

# Competencia y cooperación como imágenes en acercamientos evolutivos del comportamiento social: un panorama histórico

Paulo C. Abrantes<sup>1</sup> y Catherine Bernal Castro<sup>2 3</sup>

Recibido: 1 de septiembre de 2020

Aceptado: 13 de octubre de 2020

---

**Resumen.** Reconstruimos desde Darwin los intentos por explicar los comportamientos de cooperación y competencia en humanos y su evolución; haciendo explícitas las diferentes “imágenes de naturaleza” que tenían los principales contendientes e implicados en las controversias que engendró este tema. Mostramos que esas imágenes tenían a menudo fundamentos ideológicos, además de ser sugeridas por observaciones (cargadas de teoría) sobre el comportamiento animal que fueron realizadas por naturalistas en entornos ecológicos específicos. Esas imágenes afectaron la comprensión de la “lucha por la existencia” como condición necesaria para la evolución por selección natural, así como las formas en las que se construyeron los modelos para simular los comportamientos en juego, teniendo en cuenta los niveles en los que se supone actúa la selección.

**Palabras clave:** evolución de la cooperación – lucha por la existencia – niveles de selección – Huxley y Kropotkin.

**Title:** Competition and Cooperation as Images in Evolutionary Approaches to Social Behavior: A Historical Overview

**Abstract.** We reconstruct attempts since Darwin’s to explain human cooperative and competitive behaviors and their evolution, by making explicit different kinds of ‘images of nature’ that were presupposed by the main contenders and implicated in the controversies that the topic engendered. We show that those images had often ideological underpinnings, besides being suggested by (theory-laden) observations on animal behavior that were made by naturalists in specific ecological settings. Those images affected the understanding of the ‘struggle for existence’, as a necessary condition for evolution by natural selection, as well as the ways in which models are built to simulate the behaviors at stake, by taking into account the levels at which selection is supposed to take place.

**Keywords:** evolution of cooperation – struggle for existence – levels of selection – Huxley and Kropotkin.

---

---

<sup>1</sup> Profesor retirado del Departamento de Filosofía de la Universidad de Brasilia, Brasil.  
<https://pauloabrantesfilosofia.com.br>

✉ [pccabr@gmail.com](mailto:pccabr@gmail.com)

<sup>2</sup> Profesora del Departamento de Biología de la Universidad Pedagógica Nacional, Colombia.

✉ [biocalilo@gmail.com](mailto:biocalilo@gmail.com)

<sup>3</sup> Expresamos nuestro agradecimiento a los dos evaluadores anónimos por los comentarios al artículo. Abrantes, Paulo y Bernal Castro, Catherine (2020). Competencia y cooperación como imágenes en acercamientos evolutivos del comportamiento social: un panorama histórico. *Epistemología e Historia de la Ciencia*, 5(1), 59-82. ISSN: 2525-1198

(<https://revistas.unc.edu.ar/index.php/afjor/index>)



## 1. Introducción

La actividad científica está condicionada, de diversas maneras y en diversos grados, por los supuestos metafísicos y epistemológicos asumidos (a menudo tácitamente) por sus principales agentes, los científicos. Abrantes (2016) propone las nociones de “imagen de naturaleza” e “imagen de ciencia” para referirse a estos supuestos, con el fin de hacer una historiografía motivada desde la filosofía y comprometida con la explicación de los acontecimientos de la historia de la ciencia, y no simplemente con su descripción.

Las imágenes (de naturaleza) sesgan las explicaciones propuestas por los científicos para comprender los fenómenos, y los tornan más o menos visibles. Estas imágenes pueden ser suscitadas por la experiencia, el sentido común, teorías aceptadas en otros dominios de los fenómenos y/o también por ideologías de varios tipos.

Estas nociones pueden aproximarse a otras, concebidas por varios historiadores y filósofos, a pesar de presuponer distintas “filosofías de la ciencia” y/o estar comprometidas en proyectos historiográficos muy diferentes. Sin pretender ser exhaustivo, podemos citar: los “themata” en Holton; los “paradigmas” en Kuhn; la noción de McLaughlin de “cosmovisión científica”; el contenido del “núcleo duro” de un programa de investigación en Lakatos. Ciertamente hay nociones relacionadas con estos en otros autores, ya sean filósofos o historiadores.

