

---

LOS GRUPOS HUMANOS COMO  
UNIDADES ADAPTATIVAS:  
HACIA UN CONSENSO  
TEÓRICO PERMANENTE

DAVID SLOAN WILSON

---

INTRODUCCIÓN

En nuestra comprensión de los grupos humanos están ocurriendo cambios fundamentales. Durante décadas, el pensamiento científico e intelectual ha estado dominado por una forma de individualismo que convierte a los grupos tan solo en cúmulos de individuos interesados en sí mismos. Hoy en día, se está interpretando a los grupos en sí como unidades adaptativas, organismos por derecho propio, en los cuales los individuos desempeñan un papel secundario.

Deseo ser el primero en reconocer que esta nueva concepción de los grupos no es realmente nueva. Una revisión amplia de la historia científica e intelectual demuestra que las últimas décadas han sido una excepción a la regla. Para los fundadores de las ciencias sociales humanas, referirse a los grupos como organismos era una cuestión de sentido común (Wegner 1986). Antes de ellos, los filósofos y los creyentes de las religiones han empleado la metáfora de la sociedad como un organismo desde los albores de la historia.

Lejos de despojar a los avances recientes de su carácter novedoso, esta genealogía sólo profundiza el misterio. ¿Cómo es posible que una concepción de los grupos sea parte del sentido común durante tanto tiempo, que después una concepción radicalmente diferente se haga sentido común y, más adelante, que la versión previa vuelva a adquirir vigencia? Una respuesta superficial sería que las ideas son como péndulos que van y vienen. Por el contrario, yo creo que el concepto organísmico de los grupos quedará establecido de manera permanente, en el mismo sentido en que la teoría de la evolución se ha establecido permanentemente, aun cuando persista siempre una frontera de controversia. En el presente artículo intentaré demostrar cómo ya tenemos ante nosotros los ingredientes para un consenso permanente.

---

Departments of Biology and Anthropology, Binghamton University, Binghamton, NY 13902-6000, USA. / [dwilson@binghamton.edu](mailto:dwilson@binghamton.edu)

Me complace que este artículo se incluya en el número de *Ludus Vitalis* en homenaje a la vida y la carrera de Ernst Mayr, quien mantuvo un criterio abierto, tanto respecto a la selección a múltiples niveles como a la evolución humana cuando estos temas se volvieron tabú para muchos de sus colegas <sup>1</sup>.

#### UNA ZONA TEÓRICA DE ACUERDO

Pese a las concepciones radicalmente diferentes sobre los grupos, hay algunas zonas de acuerdo sustanciales que ofrecen la base para un futuro consenso permanente. La primera se refiere a las condiciones teóricas para que un grupo se convierta en una unidad adaptativa similar a un organismo único. Antes de mediados del siglo veinte, a menudo se pensaba que las adaptaciones evolucionaban para el bienestar del individuo, grupo, especie o ecosistema, como si no hubiera necesidad de distinguir entre estas unidades. Esta postura, que ahora se denomina “selección grupal ingenua”, se convirtió en blanco de las críticas de varios autores, en particular G.C. Williams (1966) en su libro *Adaptation and Natural Selection*. Surgió el consenso de que la selección natural, a determinado nivel de la jerarquía biológica, requiere un proceso correspondiente de selección natural a ese nivel.

Como ejemplo, consideremos un grupo único integrado por dos tipos de individuos, A y B. Los individuos del tipo A se comportan de un cierto modo que aumenta la aptitud de cada miembro del grupo (ellos incluidos) sin costo para sí mismos. La idea de ofrecer un bien público sin costo privado puede antojarse poco realista, pero es útil para fines ilustrativos. Los individuos del tipo B son gorriones que gozan de los beneficios aportados por los del tipo A sin aportar beneficio alguno. Al aumentar la aptitud de todos, la frecuencia de los individuos del tipo A no cambia dentro del grupo. A fin de cuentas, la selección natural se basa en diferencias en la aptitud, que no están presentes en este ejemplo. Si proporcionar el bien público requiere un costo privado, entonces los del tipo A serán menos aptos que los del tipo B, y su frecuencia dentro del grupo disminuirá hasta que terminen por extinguirse. En términos más generales, *la selección natural dentro de un grupo único es indiferente al bienestar del grupo*. Este es uno de los principios fundamentales que surgieron a mediados del siglo veinte, el cual goza de un amplio y bien merecido acuerdo.

Para seguir con el ejemplo, supongamos que no hay un grupo sino muchos, que varían en cuanto a su frecuencia de individuos de los tipos A y B. Aun cuando la frecuencia de A no cambie dentro de ningún grupo (salvo por deriva), los grupos con una mayor frecuencia de A contribuirán más al fondo común total de genes que los grupos con una baja frecuencia de A. En efecto, hemos agregado un proceso de selección natural a nivel

grupal: una población de grupos cuya composición genética varía, con la correspondiente variación en su contribución al fondo común de genes (aptitud). La selección grupal aporta las *diferencias* de aptitud que faltaban dentro de los diversos grupos. En el caso de un bien público sin costo, cualquier variación entre los grupos es suficiente para que el tipo A evolucione hasta quedar fijo en la población total, porque la selección intergrupala positiva no enfrenta la oposición de una selección intragrupal. Si aportar un bien público requiere un costo privado, entonces la selección positiva a nivel grupal encuentra oposición en la selección negativa a nivel individual, y el resultado depende de la intensidad relativa de los dos procesos. En términos más generales, *los grupos pueden evolucionar hasta convertirse en unidades adaptativas diseñadas para maximizar su contribución al fondo común total de genes, hasta el punto en que la selección intergrupala prevalezca sobre la selección intragrupal*. Esto también es parte del consenso que surgió a mediados del siglo veinte y que conserva su validez teórica hasta la fecha (véase una discusión más amplia en Sober y Wilson 1998).

