de recibir cooperación de otro individuo con el cual no ha cooperado. Reciprocidad en red: redes de cooperadores superan en competencia a desertores.

duales y grupos de organismos, variando de hormigas y plantas a aves y humanos. Dos excepciones importantes a esto, se dan a nivel comunitario, donde Campbell et al. (1997) utilizan el análisis contextual para medir selección multinivel en patrones de visita de polinizadores en dos especies de *Ipomopsis*, mientras que recientemente, Campobello et al. (2015) utilizan también el análisis contextual para medir la fuerza de la selección a nivel individual y grupal en la actividad del nido y su efecto en el *fitness* relativo, en una comunidad de dos especies de aves. Sería interesante el uso del análisis contextual en otros niveles jerárquicos. Éstos trabajos se abordan más exhaustivamente en la Tabla 3, donde se muestra la fuerza y dirección de la selección natural actuando en dos niveles (*nivel inferior*=individuo, *nivel superior*=grupo), y se muestra que contrario a las predicciones teóricas (Maynard-Smith 1964, 1976), en la naturaleza, para muchos caracteres (números entre paréntesis en la Tabla 3), la fuerza de la selección natural es mayor en el nivel superior que en el inferior. Además, de la Tabla 3 se desprende que

no siempre necesariamente, la fuerza en un nivel tiene que tener una dirección contraria al otro nivel, lo que contraría algunas definiciones clásicas de altruismo (Goodnight y Stevens 1997; Okasha 2006; más adelante se discute más al respecto). Especialmente interesantes, dentro de éste corpus de trabajos, son los de Moorad (2013b), donde se demuestra selección multinivel en grupos humanos, tras seguir registros censales de más de un siglo en Iowa, EEUU, también el trabajo de Solis et al. (2002), que en plantas utiliza veinte caracteres fenotípicos, cuyo efecto en el *fitness* relativo es evaluado a nivel poblacional y meta-poblacional, y, el trabajo de Pruitt y Goodnight (2014), donde se demuestra por primera vez que la selección a un nivel superior (grupo), moldea un carácter colectivo o 'emergente' (el grado de docilidad/agresividad en grupos de arañas).

Trabajos experimentales-manipulativos de selección multinivel pioneros como el de Wade (1976) con escarabajos –y sus trabajos subsiguientes, o el de Goodnight (1985) con plantas, se han replicado exitosamente en muchos otros

organismos (Tabla 2), donde dicha evidencia se ha producido principalmente en grupos de organismos. Trabajos como el de Muir (1996) –y los que lo siguieron, donde experimentalmente se demostró que aunque las gallinas más agresivas son más productivas dentro de su galpón, los galpones más dóciles (o menos agresivos) son más productivos que los galpones más agresivos, capturan la esencia misma de la selección multinivel (Darwin 1871; Wilson y Wilson 2007), y podrían tener enormes implicaciones en la agricultura; ese mismo principio de hecho se puede aplicar en cultivos (Weiner et al. 2010; Marín y Weiner 2014). Otro corpus de trabajos importantes, aunque particularmente olvidados, hacen referencia a la selección clonal (Alpert y Stuefer 1997), partiendo de una pregunta simple: En organismos clonales, ¿es el genet (colonia clonal de individuos) o el ramet (uno de los individuos clonales de un genet) el nivel biológico en el que actúa la selección natural? La respuesta, al menos en plantas, parece indicar que en ambos niveles actúa la selección (Alpert 1991, 1996, 1999; Cheplick 1997; Holzapfel y Alpert 2003). Así mismo en plantas, la selección interdémica estaría relacionada directamente con selección sexual (McCauley y Taylor 1997; McCauley et al. 2000).

Finalmente, y a nivel celular, existen dos corpus de trabajos de gran importancia, relacionados con el origen de la multicelularidad, una de las transiciones mayores en evolución (Fig. 2), temática que ha recalado la importancia de la selección multinivel (Okasha 2006) como mecanismo explicativo de las transiciones. El primer corpus de estos trabajos se ha realizado en las Volvocales (Nedelcu y Michod 2006; Michod 2007; Herron y Michod 2008; Herron et al. 2009), un orden de algas coloniales, cuya complejidad depende tanto de su posición filogenética como de la abundancia de recursos en el ambiente. Así, tanto a través de la filogenia de las Volvocales como del ciclo de vida de una colonia específica, se puede ver una clara transición en niveles de complejidad, empezando con células individuales a colonias de más de 400 células que se unen y presentan división de trabajo (Herron et al. 2009). También con el objetivo de estudiar los posibles orígenes de la multicelularidad, se ha estudiado ampliamente la ameba social *Dictyostelium discoideum* (Foster et al. 2002; Queller et al. 2003; Castillo et al. 2005; Gilbert et al. 2007, 2009; Kuzdal-Fick et al. 2007), así como *Saccharomyces cerevisiae* (Koschwanez et al. 2011, 2013; Ratcliff et al. 2012, 2013b) y *Chlamydomonas reinhardtii* (Ratcliff et al. 2013b).

Como se puede ver, la evidencia existente de ejemplos putativos, manipulativos y empíricos de selección multinivel es bastante abundante (la revisión presentada aquí no es exhaustiva y podría ampliarse más). Ésta evidencia invalida

varios de los mitos referentes a selección multinivel (Wilson y Wilson 2007; Eldakar y Wilson 2011), como que no existe suficiente evidencia empírica de selección multinivel actuando en sistemas naturales y que de existir, ésta no tendría mayor fuerza. Si en ciencia existen diferencias marcadas entre las predicciones teóricas de cualquier modelo y las evidencias, tanto manipulativas como empíricas, es el cuerpo teórico el que debe ser revisado o mejorado, y no la evidencia empírica la que debe ser desechada.

Grupos: definición, heredabilidad, reproducción diferencial y variación

Algunas de las críticas más tempranas al concepto de ‘selección de grupo’ (Maynard-Smith 1964, 1976), aunque no propiamente al concepto de selección multinivel (entre los dos hay una diferencia sutil pero vital: en el segundo, la selección opera al mismo tiempo en dos niveles *cualquiera* de la jerarquía biológica), fueron que, i. no existen grupos en la naturaleza y/o que ii. de existir grupos en la naturaleza, éstos no presentan *fitness* diferencial, variación y heredabilidad (Dawkins 1976). Si se examinan con cuidado, en el contexto de selección multinivel, dichas críticas carecen de base: la existencia de grupos en la naturaleza está más que documentada, donde incluso un organismo como el ser humano más su microbiota, o una planta con sus miles de organismos simbiotes, son considerados, de forma comunitaria, como el nivel de organización en el que opera la selección natural (Bordenstein y Theis 2015), concepto conocido como ‘holobionte’. Es decir qué, el organismo huésped más todos sus organismos simbiotes, son en conjunto (holobionte) los que se reproducen diferencialmente y tienen heredabilidades diferentes. De entrada, éste concepto que se cimienta en descubrimientos de genómica evolutiva, echa abajo el concepto clásico de selección organísmica: no se puede hablar de selección natural sin tener en cuenta todas las interacciones simbióticas de los organismos. Además, Okasha (2006, p. 51-56) especifica los casos de reproducción colectiva y de *fitness* colectivo. En conclusión, aunque la reproducción y el *fitness* colectivo de grupos de organismos no son un tema central de la selección multinivel, es claro que los grupos de organismos (sean éstos grupos de animales, o un animal y su microbiota) se reproducen colectivamente, ergo, tienen *fitness* colectivo.

Altruismo, selección multinivel y otras formas de explicar el comportamiento social y la cooperación

La teoría de selección multinivel no es el único marco teórico para explicar el comportamiento social. Existen, desde luego, otros modelos y

formas de explicar la sociabilidad, que no necesariamente son contradictorios o ‘compiten’, aunque difieren en sus métodos y finalidades. Son principalmente tres los marcos teóricos que de alguna forma explican el comportamiento social: la teoría de selección multinivel, la teoría de juegos evolutiva y la teoría del *fitness* inclusivo. La teoría del *fitness* inclusivo y algunos modelos (pero no todos) de la teoría de juegos evolutiva, buscan establecer óptimos locales de *fitness*, es decir, buscan establecer las condiciones óptimas para que el *fitness* de una población alcance su punto máximo. La teoría de selección multinivel y algunos modelos de teoría de juegos evolutiva que lidian con la misma (Traulsen y Nowak 2006; Simon et al. 2013) se alejan de la optimización e incluyen fenómenos como interacciones epistáticas, tanto fisiológicas (en un organismo) como estadísticas (a nivel poblacional). Una diferencia fundamental entre la teoría del *fitness* inclusivo y los otros dos modelos, es que la primera tiene siempre un enfoque adaptacionista del cambio evolutivo (establecer escenarios pasados posibles para explicar un carácter presente), mientras que tanto la selección multinivel como la teoría de juegos evolutiva, pueden o no tener dicho enfoque adaptacionista, privilegiando muchas veces un enfoque genético (es decir, medir los cambios y las fuerzas evolutivas que están ocurriendo en el presente).

Deben hacerse distinciones entre cooperación, selección multinivel, selección de parentesco y altruismo, dado que todos son conceptos diferentes, y de hecho, no todos los marcos teóricos (*fitness* inclusivo, selección multinivel y teoría de juegos evolutiva) buscan estudiar todos esos fenómenos, o bien, tienen métodos diferentes para estudiarlos. Nowak (2006), en el marco de teoría de juegos evolutiva, encapsula tanto selección de parentesco y selección multinivel, como dos, entre cinco mecanismos para la evolución de la cooperación (Fig. 3). Este hecho inmediatamente da cuenta de que la cooperación no necesariamente equivale a selección multinivel/de parentesco, y a que existen otros mecanismos de cooperación que tienen efectos en el *fitness* y por ende deben considerarse cambios evolutivos. Los modelos iniciales de selección de parentesco (Hamilton 1964a,b; Dawkins 1976), indicaban que la cooperación y el altruismo se explicaban únicamente por la cantidad de genes compartidos, o por el valor de *relatedness* (*r* de Hamilton 1964a; valor cuyo significado ha ido cambiando con el tiempo, Okasha 2006); es decir, se tenía un enfoque netamente adaptacionista, de intentar explicar un carácter (el altruismo o la cooperación, en éste caso). Las primeras respuestas a esto, con los primeros modelos de selección multinivel (Wilson 1975; Wade 1976), explicaban que esos caracteres, cooperación y altruismo, podían también aparecer en grupos de organis-

mos con una relación genética insignificante, por medio de selección multinivel; también un enfoque adaptacionista. La formalización de la teoría de juegos evolutiva (Maynard-Smith y Price 1973) argumentaba que de hecho existían mecanismos de cooperación diferentes a selección de parentesco /multinivel, pero también con un enfoque adaptacionista (que ha cambiado en las últimas décadas).

Como lo han indicado Goodnight y Stevens (1997), la selección multinivel actual, que tiene fuertes bases en la genética cuantitativa (análisis contextual, Heisler y Damuth 1987), tiene un enfoque genético –y se diferencia en gran medida de los otros dos modelos- en el que se busca medir la fuerza de la selección actual en diferentes niveles, caracteres y poblaciones. Dado esto, preguntas como ‘¿cuándo surge la cooperación?’ y ‘¿cuándo surge el altruismo?’, no son tan centrales en el marco de investigación de selección multinivel, como lo podrían ser ‘¿en qué niveles de la jerarquía, y con qué fuerza y dirección está actuando la selección natural para moldear los caracteres de la población X?’. Desde luego, la teoría de juegos evolutiva expuesta por Nowak (2006) parece encapsular de mejor forma que selección de parentesco /multinivel todos los requerimientos teóricos para la evolución de la cooperación, y todos los mecanismos de cooperación y no solo dos de ellos. Temas como el altruismo pueden ser de búsqueda central en la teoría de *fitness* inclusivo, en algunos modelos de teoría de juegos evolutiva y aun en modelos adaptacionistas de selección multinivel (ver al respecto, Sober y Wilson 1998 y Wilson 2015), pero no son el principal objetivo de la investigación empírica de selección multinivel. La selección multinivel debe estudiarse caso por caso, en tiempo real y con modelos naturales reales, y aunque no busca establecer generalidades, sí se han llegado a sugerir algunos indicios de generalidad. Por ejemplo que la ley del rendimiento final constante (Weiner y Freckleton 2010), que en plantas indica que la biomasa poblacional inicialmente aumenta proporcionalmente con la densidad, pero luego permanece constante, se ha sugerido que es explicada por selección multinivel dependiente de la densidad (Donohue 2003, 2004). O que, cuando la fuerza de la selección en un nivel superior de la jerarquía biológica es mayor a la fuerza en un nivel inferior, se está hablando de altruismo, y, cuando la fuerza en un nivel inferior es insignificante en relación a un nivel superior, ocurre una transición mayor en la evolución; individuos egoístas vencen a individuos altruistas, grupos altruistas vencen a grupos egoístas (Wilson y Wilson 2007).

Selección Multinivel y *fitness* inclusivo

Nowak et al. (2010, 2011) y Wilson y Nowak (2014) han realizado fuertes críticas contra la teoría del *fitness* inclusivo (Hamilton 1964a, b), mostrando matemáticamente que dicha teoría aplica para casos muy restringidos. Una gran controversia se ha levantado desde entonces. Goodnight (2013b) muestra que aunque el análisis contextual y el *fitness* inclusivo vienen básicamente de la misma ecuación, el *fitness* inclusivo mide el cambio evolutivo utilizando una optimización del *fitness* (tasas evolutivas en equilibrio; Gardner et al. 2011), mientras que el análisis contextual mide el cambio evolutivo cuando las poblaciones están lejos del óptimo (fuerza de selección en una población, respuesta a una fuerza de selección aplicada y patrones de variación existentes en una población; Goodnight 2015). Éstas dos aproximaciones para explicar el comportamiento social parecieran ser equivalentes (Taylor et al. 2007) y complementarias (Goodnight 2013b, 2015).

A la luz de la evidencia empírica (interacciones epistáticas, estructuración de las poblaciones, ejemplos de selección multinivel/interdémica), pareciera que las poblaciones están siempre fuera del óptimo. Es necesario aclarar que no se está negando la importancia de la selección de parental y en general de la relación genética como mecanismo de cooperación (Fig. 3), y como fuerzas moldeadoras del comportamiento social. De hecho en algunos ejemplos empíricos de selección multinivel (Donohue 2003, 2004), a mayor relación genética de los grupos, hay mayor competencia entre éstos (=mayor selección en el *nivel superior*, el grupo). Se está argumentando (Nowak 2006; Nowak et al. 2010, 2011; Goodnight 2013b, 2015; Wilson y Nowak 2014) por el contrario, que la base teórica y matemática de la teoría de la teoría del *fitness* inclusivo (Fisher 1930, desarrollada por Hamilton 1963, 1964a,b y popularizada por Dawkins 1976) no se ajusta a las observaciones empíricas de las poblaciones naturales.

El modelo de evolución de Fisher (1930) y el núcleo central del neo-darwinismo (Haldane 1932; Hamilton 1963, 1964a,b; Dawkins 1976; Coyne et al. 1997, 2000), tienen cuatro supuestos centrales para establecer la teoría del *fitness* inclusivo:

Poblaciones sumamente grandes; poblaciones no estructuradas; no interacciones epistáticas; interacciones poblacionales al azar

Siempre que los cuatro supuestos centrales se cumplan, tiene sentido hablar de *fitness* inclusivo, y en general de un paisaje adaptativo con un solo *peak* o máximo, como bien lo señaló Sir Ronald Fisher, argumentando además contra los múltiples *peaks* locales de Wright (1932). Pero si uno

sólo de supuestos es violado, como en cualquier modelo científico, no tiene sentido hablar de *fitness* inclusivo. La evidencia empírica muestra que éstos supuestos se violan todo el tiempo: existen poblaciones muy pequeñas que generalmente son objetivo de conservación, la reciente evidencia de genómica evolutiva muestra que muchas poblaciones de muchos organismos presentan una gran estructuración, desde luego se han descrito una gran cantidad de interacciones epistáticas para un sinnúmero de caracteres (interacciones entre *Quantitative Trait Locus-QTL*'s, mediadas por *Indirect Genetic Effects-IGE*'s y además herencia epigenética), y ejemplos constantes de selección sexual, especiación híbrida, estructuración y jerarquías sociales, mecanismos de cooperación (Fig. 3), evolución y herencia cultural (no restringida a humanos), efectos del desarrollo, entre otros, evidencian que las interacciones poblacionales están lejos de ser al azar.

En general, todos esas violaciones a los supuestos de Fisher (1930) dan cuenta que la optimización implícita en el modelamiento del *fitness* inclusivo se queda matemática y teóricamente corta para explicar tanto el cambio evolutivo, como la cooperación y el comportamiento social, de nuevo sin desconocer la importancia que de hecho tienen la relación genética y la selección de parental como factor evolutivo (Fig. 3), y sin desconocer la vasta literatura empírica sobre selección de parental (pero argumentando que su modelización matemática es incompleta). La modelización de *fitness* inclusivo podría servir heurísticamente como un modelo cero o hipótesis nula en genética de poblaciones y en modelos de comportamiento social, a la manera del equilibrio de Hardy-Weinberg (Weinberg 1908), modelo que explica un óptimo, que no se cumple en la práctica.

Desde luego, el hecho de que la violación de los supuestos de un modelo (*fitness* inclusivo) invaliden al mismo, no hace que el modelo contrincante (selección multinivel) sea cierto; lo que hace que el modelo contrincante sea cierto es la evidencia empírica que lo soporta (Tabla 2, Tabla 3).