Lo que todas estas nociones tienen en común, a nuestro juicio, es que apuntan a una dimensión de la actividad científica que podríamos calificar de “filosófica”, y que se distingue de los productos más palpables de esta actividad, como, por ejemplo, los modelos y las teorías. Esta dimensión filosófica tiene un papel fundamental en la construcción de estos productos y en su evaluación. Algunas de estas nociones también se utilizan para comprender el papel que juegan las analogías en la construcción de modelos y teorías, y también de las metáforas que se utilizan en la argumentación y difusión de dichos productos, ya sea en la comunidad científica o en un público más amplio.<sup>4</sup> Los autores mencionados, sin embargo, abordan estos temas de formas muy diferentes, dependiendo de sus agendas, ya sean filosóficas o historiográficas, con las que están comprometidos.<sup>5</sup>

---

<sup>4</sup> La literatura en filosofía de la ciencia sobre distintos tipos de modelos y de cómo se relacionan (o no) con las teorías es inmensa, asimismo la literatura sobre el papel de las analogías y metáforas en esta actividad. No cabría en este artículo, de carácter histórico, entrar en los detalles de esta discusión, que se analiza en Abrantes (2020, 2004).

<sup>5</sup> Por ejemplo, las “imágenes” en Abrantes desempeñan un papel similar a algunos de los elementos de una matriz disciplinaria como los describe Kuhn en su intento de atenuar la polisemia del concepto de “paradigma”, tal como lo usó originalmente. El concepto de “paradigma” es objeto de toda una elaboración historiográfico-filosófica a la que Kuhn se dedica tras la primera edición de *La estructura de las revoluciones científicas*, en respuesta a las críticas que recibió. Abrantes (2020, cap. 11) analiza estos desarrollos y sostiene que el significado del paradigma como “ejemplar” es el más fundamental en Kuhn, dado el papel que juega en la comprensión de lo que él llama “ciencia normal”. Estas elaboraciones kuhnianas son totalmente ajenas a nuestros objetivos y a la forma en que aplicamos el concepto de “imagen de naturaleza” en el caso de estudio que es el tema de este artículo. Véase también la nota 6, para distinguir nuestros propósitos de los de Lakatos.

Las imágenes de naturaleza y ciencia, tal como las utiliza Abrantes, también apuntan a una dimensión “filosófica” en la actividad científica debido a las siguientes propiedades:

- a) las imágenes (de naturaleza y ciencia) son relativamente inmunes a la experiencia. No son sugeridas directamente por la experiencia, ni están sujetas a validación empírica directa (es decir, no son directamente confirmables o falsables);
- b) las imágenes funcionan como supuestos de la actividad científica, generalmente tácitas;
- c) las imágenes pueden ser compartidas por diferentes teorías o programas científicos.

Dadas estas propiedades, podemos esperar que la forma y la velocidad a la que cambian las imágenes sean muy diferentes de la dinámica de los modelos y las teorías. Por ejemplo, una imagen de naturaleza –por su carácter comprensivo y porque se refiere a elementos que los científicos postulan como esenciales para la realidad– tiene, en general, un carácter más estable que una teoría científica, precisamente porque es compartida por una serie de ellas. Además, diferentes imágenes de naturaleza, por sus contornos difusos y mal definidos, pueden superponerse e influir, aunque de diferentes formas, en la dinámica de un mismo “programa de investigación”.<sup>6</sup> Depende del historiador explicar, en estudios de casos particulares, cómo ocurren realmente estas influencias e interacciones.

Se pueden hacer observaciones análogas sobre la estabilidad (relativa) de las imágenes de ciencia: sobre los métodos empleados por los científicos y los valores cognitivos involucrados en sus decisiones de aceptar o rechazar ciertas hipótesis o teorías. Abrantes también muestra, en algunos estudios de caso, que las imágenes de naturaleza y de ciencia pueden constreñirse mutuamente<sup>7</sup>.

Creemos que las nociones de “imágenes de naturaleza” e “imágenes de ciencia” pueden ser herramientas metodológicas útiles para el historiador. La fecundidad de estas nociones debe valorarse, por tanto, en función de su mayor o menor éxito en revelar tendencias generales, explicar el modo como ciertas hipótesis o teorías son recibidas,