Una tercera parte del consenso era que la selección intergrupala es casi invariablemente débil en comparación con la selección intragrupal, de modo que en una amplia mayoría de los casos, los grupos no pueden considerarse unidades adaptativas. Cabe destacar que esta es una afirmación empírica, a diferencia de las dos afirmaciones teóricas previas. Las dos primeras establecen las condiciones bajo las cuales pueden evolucionar en principio las adaptaciones a nivel grupal. La tercera afirmación establece que estas condiciones rara vez existen en el mundo real.

Todo lo que he expuesto hasta este punto es parte del saber transmitido durante la era del individualismo, que puede encontrarse en casi cualquier libro de texto de los últimos cuarenta años. Para los fines del presente ensayo, el punto importante es que puede alcanzarse un nuevo contexto si se desafía a la afirmación empírica al tiempo que se conserva el consenso teórico. El hecho de que ya se haya establecido un consenso teórico permanente facilita la tarea de establecer un nuevo consenso global.

#### UNA ZONA EMPÍRICA DE ACUERDO

En la sección previa, sostuve que puede rechazarse la concepción individualística de los grupos humanos y aceptarse la concepción organísmica con base en un marco teórico que todo el mundo acepta. Si una adaptación evoluciona por selección grupal, entonces es para bien del grupo. Si estoy en lo correcto, entonces el desacuerdo existente debe ser de naturaleza empírica. No obstante, a nivel preteórico también hay un amplio acuerdo empírico sobre la naturaleza mayormente cooperativa en los grupos humanos. Las reseñas sobre mi reciente libro *Darwin's Cathedral: Evolution,*

*Religion and the Nature of Society* (Wilson 2002) ilustran de manera vívida este punto. La tesis del libro es que los grupos religiosos y otras organizaciones sociales humanas son altamente cooperativos y han evolucionado mediante una selección grupal genética y cultural. En una serie de comentarios cuyos autores provienen de campos muy diversos, no todos estuvieron de acuerdo sobre la selección grupal, pero sí estuvieron de acuerdo con la evidencia empírica de que los grupos religiosos son unidades altamente cooperativas. Alvis (2003) señaló que "No dudo respecto a su tesis de que las comunidades religiosas puedan funcionar como unidades adaptativas". Hinde (2003) consideró que la afirmación empírica estaba "soberbiamente demostrada". Lease (2003) señaló que no era sorprendente y que ya se le aprecia en el ámbito de las humanidades. Paden (2003) la llamó "obvia", cuando menos al nivel de la observación histórica. En otro libro sobre la religión desde una perspectiva evolutiva, Atran (2002) rechaza las hipótesis adaptacionistas, tanto a nivel grupal como individual, a favor de una explicación con base en subproductos. El autor critica ampliamente mi hipótesis basada en la selección grupal, pero una vez que se disipa la polvareda teórica (cuando menos según Atran), aún reconoce que "resulta bochornosamente obvio que los judíos, y la mayoría o la totalidad de los demás grupos religiosos, cooperan entre sí para competir mejor con otros grupos (p. 233)." La cita podría haber sido de Alexander (1987), Ridley (1987) o Wright (2000), incluyendo el énfasis en la competencia entre grupos, pero estos autores basan sus puntos de vista en selección a nivel individual o genética, más que en la selección grupal o en la explicaciones basadas en subproductos no adaptativos.

En síntesis, parece haber un acuerdo casi universal sobre el hecho empírico de la cooperación humana dentro de los grupos, e incluso sobre la importancia de la competencia entre grupos como factor causal. La controversia estriba en cómo explicar de manera teórica un hecho empírico aceptado. ¡Qué extraño! Lo que he dicho en esta sección parece entrar en flagrante conflicto con lo que sostuve en la sección previa. ¿Cómo es posible que todo el mundo esté de acuerdo a nivel teórico en lo que cuenta como una adaptación grupal, que todo el mundo esté de acuerdo a nivel empírico en el hecho de que los grupos humanos son unidades (mayormente) cooperativas, y que en cambio persista tal controversia sobre cómo interpretar de manera teórica la cooperación humana como una adaptación grupal, una adaptación individual, una adaptación genética o un subproducto no adaptativo de la evolución?

PARTE DEL PROBLEMA:  
UNA INCOHERENCIA LÓGICA INDEFENDIBLE

Podría resultar sospechoso e interesado decir que gran parte de la controversia se basa en argumentos lógicamente incoherentes, que pueden

desecharse con un poco de claridad de pensamiento. En un debate vigoroso entre personas inteligentes, esos problemas se disipan rápidamente, y dejan lugar para diferencias de opinión más interesantes y sustanciales. Sin embargo, la controversia sobre la naturaleza de los grupos no se restringe a un debate entre miembros inteligentes e informados de un grupo único dedicado a esta tarea, sino que tiene lugar en una escala espacial, temporal y disciplinaria mucho más amplia, que deja lugar de sobra para la incoherencia lógica. Por ejemplo, el estudiante preuniversitario promedio de biología aprende poco más sobre la selección grupal que lo que mencioné al principio del presente ensayo. En general, aprenden que es una equivocación y que difiere de las teorías aceptadas, como la selección por parentesco y el altruismo recíproco. Aun su conocimiento de las teorías aceptadas es rudimentario. El dominio de la teoría es escaso incluso entre profesores y estudiantes universitarios de ecología, evolución y conducta. Para reevaluar la selección grupal, estas personas primero necesitarían superar el aura de disparate y tabú que envuelve al tema. Luego, deberían ampliar su dominio de la teoría hasta el punto en que pudieran seguir un argumento matemático simple. Todo ello requeriría tiempo y esfuerzo, que podrían no estar dispuestos a invertir a menos que tuvieran un interés central en el tema. Esto derivaría en conversaciones interminables con colegas que no han asumido el mismo compromiso, y en la sustancial probabilidad de que se rechazaran manuscritos y subvenciones porque se está invocando la selección grupal. La situación para los estudiantes y profesores de otras disciplinas que tratan de aprender sobre la evolución es todavía peor.