Conclusión

La historia de los modelos y debates de la teoría de selección multinivel, es la historia misma –y modelos similares, de la biología evolutiva. Darwin (1871) indicó que individuos egoístas vencen a individuos altruistas, pero grupos egoístas son vencidos por grupos altruistas. Durante más de siglo y medio, se han tenido una multitud de modelos compitiendo entre sí, por un lado (selección multinivel, selección de parentesco, teoría de juegos evolutiva), para explicar en general el altruismo, la cooperación y el comportamiento social, y por

otro lado, y específicamente en cada uno de dichos modelos, se dan dos enfoques de medición del cambio evolutivo: adaptacionista y genético. Esos tres marcos teóricos para explicar el comportamiento social tienen muchos puntos en común, pero así mismo muchas diferencias conceptuales y metodológicas profundamente marcadas. La cuantiosa evidencia empírica de que la selección natural actúa simultáneamente en al menos dos niveles de la jerarquía biológica, deriva principalmente de la genética cuantitativa, y por ende tiene un enfoque genético del cambio evolutivo. Esta evidencia empírica ha sido largamente ignorada en el debate de niveles de selección en biología, pero al ser incorporada al mismo, clarifica las discusiones: la selección natural ocurre en la naturaleza en múltiples niveles de la jerarquía biológica. Esto es vital para entender que, en su mayoría, la teoría de selección multinivel busca establecer, caso por caso, la fuerza y dirección de la selección natural operando en múltiples niveles jerárquicos, en múltiples poblaciones y con esto moldeando múltiples caracteres; y que preguntas sobre cooperación, altruismo y grado de relación genética son secundarias –pero importantes, en éste marco conceptual.

Agradecimientos

Agradezco enormemente las discusiones académicas con Charles Goodnight, David Sloan Wilson, Jacob Weiner, Kathleen Donohue y Roberto Nespolo. Agradezco la financiación recibida por: Proyecto MECESUP AUS 1203 (Ministerio de Educación de Chile y Universidad Austral de Chile) y por Beca de Doctorado Nacional CONICYT 2015, No. 21150047 (Gobierno de Chile).

REFERENCIAS

- Acosta, F.J., Serrano, J.M., Pastor, C. y López, F. 1993. Significant potential levels of hierarchical phenotypic selection in a woody perennial plant, *Cistus ladanifer*. *Oikos* 68: 267-272.
- Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. y Schmidt, K.P. 1949. *Principles of Animal Ecology*. Saunders, Philadelphia.
- Alpert, P. 1991. Nitrogen sharing among ramets increases clonal growth in *Fragaria chiloensis*. *Ecology* 72: 69-80.
- Alpert, P. 1996. Nutrient sharing in natural clonal fragments of *Fragaria chiloensis*. *J. Ecol.* 84: 395-406.
- Alpert, P. 1999. Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations: ramets from grassland are selfish. *Oecologia* 120: 69-76.
- Alpert, P. y Stuefer, J. 1997. Division of labour in clonal plants, Pp. 137-154. *En: De Kroon H. y Van Groenendael J. (Eds.) The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys, Leiden.
- Arnold, S.J. y Wade, M.J. 1984. On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution* 38: 720-734.
- Aspi, J., Jäkäläniemi, A., Tuomi, J. y Siikamäki, P. 2003. Multilevel phenotypic selection on morphological characters in a metapopulation of *Silene tatarica*. *Evolution* 57: 509-517.
- Banschbach, V.S. y Herbers, J.M. 1996. Complex colony structure in social insects. II. Reproduction, queen-worker conflict, and levels of selection. *Evolution* 50: 298-307.
- Banschbach, V.S. y Herbers, J.M. 1999. Nest movements and population spatial structure of the forest ant *Myrmica punctiventris* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 92: 414-423.
- Bordenstein, S.R. y Theis, K.R. 2015. Host biology in light of the microbiome: ten principles of holobionts and hologenomes. *PLoS Biol.* 13: e1002226.
- Borrello, M.E. 2010. *Evolutionary Restraints: The Contentious History of Group Selection*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Breden, F. y Wade, M.J. 1989. Selection within and between kin groups of the imported willow leaf beetle. *Am. Nat.* 134: 35-50.
- Brookfield, J.F.Y. 1998. Quorum sensing and group selection. *Evolution* 52: 1263-1269.
- Burt, A. y Trivers, R.L. 2006. *Genes in Conflict*. Harvard Univ. Press, Boston.
- Campbell, D.R., Waser, N.M. y Melendez-Ackerman, E.J. 1997. Analyzing pollinator-mediated selection in a plant hybrid zone: hummingbird visitation patterns on three spatial scales. *Am. Nat.* 149: 295-315.
- Campobello, D., Hare, J.F. y Sarà, M. 2015. Social phenotype extended to communities: expanded multilevel social selection analysis reveals fitness consequences of interspecific interactions. *Evolution* 69: 916-925.
- Castillo, D., Switz, G., Foster, K.R., Strassmann, J.S. y Queller, D.C. 2005. A cost to chimerism in *Dictyostelium discoideum* on natural substrates. *Evol. Ecol. Res.* 7: 263-271.
- Cheng, H.W., Eicher, S.D., Chen, Y., Singleton, P. y Muir, W.M. 2001a. Effect of genetic selection for group productivity and longevity on immunological and hematological parameters of chickens. *Poultry Sci.* 80: 1079-1086.
- Cheng, H.W., Dillworth, G., Singleton, P., Chen, Y. y Muir, W.M. 2001b. Effect of genetic selection for productivity and longevity on blood concentrations of serotonin, catecholamine and corticosterone of chickens. *Poultry Sci.* 80: 1278-1285.

- Cheplick, G.P. 1997. Responses to severe competitive stress in a clonal plant: differences between genotypes. *Oikos* 79: 581-591.
- Cornforth, D.M. y Foster, K.R. 2013. Competition sensing: the social side of bacterial stress responses. *Nat. Rev. Microbiol.* 4: 285-293.
- Coyne, J.A., Barton, N.H. y Turelli, M. 1997. Perspective: a critique of Sewall Wright's shifting balance theory of evolution. *Evolution* 51: 643-671.
- Coyne, J.A., Barton, N.H. y Turelli, M. 2000. Is Wright's shifting balance process important in evolution? *Evolution* 54: 306-317.
- Craig, D.M. 1982. Group selection versus individual selection: an experimental analysis. *Evolution* 36: 271-282.
- Craig, J.V. y Muir, W.M. 1996a. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: beak-related mortality, feathering, and body weight responses. *Poultry Sci.* 75:294-302.
- Craig, J.V. y Muir, W.M. 1996b. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: behavioral responses. *Poultry Sci.* 75:1145-1155.
- Danell, K., Edenius, L. y Lundberg, P. 1991. Herbivory and tree stand composition: moose patch use in winter. *Ecology* 72: 1350-1357.
- Darwin, C.R. 1859. *On the Origin of Species by means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.* John Murray, London.
- Darwin, C.R. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex.* John Murray, London.
- Dawkins, R. 1976. *The Selfish Gene.* Oxford Univ. Press, New York.
- Dawkins, R. 1983. *The Extended Phenotype: the long reach of the gene.* Oxford Univ. Press, New York.
- De Vargas Roditi, L., Boyle, K.E. y Xavier, J.B. 2013. Multilevel selection analysis of a microbial social trait. *Mol. Syst. Biol.* 9: 684.
- Donohue, K. 2003. The influence of neighbor relatedness on multilevel selection in the great lakes sea rocket. *Am. Nat.* 162: 77-92.
- Donohue, K. 2004. Density-dependent multilevel selection in the great lakes sea rocket. *Ecology* 85: 180-191.
- Driscoll, W.W., Espinosa, N.J., Eldakar, O.T. y Hackett, J.D. 2013. Allelopathy as an emergent, exploitable public good in the bloom-forming microalga *Prymnesium parvum*. *Evolution* 67: 1582-1590.
- Earnshaw, E. 2015. Group selection and contextual analysis. *Synthese* 192: 305-316.
- Eldakar, O.T. y Wilson, D.S. 2011. Eight criticisms not to make about group selection. *Evolution* 65: 1523-1526.
- Eldakar, O.T., Wilson, D.S., Dlugos, M.J. y Pepper, J.W. 2010. The role of multilevel selection in the evolution of sexual conflict in the water strider *Aquarius remigis*. *Evolution* 64: 3183-3189.
- Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection: A Complete Variorum Edition.* Oxford Univ. Press, New York.
- Formica, V.A., McGlothlin, J.W., Wood, C.W., Augat, M.E., Butterfield, R.E., Barnard, M.E. y Brodie III, E.D. 2011. Phenotypic assortment mediates the effect of social selection in a wild beetle population. *Evolution* 65: 2771-2781.
- Foster, K.R. y Ratnieks, F.L.W. 2005. A new eusocial vertebrate? *Trends Ecol. Evol.* 20: 363-364.
- Foster, K.R., Fortunato, A., Strassmann, J.E. y Queller, D.C. 2002. The costs and benefits of being a chimera. *P. Roy. Soc. Lond. B Biol.* 269: 2357-2362.
- Frank, S.A. Natural selection. IV. The Price equation. *J. Evol. Biol.* 25: 1002-1019.
- Gardner, A. 2015. The genetical theory of multilevel selection. *J. Evol. Biol.* 28: 305-319.
- Gardner, A., West, S.A. y Wild, G. 2011. The genetical theory of kin selection. *J. Evol. Biol.* 24: 1020-1043.
- Gilbert, O.M., Foster, K.R., Mehdiabadi, N.J., Strassmann, J.E. y Queller, D.C. 2007. High relatedness maintains multicellular cooperation in a social amoeba by controlling cheater mutants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 8913-8917.
- Gilbert, O.M., Queller, D.C. y Strassmann, J.E. 2009. Discovery of a large clonal patch of a social amoeba: implications for social evolution. *Mol. Ecol.* 18: 1273-1281.
- Gilbert, W. 1986. Origin of life: the RNA world. *Nature* 319: 618.
- Goodnight, C.J. 1985. The influence of environmental variation on group and individual selection in a cress. *Evolution* 39: 545-558.
- Goodnight, C.J. 1990a. Experimental studies of community evolution I: the response to selection at the community level. *Evolution* 44: 1614-1624.
- Goodnight, C.J. 1990b. Experimental studies of community evolution II: the ecological basis of the response to community selection. *Evolution* 44: 1625-1636.
- Goodnight, C.J. 2013a. Defining the individual, Pp. 37-54. *En: Bouchard, F. y Huneman, P. (Eds.) From Groups to Individuals: Evolution and Emerging Individuality.* MIT Press, Cambridge.
- Goodnight, C. 2013b. On multilevel selection and kin selection: contextual analysis meets direct fitness. *Evolution* 67: 1539-1548.
- Goodnight, C.J. 2015. Multilevel selection theory and evidence: a critique of Gardner, 2015. *J. Evol. Biol.* 28: 1734-1746.
- Goodnight, C.J. y Stevens, L. 1997. Experimental studies of group selection: what do they tell us

- about group selection in nature? *Am. Nat.* 150: S59-S79.
- Goodnight, C.J. y Wade, M.J. 2000. The ongoing-synthesis: a reply to Coyne et al. (1999). *Evolution* 54: 317-324.
- Goodnight, C.J., Schwartz, J.M. y Stevens, L. 1992. Contextual analysis of models of group selection, soft selection, hard selection, and the evolution of altruism. *Am. Nat.* 140: 743-761.
- Gould, S.J. 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Griffing, B. 1977. Selection for populations of interacting genotypes, Pp. 413-434. *En: Pollak, E., Kempthorne, O. y Bailey T.B. (Eds.) Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics*. Iowa State Press, Des Moines.
- Griffing, B. 1989. Genetic analysis of plant mixtures. *Genetics* 122: 943-956.
- Haldane, J.B.S. 1932. *The causes of evolution*. New York Longmans, Green and Co., London.
- Hamilton, W.D. 1963. The evolution of altruistic behavior. *Am. Nat.* 97: 354-356.
- Hamilton, W.D. 1964a. The genetical evolution of social behavior. I. *J. Theor. Biol.* 7: 1-16.
- Hamilton, W.D. 1964b. The genetical evolution of social behavior. II. *J. Theor. Biol.* 7: 17-52.
- Hamilton, W.D. 1975. Innate social aptitudes of man: an approach from evolutionary genetics, Pp. 133-153. *En: Fox, R. (Ed.) Biosocial Anthropology*. Malaby Press, London.
- Heisler, I.L. y Damuth, J. 1987. A method for analyzing selection in hierarchically structured populations. *Am. Nat.* 130: 582-602.
- Herron, M.D. y Michod, R.E. 2008. Evolution of complexity in the volvocine algae: transitions in individuality through the Darwin's eye. *Evolution* 62: 436-451.
- Herron, M.D., Hackett, J.D., Aylward, F.O. y Michod, R.E. 2009. Triassic origin and early radiation of multicellular volvocine algae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 3254-3258.
- Hester, P.Y., Muir, W.M., Craig, J.V. y Albright, J.L. 1996a. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: Hematology and Adrenal function. *Poultry Sci.* 75: 1295-1307.
- Hester, P.Y., Muir, W.M., Craig, J.V. y Albright, J.L. 1996b. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: Production traits during heat and cold exposure. *Poultry Sci.* 75: 1308-1314.
- Hester, P.Y., Muir, W.M. y Craig, J.V. 1996c. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: Humeral Immune responses. *Poultry Sci.* 75: 1315-1320.
- Hjälten, J., Danell, K. y Lundberg, P. 1993. Herbivore avoidance by association: vole and hare utilization of woody plants. *Oikos* 68: 125-131.
- Holzapfel, C. y Alpert, P. 2003. Root cooperation in a clonal plant: connected strawberries segregate roots. *Oecologia* 134: 72-77.
- Kelly, J.K. 1996. Kin selection in the annual plant *Impatiens capensis*. *Am. Nat.* 147: 899-918.
- Korb, J. y Foster, K.R. 2010. Ecological competition favours cooperation in termite societies. *Ecol. Lett.* 13: 754-760.
- Koschwanez, J., Foster, K.R. y Murray, A.J. 2011. Sucrose utilization in budding yeast as a model for the origin of undifferentiated multicellularity. *Plos Biol.* 9: e1001122.
- Koschwanez, J., Foster, K.R. y Murray, A.J. 2013. Improved use of a public good selects for the evolution of undifferentiated multicellularity. *eLife* 2: e00367.
- Kropotkin, P. 1890. Mutual aid among animals. *The Nineteenth Century* September 1890: 337-354.
- Kropotkin, P. 1896. Mutual aid among ourselves. *The Nineteenth Century* June 1896: 914-936.
- Kropotkin, P. 1902. *Mutual Aid: A Factor of Evolution*. William Heinemann, London.
- Kuzdzal-Fick, J.J., Foster, K.R., Queller, D.C. y Strassmann, J.E. 2007. Exploiting new terrain: an advantage to sociality in the slime mold *Dictyostelium discoideum*. *Behav. Ecol.* 18: 433-437.
- Laiolo, P. y Obeso, J.R. 2012. Multilevel selection and neighbourhood effects from individual to metapopulation in a wild passerine. *PLoS ONE* 7: e38526.
- Lande, R. y Arnold, S.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- Levin, B.R. y Kilmer, W.L. 1974. Interdemic selection and the evolution of altruism: a computer simulation study. *Evolution* 28: 527-545.
- Lewontin, R.C. 1970. The units of selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1: 1-18.
- Li, C.C. 1975. *Path Analysis: A Primer*. The Boxwood Press, Pacific Grove.
- López-Bernal, P.M., Defossé, G.E., Bava, J.O. y Quinteros, P.C. 2012. *Sustainable Management of Lengua (Nothofagus pumilio) Forests Through Group Selection System*. INTECH Open Access Publisher, Rijeka.
- Mallet, J. 2010. Shift happens! Shifting balance and the evolution of diversity in warning colour and mimicry. *Ecol. Entomol.* 35(s1): 90-104.
- Marín, C. y Weiner, J. 2014. Effects of density and sowing pattern on weed suppression and grain yield in three varieties of maize under high weed pressure. *Weed Res.* 54: 467-474.
- Maynard-Smith, J.M. 1964. Group selection and kin selection. *Nature* 201: 1145-1147.
- Maynard-Smith, J.M. 1976. Group selection. *Q. Rev. Biol.* 51: 277-283.
- Maynard-Smith, J.M. y Price, G.R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246: 15-18.
- Maynard-Smith, J.M. y Szathmáry, E. 1995. *The Major Transitions in Evolution*. Freeman, Oxford.