---

<sup>6</sup> Usamos el término “programa de investigación” aquí porque es conveniente referirnos a una serie de modelos y de teorías que se suceden a lo largo del tiempo, y comparten ciertos supuestos. Si bien hemos mencionado, anteriormente, algunas afinidades entre la noción de “núcleo duro” de Lakatos y la de imagen de naturaleza, conviene aclarar que no adoptamos aquí su filosofía de la ciencia, ni la forma en que él entiende la historiografía de la ciencia. Lakatos, probablemente, no aceptaría el préstamo que otorgamos porque el núcleo duro de un programa de investigación científica lo identifica de manera única, junto con la heurística positiva. Los cambios en el núcleo del programa implican, para él, un cambio de programa. Para obtener más detalles sobre la filosofía de la ciencia de Lakatos, consulte Abrantes (2020, cap. 8). Si tuviéramos que elegir un concepto que pueda caracterizar la dinámica conceptual en la ciencia, más en sintonía con la reconstrucción histórica que hemos emprendido en este artículo, elegiríamos el de “linaje conceptual”, por analogía con un linaje biológico, en el espíritu de lo que propone David Hull. Este artículo no es el lugar apropiado para desarrollar dicha idea, que es trabajada por Abrantes y El-Hani (2009), quienes discuten el uso del concepto biológico de linaje para caracterizar una serie teórica. Estos autores por un lado establecen la relación de los linajes con el papel que juegan los ejemplares según Kuhn; por el otro con las concepciones sintáctica y semántica de la estructura de las teorías científicas.

<sup>7</sup> La noción de “imagen de ciencia” no será abordada en este artículo, y nos limitaremos, en esta introducción, a discutir sobre todo la noción de imagen de naturaleza y anticipar la forma en que la usamos en este estudio de caso (ver Bernal y Abrantes, 2018).

comprender controversias y en reunir diversos episodios históricos, a veces separados por largos períodos de tiempo.

En este artículo, y en un artículo anterior (Bernal y Abrantes, 2018), nos proponemos aplicar el concepto de “imágenes de naturaleza” en la reconstrucción histórica de las investigaciones sobre el comportamiento humano, realizadas por biólogos del siglo XIX y principios de siglo XX. También investigamos cómo diferentes “imágenes” impregnaron, y aún permean, las controversias en torno al papel que tuvo la “lucha por la existencia” en el linaje homínido, junto con el lugar, inequívoco y distintivo, que la cooperación a gran escala tiene en los grupos humanos. Asimismo, con el trabajo historiográfico de identificar las imágenes de naturaleza y las imágenes de ciencia en las explicaciones sobre la evolución de la cooperación y el altruismo se logra, en parte, reconstruir la actividad científica y entender la dinámica de las teorías imperantes, y su incidencia en el surgimiento y desarrollo de explicaciones alternas a la ortodoxia, como es el caso de la selección de grupo.

En este trabajo tenemos la intención de hacer explícitas las imágenes de naturaleza involucradas en las explicaciones propuestas durante la segunda mitad del siglo XIX, sobre la cooperación y la competencia como rasgos del comportamiento social humano. Se pueden rastrear varias imágenes de naturaleza que constriñen las explicaciones propuestas para algunos rasgos del comportamiento social humano. Una de ellas, a la que se asoció la metáfora de “una naturaleza roja en diente y garra”<sup>8</sup>, presupone el foco de atención en la competencia entre individuos, y no entre grupos. En contraste con esta, tenemos una imagen pacífica y generosa de naturaleza en la que la cooperación es un comportamiento común, y no la excepción. A lo largo del texto, se utilizan varias expresiones para describir estas imágenes y otras que se relacionan con ellas. Para simplificar, podemos referirnos a ellos mediante expresiones más completas, como “imagen de competencia” e “imagen de cooperación”.

Estas imágenes, adoptadas tácitamente por naturalistas que investigan el comportamiento animal, están en el origen de las controversias; a continuación examinaremos algunas de ellas. A partir de la década de 1970, estas imágenes comenzaron a ser discutidas explícitamente por filósofos y científicos, y traducidas, técnicamente, en términos del problema de los niveles de selección. Veremos que estas imágenes están asociadas, a su vez, con diferentes imágenes de lo que es un “grupo” y, en particular, de lo que es un grupo humano.

La hipótesis de que la Selección Natural (en adelante SN) actúa a niveles más altos que el organismo, ha sufrido, y aún sufre, resistencia por parte de algunos biólogos. A pesar de ello, encuentra partidarios que se esfuerzan por articular una mejor respuesta a las críticas. Creemos que estas diferentes actitudes hacia esa hipótesis se deben, al menos en parte, a las imágenes presupuestas de naturaleza que perduran desde Darwin.

---

<sup>8</sup> Esta metáfora fue tomada de un poema de Lord Tennyson, de 1849, y se habría inspirado en la publicación, en 1844, del libro de Chambers, *Vestiges of the Natural History of Creation*, que tuvo un gran impacto en ese momento (Bowler, 2013, pp. 84, 88-90; Abrantes, 2016, pp. 249-252). Esta metáfora se asoció posteriormente con el proceso de selección natural, tanto por autores a favor y en contra del papel central que este proceso juega en la “teoría de la descendencia con modificación” de Darwin.