Entre quienes desean examinar los temas sobre bases puramente científicas, estos factores sociológicos tienden a considerarse tediosos. Sin embargo, son interesantes por derecho propio, especialmente para los filósofos de la ciencia que desean lograr una comprensión realista de la ciencia como se practica en la realidad. Así pues, voy a extenderme sobre cómo puede haber una zona de acuerdo teórico que, pese a todo, conduzca a una controversia que persista durante décadas.

Como ya lo mencioné, el consenso teórico radica en que, para que los grupos evolucionen y se conviertan en unidades adaptativas, es necesaria la selección a nivel grupal. Para determinar si algún rasgo en particular evoluciona por selección grupal, hace falta la siguiente información:

- 1) Deben definirse los grupos.
- 2) Debe examinarse la aptitud relativa de los individuos que expresan unos rasgos u otros dentro de grupos únicos, para evaluar la selección intragrupal.
- 3) Debe examinarse la aptitud relativa de los grupos en la población total, para evaluar la selección intergrupala.

- 4) Debe evaluarse la fuerza relativa de la selección intragrupal e intergrupal, para determinar el papel de la selección intergrupal en el cambio evolutivo total.

Esto se desprende directamente del consenso teórico. Quienquiera que haya aceptado incluso la explicación abreviada de la selección grupal contenida en los libros de texto debería verse obligado a aceptar estas condiciones para evaluar la selección grupal. Así pues, todavía estamos dentro de la zona del acuerdo teórico.

Ahora surge el problema: Muchas discusiones sobre la evolución incluyen la información mencionada en la lista precedente, pero no la presentan de un modo tal que permita evaluar el papel de la selección grupal. Por el contrario, la selección grupal se rechaza verbalmente o no se menciona en absoluto, y el cambio evolutivo total se atribuye a la selección a nivel individual. Cuando la misma información se presenta del modo como se esbozó arriba, la selección grupal demuestra ser un componente significativo del cambio evolutivo total. Siempre que el marco teórico comúnmente aceptado mantenga su validez, debe reconocerse el papel de la selección grupal con base en la información empírica proporcionada.

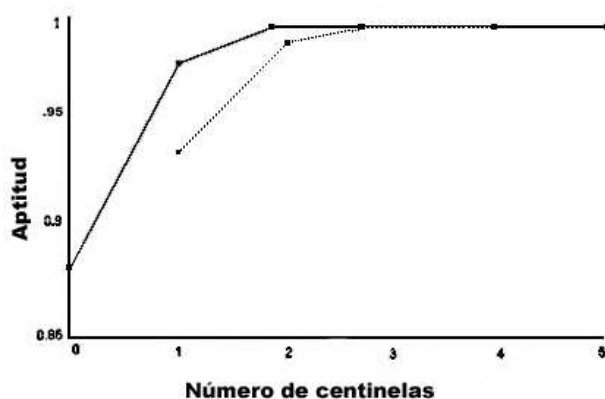
Elliott Sober y yo hemos discutido extensamente este problema (Sober y Wilson 1998), incluyendo detallados estudios de casos (por ej., Wilson 1998, 1999, 2000). Para ilustrar la magnitud del problema en forma rápida, invito al lector a atender con cuidado la próxima conversación que sostenga sobre la evolución de cualquier rasgo determinado. Muy a menudo, la discusión se enmarca no en términos de la evolución *per se*, sino en términos de que un individuo tome una decisión. ¿Logrará una mayor aptitud si adopta el rasgo A o si adopta en cambio el rasgo B? Sea cual sea el rasgo que confiera la mayor aptitud, se considera que evoluciona por "selección individual". Esta heurística supone que la "selección individual" llevará al máximo la aptitud absoluta del individuo, aunque todo el mundo sabe que la selección natural se basa en la aptitud relativa y que la evaluación de la selección grupal requiere comparar las aptitudes relativas intragrupales e intergrupales.

Por lo general, los supuestos que se requieren para que el criterio de aptitud absoluta (CAA) logre predecir de manera correcta el resultado de la selección natural o que corresponda con la selección intragrupal no se exponen ni se cuestionan. Volviendo a nuestro ejemplo del bien público gratuito, un individuo aumentaría su aptitud absoluta si adoptara el rasgo A en comparación con el rasgo B, pero no su aptitud relativa dentro de su propio grupo. Para que A evolucione hacen falta múltiples grupos y una variación entre grupos. Si se dan estas condiciones, el criterio de aptitud absoluta predice de manera acertada el resultado de la selección natural (el rasgo A en efecto evoluciona), pero le atribuye erróneamente el resul-

tado a una selección intragrupal. En otros casos, el criterio de aptitud absoluta sencillamente llega a una conclusión errónea respecto a qué evoluciona (Wilson 2004).

Este problema existe no sólo a nivel de la conversación informal, sino al más alto nivel del discurso científico. Un modelo reciente de conducta centinela ofrece un ejemplo insuperable al respecto (Bednekoff 1997). En numerosas especies de aves y mamíferos, un solo individuo rastrea a los depredadores, a menudo desde una ubicación expuesta, mientras los demás miembros de su grupo se dedican afanosamente a forrajear. Junto con las llamadas de alarma, la conducta centinela es un ejemplo clásico de altruismo que parece requerir selección de grupo, con un beneficio compartido, la vigilancia, y dos posibles costos privados, la exposición a los depredadores y la imposibilidad de comer. El modelo de Bednekoff llamó la atención porque interpretó la conducta centinela como “segura” y “egoísta” para el centinela, en lugar de considerarla altruista.