- McCauley, D.E. y Taylor, D.R. 1997. Local population structure and sex ratio: evolution in gynodioecious plants. *Am. Nat.* 150: 406-419.
- McCauley, D.E. y Wade, M.J. 1980. Group selection: the genetic and demographic basis for the phenotypic differentiation of small populations of *Tribolium castaneum*. *Evolution* 34: 813-821.
- McCauley, D.E., Olson, M.S., Emery, S.N. y Taylor, D.R. 2000. Population structure influences sex ratio evolution in a gynodioecious plant. *Am. Nat.* 155: 814-819.
- McClintock, M.K. 1984. Group mating in the domestic rat as a context for sexual selection: Consequences for the analysis of sexual behavior and neuroendocrine responses. *Adv. Stud. Behav.* 14: 1-50.
- McIntire, E.J. y Fajardo, A. 2011. Facilitation within species: a possible origin of group-selected superorganisms. *Am. Nat.* 178: 88-97.
- Michod, R.E. 1999. *Darwinian Dynamics: Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Michod, R.E. 2007. Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 8613-8618.
- Michod, R.E. y Roze, D. 2001. Cooperation and conflict in the evolution of multicellularity. *Heredity* 86: 1-7.
- Mitri, S., Xavier, J. y Foster, K.R. 2011. Social evolution in multispecies biofilms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: S10839-S10846.
- Moorad, J.A. 2013a. A demographic transition altered the strength of selection for fitness and age-specific survival and fertility in a 19th century American population. *Evolution* 67: 1622-1634.
- Moorad, J.A. 2013b. Multi-level sexual selection: individual and family-level selection for mating success in a historical human population. *Evolution* 67: 1635-1648.
- Muir, W.M. 1996. Group selection for adaptation to multiple-hen cages: selection program and direct responses. *Poultry Sci.* 75: 447-458.
- Muir, W., Bijma, P. y Schinckel, A. 2013. Multilevel selection with kin and non-kin groups, experimental results with Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Evolution* 67: 1598-1606.
- Nadell, C.D., Xavier, J., Levin, S.A. y Foster, K.R. 2008. The evolution of quorum sensing in bacterial biofilms. *Plos Biol.* 6: e14.
- Nadell, C.D., Xavier, J. y Foster, K.R. 2009. The sociobiology of biofilms. *FEMS Microbiol. Rev.* 33: 206-224.
- Nadell, C.D., Drescher, K., Wingreen, N.S. y Bassler, B.L. 2015. Extracellular matrix structure governs invasion resistance in bacterial biofilms. *ISME J.* 9: 1700-1709.
- Nedelcu, A.M. y Michod, R.E. 2006. The evolutionary origin of an altruistic gene. *Mol. Biol. Evol.* 23: 1460-1464.
- Nowak, M.A. 2006. Five rules for the evolution of cooperation. *Science* 314: 1560-1563.
- Nowak, M.A. y Highfield, R. 2011. *SuperCooperators: Why We Need Each Other to Succeed*. Free Press, New York.
- Nowak, M.A., Tarnita, C.E. y Wilson, E.O. 2010. The evolution of eusociality. *Nature* 466: 1057-1062.
- Nowak, M.A., Tarnita, C.E. y Wilson, E.O. 2011. Nowak *et al.* reply. *Nature* 471: E9-E10.
- Okasha, S. 2004. Multi-level selection, covariance and contextual analysis. *Br. J. Philos. Sci.* 55: 481-504.
- Okasha, S. 2006. *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford Univ. Press, New York.
- Okasha, S. y Paternotte. 2012. Group adaptation, formal Darwinism and contextual analysis. *J. Evol. Biol.* 25: 1127-1139.
- Orgel, L.E. 2003. Some consequences of the RNA world hypothesis. *Origins Life Evol. B.* 33: 211-218.
- Pfister, C.A. y Hay, M.E. 1988. Associational plant refuges: convergent patterns in marine and terrestrial communities result from differing mechanisms. *Oecologia* 77: 118-129.
- Price, G.R. 1970. Selection and covariance. *Nature* 227: 520-521.
- Price, G.R. 1972. Extension of covariance selection mathematics. *Annu. Hum. Genet.* 35: 485-490.
- Pruitt, J.N. y Goodnight, C.J. 2014. Site-specific group selection drives locally adapted group compositions. *Nature* 514: 359-362.
- Queller, D.C., Foster, K.R., Fortunato, A. y Strassmann, J.E. 2003. Cooperation and conflict in the social amoeba, *Dictyostelium discoideum*, Pp. 173-200. *En: Kikuchi, T., Kubo, T. y Higashi, S. (Eds.) Social Insects and Sociogenetics*. Hokkaido Univ. Press, Sapporo.
- Rankin, D.J., López-Sepulcre, A., Foster, K.R. y Kokko, H. 2007. Species-level selection reduces selfishness through competitive exclusion. *J. Evol. Biol.* 20: 1459-1468.
- Ratcliff, W.C., Denison, R.F., Borrello, M. y Travisano, M. 2012. Experimental evolution of multicellularity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109: 1595-1600.
- Ratcliff, W.C., Herron, M.D., Howell, K., Pentz, J.T., Rosenzweig, F. y Travisano, M. 2013a. Experimental evolution of an alternating uni- and multicellular life cycle in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Nature Communications* 4: 2742.
- Ratcliff, W.C., Pentz, J.T. y Travisano, M. 2013b. Tempo and mode of multicellular adaptation in experimentally evolved *Saccharomyces cerevisiae*. *Evolution* 67: 1573-1581.
- Schamber, E.M. y Muir, W.M. 2001. Wright's Shifting Balance Theory of Evolution in

- artificial breeding programs: empirical testing using the model organism *Tribolium castaneum*. *J. Anim. Breed. Genet.* 118: 181-191.
- Searcy, C.A., Gray, L.N., Trenham, P.C. y Shaffer, H.B. 2014. Delayed life history effects, multilevel selection, and evolutionary trade-offs in the California tiger salamander. *Ecology* 95: 68-77.
- Simon, B., Fletcher, J.A. y Doebeli, M. 2013. Towards a general theory of group selection. *Evolution* 67: 1561-1572.
- Simpson, C. 2013. Species selection and the macroevolution of coral coloniality and photosymbiosis. *Evolution* 67: 1607-1621.
- Sober, E. y Wilson, D.S. 1998. *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Solis, S., Mendlinger, S. y Ward, D. 2002. Differentiation along a gradient of environmental productivity and predictability in populations of *Hordeum spontaneum* Koch: multilevel selection analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* 75: 313-318.
- Stevens, L., Goodnight, C.J. y Kalisz, S. 1995. Multilevel selection in natural populations of *Impatiens capensis*. *Am. Nat.* 145: 513-526.
- Swenson, W., Wilson, D.S. y Elias, R. 2000a. Artificial ecosystem selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 9110-9114.
- Swenson, W., Arendt, J. y Wilson, D.S. 2000b. Artificial selection of microbial ecosystems for 3-chloroaniline biodegradation. *Environm. Microbiol.* 2: 564-571.
- Szathmáry, E. 2015. Toward major evolutionary transitions theory 2.0. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 112: 10104-10111.
- Taylor, P.D., Wild, G. y Gardner, A. 2007. Direct fitness or inclusive fitness: how shall we model kin selection. *J. Evol. Biol.* 20: 301-309.
- Traulsen, A. y Nowak, M.A. 2006. Evolution of cooperation by multilevel selection. *P. Natl. Acad. Sci. USA*. 103: 10952-10955.
- Tsuji, K. 1995. Reproductive conflicts and levels of selection in the ant *Pristomyrmex pungens*: contextual analysis and partitioning of covariance. *Am. Nat.* 146: 586-607.
- Vedder, O., Bouwhuis, S. y Sheldon, B.C. 2014. The contribution of an avian top predator to selection in prey species. *J. Anim. Ecol.* 83: 99-106.
- Wade, M.J. 1976. Group selections among laboratory populations of *Tribolium*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 73: 4604-4607.
- Wade, M.J. 1977. An experimental study of group selection. *Evolution* 31: 134-153.
- Wade, M.J. 1978. A critical review of the models of group selection. *Q. Rev. Biol.* 53: 101-114.
- Wade, M.J. 1980. Group selection, population growth rate, and competitive ability in the flour beetles, *Tribolium* spp. *Ecology* 61: 1056-1064.
- Wade, M.J. 1982. Group selection: migration and the differentiation of small populations. *Evolution* 36: 949-961.
- Wade, M.J. 1985. Soft selection, hard selection, kin selection, and group selection. *Am. Nat.* 125: 61-73.
- Wade, M.J. 1987. An experimental study of the effect of group size on larval growth and survivorship in the imported willow leaf beetle, *Plagioderia versicolora* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environ. Entomol.* 16: 1082-1086.
- Wade, M.J. y McCauley, D.E. 1980. Group selection: the phenotypic and genotypic differentiation of small populations. *Evolution* 34: 799-812.
- Wade, M.J. y Goodnight, C.J. 1991. Wright's shifting balance theory: an experimental study. *Science* 253: 1015-1018.
- Wade, M.J. y Goodnight, C.J. 1998. Perspective: the theories of Fisher and Wright in the context of metapopulations: when nature does many small experiments. *Evolution* 52: 1537-1553.
- Weinberg, W. 1908. Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg* 64: 368-382.
- Weiner, J. y Freckleton, R.P. 2010. Constant final yield. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 173-192.
- Weiner, J., Andersen, S.B., Wille, W.K.M., Griepentrog, H.W. y Olsen, J.M. 2010. Evolutionary agroecology: the potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. *Evol. Appl.* 3: 473-479.
- Weinig, C., Johnston, J.A., Willis, C.G. y Maloof, J.N. 2007. Antagonistic multilevel selection on size and architecture in variable density settings. *Evolution* 61: 58-67.
- Weismann, A. 1902. *Vorträge über Deszendenztheorie: Gehalten an der Universität zu Freiburg im Breisgau*. Fischer, Jena.
- Weismann, A. 1903. *The Evolution Theory*. Edward Arnold, London.
- West, S.A., Griffin, A.S. y Gardner, A. 2007. Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *J. Evol. Biol.* 20: 415-432.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Wilson, D.S. 1975. A theory of group selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 72: 143-146.
- Wilson, D.S. 1983. The group selection controversy: history and current status. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 14: 159-187.
- Wilson, D.S. 2015. *Does Altruism Exist? Culture, Genes, and the Welfare of Others*. Yale Univ. Press, New Haven.

- Wilson, D.S. y Wilson, E.O. 2007. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *Q. Rev. Biol.* 82: 327-348.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Wilson, E.O. y Nowak, M.A. 2014. Natural selection drives the evolution of ant life cycles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111: 12585-12590.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 93-159.
- Wright, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution, Pp. 356-366. *En: Proceedings of the sixth international congress of genetics*. Brooklyn Botanic Garden, New York.
- Wright, S. 1945. Tempo and mode in evolution: A critical review. *Ecology* 26: 415-419.
- Wright, S. 1968. *Evolution and the Genetics of Populations, Vol. 1: Genetic and Biometric Foundations*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Wright, S. 1977. *Evolution and the Genetics of Populations, Vol. 3: Experimental Results and Evolutionary Deductions*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Wynne-Edwards, V.C. 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*. Oliver & Boyd, London.

- Xavier, J.B. y Foster, K.R. 2007. Cooperation and conflict in microbial biofilms. *P. Natl. Acad. Sci. USA*. 104: 876-881.
- Xavier, J.B., Martinez-Garcia, E. y Foster, K.R. 2009. Social evolution of spatial patterns in bacterial biofilms: when conflict drives disorder. *Am. Nat.* 174: 1-12.

Información del Autor

César Marín es Candidato a Doctor en el Doctorado en Ciencias mención Ecología y Evolución, de la Universidad Austral de Chile. Su tesis trata sobre los factores geológicos, biogeoquímicos, de ecología de comunidades y macro-evolutivos que gobiernan los procesos de meteorización biogénica por hongos micorrízicos en una cronosecuencia de la nor-Patagonia chilena. Así mismo, ha investigado sobre dinámicas de competencia malezas-cultivos, interacción ciencia-religión, diversidad filogenética y selección multinivel en plantas. Ha realizado sus investigaciones en la Universidad Jorge Tadeo Lozano (Colombia), Universidad Austral de Chile (Chile), Universidad de Copenhague (Dinamarca), Universidad de Hannover (Alemania) y Universidad de Tartu (Estonia).

El Paleoarte, entre arte público y cultura popular

Ángela D. Buscalioni

Departamento de Biología, Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, 28049, Madrid, España. Email: angela.delgado@uam.es

RESUMEN

El paleoarte se examina como práctica imbuida en las tradiciones científico-culturales, que ha progresado bajo el paraguas de la teoría de la evolución. Visto a través de sus páginas web y blogs, está formado por una comunidad singular y compleja donde confluyen paleontólogos, artistas y aficionados. Dado que se trata de una comunidad en auge, sus producciones no sólo se refieren a experiencias estéticas sobre los fósiles, sino que ha cautivado a un amplio espectro de seguidores creando nuevos imaginarios en la cultura popular sobre la evolución. El análisis de varias decenas de webs y blogs, han servido para explorar el “sitio”, “la comunidad” y las “representaciones” del paleoarte, permitiendo diferenciar dos vías de producción que repercuten: (1) en las raíces científico-culturales de la sociedad sobre la evolución (2) en la formación de una influyente y creativa comunidad de fans que bien puede concebirse como una muestra de cultura popular. *eVOLUCIÓN 10(2): 71-81 (2015)*.

Palabras Clave: Ilustración científica, Imaginarios evolutivos, Paleoartistas.

ABSTRACT

The palaeoart is examined as a practice imbued in the scientific and cultural traditions that has progressed under the umbrella of the theory of evolution. The palaeoart, seen through their websites and blogs, is constituted by a singular and complex community in which paleontologists, artists and fans intersect. Since this is a booming community, its productions become not only aesthetic experiences of the past, but it has captivated a wide spectrum of followers creating new imagery in the popular culture on evolution. The analysis of dozens of websites and blogs, have served to explore the "site", "community" and "representations" of the palaeoart allowing distinguish two production pathways that impact: (1) in the roots of the scientific culture of the society (2) in the formation of a powerful and creative community of fans (or freaks palaeoart) that is characteristic of the globalizing popular culture. *eVOLUCIÓN 10(1): 71-81 (2015)*.

Key Words: Scientific illustration, Evolutionary imaginaries, Paleoartists.

Introducción

A simple vista, un paleoartista es un ilustrador del pasado. Sin embargo, detrás del paleoarte hay un fuerte movimiento emergente que resulta ser muy prolífico en sus creaciones. Un claro exponente de la dimensión que el paleoarte ha adquirido son los cada vez más frecuentes premios convocados en Congresos y en prestigiosas revistas de Paleontología, así como su creciente oferta laboral en museos. Además, gran parte de su producción se muestra en la red, lo que ha permitido elaborar este ensayo, que se basa en el análisis de unas 50 páginas web y blogs. Los contenidos gráficos y textuales servirán para poner de manifiesto cuáles son las propiedades y facetas del paleoarte. La dinámica de su producción y consumo involucra a varios colectivos: paleontólogos, artistas y a quienes son sus fervientes consumidores, haciendo del paleoarte un peculiar movimiento cultural que, en su núcleo, busca hacer visible una naturaleza ya inexistente.

La voz *paleoarte* fue acuñada por Mark Hallett (1986), y se refiere a una práctica artística que en cierto modo puede considerarse informal, ya que no tiene un trasfondo teórico y adolece de objetivos explícitos que aclaren cuál es su cometido e ilustren el porqué de su realización. La mayor parte de los paleoartistas que encontramos en la web son aficionados que realizan su obra como *hobby*, aunque todos ellos tienen en común el echar mano de unos procedimientos gráficos y plásticos para elaborar una obra cuyo personaje central son los animales y plantas de un pasado perdido. La mayoría de las obras se representan en 2D, aunque el formato digital está en claro progreso, lo que permite producir nuevas obras a las que se añade la cualidad de ser en 3D. Los paleoartistas son claros seguidores de los debates científicos; todos intentan actualizar sus representaciones compitiendo por el último descubrimiento y las más modernas interpretaciones. Muchos se han convertido en virtuosos ejecutantes del conocimiento paleontológico, mientras que otros



Fig. 1. A) Ilustración sobre crustáceos del libro *A popular history of British Crustacea*, 1857, de la página web (<http://scientificillustration.tumblr.com>). **B)** Ilustración sobre pingüinos del género *Eudyptes* y *Megadyptes* de Martín Chávez (en Chávez-Hoffmaister et al. 2014).

usan sus destrezas procurando temáticas que evocan en sus representaciones el imaginario antropológico de lo natural (Durand 2004) jugando con la cultura y la psique de los animales.

El paleoarte, lo pretenda o no, se mira también en el espejo del arte. Un arte no concebido como de autor, ni que produce obras maestras del arte universal, sino vinculado a corrientes artísticas que se desenvuelven conscientes de los contextos sociales en que se producen, y donde lo visual se concibe como cultural. Estos movimientos que se enmarcan actualmente dentro del arte *relacional* pretenden anexar la experiencia artística a proyectos y acciones sociales más que a los espacios privados (Bourriaud 2002). Las diferencias entre las diversas perspectivas del arte relacional se han estipulado en base a la especificidad del sitio y a la estructura de la comunidad donde se desarrollan las experiencias artísticas y las motivaciones de la obra (Kwon 2004). Una de las corrientes derivadas del arte relacional es el arte *público* (Kwon 2004) que busca con sentido crítico la intervención artística en sitios públicos poco usuales o extraordinarios y que está abierto a cualquier tipo de formato y medios. De este modo, los proyectos catalogados como arte público van desde la mera introspección personal del artista hasta su compromiso activo con una idea o valor con la expectativa de motivar la participación de quienes lo aprecian y/o incidir en la transformación de la comunidad donde se ha introducido la experiencia. La clave del arte relacional requiere de una “acción-intención” donde lo visual es el medio para alcanzar un efecto de ruptura, de transgresión de un orden prefijado. El compromiso social caracteriza a otra de las vertientes del arte relacional, la denominada *cultura en acción* (Kwon 2004). En este caso el artista actúa como agente social desplazando el foco a la audiencia, al proceso en lugar de al objeto, y a la recepción en lugar de la producción.

Sus acciones buscan tener un efecto colectivo capaz de modificar las conexiones culturales preestablecidas.

Para poner en evidencia las trayectorias del paleoarte se relacionan los sitios donde se presentan sus producciones, con las comunidades involucradas, y los compromisos sociales de sus representaciones. Este ensayo defiende que el origen del paleoarte acontece en espacios públicos, en su caso los museos de ciencias. Se trata de un arte determinado por su finalidad práctica y no dirigido por un motivo puramente estético (precisamente esta es la definición que promovió la cultura griega para definir el arte plástico según Huizinga 2010). Por lo que el paleoarte se examina como ejemplo de arte realizado como práctica social imbuida en las tradiciones científico-culturales de lo que representa “lo natural”, que han crecido a lo largo de las diferentes corrientes promovidas por la ciencia de la biología. De este modo sirve para interpretar las posiciones que han mantenido los paleontólogos sobre el mundo del pasado, generando diferentes imaginarios evolutivos. Sin embargo, los paleoartistas, vistos a través de sus páginas web y blogs, son en la actualidad una comunidad singular y compleja. El nuevo espacio donde se desarrolla el movimiento utiliza lo visual como una cultura compartida y activa. Dado que se trata de una comunidad en auge (incluso en sociedades donde la ciencia no tiene gran presencia), el paleoarte ha convertido sus producciones no sólo en experiencias estéticas del pasado, sino que ha cautivado a un amplio espectro de personas en relación con sus prácticas y consumos, creando una nueva identidad propia de la cultura popular (Storey 2003). A pesar de que la mercantilización de objetos relacionados con fósiles es importante, no se abordan en este estudio los aspectos comerciales y su impacto social.