Esto es lo que intentamos mostrar con la reconstrucción histórica que proponemos a continuación.

## 2. Darwin

En primer lugar queremos enfatizar que lo que llamamos, arriba, la “imagen de competencia” ya circulaba y era aceptada en varios círculos antes que Darwin, como revela el verso del poema de Tennyson, que citamos en la introducción. Aún más significativo, sabemos que la expresión “*struggle for existence*”, que traduciremos como “lucha por la existencia”, fue acuñada por Malthus. Spencer extendió la imagen de la competencia para aplicarla a las relaciones sociales humanas y argumentó que esta “lucha” sería fundamental para que ocurra el progreso social, lo que revela una influencia lamarquista en su pensamiento (Bowler, 2013, pp. 89- 90; 249-50, 254).

Al mismo tiempo, la imagen de la cooperación, que también tuvo un largo recorrido antes de Darwin, fue más difícil de integrar en su teoría. Esta integración fue, sin embargo, necesaria porque la evidencia del altruismo biológico en varias especies es innegable y no se limita a la especie humana. En *El origen de las especies*, Darwin abordó el comportamiento altruista comprobando en las especies eusociales un fenómeno que, según él, amenazaba directamente su teoría. Propuso que, en estos casos, la SN no favorece a los individuos sino a todo el grupo en el que se encuentran. Darwin reconoció la dificultad de explicar por selección individual la existencia de las castas neutras y la esterilidad de los híbridos en los insectos sociales, dado que, aun siendo estériles, ayudaban a otros miembros de la colonia mediante actos altruistas. Varias fueron las conjeturas que él ofreció para resolver este problema, en la sección titulada “Objeción a la teoría de la selección natural aplicada a los instintos<sup>9</sup>: instintos neutros y estériles”, Darwin plantea que la contradicción entre SN y la existencia de individuos estériles que arriesgan su vida para salvar la vida de otros es una dificultad que “esta dificultad, aunque parece insuperable, se disminuye o, según yo, desaparece, cuando se recuerda que la selección puede aplicarse tanto a la familia como al individuo, y así lograr el fin deseado...” (Darwin, [1859], 2003, p.243. Traducción nuestra).<sup>10</sup>

En este sentido, se puede argumentar que, en 1859, Darwin restringió esta explicación a grupos de individuos que están estrechamente relacionados, a pesar de que generalmente argumentaba que la SN siempre actúa a nivel del individuo. En esta interpretación, Darwin no sugirió que la SN también podría actuar en grupos de

---

<sup>9</sup> En el capítulo VIII del *El origen de las especies* “Instinto” Darwin aclara que no intentará dar definición alguna de instinto, y menciona que comúnmente se abarcan con un mismo término varios actos mentales, no obstante, todo el mundo comprende lo que se quiere expresar cuando se dice que el instinto impulsa al cuclillo a emigrar y poner sus huevos en nidos de otras aves. Posteriormente, Darwin en *El origen del Hombre* parte de la admisión fundamental de que los hombres y los animales comparten una serie de instintos naturales, y también la capacidad de aprender y, por tanto, de modificar su comportamiento a partir de la experiencia adquirida.

<sup>10</sup> “This difficulty, though appearing insuperable, is lessened, or, as I believe, disappears, when it is remembered that selection may be applied to the family, as well as to the individual, and may thus gain the desired end” (Darwin, [1859], 2003, p. 243).

individuos no relacionados, lo que llegaría a aceptar más tarde en *El Origen del hombre* (Dugatkin, 2006; ver Borrello, 2010, pp. 8-12)

En *El origen del hombre* ([1871], 2004) Darwin se propone explicar el origen de la moralidad por un proceso de selección que habría ocurrido en el nivel de tribu:

No cabe duda alguna en que una tribu que comprenda muchos miembros llenos de un gran espíritu de patriotismo, de fidelidad, de obediencia, de valor y de simpatía, prestos a auxiliarse mutuamente y a sacrificarse al bien común, triunfará sobre la gran mayoría de las demás, realizándose una selección natural ([1871], 2009, p. 126).<sup>11</sup>

Podemos identificar en este pasaje de Darwin la influencia de una imagen de naturaleza en la que los individuos cooperan para beneficiar al grupo al que pertenecen, más allá de los subgrupos como la familia, incluso si hay una percepción de que este comportamiento disminuye, en un primer momento, la aptitud (entendida como éxito reproductivo) de estos individuos.