El meollo del modelo de Bednekoff se muestra en la figura anexa, que ilustra la aptitud de centinelas y forrajeadores (eje y) en un grupo único de cinco individuos, en el cual un número entre uno y cinco actúan como centinelas (eje x). Cada forrajeador tiene la probabilidad  $V$  de no detectar el ataque de un depredador, y cada centinela tiene una probabilidad menor,  $V/a$  ( $a > 1$ ) de no detectar el ataque de un depredador. Así pues, el término “ $a$ ” representa la protección superior que brinda el centinela. Se da por supuesto que todo el grupo se entera de la detección de un depredador, ya sea por los forrajeadores o por los centinelas, de modo que la probabilidad colectiva de no detectar un ataque es  $V^F(V/a)^C$ , donde  $F$  es el número de forrajeadores y  $C$  es el número de centinelas del grupo. Se supone que el depredador tiene éxito si logra pasar inadvertido, y el individuo al que mata está determinado por una lotería en la cual cada forrajeador tiene un “billete” y cada centinela tiene  $b$  “billetes” ( $b > 1$ ). Por lo tanto, el término “ $b$ ” mide el riesgo relativo de un centinela si el depredador pasa inadvertido. Ya que “ $a$ ” aparece en las dos ecuaciones de aptitud y “ $b$ ” aparece sólo en el numerador de la aptitud del centinela, los centinelas ofrecen un bien público a un costo privado para ellos. Esto se demuestra gráficamente por las dos curvas, en las cuales la aptitud tanto de los forrajeadores como de los centinelas aumenta conforme crece el número de centinelas del grupo (pendientes positivas), pero la aptitud de los centinelas siempre es menor que la aptitud de los forrajeadores (una curva completamente por debajo de la otra). Al estudiar el altruismo, es común usar ecuaciones y gráficas similares a estas. La gráfica ilustra los valores para  $F + C = 5$ ,  $V = 0.9$ ,  $a = 4$  y  $b = 3$ .



He presentado este modelo en detalle para mostrar que incluye toda la información que se requiere para identificar la conducta centinela como una adaptación grupal, al menos dentro del contexto del modelo en cuestión. Primero, los grupos se definen con claridad como el conjunto de individuos que influyen mutuamente en la aptitud de los demás con respecto al rasgo en evolución. Segundo, queda claro que dentro de cada grupo en particular los centinelas son menos aptos que los forrajeadores. Tercero, queda claro que los grupos con más centinelas contribuirán más al fondo común total de genes que los grupos con menos centinelas. Cuarto, la fuerza relativa de la selección intra- e intergrupala dependerá del grado de variación entre grupos y de otros detalles de la estructura de la población, pero queda claro que, siempre que la conducta centinela evolucione, lo hará con base en la fuerza de la selección intergrupala, ya que es selectivamente desventajosa dentro de los grupos. Dado todo esto, ¿cómo puede Bednekoff (1997) interpretar la conducta centinela como “segura” y “egoísta”?

La respuesta es que un individuo puede aumentar su aptitud absoluta si se vuelve centinela, aun cuando reduzca su aptitud relativa dentro de su grupo. Por ejemplo, imaginemos que un forrajeador en un grupo sin centinelas tiene que decidir cómo comportarse. Como forrajeador, su probabilidad de supervivencia es de aproximadamente 0.88 (véase la gráfica). Si se convierte en centinela en un grupo con un centinela (él mismo), su probabilidad de supervivencia será de aproximadamente 0.94. Es sobre esta base que Bednekoff calificó la conducta centinela de segura



y egoísta. Varios estudios empíricos subsecuentes que afirmaban sustentar este modelo fueron reportados ampliamente en revistas prestigiosas como *Science* (Clutton-Brock y cols. 1999) y en la prensa de divulgación. Lo notable de esta investigación es que algo que antes se consideraba altruista resulte a fin de cuentas egoísta; empero, todo el resultado se basa en un cambio en las definiciones de aptitud relativa a aptitud absoluta. La información que establece a este rasgo como una adaptación grupal está a la vista, pero pocas personas se toman la molestia porque, irreflexivamente, equiparan la “selección individual” con maximizar la aptitud absoluta.

Esta es la punta de un iceberg del pensamiento evolucionista, tanto formal como informal, que invoca a la selección grupal sin saberlo. No hay justificación lógica para este tipo de “controversia”. Desde el punto de vista sociológico, hoy en día puede dividirse a los biólogos evolutivos en tres grandes categorías. La primera ha llegado a sentirse perfectamente cómoda con la selección a múltiples niveles y se pregunta por qué tanto alboroto. Después de todo, ¿acaso los modelos y los datos empíricos no indican con toda claridad la importancia de la selección intergrupala? La segunda categoría se comporta como si nada hubiera cambiado desde la década de los sesenta, lo cual se desprende de las declaraciones formulistas sobre el rechazo a la selección grupal y la negativa a discutir la literatura reciente. La tercera categoría ha guardado silencio sobre la selección grupal, como si ésta no hubiera existido jamás en la historia del pensamiento evolucionista. Al parecer, estos autores están conscientes de que ha ocurrido algo que pone en entredicho el rechazo previo de la selección grupal, pero es obvio que no quieren inmiscuirse. ¿Qué más da, siempre que sus modelos predigan correctamente el resultado de la evolución? Así pues, Bednekoff (1997) no menciona el término “selección grupal”, aunque el fantasma de la selección grupal está presente en la interpretación previa de la conducta centinela como altruista. Por citar otro ejemplo, Giraldeau y Caraco (2000) escribieron todo un libro sobre forrajeadores en grupo sin mencionar la selección grupal, y mucho menos evaluar sus modelos o sus datos empíricos de un modo tal que permita identificar el papel que desempeña la selección grupal.

No existe una cuarta categoría. A mi entender, hasta la fecha ninguna persona ha aceptado el marco teórico que he descrito como zona de acuerdo, nadie ha reunido la información necesaria para evaluar el papel de la selección grupal y concluido que prácticamente todos los rasgos evolucionan por selección intragrupal. Esa fue la afirmación que sentó las bases de la “teoría de la selección individual” a mediados del siglo veinte, y actualmente está vacía por la mejor de las razones: no puede sustentarse con modelos teóricos plausibles y con evidencia empírica. Es por ello que

confío en que pueda establecerse un consenso global permanente sobre bases científicas, sean cuales sean los desafíos sociológicos.