El sitio

Los paleoartistas desarrollan sus acciones en dos esferas principalmente. En los museos y en el universo digital. Lo que caracteriza a las acciones desarrolladas en los dos ámbitos es que ambos transcurren en escenarios públicos. En los museos se encuentran los colectivos más profesionalizados, que han sido contratados como ilustradores en el marco de los institutos de investigación o como museógrafos vinculados a exposiciones y proyectos. En cambio, en el mundo digital se generan webs personales o galerías digitales y abundan además blogs sobre naturaleza, evolución y educación. En esta esfera los colectivos de investigadores, estudiantes y fans son muy activos. Así pues, las acciones de los paleoartistas podría decirse que transcurren entre sitios específicos como los museos, y otros

menos específicos como podríamos catalogar a los blogs.

Los museos de ciencia aparentemente podrían ser entendidos como instituciones que muestran una cultura pragmática, como algo ya dado, hecho y definitivo, para transmitir una realidad construida. En cambio, históricamente progresaron asumiendo posturas sociales rompedoras. Cuando los museos de ciencias naturales asimilan el mensaje de la evolución a fines del siglo XIX, se transforman en espacios críticos. El activismo evolucionista de Ernst Haeckel en Jena (Alemania) aglutinaba un público cuyo lema era *per scientia ad justitiam*. Los principios de la evolución sirvieron para comprender lo que representaba la diversidad en la dinámica continua de la naturaleza. Ello supuso en ciertos ámbitos, por ejemplo en los estudios sobre sexualidad en humanos, el origen de la independencia de la ciencia de muchas reglas morales y prejuicios sociales (Steakly 1997). Con el legado americano de la democratización de los museos y sus bases participativas y didácticas a partir de 1870 (León 1995), los museos se esfuerzan por ser claros tanto en los criterios para conformar sus fondos como en lo que desean transmitir al público. Los murales sobre la paleodiversidad en el pasado de Rudolph F. Zallinger en el *Peabody Museum de la Universidad de Yale* (1943-47; peabody.yale.edu/collections/archives/zallinger-murals) y las derivaciones de los *stop-motion movies* de Ray Harryhausen (realizadas a partir de 1940), deberían ser comprendidos como arte público. Estas experiencias artísticas son proyectos dirigidos a la sociedad donde lo pasajero se convierte en una esencia de estas obras (particularidad que comparte con todo el arte relacional) y con la misma ciencia, que crece sustentada en un cuestionamiento permanente. Por ejemplo, el Museo de Ciencias Naturales de Los Ángeles en California alberga una importante colección de obras de paleoartistas que en la actualidad no están expuestas -a pesar de que

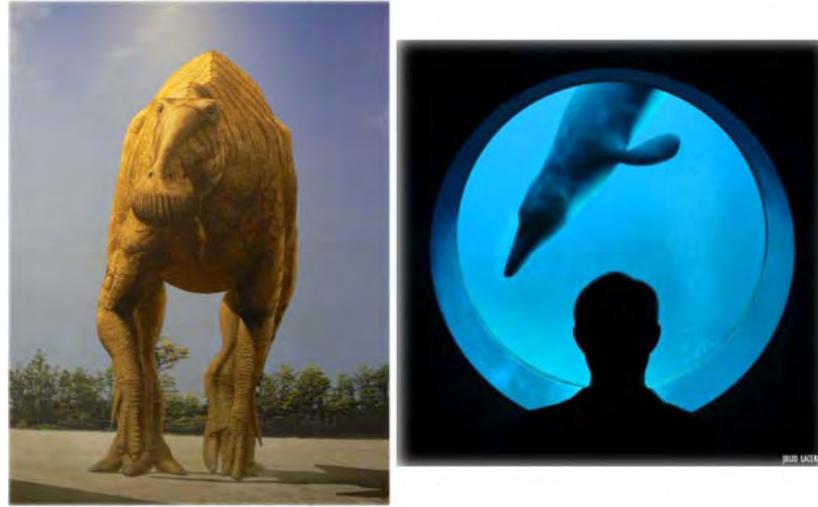


Fig. 2. A) Representación donde el espectador queda implícito en la obra y ocupa un punto de vista imposible, pues situado frente a un dinosaurio herbívoro que camina en solitario su punto de vista es casi frontal, de modo que para ver el lomo del animal el observador debería estar alzado (Panel del Dinosaur Hall, Natural History Museum, Los Angeles County, realizado por KBDA Co.) B) El punto de vista del observador tiene una posición explícita en la obra, y el autor juega con las sensaciones que se tienen en los acuarios modernos (de la serie *Acuarios* del paleoartista brasileño Julio Lacerda).

algunas constituyen un importante legado histórico como las obras de Charles Knight (1875-1905)- por resultar obsoletas, ya que el saber paleontológico ha superado lo que ahí se representa. Al igual que muchas obras catalogadas como arte público, las obras de paleoartistas surgen de propuestas y proyectos museográficos subvencionados que se someten a rigurosos procesos de selección y donde además del rigor científico se vigilan otros mensajes. Estos proyectos han de ser comprendidos por un gran público y no han de ser excesivamente explícitos o transgresores, para evitar conflictos con un determinado público, por ejemplo escolares o creacionistas. Tienen por tanto una función práctica cuyo diseño explica el saber científico del momento, mostrándose como un



Fig. 3. Fragmento del mural la Era de los Reptiles de Rudolph F. Zallinger en el Peabody Museum de la Universidad de Yale en paralelo con la reconstrucción de *Tyrannosaurus rex* por Mark Hallett en Natural History Museum Los Angeles County. Las reconstrucciones proyectan un imaginario sobre la evolución de un planeta exuberante y peligroso, con volcanes y marcado por la presencia de animales gigantes. Los dinosaurios y los reptiles voladores muestran sus adaptaciones corporales propicias para la defensa y ataque representadas por elementos óseos puntiagudos que destacan en la composición. Los volcanes, o los vientos y nubes representados sugieren que los animales corren un grave peligro aludiendo a la extinción finicretácica (véase también en este sentido archives.yalealumnimagazine.com/issues/2008_05/dinos.html).

resultado de la época en la que se realizaron, pero también relegan otras funciones con mayor compromiso social, que son más acordes al espíritu crítico de numerosos artistas plásticos en la actualidad.

La blogosfera, por su parte, abre más este sentido democratizador de la cultura. Las obras son, en tanto que arte público, expuestas en lugares de acceso abierto, fácilmente transitables para atraer y acoger al público en su día a día (Kwon 2004), pero en el caso de los blogs, y dado el formato de internet que construye una red de conexiones, las páginas adquieren así las propiedades de un *grafo*. En este sentido, se produce un curioso efecto en donde las representaciones originales procedentes de las páginas de los creadores se expanden en un número mayor de webs que actúan como conectores amplificando las representaciones originales. Como resultado de esto la participación se abre en diversas vías, pues ya no sólo se muestra la obra, sino que cada representación al multiplicarse se recontextualiza y se generan los más diversos debates. En la blogosfera encontramos páginas de autores que promueven sus creaciones y comentan sus experiencias estéticas, páginas de académicos y asociaciones profesionales a quienes anima la divulgación científica y su propia promoción, y páginas de fans del paleoarte donde predomina el sentido lúdico, el cual a veces combinan con intereses mercantilistas.

Las comunidades de y con paleoartistas

Los paleoartistas constituyen una comunidad que se ha reconocido por compartir un interés y una pasión común. En determinadas páginas web aparecen definidos como: “alguien que combina la paleontología, la arqueología y el arte, utilizando una aproximación científica”. Esta comunidad ha generado una red donde se interconectan páginas públicas y privadas. Proceden de países de todos los continentes (apenas en África) y se comunican bajo el paraguas que ofrece el manejo del medio digital. En esta comunidad confluyen artistas, colectivos científicos, aficionados, además de diseñadores-artistas que buscan en este tema un nuevo mercado, o familias que gustan de programar sus actividades en torno a la paleontología (*thebirdsandthepeas.blogspot*). En algunos foros se promueve a tal punto la pasión, que conduce a una emoción fanática y vehemente sobre el tema y que acaba por propiciar un saber *freak* (*paleofreak.blogalia.com*). Por ejemplo, *Julius T. Csotonyi* presenta su página como: “un blog de ciencia para no-científicos por un biólogo incoherente y paleoartista”. Este mosaico de actividades y actitudes ha desencadenado la creación de un nuevo término, *paleoimagería*

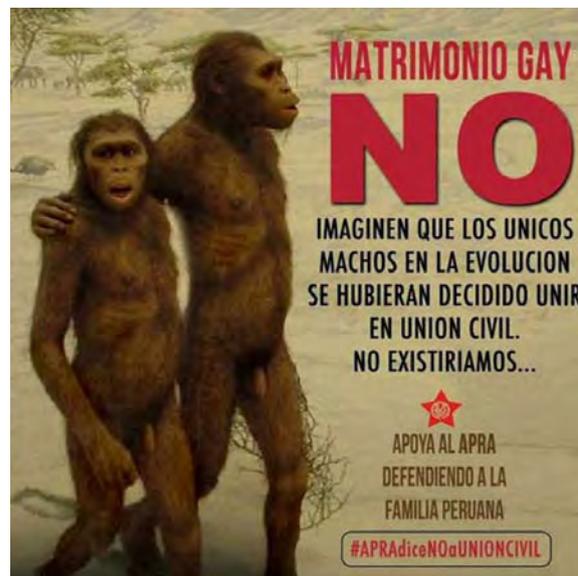


Fig. 4. Cartel contra el matrimonio gay que generó grandes polémicas en las redes sociales hasta que se eliminó (es-es.facebook.com/SOYAPRISTA)

(Debus y Debus 2011), que se distinguiría del paleoarte “fiel” que promueve el conocimiento de la paleontología.

El discurso en las webs de profesionales paleontólogos

El discurso de los blogs de profesionales de la paleontología instruye, ordena e incorpora opiniones valorativas de las representaciones artísticas. Estos blogs contienen temáticas sobre nuevos descubrimientos e interpretaciones de fósiles y también sobre la aplicación de la paleontología a otras actividades como el cine. Se presentan como discursos autorizados por contener voces de expertos. A partir del punto de vista, la actitud y los valores que introducen estos discursos autorizados, se intenta construir las bases para estructurar y conformar las áreas de conocimiento y sus prácticas (Martín-Rojo 1997).

Los discursos se presentan como observaciones neutrales sin un interés en particular, ni duda alguna acerca de sí mismos, que construyen una narración objetiva incluyendo una serie minuciosa de datos y detalles para legitimar su verosimilitud (Martín-Rojo 1997). Estos blogs con autoridad se convierten en “imprescindibles” pues son los que dictan “verdad” y se muestran en el colectivo de paleoartistas y fans como necesarios y útiles. Se convierten en una guía, un modelo, una ideología de cómo se debe ver, mirar e interpretar el objeto representado y también la propia naturaleza.

No es la primera vez, por cierto, que un diseño oficial de Jurassic Park presenta un terópodo con dentición de cocodrilo. Ya nos quejábamos de ello en [este post](#), acerca del poster de Jurassic Park 3D. Es algo que también se hizo en el King



Fig. 5. Montaje de Toys 'R' U.S. When dinosaurs ruled the earth, 1994-95, del plástico norteamericano Mark Dion (www.artcritical.com/2005/12/01/mark-dion/). Esta instalación se presenta como una exploración contundente y horrible de nuestra profunda adhesión a las simulaciones y la forma en que las simulaciones no reemplazan cosas o conceptos reales, pero son la única sustancia de nuestro conocimiento del pasado y, a menudo presente.

Kong de Peter Jackson, y que desde el punto de vista del diseño tiene mucho sentido: una dentición "desordenada" y con festoneado da un aspecto mucho más monstruoso a su portador. (dinosaurrenaissance.blogspot.com.es).

En las páginas web se aprecia una tendencia a objetivar el paleoarte por el colectivo de científicos y no por los propios creadores. Desde los colectivos profesionales se procura una definición de paleoarte que contenga los saberes precisos y se formalizan sus categorías (paleoartistry.webs.com; Witton et al. 2014; Ansón et al. 2015). Incluso al delimitar la actividad del paleoartista se diferencia entre: "los que investigan y los creativos" (Ansón et al. 2015). Aquí los discursos suelen inclinarse por el valor de la investigación, y es habitual que participen paleontólogos que son a la vez paleoartistas o artistas con amplios conocimientos científicos.

"Tenga en cuenta que la ciencia es un elemento central de esta definición: sin ella no hay paleoarte. Un contraejemplo popular es el reptil volador Pteranodon retratado con los dientes largos en la película Parque Jurásico III. Es una herejía para cualquier estudioso de estos animales, ya que de manera inequívoca, este animal extraordinario no tenía dientes", se puede leer en la página del paleontólogo brasileño Allexander Keller: Palearte dá vida aos dinosauros (cienciahoje.uol.com.br/colunas/cacadores-de-fosseis/paleoarte-da-vida-aos-dinossauros/).

Ciertos colectivos de paleontólogos, convencidos de su *status quo* ("sin ella no hay paleoarte") asumen, en cierta medida, que el científico dirige la mano del paleoartista y circunstancialmente en algunas producciones el

paleoartista no firma, o no se le otorga el debido reconocimiento. El proceso de objetivación establece un criterio entre lo correcto e incorrecto. Cuando un famoso paleontólogo como Paul Sereno opina que "*nadie pinta cielos o patrones corporales como A*" (paleoartistry.webs.com/1990s), no sólo se asume que es estéticamente bello, sino que además es científicamente correcto.

Con Mundo Jurásico a punto de comenzar y asaltar la taquilla además de la inteligencia de los paleontólogos de todo el mundo, parece conveniente echar un vistazo a qué hay de ciencia detrás de los animales que aparecen en la película, escribió Mark Witton, un paleontólogo y paleoartista británico (markwitton-com.blogspot.com.es/)

En estas páginas se aprecian también discursos de *deslindamiento* (según el término utilizado por Martín-Rojo 1997) marcados por lo que se considera no-científico. Destaca la denuncia del abuso reiterado de ciertas imágenes grotescas y el plagio (Witton et al. 2014). Por ejemplo, en determinadas páginas web se establece un ranquin de paleoartistas considerando incluso menciones de "castigo" (*dishonorable mentions*) al estimar que algunas producciones han sido de algún modo *plagiadas* (Witton et al. 2014).

Claro, la imitación es la adulación y todas esas tonterías, pero A y los otros artistas se sienten estafados porque B no tenía crédito o permiso. Estos problemas se presentan como menciones de deshonor en paleoartistry.webs.com.



Fig. 6. Obra del paleoartista Julio Lacerda titulada *Gay Dinosaurs*, dedicada al libro *All Yesterdays* de Conway et al. 2012. El paleoartista indica: me sentí obligado a participar. El concepto del libro es impresionante: temas especulativos que rodean animales extintos, desde la anatomía de los tejidos blandos a comportamientos inusuales, los cuales probablemente no llegaran a fosilizar.

Como consecuencia, comienza a haber una demanda en favor de la regulación de la profesión de paleoartista, así como el marco de sus producciones, en la defensa del “paleoarte original” con el lema de “accuracy, creativity and history” (Witton et al. 2014).

El discurso de paleoartistas y fans

Las definiciones que hacen ilustradores y paleoartistas de sus correspondientes trabajos y objetivos no son idénticas. Obviamente, ambos guardan relación, por ejemplo Mark Hallett (hallettpaleoart.com), basándose en la larga historia de las ilustraciones de animales del pasado (véase Witton et al. 2014 para una breve historia sobre la ilustración con fósiles), define paleoartista como un término acuñado para un ilustrador que investiga y recrea la vida del pasado. Los paleoartistas serían conocedores de la naturaleza viva que la reemplazan o imaginan apoyados en la paleontología, mientras que los ilustradores tienden a identificarse más como "naturalistas que observan directamente la naturaleza".

La ilustradora Tiffany Miller Russel se define como una artista de la vida salvaje e ilustradora de la historia natural. *Me recreo en lo único y en lo inusual y mi objetivo cuando creo es comunicar con mi manera de percibir esa excitación. Espero transmitir algo de la maravilla del mundo que nos circunda (paleo-arte-moderna.blogspot.com).*

El paleoartista Mauricio Antón subraya que el paleoarte es recrear la vida del pasado mediante imágenes. *Esto requiere una combinación de ciencia y arte para transmitir la información paleontológica disponible de un modo inmediatamente accesible para legos y especialistas (mauricioanton.wordpress.com).*

Frente a la imagen pasiva que se construye desde algunos discursos científicos, los paleoartistas buscan diferenciarse de ilustradores y de científicos enfatizando otras funciones como: educar, formar o comunicar. Matthew P. Martyniuk se define como uno ilustrador y **educador científico especializado** en aves Mesozoicas y en la evolución aviar (http://dinogoss.blogspot.com.es). Vistos con perspectiva histórica, se podría decir que los paleoartistas comenzaron siendo artesanos y actualmente son vistos como virtuosos que cuentan con las claves científicas para comunicar su saber a un público cada vez más extenso.