Para hacer explícita esta imagen e imágenes alternativas, es oportuno comparar el lugar que ocupa la metáfora “lucha por la existencia”, en Darwin, por un lado, y en Wallace, por otro, ya que ambos se inspiraron en Malthus para llegar a la idea de que la selección puede ocurrir de forma natural, y no solo artificialmente.

Sin embargo, el propio Malthus y, de manera significativa, Wallace, creían que la lucha por la existencia tenía lugar entre las tribus. Solo en sus conversaciones con Darwin, Wallace se dio cuenta de la importancia de que la SN actuara a nivel del individuo. En la historia contrafáctica por la que Bowler nos invita a pasar, si Darwin no hubiera existido, Wallace probablemente habría presentado una teoría de la evolución muy diferente, en la que la selección a nivel grupal tendría un papel más central (Bowler, 2013, pp. 52, 61-64).

Darwin y Wallace tenían antecedentes culturales, sociales y políticos muy diferentes, que ciertamente los habrían hecho incorporar imágenes de competencia y de cooperación de forma distinta, lo que condicionó sus respectivas versiones de la teoría de la evolución. Darwin compartió “hábitos de pensamiento asociados con el individualismo político” y el utilitarismo (Borrello, 2010, pp. 46, 53; Bowler, 2013, pp. 87-90), y se dio cuenta de las implicaciones evolutivas de la lucha por la existencia malthusiana a nivel de interacciones entre individuos.

La idea de que la competencia entre tribus estaba en el origen de los instintos sociales humanos que subyacen al comportamiento altruista (que Darwin defiende explícitamente en 1871) no fue una simple extensión de su teoría; también se debió a fuentes exógenas: primero, su biogeografía y la de otros autores, quienes discutieron, en particular, la invasión del ecosistema de una especie por otra. Bowler destaca también la influencia de Walter Bagehot, quien tomó el conflicto entre grupos como tema central. Para este autor, en un entorno de conflicto entre grupos se favorecería cualquier factor cultural que aumente la “lealtad” al grupo, como la religión. Darwin leyó a Bagehot y

---

<sup>11</sup> “A tribe including many members who, from possessing in a high degree the spirit of patriotism, fidelity, obedience, courage, and sympathy, were always ready to aid one another, and to sacrifice themselves for the common good, would be victorious over most other tribes; and this would be natural selection” (Darwin, [1871], 2004, pp. 157-158).

luego agregó este elemento a su teoría regresando de cierta manera a la idea original de Malthus que veía la lucha por la existencia como algo que ocurría entre tribus, porque le preocupaba explicar la evolución de los instintos sociales que apoyan la moralidad (Bowler, 2013, p. 251).

Vemos, por lo tanto, una ambivalencia en Darwin: entre un individualismo que le permitió interpretar, de forma novedosa, la metáfora de “lucha por la existencia” como una “lucha” entre individuos, y una preocupación en torno a la compatibilidad de su teoría con la imagen de que hay cooperación, en el caso humano, más allá del grupo familiar y, frecuentemente, en contraposición al auto-interés. Por lo tanto, necesitó introducir la hipótesis de que la SN actúa en el nivel de tribu, resultando en la evolución de instintos sociales específicos (más allá de los instintos sociales presentes en otras especies).<sup>12</sup>

En la solución encontrada por Darwin, la cooperación no elimina la competencia, solamente cambia su nivel. Esta tensión entre dos imágenes de naturaleza, de la competencia y de la cooperación, favoreció la controversia que siguió: las explicaciones que los naturalistas concibieron para las adaptaciones asociadas con los comportamientos sociales, ahora presuponían beneficios para la familia, la tribu o la especie, otras veces generaban beneficios para el individuo, incluso si iba en detrimento de los demás individuos en su grupo.

Es discutible si las condiciones sociales y políticas en Inglaterra, el individualismo y el utilitarismo crearon un nicho favorable, quizás único, para que Darwin, después de regresar de su viaje en el *Beagle*, prestara atención a Malthus y destacara la “lucha por la existencia” a nivel de individuos en su explicación de los mecanismos implicados en la transmutación de especies (Bowler, 2013, pp. 46-47). Darwin fue, de hecho, un naturalista victoriano, insertado en un contexto histórico particular, pero ese contexto también estuvo marcado por la “pasión del siglo XIX al altruismo” (Dixon, 2013, p. 72), y por los intentos de Darwin de establecer una conducta moral sobre una base naturalista y científica. Sin embargo, el estatus de una “ética evolutiva” sigue generando agudas controversias en la actualidad. La tensión entre estas dos imágenes (del hombre y de la sociedad) se reflejó en Darwin, a pesar de su extremo cuidado, como científico y naturalista, por dar una base empírica a sus hipótesis y explicaciones, según el inductivismo dominante en la comunidad científica inglesa de su época.