Terminaré la presente sección con una breve discusión sobre las recientes publicaciones filosóficas en torno a la selección a múltiples niveles, representadas por foros publicados en el *Journal of Consciousness Studies* (volumen 7(1), 2000) y la revista *Biology and Philosophy* (volumen 17(4), 2002). Los autores son lo más cercano que hay a un grupo único de personas inteligentes e informadas dedicadas a esta tarea. Si ellos no logran llegar a un consenso, ¿qué esperanza le queda al resto de la comunidad? Mi lectura de esta literatura indica que se ha llegado a un consenso en las cuestiones más fundamentales, y que la "frontera de controversia" se ha desplazado a temas que los participantes en el debate durante los años sesenta difícilmente reconocerían. Por ejemplo, parece haber total acuerdo en que la teoría de la selección a múltiples niveles tiene coherencia lógica e indica que la selección grupal desempeña un papel importante en la evolución de muchos rasgos. La cuestión ahora se centra en si las diversas maneras de trabajar con la misma información (por ejemplo, hacer un promedio de la aptitud de los individuos entre los distintos grupos o de la aptitud de los genes entre distintos individuos y grupos) puede considerarse una forma de individualismo al lado de la selección a múltiples niveles. Sea cual sea la respuesta a esta pregunta, no es la misma pregunta que se planteaba antes. Siempre habrá una frontera de controversia, pero es importante reconocer la clase de avances que liberan de controversia a las fronteras que antes existían. Esa clase de avances han ocurrido entre los filósofos de la biología y los biólogos teóricos que siguen interesados en el tema de la selección grupal, en lugar de desconocer su existencia como un tema fundamental de la biología evolutiva.

#### MECANISMOS PSICOLÓGICOS Y PRODUCTOS INDIRECTOS DE LA SELECCIÓN NATURAL

Una vez que se han reconocido y evitado las incoherencias lógicas comentadas en la sección previa, queda otra serie de asuntos. Supongamos que observamos una conducta que claramente proporciona un bien público a un costo privado. Nuestra serie delimitada de comparaciones sobre la aptitud relativa muestra que los proveedores de un bien público son menos aptos que los no proveedores dentro de sus propios grupos, pero que los grupos con proveedores son más aptos que los grupos sin proveedores. Esa conducta cuenta como una adaptación a nivel grupal en términos de sus efectos sobre la aptitud actual, pero todavía necesitamos saber cómo surgió históricamente dicha conducta. Después de todo, la mayoría de las definiciones evolutivas de la adaptación requieren no sólo un ajuste apropiado al medio, sino también el proceso histórico de selección natural que trajo consigo a ese rasgo. Consideremos las siguientes posibilidades.

- P1. La conducta que proporciona el bien público evolucionó como producto directo de una selección grupal genética. Las diferencias de conducta reflejan diferencias genéticas, la conducta es selectivamente desventajosa dentro de los grupos y evoluciona en virtud de la aptitud diferencial de los grupos.
- P2. La conducta evoluciona como producto directo de una selección grupal cultural. Las diferencias de conducta no reflejan diferencias genéticas, pero, con todo, la conducta se transmite de un individuo a otro por mecanismos de herencia cultural. Como en el caso previo, la conducta es selectivamente desventajosa dentro de los grupos y sólo evoluciona en virtud de la aptitud diferencial de los grupos.
- P3. La conducta se origina y se disemina por procesos psicológicos y no mediante un proceso evolutivo. Por ejemplo, supongamos que las personas de un grupo se reunieran para decidir y adoptar la mejor política, la cual después es rápidamente imitada por los miembros de otros grupos. La conducta es adaptativa a nivel grupal en términos de sus efectos sobre la aptitud, pero no en términos del proceso histórico más directo que explica su prevalencia.
- P4. El proceso psicológico podría ser consciente o inconsciente. Los procesos conscientes de toma de decisiones son la punta de un iceberg de procesos inconscientes que a menudo son muy sofisticados, aunque no nos percatemos de ellos (Barkow y cols. 1992, T.D. Wilson 2002).
- P5. El proceso psicológico podría considerarse altruista o egoísta, en el sentido en que psicólogos y filósofos han empleado tradicionalmente estos términos (Sober y Wilson 1998). Por ejemplo, según la representación convencional, los egoístas psicológicos se esfuerzan por lograr su máximo bienestar sin considerar a los demás, no en comparación con los miembros de su propio grupo, y decidirían proporcionar un bien público si lo que obtuvieran de éste superara el costo privado que les genera. Este comportamiento sería conductualmente desventajoso dentro de los grupos, por lo que requeriría un proceso de selección grupal para evolucionar, pero estaría motivado por un proceso psicológico que se considera egoísta.

La conducta es abiertamente una adaptación grupal según P1 y P2, porque surge directamente de un proceso histórico de selección grupal. A mi entender, la distinción entre herencia genética y herencia cultural no tiene relación alguna con el hecho de que la conducta sea una adaptación grupal. En los casos P3 a P5 está ausente un proceso directo de selección natural. Para llegar más lejos necesitamos pensar en la evolución de los procesos psicológicos que explican directamente la conducta. Consideremos la siguiente analogía. Muchos organismos han evolucionado hasta ser crípticos para evitar que los detecten sus depredadores o sus presas. En

algunos casos, los individuos no tienen control sobre su aspecto; simplemente nacen así. En otros casos, los individuos sí tienen el control, como la maravillosa capacidad del camaleón para confundirse con el entorno en minutos. ¿El color verde de un camaleón contra un fondo verde es una adaptación? No, en el sentido de que surgió de un proceso fisiológico flexible más que de un proceso de selección natural. Sí, en el sentido de que ese proceso fisiológico flexible evolucionó por selección natural.