La ciencia puede informar al arte, dice Gurche. Cuando estoy trabajando (en la reconstrucción) de una cara, intentando aproximarme a la cara original, entonces si dispongo de más datos, me encuentro con mucha más seguridad. El arte puede ser de gran ayuda a la ciencia, sobre todo cuando permite a los

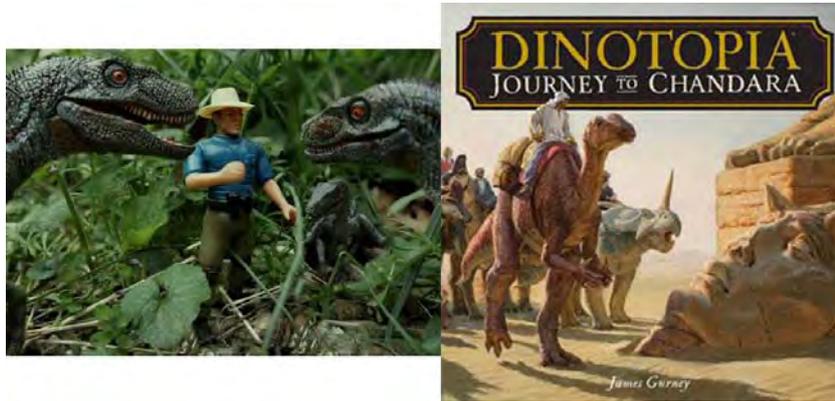


Fig. 7. A) Diorama del blog *Rick Raptor World*, donde el propio fan se incluye en la historia. B) Portada del libro de ficción *A Land apart from Time* de James Gurney donde los humanos son incorporados en la historia de los dinosaurios. En su diario ilustrado, el imaginario profesor Denison registra la arquitectura, la biología y la vida social de esta isla desconocida en detalle meticuloso. Él describe los criaderos donde los humanos se preocupan por los dinosaurios.

científicos visualizar sus descubrimientos (ithaca.com/John Gurche).

La relación entre el arte y la paleontología hace posible el proceso de difusión del conocimiento científico. El objetivo es crear un paleoarte no sólo restringido a crear reconstrucciones de cuerpos con entornos estrictamente fiables acordes a lo que afirman los paleontólogos, sino además realizar una nueva forma de difusión de la paleontología científica con menos rigidez en el estilo, donde lo artístico prevalezca sobre la información científica (paleo-arte-moderna.blogspot.com).

Los paleoartistas van adquiriendo una mayor diferenciación e independencia de la academia. Al deslindar sus actividades declaran tener sus propias percepciones de la vida en el pasado y proponen establecer un modo de participar y colaborar entre y con ellos. De hecho se acepta que sus especulaciones pueden resultar un acicate para los paleontólogos (Vidal y De Miguel 2015). El auge del paleoarte viene además apoyado por el seguimiento de un público que consume las obras pero que igualmente emite comentarios, textos e historias relacionadas. Algunas plataformas permiten subir obras de aficionados que las muestran a consumidores las observan o compran denotando que se está formando un colectivo poderoso de fans. La plataforma *Deviantart* se especializa en la exposición y el intercambio de temáticas “desviadas” de los estándares normalizados y académicos. Otras páginas como *paleofreak* o *feathernazi* podrían incluirse dentro de estos “discursos desviados” en cuanto que desarrollan no ya reproducciones literales basadas en el conocimiento científico, sino nuevas reelaboraciones contextualizadas en otros espacios. Este proceso incluye la creación de exorbitantes diseños a partir de abstracciones e idealizaciones de fósiles (*igaddict.com/paleoartists/*)



Fig. 8. Paisajes idílicos del paleoartista norteamericano Joe Tucciarone de la serie *Planetas y Reptiles*.

Las representaciones

Los paleoartistas al igual que los ilustradores científicos son colectivos preñados de asombro que necesitan mostrar las maravillas y el descubrimiento de objetos insólitos. Sin embargo, cabe en esta comparación establecer ciertas diferencias que en parte tienen una base histórica y en parte se deben a la génesis de ambos personajes: el ilustrador y el paleoartista.

Con la ilustración científica del siglo XVII se naturaliza todo lo que hasta entonces se había considerado insólito (la sofisticada boca de un insecto), vulgar (el esperma de mamíferos) e insignificante (las vellosidades de las patas de una cucaracha) (Daston 2012; Daston y Park 1998). Diría que los ilustradores científicos, tanto los previos como los modernos, persisten en recrear los objetos naturales o sus partes, concentrándose intensamente en cada detalle. Reproducir cada uno de los detalles singulares resulta ser importante para transmitir el todo, y cada parte se transforma en una verdad o es la clave de la organización corporal. Tal vez por esta razón en las ilustraciones científicas (muchas elaboradas por los propios científicos) se dibuja a los organismos con contornos limpios, sin fondo, en una posición propia para su estudio, mostrando la máxima información. En las representaciones de los ilustradores científicos los objetos se enfocan fuera de su espacio vital y de su tiempo, y se figuran como un ser en estado inmóvil. Las ilustraciones científicas plasman la importancia de lo particular, que precisamente radica en lo invariable del ser (lo que siempre va a definir a la especie porque le es esencial) (Fig. 1a). Otro ejemplo, basado en ilustraciones sobre el proceso evolutivo permite elucidar que también lo particular es importante para

relacionar un conjunto de especies (Fig. 1b). El ilustrador ha de resumir el esfuerzo del trabajo realizado por el científico.

En contraposición a la atención concentrada de los ilustradores científicos, los paleoartistas tendrían una atención obsesiva por dar vida a las plantas y animales del pasado. Si los ilustradores focalizaban lo inmóvil, los paleoartistas buscan activamente las claves para representar el “estar vivo” (*Where Art and Paleontology Intersect, Fossils Become Faces*, Titular del New York Times en 2009 sobre Viktor Deak, www.nytimes.com). En las obras de los paleoartistas cualquier organismo está ubicado en un espacio y un tiempo. Este juego con el espacio y el tiempo confiere a la obra un interés compositivo pues se establece una relación entre los organismos representados y de estos con el propio observador. Este sistema de relaciones es lo que caracteriza, desde mi punto de vista, al paleoarte y permite aproximarnos a sus representaciones comprendiendo mejor su sentido estético particular, arraigado en el amplio juego de posibilidades compositivas. Se toma una imagen de un tiempo y un espacio ya inexistentes, se muestra algo que no ha sido visto por nadie. La relación temporal entre la representación y el observador va incluso más allá de lo que R. Barthes (1989) sugiere al describir la fotografía, como la nostalgia y retórica de la muerte entre lo que aparece y ya no está. En el caso del paleoarte la añoranza no se debe a la muerte de los representados, sino a la propia existencia imposible del observador. El observador es consciente de que lo que aprecia nunca será visto en una naturaleza coetánea. Lo mismo sucede con la relación espacial entre los organismos representados y la perspectiva que adquiriría un observador hipotético de la escena (Fig. 2a). El juego de las relaciones espacio-temporales involucrando al observador es propio de una actitud artística, pero no se debe olvidar que se alcanza a través del virtuosismo de “dar vida” a animales y plantas que ya no existen y que se recrean imaginariamente.

Trayectorias del Paleoarte

Las manifestaciones gráficas que encontramos en lugares patrimoniales y museos, la dedicación de científicos y paleoartistas en clasificar y definir su trabajo, los concursos promovidos por colectivos profesionales, así como el número y la diversidad creciente de páginas web y blogs (50.000 entradas con la voz “paleoartist” y 194.000 con “paleoartista” en el buscador de Google), claramente revela que el paleoarte tiene un importante sentido cultural y social. El análisis planteado en este ensayo definiendo el “sitio”, “la comunidad” y las “representaciones”, muestra que el paleoarte pasa de ser una manifestación singular del arte público, nacido en los museos, a

formar parte de una cultura popular globalizada preocupada por la ciencia e inmersa en la teoría de la evolución. Con ello el paleoarte ha multiplicado sus funciones: divulgar, educar, formar, comunicar, recrear, comerciar, etc. En la práctica cada función muestra, construye y transforma los imaginarios sociales sobre la evolución, que inciden en (1) las raíces científico-culturales de lo que hemos aprendido sobre este tema y (2) en lo que imaginamos o deseamos que hubiese acontecido en el pasado. Ambos casos, “raíces” y “senderos” (*roots and routes*, según Storey 2004, 2010) exploran la formación de nuevos imaginarios. Las raíces que examinan el origen de los seres que incluyen al hombre, son cuestiones más cercanas al mundo científico, mientras que los senderos estimulan la creatividad de comunidades de fans del paleoarte en cuestiones que son más propias a las expresiones de una cultura popular globalizada (lo que se ha venido a llamar *paleoimaginaria*).

El paleoarte generado en sitios específicos como museos, libros y en ocasiones el propio cine, modifica las *raíces* científico-culturales de la evolución en las sociedades modernas. Este tipo de cultura científica resulta de una función guiada por los especialistas en paleontología. Sin embargo, lo académico no supone que lo que se muestra no esté sujeto a un contexto histórico-social que guarda relación con los paradigmas dominantes sobre el sentido de la diversidad en el pasado (Schnaith 2011). Cada una de las representaciones del paleoarte, al igual que sucede con los libros de texto de programas educativos, forman parte de la construcción de un imaginario colectivo sobre el evolucionismo (Guevara 2012) (Fig. 3a,b). Precisamente, la construcción de un imaginario es lo que provoca que estas representaciones del pasado actúen o impacten sobre el presente, como se muestra en el cartel de “Matrimonio Gay No”(Fig. 4). El cartel de APRA apela directamente a las raíces de la evolución humana para que, de un modo sarcástico, tengan influencia directa sobre el presente. Su elección se basa en el valor que tuvo la antropología del siglo XIX para mostrar la relación entre el comportamiento y el fenotipo, evidenciando que la ética y la estética iban juntas en la evolución humana (Vera 2012). Una moralidad disipada o perversa implicaba rasgos físicos desagradables. La génesis y modificación de este imaginario sobre las raíces de la evolución se amplifican en el marco de los medios de masas, como el cine. La propuesta de imaginarnos en un mundo pasado frente a animales hoy desconocidos (Fig. 2b), es uno de los grandes éxitos de Parque Jurásico, del director Stephen Spielberg.

El consumo y las producciones generadas por colectivos de fans o aficionados amplifican el número de *senderos* que exploran el pasado. Como se vio, estos se producen en la blogosfera,

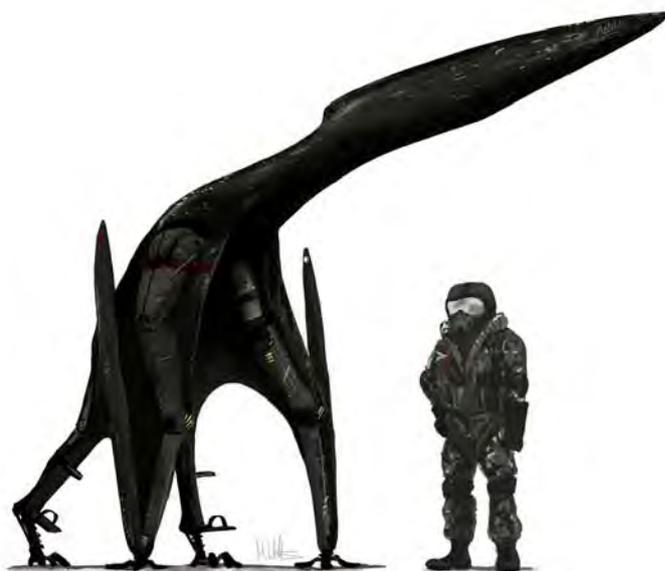


Fig. 9. Diseño de Mark Witton basado en la Pterosaurofilia. “Entre otras cosas, la biomecánica de pterosaurios podrían aplicarse a algunos grandes proyectos: el desarrollo de vehículos no tripulados - incluyendo algunos que pueden explorar otros planetas - y en desarrollo telas viento estable”.

un sitio definido como no específico. Estas condiciones, mucho más democratizadoras y abiertas, son las propicias para desarrollar acciones comprometidas como las que promueven los artistas enmarcados dentro del arte referencial de la cultura en acción. Un ejemplo paradigmático de ello es la obra del artista estadounidense Mark Dion (www.artdiscover.com/es/artistas/mark-dion-id657). Mientras que M. Dion es consciente de que estamos en un planeta en continuo cambio y expuesto a las interpretaciones sociales de la naturaleza y la mercantilización (Fig. 5), los paleoartistas en lugar de mostrar un compromiso con el mundo que estamos perdiendo, están más preocupados por el mundo perdido. Los aficionados, que forman una red en la blogosfera, no reclaman tampoco este tipo de compromisos reivindicadores; por el contrario, forman un colectivo cuyas actividades cumplen las características definidas por Henry Jenkins (1992) para la cultura popular promovida por fans. Este colectivo se dedica a discutir con otros aficionados y a generar obras o acciones creadas por y para ellos mismos. Jenkins defiende que el consumo de los fans es también creativo, y en su estudio sobre series de televisión destaca cómo ellos modifican el sentido de las series. Los fans del paleoarte, al igual que otros, son capaces de:

- 1) Recontextualizar los temas añadiendo nuevas explicaciones y tramas, que se alejan de la normatividad científica. Aquí podríamos incluir la verosimilitud de representaciones para sustentar opiniones sobre nuevos debates; por ejemplo la homosexualidad en animales (Fig. 6).
- 2) Redirigir los temas compositivos poniendo el énfasis en quienes suelen ser los protagonistas secundarios, por ejemplo poniendo el foco en los recién nacidos de animales gigantes.
- 3) Personalizar las historias, donde los fans se

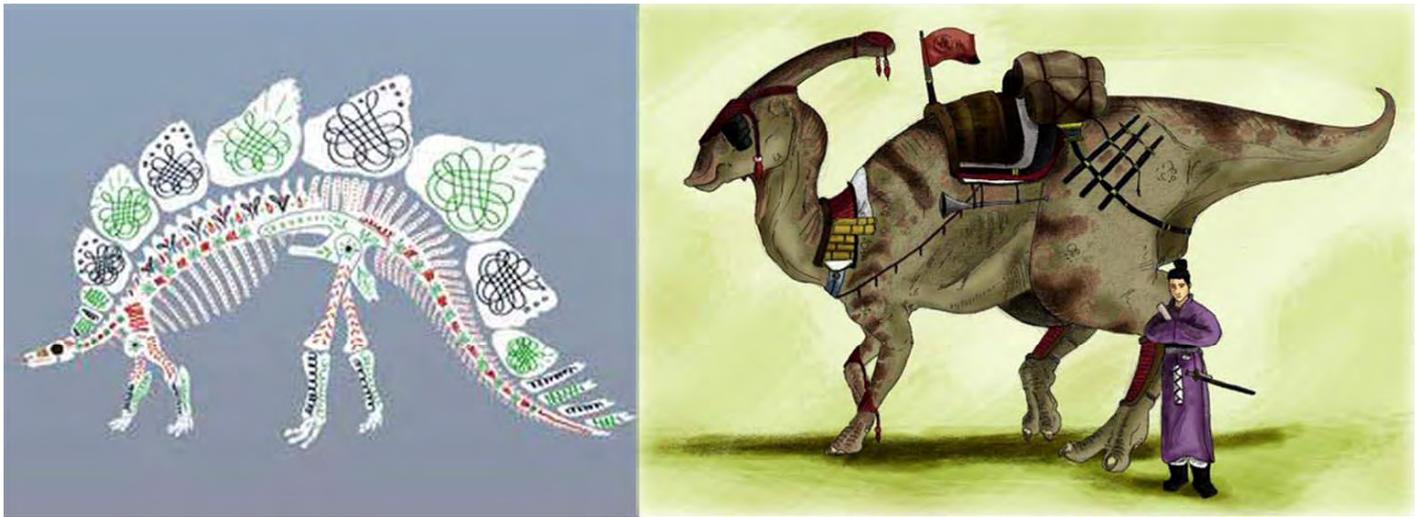


Fig. 10. A) Obra de la diseñadora mexicana Victoria Haf de los azúcares que se consumen para el día de muertos, un magnífico oxímoron para una artesanía popular. B) Dinosaurio con la estética de las ilustraciones japonesas del paleoartista Joshua Dunlop.

incluyen en las representaciones del pasado (Fig. 7a,b). 4) Intensificar las emociones con temas donde los animales se encuentran en paisajes idílicos, convertidos en postales (Fig. 8). 5) Dotar a los fósiles de cualidades humanas o transformarlos en artesanías o en biomáquinas (Figs. 9 y 10a,b).

En el paleoarte se imbrican tres colectivos: los especialistas de la paleontología, los artistas y los aficionados. Las relaciones que se establecen, como se muestra en este ensayo, son cada vez más complejas y han escapado del entorno académico a un mundo mediado por los medios de masas, especialmente internet. Algunos círculos profesionales reproducen el clásico y cansino debate entre lo que representa la cultura de élite-academicista y la popular (Storey 2004), señalando que la paleoimaginaria empobrece los contenidos de las representaciones (Witton et al 2014). Sin embargo, lo que defiende este ensayo es que el paleoarte es una representación estética con un sentido social. Sus repercusiones inciden en la génesis de imaginarios evolutivos, por lo que no su cometido no es exclusivamente ser fiel a detalles anatómicos, ecológicos y etológicos (siguiendo la definición de Ansón 2015) de animales y plantas, sino que su resultado incorpora un mensaje íntegro (Fig. 3), donde dichos detalles aparentemente objetivos forman parte de composiciones y estilos sujetos a los paradigmas dominantes del momento. La provisión de nuevas temáticas no depende exclusivamente de nuevos descubrimientos realizados por la ciencia, sino la ciencia, a su vez, está siendo inquirida con nuevas preguntas que surgen entre los paleoartistas y sus seguidores. Estos seguidores consiguen, de un modo creativo, apropiarse de los conocimientos científicos para conferirles un nuevo sentido. Los nuevos senderos explorados por los fans deben

motivarnos positivamente para implicarnos más activamente en la revisión y reflexión de los viejos y nuevos imaginarios evolutivos que preocupan y llegan a la sociedad.

Será necesario seguir profundizando en el conocimiento de estas formas de expresión, representación y difusión del paleoarte, y atrevernos a cuestionar nuestras posiciones ideológicas, no siempre reconocidas como tales, ya que tenemos la convicción de que se sostiene sobre pensamiento científico irrefutable, sobre verdades incuestionadas, sobre intuiciones que no requieren revisión, sobre un pensamiento que, a diferencia de su objeto, no pertenece ni al tiempo ni al espacio.