### 3. Huxley y Kropotkin

Varias imágenes de naturaleza estuvieron asociadas a distintas interpretaciones de la expresión “lucha por la existencia”, que le dio el título al capítulo tres del libro *El origen de las especies*. En un pasaje muy citado, Darwin usa esta expresión en diferentes contextos y menciona a Malthus:

...Como se producen más individuos de los que posiblemente puedan sobrevivir, en todos los casos debe haber una lucha por la existencia, ya sea un individuo con otro de la misma especie, o con individuos de especies

<sup>12</sup> En el argot contemporáneo, el comportamiento social humano manifiesta una “reciprocidad fuerte” y no solamente una “reciprocidad débil”, como en el caso del altruismo recíproco. Ver Abrantes (2014b, pp. 291-292).

diferentes, o con las condiciones físicas de la vida. Es la doctrina de Malthus aplicada con múltiple fuerza al conjunto de los reinos animal y vegetal... (Darwin, [1859], 2003, p. 134. Traducción nuestra).<sup>13</sup>

En un párrafo anterior del mismo capítulo, Darwin ilustra las tres situaciones, mencionadas en el pasaje anterior, en las que afirma que emplea la expresión lucha por la existencia por “conveniencia” en un sentido “amplio y metafórico”, advirtiendo su uso metafórico especialmente en la tercera situación. Esta afirmación se da en un largo pasaje, del que extraemos las partes inicial y final, que son las más relevantes para nuestros propósitos. Al final, describe cómo la planta parásito del muérdago depende de las aves para esparcir sus semillas. Se puede decir, pero solo en sentido metafórico, que el muérdago “lucha” con otras plantas, que también están en esta misma relación de dependencia con las aves:

Debo advertir que uso el término Lucha Por La Existencia en un sentido amplio y metafórico, que incluye la dependencia de un ser respecto a otro, e incluye (lo que es más importante) no solo la vida del individuo, sino el éxito al dejar descendencia [...] El muérdago depende del manzano y de algunos otros pocos árboles, pero sólo en un sentido improbable puede decirse que lucha con estos árboles, ya que, si demasiados de estos parásitos crecen sobre el mismo árbol, pierde vigor y muere. Pero varias plántulas del muérdago, que crecen muy juntas en la misma rama, se puede decir más verdaderamente que luchan entre sí. Como el muérdago es diseminado por aves, su existencia depende de las aves; y se puede decir metafóricamente que lucha con otras plantas frutales, incitando a los pájaros a devorarlas y así diseminar sus semillas en lugar de otras plantas. Utilizo por conveniencia el término general de lucha por la existencia, en estos diversos sentidos, que se transforman. (Darwin, [1859] 2003, p. 133-134. Traducción nuestra).<sup>14</sup>

Estos pasajes llamaron especialmente la atención de intelectuales, activistas políticos y naturalistas rusos que se sentían incómodos con la influencia de Malthus en Darwin, como veremos en esta sección.

T. H. Huxley publicó en 1888 un artículo con el título “*The struggle for existence in human society*”, donde precisa, con una clara certeza malthusiana, que entiende la “*struggle for existence*” como “la guerra de cada uno contra todos”, y que su “causa principal” es la “tendencia” de los organismos a “multiplicarse sin límite” (Huxley 1888, p. 205).

<sup>13</sup> “... as more individuals are produced than can possibly survive, there must in every case be a struggle for existence, either one individual with another of the same species, or with the individuals of distinct species, or with the physical conditions of life. It is the doctrine of Malthus applied with manifold force to the whole animal and vegetable kingdoms...” (Darwin, [1859], 2003, p. 134).

<sup>14</sup> “I should premise that I use the term Struggle for Existence in a large and metaphorical sense, including dependence of one being on another, and including (which is more important) not only the life of the individual, but success in leaving progeny [...] The mistletoe is dependent on the apple and a few other trees, but can only in a far-fetched sense be said to struggle with these trees, for, if too many of these parasites grow on the same tree, it languishes and die. But several seedling mistletoes, growing close together on the same branch, may more truly be said to struggle with each other. As the mistletoe is disseminated by birds, its existence depends on birds; and it may metaphorically be said to struggle with other fruit-bearing plants, in tempting the birds to devour and thus disseminate its seeds rather than those of other plants. In these several senses, which pass into each other, I use for convenience’ sake the general term of struggle for existence.” (Darwin, [1859], 2003, pp. 133-134).