Volviendo a la psicología humana, es fácil imaginar una mente diseñada del todo por selección intragrupal. Una mente así habitualmente produciría conductas que maximizaran la aptitud relativa dentro de los grupos y rara vez produciría conductas que beneficiaran al grupo a un costo privado, salvo como un error ocasional. Si las personas habitualmente producen conductas que califican como adaptaciones a nivel grupal por sus efectos sobre la aptitud, entonces es probable que los mecanismos psicológicos de fondo sean un producto (parcial) de la selección grupal. En síntesis, si una conducta que califica como una adaptación a nivel grupal con base en sus efectos sobre la aptitud existe en virtud de procesos psicológicos tales como la toma de decisiones y la imitación, más que por un proceso evolutivo, eso en sí no constituye un argumento en contra de la adaptación grupal. En cambio, desvía la atención hacia la evolución de los procesos psicológicos. Si la conducta es un producto típico de los procesos psicológicos, entonces es probable que dichos procesos sean un producto de la selección grupal.

Estos comentarios se aplican a todas las posibilidades psicológicas (P3-P5) esbozadas arriba. ¿Qué hay respecto a la distinción entre procesos psicológicos conscientes e inconscientes (P4) o altruistas y egoístas (P5)? A mi entender, ninguna de estas distinciones influye en el hecho de que la conducta o los procesos psicológicos sean una adaptación a nivel de grupos. En la biología evolutiva es común esperar que un determinado rasgo fenotípico evolucione potencialmente por más de un mecanismo próximo. Si el rasgo evoluciona por selección intergrupal, es una adaptación a nivel de grupos, independientemente del mecanismo próximo particular que evolucione. Los casos P3 a P5 representan diversas opciones de mecanismos próximos.

#### AVANZANDO LA FRONTERA DE LA CONTROVERSIA

Empecé este ensayo diciendo que ya tenemos ante nosotros los ingredientes para un consenso permanente sobre los grupos humanos como unidades adaptativas. Hay una zona teórica de acuerdo sobre lo que constituye una adaptación grupal y una zona empírica de acuerdo sobre la cooperación ampliamente difundida en los grupos humanos. Pese a las apariencias de décadas, es posible conectar estas dos zonas y concluir que la selección

a nivel de grupos ha sido una fuerza evolutiva muy importante en la evolución humana, la cual explica nuestra naturaleza gregaria. Por supuesto, la selección intragrupal también ha sido una fuerza importante, que explica nuestra tendencia a subvertir los grupos y nuestras dificultades para funcionar de manera cooperativa en grupos que rebasan cierta escala. La teoría de la selección a múltiples niveles resulta ideal para explicar la naturaleza humana en toda su complejidad prosocial y antisocial.

La trascendencia de llegar a un consenso en algo tan básico radica en que nos permite mover la frontera de la controversia a cuestiones más refinadas. Con esta intención, terminaré describiendo varios puntos que considero mucho más interesantes y dignos de atención que el simple hecho de la selección grupal.

1) La importancia de la selección grupal cultural que sigue en curso. Parte de la funcionalidad de los grupos humanos modernos se ha originado por una selección grupal de tipo cultural, y nadie la planeó. Nos comportamos de maneras inteligentes, pero no somos en absoluto conscientes sobre qué, cómo o por qué antes de la investigación científica. Más aún, en la literatura de las ciencias sociales existen ejemplos bien documentados de selección grupal cultural, aunque no se les ha asociado con los aspectos evolutivos que se comentan en el presente ensayo (véanse ejemplos en Wilson 2002).

2) La importancia de la selección grupal genética. Robert Boyd, que ha propugnado la selección grupal cultural tanto tiempo como yo he propugnado la selección grupal en general, ha afirmado que el saber transmitido sobre selección grupal genética es correcto y que se necesita la cultura para hacer de la selección grupal una fuerza evolutiva significativa (la síntesis más reciente aparece en Richerson y Boyd 2004). Una base para esta afirmación de Boyd es su modelo de selección grupal cultural con Peter Richerson (Boyd y Richerson 1985), en el cual un rasgo de conformidad evoluciona por selección intragrupal como una adaptación a los entornos cambiantes, con resultados para la selección grupal cultural que inicialmente son subproductos. Otra base para la afirmación de Boyd es semántica. Él reconoce que las llamadas "alternativas" a la selección grupal, como la teoría de la selección por parentesco y la teoría de juego evolutivo, son en sí mismas modelos de selección a múltiples niveles que incluyen selección intragrupal e intergrupala. Sin embargo, considera que la selección grupal cultural es el único contexto nuevo de importancia dentro del cual ocurre selección grupal, aparte de los contextos ya conocidos en términos de selección por parentesco y reciprocidad. Por ejemplo, Boyd afirmaría que la selección grupal nunca es importante en grupos amplios de individuos no emparentados en ausencia de cultura. Yo disiento por motivos que se presentan en detalle en otras publicaciones (Sober y Wilson

1998, Wilson 2004). La cultura es una clase de proceso complejo que puede alterar radicalmente la distribución de la variación fenotípica dentro de los grupos y entre grupos. Existen otros procesos no culturales que tienen el mismo efecto, por ejemplo en los ecosistemas microbianos (Swenson y Wilson 2000a,b) o en las interacciones entre insectos (Rissing y Pollock 1989). En cuanto a la evolución humana, los rasgos que hacen posible la selección grupal cultural tienen una base genética que, casi con seguridad, evolucionó al menos en parte por selección grupal genética, a despecho del modelo particular de Boyd y Richerson (1985) (ej., Wilson y Kniffin 1999). La coevolución genético-cultural es el sello distintivo de la teoría desarrollada por Boyd y Richerson, pero aún no existe un consenso sobre si uno o ambos son procesos a múltiples niveles. Esta "frontera de controversia" actual es más interesante y sustantiva que discutir sobre el simple hecho de la selección grupal.