Agradecimientos

Este texto es el resultado del año sabático que la autora disfrutó en 2014 en la Universidad de Santa Bárbara, California (UCSB) y en el Natural History Museum of Los Ángeles County. La asistencia a las sesiones del curso de verano “Visual art as Culture”, impartidos por la Dra. Yumi Kinoshita y Jenalee Harmon en UCSB, fueron claves para plantear este ensayo. La autora está en deuda con la socióloga Cristina Santamarina, directora de CIMOP (Comunicación, Imagen y Opinión Pública) que iluminó el enfoque de este estudio y debatimos su contenido en los cafés de la plaza Manuel Becerra. Este texto lo ha enriquecido la artista Alicia de la Iglesia y la Dra. María Luisa de la Garza del CISMCA (San Cristobal de las Casas, Chiapas) fue esencial para clarificar algunas de las ideas propuestas sobre cultura popular. El proyecto CGL2013-42643 P y la relación de la autora con los museos de paleontología en Cuenca ha sido el estímulo final.

REFERENCIAS

- Ansón, M., Hernández-Fernández, M. y Saura Ramos, P.A. 2015. Paleoart: term and conditions (a survey among paleontologists). Current trends in paleontology and evolution. *XIII EJIP Conference Proceeding*: 28-34.
- Barthes, R. 1989 (1980). *La Cámara Lúcida. Nota sobre la Fotografía*. Paidós Comunicación. Barcelona, Buenos Aires, México.
- Bourriaud, N. 2002. *Postproduction. Culture as Screenplay: how Art Reprograms the World*. Lukas & Sternberg, New York.
- Conway, J., Kosemen, C.M. y Naish, D. 2012. *All Yesterdays*. Irregular books.
- Daston, L. 2012. *Breve Historia de la Atención Científica*. La Cifra Ed. México.
- Daston, L. y Park, K. 1998. *Wonders and the Order of Nature 1150-1750*. Zone Books, New York.
- Durand, G. 2004 (1992). *Las Estructuras Antropológicas del Imaginario*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Chávez Hoffmeister, M., Carrillo Briceño, J.D. y Nielsen, S.N. 2014. The evolution of seabirds in the Humboldt Current: new clues from the Pliocene of Central Chile. *PLoS ONE* 9(3): e90043. doi:10.1371/journal.pone.0090043
- Guevara Fefer, R. 2012. Sobre los primeros libros de texto de biología en la enseñanza secundaria y sus contenidos evolutivos. Pp: 21-38. En: Lizarraga X., Ponce de León, A; Vera Cortes, J.L. (Coord.). *Escenarios Evolucionistas. Encuentros, Contextos, Soliloquios...* Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Hallett, M. 1986. The scientific approach of the art of bringing dinosaurs back to life. Pp. 97-113. En: Czerkas, S.J. y Olson, E.C. (Eds.). *Dinosaurs Past and Present I*. Natural History Museum of Los Angeles Count in association with Univ. Washington Press.
- Huizinga, J. 2010 (1972). *Homo ludens*. Historia, Alianza/Emecé. Madrid. Buenos Aires.
- Jenkins, H. 1992. *Textual Poachers, Television Fans and Participatory Culture (Studies in Culture and Communication)*. Rourledge. New York.
- Kwon, M. 2004. One Place after another: site-specific art and locational Identity. Pp. 100-137. En: *From Site to Community in New Genre Public Art: the Case of Culture in Action*. MIT Press. Cambridge.
- Leon, A. 1995. *El Museo. Teoría, Praxis y Utopía*. Cuadernos Arte Cátedra, Madrid.
- Martín-Rojo, L. 1997. El orden social de los discursos. *Discurso*, Otoño 1996, Primavera 1997: 1-37.
- Schnaith, N. 2011. *Lo Visible y lo Invisible en la Imagen Fotográfica*. La Oficina Ed. Serie Bauhaus.
- Storey, J. 2003. *Inventing Popular Culture*. Blackwell Manifestos. Blackwell Pub., Oxford.
- Storey, J. 2010 (1996). *Cultural Studies and the Study of Popular Culture*. Third Edition: revised and expanded. Univ. Georgia Press.
- Steakly, J.D. 1997. Per Scientiam ad Justitiam: Magnus Hirschfeld and the sexual politics of innate homosexuality. Pp. 133-154. En: Vernon Rosario III (Ed.) *Science and Homosexualities*. Routledge. New York.
- Vera Cortés, J.L. 2012. Julia Pastrana, la mujer simio. Interpretaciones evolucionistas de la anomalía en el siglo XIX. Pp. 69-79. En: Lizarraga X., Ponce de León, A; Vera Cortes, J.L. (Coord.). *Escenarios Evolucionistas. Encuentros, Contextos, Soliloquios...* Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Vidal, D. y De Miguel Chavez, C. 2015. The scientific relevance of paleoimagery: popularizing and generating hypothesis on primeval worlds. Current trends Paleontology and Evolution. *XIII EJIP Conference Proceeding*: 253-254 pp
- Witton, M.P., Naish, D. y Conway, J. 2014. State of the Palaeoart. *Palaeontologia Electronica* Vol. 17, Issue 3; 5E: 10p; palaeo.electronica.org/content/2014/768-contributions-by-amateur-paleontologists.

APÉNDICE DE PÁGINAS WEBS Y BLOGS CONSULTADOS:

1.- Aplicaciones de diseños de animales

http://dbimaginarte.blogspot.com.es/2014_05_01_archive.html
<http://laurnie.tumblr.com/post/111624284654/heres-a-little-bird-pattern-starring-some-birdies>.

2.- Artistas en la naturaleza

<http://www.thisiscolossal.com/tags/nature/>
<http://artistsrespond.org/about/>
<http://shadowsonstone.blogspot.com/2009/07/sculpture-and-history-paleoartist.html>
<http://www.wildlifeinpaper.com/art.html>
<http://www.daynes.com/>

3.- Blogs de Fundaciones y profesionales paleontólogos

<http://fundaciondinosaurioscyl.blogspot.com.es/2015/03/un-antepasado-del-cocodrilo-fue-el.html>
<http://aragosaurus.com/paleoartistas>
<http://cienciahoje.uol.com.br/colunas/cacadores-de-fosseis/paleoarte-da-vida-aos-dinossauros/>
http://godzillin.blogspot.com.es/2009_07_01_archive.html
<http://jovenespaleoilustradores.blogspot.com.es>

<http://www.museodemiramar.com.ar/paleoargentina/artistas.htm>
<http://www.elojodedarwin.com/>
<http://www.elojodedarwin.com/wp-content/uploads/2014/06/homo.jpg>
<http://evolutionaryroutes.wordpress.com/>

4.-Catálogos de artistas

<http://paleoartistry.webs.com/2000s10s.htm>

5.-Congresos y Premios

http://bolsonweb.com.ar/diariobolson/detalle.php?id_noticia=4974
<http://www.acercaciencia.com/2013/07/20/primer-encuentro-de-paleoartistas-en-rio-negro-rio-negro-argentina/>
<http://www.fundaciondinosaurioscyl.com/>
<http://blogs.scientificamerican.com/tetrapod-zoology/the-events-of-tetzocon-2014/>

6.-Estudiantes

<http://elvinosaurio.blogspot.com.es/>
<http://koprolitos.blogspot.com.es/>
<http://www.rickraptorworld.com/>

7.- Freaks

<http://paleofreak.blogalia.com/historias/63227>
<http://feathernazis.deviantart.com/>
[http://maya-gaia.angelfire.com/\(Evolution & Involution\)](http://maya-gaia.angelfire.com/(Evolution%20&%20Involution))

8.- Galerías

<http://gonzalezaurus.deviantart.com/>
<http://www.deviantart.com/browse/all/>
<http://www.taringa.net/posts/info/3145077/Paleontologia-Paleoartistas.html>
<http://igaddict.com/paleoartists/>

9.-Ilustración científica

<http://scientificillustration.tumblr.com/>

10.- Paleoartistas

<http://www.mauricioanton.com/index.php/es/metodologie-e-investigacion>
<https://es-es.facebook.com/jagonzalez.fanpage>
<http://www.oocities.org/es/dinox203/gale2/dinos.htm>
<http://markwitton-com.blogspot.com.es/>
<http://paleontologia.ar.tripod.com/artistas.htm>
<http://thecasualpaleoartist.blogspot.com.es/>
<https://luisvrey.wordpress.com/>
<http://mpm.panaves.com/index.htm>
<http://www.hallettpaleoart.com/about.html>
<http://sciencebookaday.com/2015/05/02/the-artist-the-scientists-bringing-prehistory-to-life/>
<https://archosaurmusings.wordpress.com/category/palaeoart-2/page/4/>
<http://paleoimagery.blogspot.com.es/>

11.- Paginas familias y paleontología

<http://thebirdsandthepeas.blogspot.co.uk/2012/05/taeans-anmyondo-jurassic-park.html>

12.- Técnicas graficas

<http://www.rtve.es/noticias/20100511/paleoartistas-dibujantes-del-pasado/330841.shtml>
<http://www.anatomicalorigins.com/>

Información de la Autora

Angela D. Buscalioni es profesora de Paleontología en el Departamento de Biología, UAM. Especialista en Paleobiología, imparte asignaturas dedicadas a la Evolución, Sistemática y a la praxis en Paleontología. Actualmente es responsable del estudio interdisciplinar del proyecto que se desarrolla en el yacimiento de Las Hoyas (Cuenca).

Neuronas de Von Economo: un problema evolutivo entre mamíferos

Juan Pablo Berrocal Pozas

C/ Bravo Murillo 355-C, 2ºD 28020 (Madrid). Email: juanpberrocal@gmail.com

RESUMEN

La existencia de las Neuronas de Von Economo (VENs) en grupos de mamíferos tan alejados filogenéticamente como elefantes, ballenas o primates supone que su aparición bien se debe a una homología que implicaría la existencia de estas células ya en el antecesor común de todos los euterios o es fruto de la analogía, siendo por tanto una solución común a un mismo problema desde distintas vías. Es reseñable que este tipo neuronal está asociado a procesos de socialización, siendo todos los grupos que lo poseen de alta socialización, además de los de mayor grado de encefalización. Estos datos parecen presentar una nueva dicotomía: estas neuronas fomentan la socialización o la socialización y alta encefalización son la causa irremediable que desemboca en la aparición de estas neuronas. *eVOLUCIÓN* 10(2): 83-87 (2015).

Palabras Clave: Neuronas de Von Economo, VENs, Evolución, Filogenia, Mamíferos.

ABSTRACT

The existence of Von Economo Neurons (VENs) in mammalian groups phylogenetically as far as elephants, whales or primates means that the neurons can either be an homology implying the existence of VENs in a common ancestor of eutheria or an analogy, becoming a common solution for the same problem. Also, this cell type is associated with socialization. All of the groups showing VENs are highly social, and also have high cephalization levels. Thus a new question arises: do VENs select positively socialization, or are socialization and high cephalization the causes irremediably leading to the apparition of VENs? *eVOLUCIÓN* 10(1): 83-87 (2015).

Key Words: Von Economo Neurons, VENs, Evolution, Phylogeny, Mammals.

Historia y morfología de las neuronas de Von Economo

Implicadas en habilidades sociales y afectivas, y desencadenantes en los casos patológicos de un gran número de desórdenes mentales tales como esquizofrenia, autismo, demencia fronto-temporal, ansiedad (Allman et al. 2002) o alzheimer (Nimchinsky et al. 1995), las neuronas de von Economo (VENs) (Fig.1) cambiaron su nombre en respuesta a la proposición mantenida por Allman y otros en honor al que consideraron su principal descubridor, ya que las hasta entonces conocidas como células en huso compartían nombre con un tipo celular canceroso. (Allman et al. 2005)

Un grupo de *células ahusadas del giro cingular* *remarcablemente más grandes (dos o incluso tres veces mayores), que las otras de la capa V* (Betz 1881) es el primer apunte que se hace de las VENs, ya a finales del siglo XIX.

Años más tarde, próximo al fin del siglo XIX, en 1895, Carl Hammarberg bautizaría la capa V del giro central anterior del lóbulo frontal como *Spindelzellenschicht* (capa de las células en huso) por la presencia de este tipo celular.

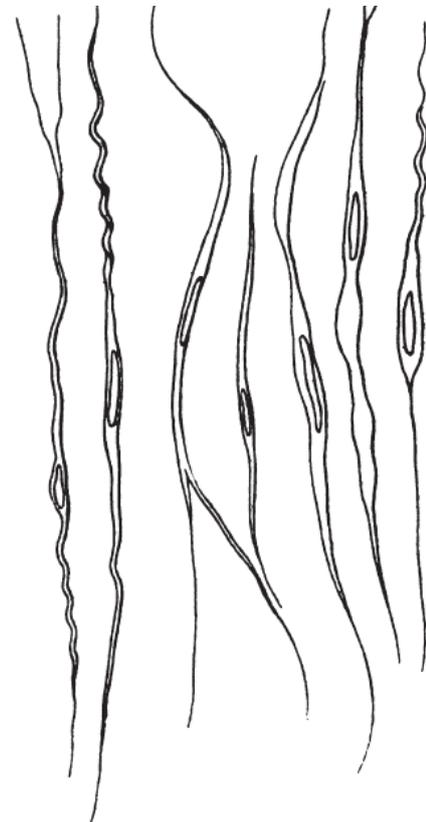


Fig. 1. Morfología de VEN tal y como las plasmó Von Economo (1926).

En su estudio histológico de la corteza cerebral, Ramón y Cajal (1900, 1904), si bien remite todo el reconocimiento a los dos autores que anteriormente habían mencionado su existencia, describe *células fusiformes gigantes* cuya ubicación parece exclusiva en las cortezas cingular e insular, excluyendo su aparición en los roedores y gatos que estudió.

En 1925 un atlas de la corteza cerebral en adultos titulado *Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen* ofrece una descripción tan somera como las aparecidas años antes: neuronas *especialmente elongadas y con forma de huso (...)* a las que nos referimos como *células de vara y de sacacorcho.(...)* y son *específicas de este área (cíngulo anterior), ya que no se encontraron en ninguna otra parte de toda la corteza, a excepción de la parte anterior del giro límbico* (Koskinas y Von Economo 1925).

Sin embargo su importancia radica en que se convertiría en el germen de un estudio posterior: al año siguiente el propio Von Economo publica el primer trabajo monográfico referente a estas neuronas. En el mismo explica que aunque ya las observara anteriormente, había supuesto que se trataba de un fenómeno patológico dado que los primeros sujetos estudiados sufrían de encefalitis letárgica y por su ausencia en la bibliografía disponible.

Aún cuando la descripción morfológica celular ofrecida sea apenas ampliada de la dada en el trabajo anterior, el aspecto realmente innovador de esta monografía es el intento de explicar la funcionalidad de la corteza insular con el que concluye apoyándose en la arquitectura citológica de la misma, y en especial en la aparición de estas neuronas fusiformes en ambas cortezas, ya que *la similitud estructural de las áreas del ínsula frontal muestra la posibilidad de encontrar una representación cerebral de los sistemas nerviosos autónomos o simpáticos* (Von Economo 1926).

La morfología de estas neuronas, aún siendo variada (Fig. 2), parece tener una relación estrecha con sus posibles funciones, ya que su tamaño cercano a cinco veces superior al resto de neuronas piramidales de la capa V sugiere una transmisión rápida de información a diversas regiones cerebrales (Pauc y Young 2009), lo que demostraría que las conclusiones de von Economo eran acertadas.

Filogenia

Tras la publicación de los resultados de Von Economo (1926), Rose (1927) cita su observación en la corteza cingular de chimpancés, no siendo así en la de los gatos que participaron en el mismo estudio.

Han sido diversos los autores que intermitentemente publicaron los avances obtenidos en el estudio de estas neuronas, cuya aparición se ob-

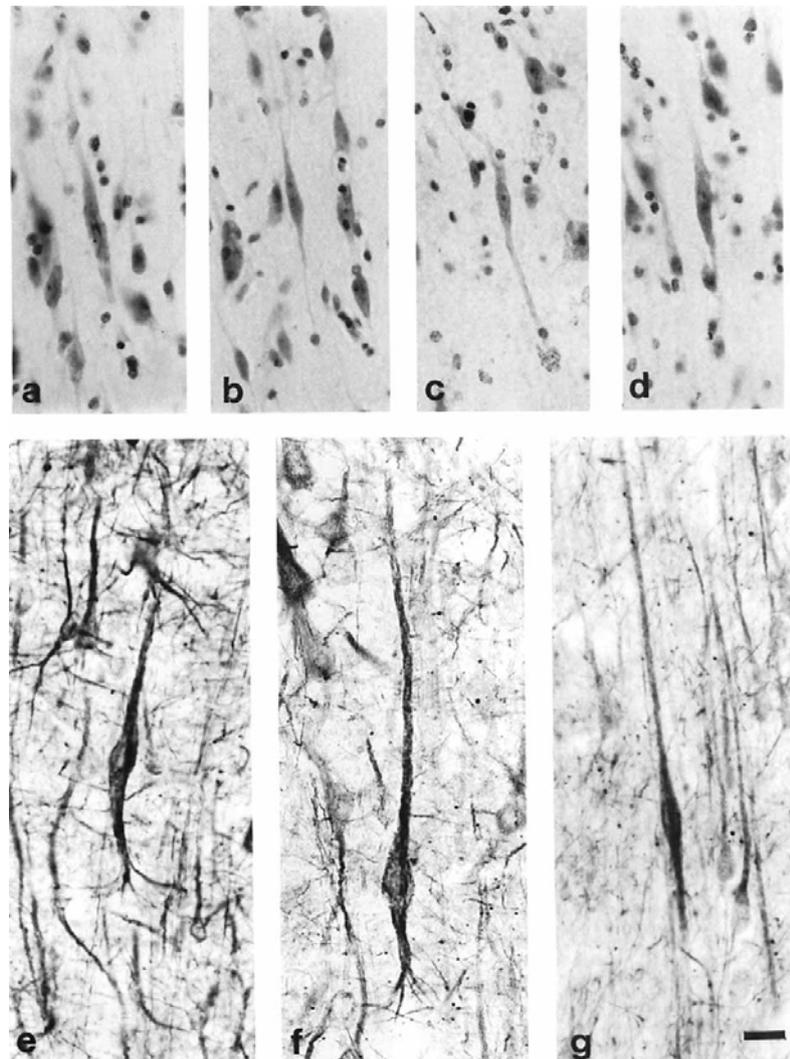


Fig. 2. Ejemplos de las diferentes morfologías adoptadas por las VENs, vistas con tinción de Nissl (a-d) y con tinción inmunohistoquímica del anticuerpo SMI32 (e-g). La barra de la escala es 25µm. (Nimchinsky et al. 1995).

serva en diferentes grupos de primates como póngidos y homínidos (Nimchinsky et al. 1999).