Para Huxley, además de las relaciones familiares, prevalece la lucha hobbesiana por la existencia en lugar de la cooperación (esto incluso entre los “hombres primitivos” de la prehistoria). La “causa principal” de esta situación sería la tendencia a reproducirse sin límites, que el hombre compartía con otros animales. “La historia de la civilización” puede verse como una serie de intentos de contrarrestar esta tendencia, aunque Huxley era escéptico sobre su éxito.

Este autor posiciona por primera vez las consecuencias éticas de la teoría de la evolución por SN; varias de sus conferencias y ensayos son considerados una piedra angular en el tema de la evolución de la moralidad. Para Huxley, la SN favorece el predominio de tendencias egoístas que propician el éxito individual en la lucha por la existencia. Además, asume que el “progreso social” controla el proceso de SN, lo que da como resultado un “proceso ético”, que indica que la naturaleza humana no tiene un origen moral; al contrario es amoral o egoísta.

La lucha por la existencia tiende a eliminar a los que están menos adaptados a las circunstancias de su existencia. Los más fuertes, los más seguros de sí mismos, tienden a pisotear a los más débiles. Pero la influencia del proceso cósmico en la evolución de la sociedad es mayor cuanto más rudimentaria es su civilización. El progreso social significa una limitación del proceso cósmico en cada paso y lo sustituye por otro, que puede llamarse proceso ético; cuyo fin no es la supervivencia de los que pueden resultar más aptos, en relación con el conjunto de las condiciones que se dan, sino de los que son éticamente los mejores (Huxley, 1894, p. 67. Traducción nuestra).<sup>15</sup>

El artículo de 1888 provocó la indignación del geógrafo y naturalista ruso P. Kropotkin, quien, oponiéndose directamente al obstinado defensor de las ideas de Darwin, comienza a defender la relevancia de la “ayuda mutua” como el “factor” básico en la evolución de los organismos. En una serie de artículos, publicados mientras vivía en el exilio en Inglaterra, intenta articular una teoría de la evolución sin la influencia de Malthus.

En el libro *Mutual aid* (1902) Kropotkin sintetiza sus posiciones y se distancia tanto del “pesimismo” de Huxley como del “optimismo” de Rousseau:

En el mundo animal hemos visto que la gran mayoría de especies viven en sociedades, y que encuentran en la asociación la mejor arma para la lucha por la vida: entendida, por supuesto, en su amplio sentido darwiniano, no una lucha por puros medios de existencia, sino como una lucha contra todas las condiciones naturales desfavorables para la especie (Kropotkin, [1902], 2012, p. 242. Traducción nuestra).<sup>16</sup>

---

<sup>15</sup> “The struggle for existence tends to eliminate those less fitted to adapt themselves to the circumstances of their existence. The strongest, the most selfassertive, tend to tread down the weaker. But the influence of the cosmic process on the evolution of society is the greater the more rudimentary its civilization. Social progress means a checking of the cosmic process at every step and the substitution for it of another, which may be called the ethical process; the end of which is not the survival of those who may happen to be the fittest, in respect of the whole of the conditions which obtain, but of those who are ethically the best” (Huxley, 1894, p. 67).

<sup>16</sup> “In the animal world we have seen that the vast majority of species live in societies, and that they find in association the best arms for the struggle for life: understood, of course, in its wide Darwinian sense, not

En este pasaje es claro el énfasis de Kropotkin en el tercer sentido que Darwin dio a la expresión “lucha por la existencia” en el pasaje que citamos al principio de esta sección, justamente lo que él consideraba metafórico: la “lucha” con las condiciones físicas. Sin embargo, lo que podría haber sido el comienzo de una controversia no lo fue, ya que Huxley nunca respondió a las provocaciones de Kropotkin.