3) Una nueva mirada a los procesos psicológicos conscientes. El pensamiento intencional consciente tiene una importancia innegable en la organización social de los grupos humanos. Para dar un ejemplo que comento en detalle en otra parte (Wilson 2002, cap. 3), Juan Calvino y sus contemporáneos durante la Reforma protestante eran en parte planeadores sociales astutos que pensaban en términos pragmáticos. Como otra muestra, Boehm (1996) buscó en la literatura antropológica ejemplos de situaciones en las cuales pueblos indígenas se vieran obligados a tomar una decisión urgente y hubiera un antropólogo presente para observar lo sucedido. En todos los casos hay una discusión pragmática de los costos y beneficios que reconoceríamos como racional, con mínima referencia a supersticiones, agentes sobrenaturales, etc. Sin embargo, en términos de la selección a múltiples niveles, el pensamiento intencional consciente no es igual que el pensamiento interesado en el propio bienestar. En todos los casos mencionados, la pregunta era qué debía hacer el grupo como unidad colectiva. La explotación y los conflictos de interés dentro del grupo a menudo eran parte de la discusión y se resolvieron de un modo que reducía al mínimo el potencial de selección intragrupal. Por ejemplo, o bien el grupo llegaba a un consenso sobre qué hacer que eliminaba la variación conductual intragrupal (a saber, todos van a la guerra), o bien regulaba las consecuencias de aptitud, como sería al llegar a un acuerdo para castigar a los gorriones o restringir los beneficios de los bienes públicos a quienes los generaron (a saber, sólo aquellos que vayan a la guerra pueden beneficiarse del botín). En suma, cuando los elementos del pensamiento intencional se examinan en términos de series agrupadas de comparaciones sobre la aptitud, emergen mayormente como adaptaciones a nivel de grupo, que tienen éxito al aumentar la aptitud de los grupos como unidades corporativas, no la aptitud de los individuos en comparación con otros dentro del mismo grupo.

4) La importancia de los procesos psicológicos inconscientes. No obstante la importancia del pensamiento intencional, casi con seguridad existen muchos procesos psicológicos relevantes para la adaptación grupal que escapan a la percepción consciente, tan sólo porque así sucede con la mentalidad humana en general (Barkow y cols. 1992, T.D. Wilson 2002). A diferencia de las adaptaciones que evolucionaron directamente por selección grupal cultural, alguien los concibió. Sin embargo, no somos conscientes sobre ellos antes de la investigación científica.

5) La posibilidad de cognición a nivel grupal. Por lo general, se considera que la cognición humana es un proceso a nivel individual, aun cuando el resultado de la cognición sea adaptativo a nivel de grupo (por ejemplo, que un individuo decida proporcionar un bien público a cambio de un costo privado). Otra posibilidad es que el grupo se convierta en la unidad cognitiva, y las interacciones sociales sean comparables a interacciones neuronales. El concepto de una "mente grupal" podría sonar como ciencia ficción, pero se desprende directamente de la teoría de selección a múltiples niveles; está bien documentado en los insectos sociales y es totalmente plausible para los grupos humanos (Wilson 1997, Wilson, Timme y Miller 2004).

6) La importancia y pluralidad de las motivaciones psicológicas no egoístas. La idea de que todas las motivaciones humanas son psicológicamente egoístas es casi seguramente falsa. Las motivaciones son mecanismos próximos que evolucionan en virtud de las conductas que causan. Es posible que las motivaciones egoístas produzcan en principio conductas orientadas al grupo y a los demás, pero no de modo tan eficaz como las motivaciones no egoístas (Sober y Wilson 1998). La idea misma de una motivación única e incluyente está obsoleta. Si el tipo de modularidad en el que hacen hincapié los psicólogos evolutivos (Barkow y cols. 1992) es cuando menos parcialmente correcto, puede haber motivaciones que evolucionaron de diferente manera para distintas situaciones, y no hay una razón teórica para que todas ellas se consideren egoístas. Además de una pluralidad de motivaciones en los individuos, los modelos evolutivos predicen que las poblaciones humanas deben consistir en una mezcla de estrategias de conducta, tales como tramposos, cooperadores que castiguen y cooperadores que no castiguen (Fehr y Fischbacher 2003). Si se consideran las motivaciones como estrategias que compiten entre sí en el sentido de la teoría de juegos, entonces el resultado casi seguramente será una comunidad de motivaciones coexistentes que prevalezcan de diferentes maneras, y no una sola motivación que lo abarque todo.

7) Un papel subordinado para los mecanismos próximos en la filosofía moral. La teoría de la selección a múltiples niveles es ideal para estudiar la moralidad porque no insiste en que la moralidad (junto con todo lo demás) es una variedad del interés ególatra. Las discusiones filosóficas

sobre la moralidad a menudo se concentran de manera casi exclusiva en cómo piensan las personas respecto a su conducta y no en cómo se comportan. Este énfasis pasa por alto la relación entre causas próximas y causas últimas en la biología evolutiva. Como ya se mencionó, es común que un solo fenotipo evolucione a través de más de un mecanismo próximo. Por poner un ejemplo humano imaginario, una conducta considerada moral podría evolucionar a través de un mecanismo psicológicamente egoísta, un mecanismo psicológicamente altruista, un mecanismo que se internalice de modo que se lleve a cabo voluntariamente, un mecanismo que se externalice como una forma de control social, etcétera. Cada conducta evolucionada necesita un mecanismo próximo, pero el particular mecanismo próximo que evoluciona suele considerarse un asunto menor y, a menudo, cuestión del azar. ¿Por qué, entonces, se trata a un particular mecanismo próximo como la base de la moralidad, cuando otros mecanismos podrían motivar la misma conducta humana? Este es sólo un ejemplo de cómo la teoría evolutiva en general y la selección a múltiples niveles en particular van a requerir de cambios fundamentales en la filosofía moral.