Pero la revolución en el ámbito evolutivo no llegaría hasta 2006, cuando se encontraron presentes en las cortezas del cíngulo anterior y de la ínsula frontal de varias especies de cetáceos (Hof y Van der Gutch 2006).

Tres años más tarde se ampliarían los grupos en los que se observaron VENs. En este caso serían elefantes, manatíes y un nuevo género cetáceo, el tursiops, los que engrosarían la lista de mamíferos poseedores de estas neuronas (Hakeem et al. 2009).

Cabe destacar que el cociente de encefalización (medida que correlaciona el tamaño cerebral y el corporal) de la mayoría de ellos son de los más altos entre los mamíferos (salvo en el caso de los manatíes), lo mismo que sus pesos cerebrales. Otra característica reseñable de muchas de estas especies es que muestran relaciones complejas entre los miembros de sus comunidades, lo cual

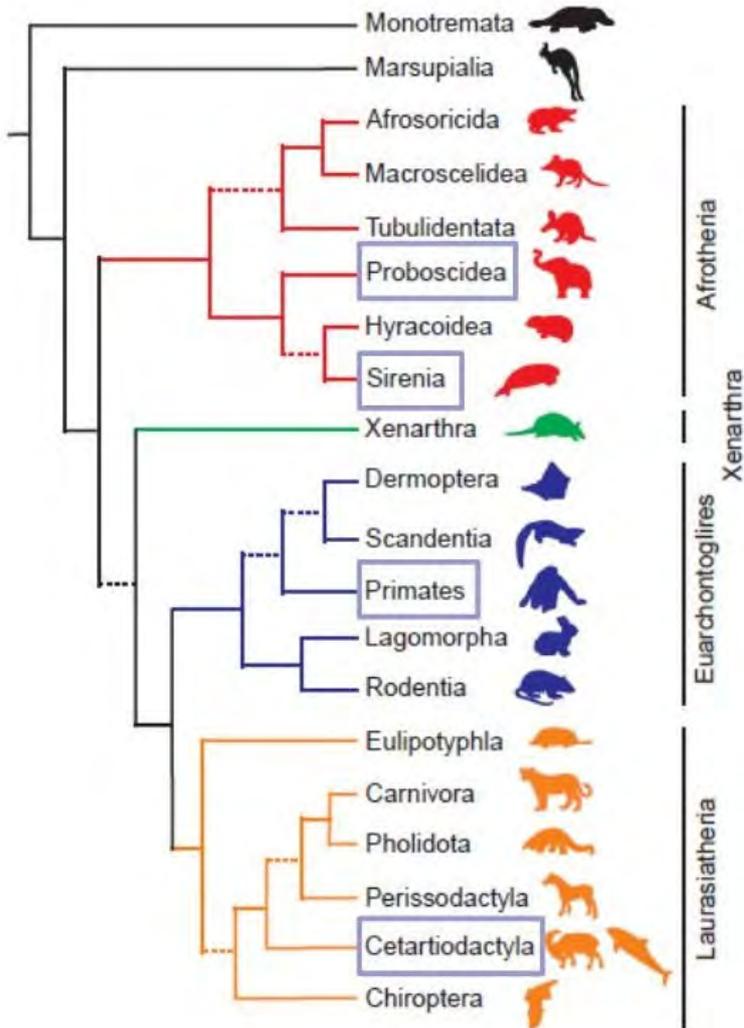


Fig. 3. Cladograma de los mamíferos. Los grupos encuadrados en morado representan aquellos en los que se han observado VENs. Es remarcable la distancia entre los grupos encuadrados, ya que el antecesor común de proboscidos y cetáceos se remonta al antecesor común de los euterios (modificado de Springer et al. 2004).

se podría traducir como un alto nivel de socialización.

Sin embargo el cladograma molecular de los mamíferos (Fig. 3) muestra que todos estos grupos están muy alejados filogenéticamente lo que plantea un interrogante fundamental: ¿el origen de las VENs es fruto de un proceso convergente o se trata de un carácter primigenio que han perdido gran número de las especies de mamíferos actuales?

Si la cuestión se explica considerando estas neuronas como homólogas, se asume que si bien no es indispensable que el antecesor común de todos los euterios las poseyera, sí tendría en lo más hondo de su esencia las instrucciones necesarias para su formación. De esta forma, la información genética necesaria para la codificación de estas neuronas se mantendría en el genoma de todos los miembros descendientes de ese antecesor común, si bien pasaría a formar parte de la región no codificante del genoma de

aquellos grupos que no presentan VENs. Esto supondría la posible existencia de marcadores que indicaran su reincorporación a la parte del genoma que sí materializa la información que codifica en aquellas especies que las presentan.

Por el contrario, si es la analogía la razón desencadenante de esa separación filogenética de los grupos que tienen este tipo celular, se estaría afirmando la aparición de VENs en distintos momentos de la historia de los mamíferos, de forma totalmente independiente.

A la hora de analizar cuál de las dos perspectivas parece más cercana a la correcta, se ha tenido en cuenta el hecho de que aún cuando sean cerca de un cuarto los grupos en los que se han encontrado estas neuronas (cuatro de diecisiete en euterios), son sólo especies concretas de las que los componen en las que aparecen (por ejemplo, en el caso de los primates, de las aproximadamente 250 especies consideradas actualmente, suponen cerca del 2% las especies en las que se han observado VENs). Este dato resulta significativo, pues convierte la homología en una solución altamente compleja dada la gran cantidad de saltos evolutivos que conllevaría, valorándose la complejidad en este marco en función del número de pasos necesarios para la realización de un proceso.

Causas o efectos

El gran tamaño de cerebro, el alto grado de encefalización y las complejas relaciones sociales que mantienen los miembros de las comunidades de la mayor parte de las especies en las que se han observado VENs, hace que manteniendo la tesis de la convergencia como origen de las VENs, surja un nuevo interrogante: ¿son estas características producto o causa de las VENs?

Allman y otros restaron importancia al grado de cefalización, resaltando sin embargo que el factor clave en su opinión es el peso cerebral en sí, no dependiendo de la relación existente entre el mismo y el cuerpo del animal. En la figura 4 se exponen gráficamente los datos obtenidos por este grupo de investigadores, observándose que son las especies con pesos reales de cerebro en aquellas en las que emergen las VENs, no observándose en especies con pesos relativos más altos pero pesos reales inferiores (Allman et al 2010).

Los resultados de dicho estudio permiten desechar la encefalización como factor a investigar en el desarrollo de las VENs, quedando de esta forma exclusivamente el tamaño cerebral y el comportamiento como fuentes de análisis de su aparición.

Sin embargo, el conocimiento actual no es capaz de determinar cual de estos dos factores es causa y cual consecuencia. A este respecto, un aumento de las investigaciones en mamíferos con

tamaños cerebrales altos, como jirafas o hipopótamos permitiría un nuevo enfoque, ya que en la opinión de Hakeem y otros (2009), el hecho de observar VENs en estas especies sugeriría que existe un umbral del peso cerebral que obliga a la aparición de este tipo celular, mientras que en el caso contrario resultaría el comportamiento de factor decisivo que implique el desarrollo de VENs, siendo el aumento de complejidad de las relaciones entre los miembros de la comunidad el objetivo primordial de estas neuronas.

Conclusiones y perspectiva de futuro

Aunque fueran citadas por primera vez hace más de un siglo, las VENs aún siguen siendo un misterio. Su morfología característica parece ser que las convierte en neuronas cuyas funciones son relativas a la transmisión de información rápidamente entre diferentes zonas del cerebro implicándose así en distintos procesos como autoconciencia y relaciones sociales, y cuyas patologías asociadas son tan diversas como autismo, demencia (Allman et al. 2002) o Alzheimer (Nimchinsky et al. 1995).

Su aparición en grupos tan alejados como elefantes, ballenas o humanos plantea la duda de un origen común frente a su aparición en distintos momentos de la historia, pero tal y como manifestara Ockham, *numquam ponenda est pluralitas sine necessitate* (no debe suponerse una pluralidad si no existe necesidad) (Ockham 1495). Este principio de parsimonia se ha tenido en cuenta a la hora de decantarse por la analogía como fuente de la aparición de las VENs frente a un proceso de homología que implicaría la pérdida de las mismas en la mayoría de especies de euterios, suponiendo por tanto un salto evolutivo por cada una de las especies que no lo poseen, aunque no se trate de una afirmación concluyente. Profundizar en el estudio de marcadores que mostrasen la reincorporación a la parte codificante del genoma de la información genética implicada en su formación podría permitir aseverar con un mayor grado de seguridad cual ha sido el proceso de aparición de estas neuronas.

Al observar las especies en las que aparecen estas neuronas, aflora un patrón común a todas ellas: grandes tamaños cerebrales y comportamientos sociales complejos, lo cual obliga al planteamiento de la cuestión siguiente: ¿cuál de estos factores predomina en el desarrollo de las VENs? Los datos actuales no permiten responder ahora esta pregunta, ya que se convierte en una necesidad inexorable la búsqueda de VENs en otras especies de mamíferos con altos pesos cerebrales y cuyos comportamientos sociales sean más simples, como en el caso de jirafas e hipopótamos, propuesta fomentada por Hakeem y otros (2009).

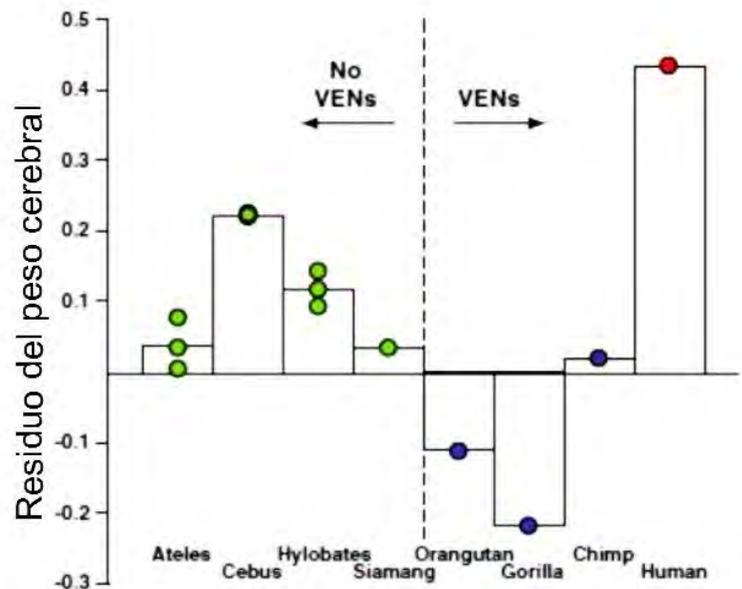


Fig. 4. El residuo resultante de la realización de una regresión lineal de mínimos cuadrados del peso cerebral respecto del peso del cuerpo se muestra en esta figura. El significado del residuo es la distancia a la que se encuentra cada especie de la recta de regresión dada. Nótese que las especies que no poseen VENs tienen pesos cerebrales inferiores a 150 gramos, mientras que aquellas que sí, aún teniendo coeficientes de encefalización menores, como en el caso del gorila, tienen un peso cerebral mayor (Allman et al.2010).

La aparición de VENs en estos mamíferos sugeriría por tanto que existe un umbral al tamaño del cerebro a partir del cual se desarrollan estas neuronas. En caso contrario estas neuronas resultarían una solución evolutiva que fomentara comportamientos sociales complejos.

Es por tanto obligado un estudio profundo de estas neuronas en busca de la cuna del comportamiento de los animales altamente sociales, y por ende de los humanos. Quizá estas células sean el sustrato que ha permitido la aparición de cada una de las sociedades humanas. Sólo estudios futuros podrán determinarlo.

Agradecimientos

El autor agradece al profesor M. Martín-Loeches por descubrirle estas neuronas; y a M.A. Pozas Rojas, J. Martín, D. Sagiúes Pastor y un revisor anónimo por las sugerencias y correcciones realizadas.

REFERENCIAS

Allman, J., Hakeem, A. y Watson, K. (2002). Book review: Two phylogenetic specializations in the human brain. *The Neuroscientist* 8: 335-346.

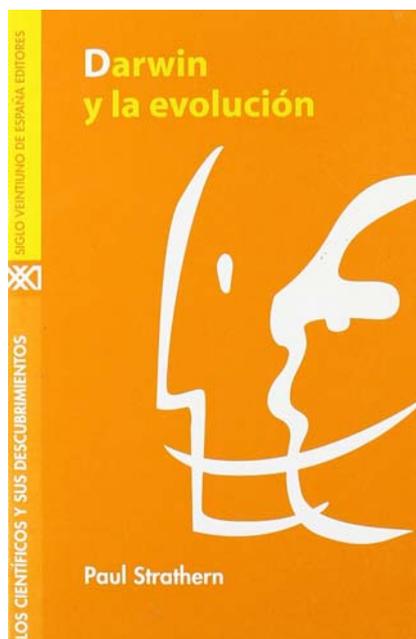
- Allman, J.M., Watson, K.K., Tetreault, N.A. y Hakeem, A.Y. (2005). Intuition and autism: a possible role for Von Economo neurons. *Trends Cogn. Sci.* 9: 367-373.
- Allman, J.M., Tetreault, N.A., Hakeem, A.Y., Manaye, K.F., Semendeferi, K., Erwin, J. M. y Hof, P.R. (2010). The von Economo neurons in frontoinsular and anterior cingulate cortex in great apes and humans. *Brain Struct. Funct.* 214: 495-517.
- Betz, W. (1881). Ueber die feinere Structur der Gehirnrinde des Menschen. *Zentralbl Med Wiss* 19:193-195.
- Economo, C.V. (1926). Eine neue Art Spezialzellen des Lobus cinguli und Lobus insulae. *Zeitschrift für die gesamte Neurologie und Psychiatrie* 100: 706-712.
- Economo, C.V. y Koskinas, G.N. (1925). *Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des Erwachsenen Menschen*. J. Springer.
- Hakeem, A.Y., Sherwood, C.C., Bonar, C.J., Butti, C., Hof, P.R. y Allman, J.M. (2009). Von Economo neurons in the elephant brain. *The Anatomical Record* 292: 242-248.
- Hof, P.R. y Van der Gucht, E. (2007). Structure of the cerebral cortex of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae* (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae). *The Anatomical Record* 290: 1-31.
- Nimchinsky, E.A., Vogt, B.A., Morrison, J.H. Hof, P.R. (1995). Spindle neurons of the human anterior cingul. Ate cortex. *Journal of Comp. Neurol.* 355: 27-37.
- Nimchinsky, E.A., Gilissen, E., Allman, J.M., Perl, D.P., Erwin, J.M. y Hof, P.R. (1999). A neuronal morphologic type unique to humans and great apes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 5268-5273.
- Ockham, W. (1495). *Quaestiones et Decisiones in Quattuor Libros Sententiarum Petri Lombardi*. Lugduni Batavorum, Lyon, France, 1495.
- Pauc, R. Y Young, A. (2009). The history of von Economo neurons (VENs) and their possible role in neurodevelopmental/neuropsychiatric disorders: a literature review. *Clinical Chiropractic* 12: 101-108.
- Ramón y Cajal, S. (1900). Studies on the human cerebral cortex III: structure of the acoustic cortex. *Revista Trimestral Micrográfica* 5: 129-183.
- Ramón y Cajal, S. (1904). *Textura del Sistema Nervioso del Hombre y de los Vertebrados (Vol. 2)*. Nicolas Moya, Madrid.
- Rose, M. (1927). Gyrus limbicus anterior und Regio retrosplenialis (Cortex holoprototychoch quinquestratificatus). Vergleichende Architektonik bei Tier und Mensch. *J. Psychol. Neurol.* 35: 173.
- Seeley, W.W., Merkle, F.T., Gaus, S.E., Allman, J.M., Hof, P.R. y Economo, C.V. (2012). Distinctive neurons of the anterior cingulate and frontoinsular cortex: a historical perspective. *Cerebral Cortex* 22: 245-250.
- Springer, M.S., Stanhope, M.J., Madsen, O. y de Jong, W.W. (2004). Molecules consolidate the placental mammal tree. *Trends Ecol. Evol.* 19: 430-438.

Información del Autor

Juan Pablo Berrocal Pozas es Licenciado en Biología por la Universidad Autónoma de Madrid. Actualmente es estudiante de Físicas por la UNED y Doctorando bajo la dirección de E. Moreno-Eiris y A. Perejón en el departamento de Paleontología por la Universidad Complutense de Madrid. Son varios los años que ha dedicado a la labor docente en distintos centros.