#### POR DÓNDE EMPEZAR

Estos temas y otros ya están siendo discutidos por quienes se sienten cómodos con la teoría de la selección a múltiples niveles, y pueden convertirse en el centro de la atención de todos una vez que se termine el tedioso debate sobre el hecho mismo de la selección grupal. No hay nada intrínsecamente difícil en la teoría de la selección a múltiples niveles. Dennett (2002) la llamó "abrumadoramente compleja", pero eso es sólo ante el trasfondo de lo que la precedió. La historia de la ciencia está llena de ideas que, al principio, parecían abrumadoras, tan solo para convertirse más adelante en el nuevo sentido común. En mi experiencia, el estudiante promedio de educación superior que aborda el tema con una mente abierta puede adquirir una intuición práctica al respecto en un solo semestre. Esta intuición incluye el concebir a los grupos como posibles unidades adaptativas, del mismo modo en que todo el mundo está acostumbrado en la actualidad a pensar en individuos, hacer las comparaciones apropiadas sobre aptitud relativa y pensar con claridad sobre causa próximas y causas últimas. La competencia avanzada en la teoría de la selección a múltiples niveles no es más difícil que para otros marcos teóricos, tales como la genética de poblaciones, la teoría de la aptitud incluyente y la teoría de juego evolutivo. Espero con ansia el día en que la intuición básica de todo aquel que piense en la evolución y la competencia avanzada de los científicos en activo se conviertan en el nuevo consenso permanente.



Una versión de este ensayo aparecerá en el volumen *Culture and Innateness*, editado por P. Carruthers y publicado por Oxford University Press.

Traducción de Emilia Picazo.

#### REFERENCIAS

- Alexander R. D. (1987), *The Biology of Moral Systems*. Nueva York: Aldine de Gruyter.
- Alvis, R. E. (2003), "Super natural selection? Reflections on Darwin's cathedral." *Council of Societies for the Study of Religion* 32(2): 35-36.
- Atran, S. (2002), *In Gods We Trust: The Evolutionary Landscape of Religion*. Oxford: Oxford University Press.
- Barkow, J.H.; Cosmides, L.; y cols., eds. (1992), *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*. Oxford: Oxford University Press.
- Bednekoff, P. A. (1997), "Mutualism among safe, selfish sentinels: A dynamic game." *American Naturalist* 150: 373-392.
- Boehm, C. (1996), "Emergency decisions, cultural selection mechanics and group selection." *Current Anthropology* 37:763-793.
- Clutton-Brock, T. H.; O'Riain, M. J.; y cols. (1999), "Selfish sentinels in cooperative mammals." *Science* 284: 1640-1644.
- Dennett, D. C. (2002); "Altruists, chumps, and inconstant pluralists. Commentary on D. S. Wilson and E. Sober, *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*." *Philosophy and Phenomenological Research* 65:692-696.
- Fehr, E.; Fischbacher, U. (2003), "The nature of human altruism." *Nature* 425: 785-791.
- Giraldeau, L.-A.; Caraco, T. (2000), *Social Foraging*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Hinde, R. A. (2003), "Review of D.S. Wilson, *Darwin's Cathedral*." *Council of Societies for the Study of Religion* 32(2): 38-40.
- Lease, G. (2003), "Religion as cultural evolution: function, adaptation and truth: Reflections on David Wilson's *Darwin's Cathedral*." *Council of Societies for the Study of Religion* 32(2): 36-38.
- Paden, W. E. (2003), "Sacrality in the state of nature: Evolution in a Durkheimian key." *Council of Societies for the Study of Religion* 32(2): 40-41.
- Ridley, M. (1997), *The Origins of Virtue*. New York: Viking.
- Rissing, S. W.; Pollock, G. B.; y cols. (1989), "Foraging specialization without relatedness or dominance among co-founding ant queens." *Nature* 338: 420-422.
- Richerson, P. J.; Boyd, R. (2004), *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*. Chicago: University of Chicago Press.
- Sober, E.; Wilson, D. S. (1998), *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Swenson, W.; Arendt, J.; y cols. (2000), "Artificial selection of microbial ecosystems for 3-chloroaniline biodegradation." *Environmental Microbiology* 2: 564-571.

- Swenson, W.; Wilson, D. S.; y cols. (2000), "Artificial ecosystem selection." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 9110-9114.
- Wegner, D. M. (1986), "Transactive memory: A contemporary analysis of the group mind," en B. Mullen; Goethals, G. R. (eds.), *Theories of Group Behavior*. Nueva York; Springer-Verlag.
- Williams, G. C. (1966), *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton: Princeton University Press.
- Wilson, D. S. (1998), "Hunting, sharing and multilevel selection: The tolerated theft model revisited." *Current Anthropology* 39: 73-97.
- Wilson, D. S. (1999), "A critique of R.D. Alexander's views on group selection." *Biology and Philosophy* 14: 431-449.
- Wilson, D. S. (2000), "Nonzero and nonsense: Group Selection, Nonzerosumness, and the human Gaia hypothesis." *Skeptic* 8.
- Wilson, D. S. (2002), *Darwin's Cathedral: Evolution, Religion, and the Nature of Society*. Chicago: University of Chicago Press.
- Wilson, D. S. (2004), "What is wrong with absolute individual fitness?" *Trends in Ecology and Evolution*, en prensa.
- Wilson, D. S.; Kniffin, K. M. (1999), "Multilevel selection and the social transmission of behavior." *Human Nature*, 10: 291-310.
- Wilson, D. S.; Timmel, J.; y cols. (2004), "Cognitive cooperation: When the going gets tough, think as a group." *Human Nature*, en prensa.
- Wilson, T. D. (2002), *Strangers to Ourselves: Discovering the Adaptive Unconscious*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Wright, R. (2000), *Nonzero: the Logic of Human Destiny*. Nueva York: Pantheon.