COMENTARIOS DE LIBROS

Darwin para todos los públicos. Un comentario a dos libros sobre la vida y obra de Charles Darwin



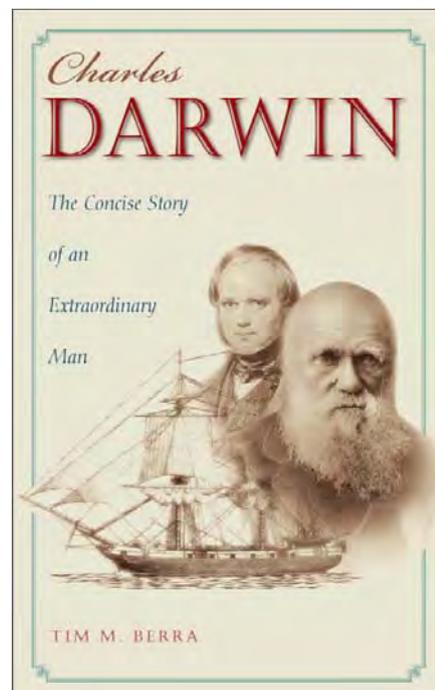
"DARWIN Y LA EVOLUCIÓN"

de Paul Strathern

Siglo XXI, Madrid, 2001.

"CHARLES DARWIN. THE CONCISE STORY OF AN EXTRAORDINARY MAN"

de Tim M. Berra

Johns Hopkins Univ. Press,
Baltimore 2009.

Comentados por

José Antonio González Oreja

Departamento de Ciencias Biológicas.

Universidad Popular Autónoma del Estado de Puebla. UPAEP

Puebla, México.

Email: joseantonio.gonzalez@upaep.mx

jgonzorj@hotmail.com

Pensaba que había sido en algún ensayo, o reseña, escrito por el eminente genetista y biólogo evolutivo John Maynard Smith (fallecido en 2004) donde yo había leído por primera vez algo sobre la así llamada "Industria Darwin", o quizás mejor "Factoría Darwin"; pero, aunque he buscado la cita (Maynard Smith 1989), no la he encontrado. Lo que sí he encontrado es que Maura C. Flannery publicó un artículo con ese nombre, *The Darwin Industry*, haciendo referencia a la cantidad de publicaciones existentes sobre la vida, obra (y milagros, me atrevería a decir) de Charles Darwin. Flannery (2006) señala que el término tiene cierta connotación peyorativa, como si la cosa se hubiera salido de madre, y se estuvieran publicando obras sobre aspectos cada vez menos importantes acerca de Darwin. Quizás paradójicamente, aunque los puntos esenciales sobre la biografía de Darwin se conocen bien, queda, al parecer, aún mucho que aprender.

Este verano, a ratos perdidos, he leído dos obras "menores" que pueden añadirse, sin duda, a la Factoría Darwin. Se trata de dos libros que están dirigidos a públicos muy diferentes. El primero, "Darwin y la Evolución", es un librito escrito por Paul Strathern. Forma parte de la Colección "Los científicos y sus descubrimientos", que está orientada a jóvenes lectores, digamos entre los 14 y los 16 años, y que reúne una serie de títulos de divulgación de la ciencia, escritos por Strathern en solitario o en colaboración con otros autores, dirigidos principalmente al público lego en la materia. Y que también puede leerse por quien ya esté más

familiarizado con el tema en cuestión... siempre que tenga unas pocas horas libres para hacerlo (yo lo terminé "de jalón", como dirían mis amigos mexicanos: de una sola vez).

Este librito de Strathern, bien traducido al español por Antón Corriente, hace un resumen rápido de algunos pasajes de la biografía de Darwin, por lo demás bien conocidos entre los historiadores de Darwin y los lectores de otras obras de la Factoría... Incluye algunos momentos ligeramente más jugosos sobre la familia Darwin, como el abuelo Erasmus, que avanzó en forma poética algunas ideas relacionadas con la evolución del mundo natural; o el padre Robert, "un hombre que aspiraba a la mediocridad y que habría de convertirla en el logro de su vida", lo que no está nada mal si tenemos en cuenta que medía casi 1.90 y que pesaba unos 152 kilos, "hasta el momento en que, harto ya, dejó de consultar la balanza".



Paul Strathern

Presta atención a algunos aspectos sobre la personalidad de Darwin que aún no están del todo claros, como la formidable (*sic*) hipocondría que mostró a lo largo de toda su vida, probablemente agravada desde su viaje por Argentina por el mal de Chagas, transmitido por la picadura de la vinchuca (*Triatoma infestans*: un insecto hematófago, vector del protozoo parásito *Tripanosoma cruzi*). Tanto es así que casi la totalidad del texto de Strathern aparece dentro de un largo capítulo que lleva por título "La supervivencia del menos apto": el propio Darwin, se entiende.

Algo más interesante me parece el libro de Strathern cuando compara algunos aspectos psicológicamente llamativos de la vida de Darwin (i.e., su comportamiento trastornado bajo la enorme presión de cuándo y cómo dar a conocer la Teoría de la Evolución por Selección Natural) con la doble personalidad del Doctor Jekyll y Mr. Hyde, el famoso personaje de Robert Louis Stevenson: "En público, el respetable Jekyll era un impecable caballero victoriano, mientras en secreto Hyde degustaba su embriagadora poción de ideas blasfemas, desgarrando los cimientos mismos de todo lo sagrado". Pues, en efecto, "Las implicaciones eran tremebundas... La singularidad de los seres humanos, el alma, el lugar de la humanidad como joya y fin de la Creación, ¿dónde iban a parar estos artículos de fe victorianos?"

Resume también algunas ideas sobre la Teoría de la Evolución por Selección Natural, publicada finalmente por Darwin, y muestra una galería de personajes que marcaron el desarrollo de sus ideas desde antes del viaje a bordo del HMS Beagle, en el que se embarcó con tan sólo 22 años (aproximadamente la edad de mis alumnos, lo que no deja de asombrarme siempre que pienso en ello...), pasando por la ponderación racional de los pros y los contras del matrimonio con su prima carnal Emma Wedgwood, hasta su muerte a los 73 años. Y poco más.

El libro se cierra con "Algunos datos y curiosidades". Y entre estas curiosidades hay una cita de un tal John Mandeville (admito mi ignorancia cuando digo que no sé de quién se trata, si no es el peregrino imaginario de los "Viajes de Juan de Mandeville") que no me resisto a incluir aquí: "La evolución es un proceso esencialmente caprichoso, que permite generosamente la supervivencia de creacionistas, astrólogos e incluso meteorólogos". Sea, Strathern.

El otro libro que quiero reseñar aquí es "*Charles Darwin. The Concise Story of an Extraordinary Man*", pulcramente escrito por Tim Berra, quien es Profesor emérito de Evolución, Ecología y Biología de Organismos en la Ohio State University. La producción bibliográfica del Prof. Berra incluye, entre otros títulos, *Evolution and the Myth of Creationism* (de 1990), libro que leí y consulté ocasionalmente años atrás, cuando fui profesor de Biología Evolutiva en la Universidad de las Américas Puebla (México). Por cierto que el Prof. Berra tiene una biblioteca, en su casa, con unos 15.000 libros... Así que me dio gusto,



Tim M. Berra

dicho sea a la mexicana, encontrar ahora este otro librito de Tim Berra (son sólo 86 páginas impresas, sin contar los apéndices finales, índices y láminas a color).

Charles Darwin. The Concise Story of an Extraordinary Man está dedicado a los Jueces John E. Jones III y William R. Overton, "cuyas decisiones ayudaron a explicar por qué la biología evolutiva es una ciencia y el creacionismo no lo es" (*sic*). Para quienes no somos expertos en la materia, cabe señalar que las decisiones de estos Jueces permitieron eliminar la pretendida enseñanza en las clases de ciencias, en igualdad de condiciones con la Teoría de la Evolución, del así llamado "Creacionismo científico" (Overton: *McLean vs. Arkansas*, 1982) y del "Diseño inteligente" (Jones: *Kitzmiller vs. Dover Area School District*, 2005).

En el prefacio, el autor nos aclara que no hay en su libro aportes nuevos sobre la vida y la obra de Darwin, sino una síntesis de la enorme cantidad de información ya existente, junto a un buen número de ilustraciones (de la época y actuales) convenientemente recopiladas en un único lugar. Varias de las fotografías que se recogen en el libro, por ejemplo, las tomó el propio autor durante su visita a

Down House en 1974 ("un encantador día de verano", cuando resultó ser el único visitante). En 16 breves capítulos, Berra nos ofrece una visión personal de Darwin, que comienza con el notable pedigrí de la familia, lo cual nos permite entender mejor la vida de clase alta y el ambiente intelectual en el que crecería el joven Charles en Shrewsbury. Discurre la vida del futuro naturalista, y el libro del Prof. Berra, primero por su fracasada experiencia como estudiante de medicina en Edimburgo, la gran ciudad en la que viviría junto a su hermano 'Ras', y el horror de las cirugías de entonces... sin anestesia. Y después por su formación como clérigo de campo en Cambridge. Fue en Cambridge donde conocería al reverendo y profesor John Henslow, quien influiría en su formación temprana más que ninguna otra persona.

Se suceden los capítulos del libro que nos narran la exploración realizada por Darwin durante el viaje del Beagle (las selvas tropicales siempre verdes de Brasil, las áridas pampas de Argentina, las costas de Chile, las montañas de los Andes), así como las fiebres y otros males ligados a la vinchuca. No todos los expertos en Darwin coinciden en este punto, pues hay quien considera que sus males físicos, aunque muy reales, tuvieron una raíz psicosomática: el estrés generado por la naturaleza revolucionaria de sus propias ideas. O sea: el extraño caso del Doctor Jekyll y Mr. Hyde del libro de Strathern... Tras el viaje del Beagle, Darwin tomó la determinación de que ya no iba a ejercer como clérigo, y contaba en su apoyo con la aprobación de la comunidad científica del momento; incluso de su propio padre.

Entre las láminas del libro de Berra se recoge, también, una reproducción del famoso diagrama con forma de árbol que se ramifica, de la página 36 de su *Transmutation notebook B* ("*I think*"), del cual se ha dicho que es la primera representación de un árbol evolutivo que se haya dibujado nunca.

Darwin decidió abandonar la ciudad de Londres, y se planteó de modo racional las ventajas y desventajas del matrimonio; al final, encontró más ventajas en casarse, "*Marry, Q.E.D.*". Y se casó, en efecto, con su prima Emma. Desde entonces, su vida en Down House siguió una marcada rutina diaria (era un animal de costumbres, al fin y al cabo), y desde allí mantuvo una abundante correspondencia con científicos y pensadores de todo el mundo; recordemos que, aunque parezca imposible, la vida sin *e-mail* y *WhatsApp* ha sido la norma hasta ayer, como quien dice. El tremendo esfuerzo investigador realizado por Darwin sobre los cirrípedos (un grupo de crustáceos, como los percebes y las bellotas de mar) le llevo a exclamar que odiaba a

estos animales como ninguna otra persona lo haya hecho antes, lo cual ha de ser verdad: al menos, yo no conozco a nadie que odie a estos miembros de la familia Balanidae. Pero es que era tal la cantidad de tiempo que Darwin dedicaba al estudio de los cirrípodos que uno de sus hijos, sin duda previamente condicionado por la experiencia diaria, preguntó una vez a uno de sus amiguitos: "¿Y tu padre, dónde estudia sus balanos?"

Los últimos restos de Cristianismo de Darwin se perdieron, según nos cuenta Berra, con la muerte de su hija Annie: Darwin no podía concebir que un Dios justo y misericordioso permitiera un sufrimiento tal como el que había padecido su amada hija. El libro discurre también por la famosa carta de Alfred Russell Wallace, la posterior lectura de los documentos conjuntos de Darwin y Wallace frente a la Linnean Society, y el final agradecimiento de Wallace: "El Sr. Darwin ha creado una nueva ciencia y una nueva filosofía... Doy gracias de que no se me haya confiado a mí la tarea de dar a conocer la Teoría (de la evolución) a todo el mundo".

La obra de Darwin no concluyó con *El Origen de las Especies*, pues se prolongó en una colección de libros directa o indirectamente relacionados con la evolución de los seres vivos. El Prof. Berra dedica un capítulo completo (el 14), y todo un apéndice (el A) a resumir estos libros, destacando la publicación, en 1872, de *El Origen del Hombre y la Selección en Relación al Sexo* (en realidad, dos libros en uno), hasta su último libro, de 1881, *La formación del manto vegetal, por la acción de las lombrices, con observaciones sobre sus hábitos*.

El último capítulo del libro de Berra narra la muerte de Darwin (la noche del 19 de abril de 1882, junto a su esposa Emma y sus hijos Francis, Henrietta y Elizabeth), así como su posterior funeral en la Abadía de Westminster. Y, en el epílogo, el autor aclara cierto malentendido relacionado con la afirmación hecha en su momento por una tal Lady Hope, dama que en realidad nunca visitó Down House: según este mito, Darwin se habría retractado en su lecho de muerte de sus ideas sobre la evolución, una leyenda que fue desmontada ya en 1922 por Henrietta: "Nunca renunció a ninguna de sus teorías científicas... y toda esa historia no tiene ningún fundamento".

Tras el A, ya citado, tres apéndices más muestran una cronología de la vida y obra de Darwin que puede ser útil a algunos estudiosos (apéndice B); una reseña de varios recursos online sobre Darwin (apéndice C; vg., *The Complete Work of Charles Darwin Online*, disponible en <http://darwin-online.org.uk>; en el momento de escribir estas líneas, esta página ha sido visitada un total de 3.382.302 veces), y las fechas de nacimiento y muerte de los autores citados en el texto (apéndice D).

Referencias

- Flannery, M.C. 2006. The Darwin Industry. *The American Biology Teacher* 68: 163-166.
Maynard Smith, J. 1989. *Did Darwin get it right? Essays on games, sex, and evolution*. Chapman & Hall. New York.

NORMAS DE PUBLICACIÓN

eVOLUCIÓN es la revista electrónica de la **Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE)** que publica artículos y notas sobre cualquier aspecto de la biología evolutiva, así como artículos de divulgación o revisión invitados, artículos de opinión, entrevistas a personalidades relevantes de la Biología Evolutiva, noticias (congresos, cursos, etc.), crítica de libros, apuntes de cómo se ve la evolución fuera del ámbito científico, etc.

eVOLUCIÓN no es una revista científica por lo que no se consideran para su publicación trabajos científicos con datos originales. La revista publica como *Artículos* textos originales que no excedan las 20 páginas impresas (aunque podrán considerarse trabajos más extensos) que traten sobre temas actuales relacionados con la evolución. El estilo debe de ser claro y conciso y la presentación atractiva incluyendo tablas y figuras abundantes. En su sección de *Notas Breves* tienen cabida textos de menor extensión (tres páginas), en los que se informe brevemente de una investigación original, de alguna técnica nueva o de algún descubrimiento interesante en cualquier rama de la Biología Evolutiva. Finalmente, la sección de *Forum* publica textos cuyo principal objetivo es facilitar la discusión y crítica constructiva sobre trabajos o temas importantes y de actualidad, así como estimular la presentación de ideas nuevas.

Los originales recibidos serán sometidos a revisión con la participación de al menos dos revisores externos especializados cuya misión será la de sugerir propuestas encaminadas a mejorar el trabajo, tanto en el fondo como en la forma. Los textos deberán ser originales. Sus autores se comprometen a no someterlos a publicación en otro lugar, adquiriendo la SESBE, como editora de los mismos, todos los derechos de publicación sobre ellos.

Los **trabajos** deberán ir escritos en castellano a doble espacio, con márgenes de 3 cm. y deberán incluir en este orden: Página de título (que incluya el título, los nombres completos de los autores y la dirección de cada uno de ellos), Resumen con Palabras Clave (incluyendo una versión en inglés), Texto, Agradecimientos y Referencias bibliográficas. Las Tablas, Figuras, Apéndices y Pies de Figuras irán, en su caso, al final en hojas separadas. No se aceptarán notas a pie de página. Todas las páginas deberán ir numeradas (esquina superior derecha).

En el texto las referencias se ordenarán por orden cronológico: Darwin *et al.* (1856), Darwin y Lamarck (1857) o al final de la frase (Darwin *et al.* 1856; Darwin y Lamarck 1857).

La **lista de referencias** bibliográficas se encabezará con el epígrafe "Referencias". Los trabajos se ordenarán alfabéticamente y para cada autor en orden cronológico (el más reciente el último). Los nombres de las revistas irán en cursiva y se abreviarán. Se incluyen a continuación algunos ejemplos.

Zahavi, A. 1975. Mate selection-a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214.

García-Dorado, A., López-Fanjul, C. y Caballero, A. 1999. Properties of spontaneous mutation affecting quantitative traits. *Genet. Res.* 74: 341-350.

Leakey, L.S.B., Tobias, P.V. y Napier, J.R. 1964. A new species of the genus *Homo* from Olduvai gorge. *Nature* 209: 1279-1281.

Hamilton, W.D., Axelrod, R. y Tanese, R. 1990. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 3566-3573.

Moreno, J. 1990. Historia de las teorías evolutivas. Pp. 27-43. En: Soler, M. (ed.), *Evolución. La Base de la Biología*. Proyecto Sur, Granada.

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* John Murray, London.

Las **figuras y tablas** deberán ir acompañadas, en hoja aparte, por los pies correspondientes. Se pueden incluir también fotografías en blanco y negro o color de buena calidad, en cuyo caso se indicarán los autores de las mismas. Las fotografías se enviarán como archivos de imagen independientes, en formato TIFF, JPG o BMP con una resolución mínima de 300 pp. No se aceptan figuras insertadas en archivos de texto.

Al final del texto se incluirá un breve apartado sobre **Información de los autores**.- un párrafo de como máximo 100 palabras (150 para 2 o más autores) describiendo brevemente los detalles e intereses científicos de los autores. Este texto no sustituye a los agradecimientos, sino que pretende ofrecer información adicional a los lectores sobre la actividad y objetivos de los responsables del trabajo.

Una copia del manuscrito en soporte informático (preferentemente archivos de Word para Windows), deberá remitirse a los editores por correo electrónico:

José Martín Rueda y Pilar López Martínez

e-mail: jose.martin@mncn.csic.es

pilar.lopez@mncn.csic.es

EVOLUCIÓN

© 2015



ISSN 1989-046X