Es importante mencionar que Kropotkin es parte de una tradición que incluía a intelectuales rusos de diferentes posiciones en el espectro político y que estaban, mucho antes que él, a favor de una imagen de naturaleza que enfatiza la cooperación en las relaciones entre organismos. Intentaron construir un “Darwin sin Malthus”, como se evidencia en el pertinente título del libro de Todes (1989), que destaca al zoólogo K. F. Kessler (1815-1881). Esto habría “transformado un sentimiento generalizado en una tradición intelectual coherente” (Todes, 1989, pp. 104, 131). Cabe destacar su intervención de 1879 en la Sociedad de Naturalistas de San Petersburgo, que más tarde se publicó bajo el título *On the Law of Mutual Aid*, que Kropotkin habría leído en 1882/83. En esta tradición iniciada por Kessler, el uso de la expresión ‘lucha por la existencia’, del pasaje de Darwin que mencionamos anteriormente, se diseccionó en sus tres componentes:

- a) la lucha de un individuo con otro de la misma especie;
- b) la lucha con individuos de diferentes especies;
- c) la lucha con las condiciones físicas de la vida (entendidas como fuerzas abióticas).

Interpretaciones como las de Huxley ponen el énfasis exclusivamente en el primer componente.<sup>17</sup> Los naturalistas rusos consideraban que tales interpretaciones eran unilaterales y parciales, lo que en última instancia reflejaría la sociedad industrial inglesa de la época que tiene como base la competencia. Según la evaluación de Todes, la imagen malthusiana se originó en parte por el “*common sense*” inglés y dañaba efectivamente el “*common sense*” ruso (1989, pp. 3, 123).

La tradición rusa consideraba fundamental el componente (c), es decir, la lucha por las condiciones físicas de la vida, porque defendían que los grupos que cooperan tienen más éxito que los grupos que no cooperan (Todes, 1989, pp. 104, 132). Paradójicamente, este componente era precisamente lo que Darwin consideraba metafórico, como hemos visto.

Todes también señala otro elemento en esta controversia: la experiencia de investigación de Darwin y Wallace fue en áreas tropicales, donde tuvieron contacto con una gran concentración y diversidad de organismos, lo que habría reforzado en ellos la idea de que se da una lucha por la existencia entre individuos, y no una lucha con el entorno físico. Por el contrario, la experiencia de Kropotkin y otros naturalistas rusos,

---

as a struggle for the sheer means of existence, but as a struggle against all natural conditions unfavourable to the species.” (Kropotkin, [1902], 2012, p. 242).

<sup>17</sup> Hoy hablaríamos de competencia directa en el primer caso, e indirecta en el último caso, como lo hace Todes (1989, pp. 11; 132). En el prefacio a la edición de 1914 de su libro, Kropotkin hace esta distinción en los siguientes términos: “la guerra exterior de la especie contra las condiciones naturales adversas y las especies rivales, y la guerra interior por los medios de existencia dentro de la especie.” (“the exterior war of the species against the adverse natural conditions and the rival species, and the inner war for the means of existence within the species” ([1902], 2012, pp. vii – viii. Traducción nuestra).

que habían hecho observaciones en un ecosistema completamente diferente, los habría llevado a describir otra realidad (Todes, 1989, p. 170).

Aunque es común asociar con sus posiciones políticas anarquistas el énfasis de Kropotkin en la “ayuda mutua”, su consciencia de esta imagen fue estimulada por una investigación que había realizado durante 5 años en Siberia, donde viajó en 1862 a la edad de 19 años, con el apoyo de la Sociedad Geográfica Imperial Rusa (Todes, 1989, p. 132; Dugatkin, [1962], 2011, p. 93). Durante el viaje, dice que estaba leyendo *The Origin of Species*, que aún no había sido traducido al ruso (Borrello, 2010, p. 30).

De hecho, Kropotkin informa sobre la experiencia que había compartido con Poliakov en Siberia:

[...] buscamos en vano la competencia intensa entre animales de la misma especie que la lectura de la obra de Darwin nos había preparado... Vimos muchas adaptaciones para luchar, a menudo en conjunto contra las circunstancias adversas del clima, o contra varios enemigos; ... fuimos testigos de numerosos hechos de apoyo mutuo, especialmente durante las migraciones de aves y rumiantes; pero incluso en las regiones de Amur y Usuri, donde la vida animal abundaba, los hechos sobre la competencia real y la lucha entre animales superiores de la misma especie fueron poco notados por mí, aunque los busqué con mucha expectativa ([1902], 2012, pp. 7-8. Traducción nuestra. Véase Todes, 1989, p. 129).<sup>18</sup>

Kropotkin reconoció, sin embargo, que la ayuda mutua que prevalece entre los miembros de un grupo humano, en general, no ocurre entre diferentes tribus:

...dentro de la tribu, la regla suprema es "uno para todos", siempre y cuando la familia separada no haya roto la unidad tribal. Pero esa regla no se extiende a los clanes o tribus vecinos, incluso cuando están federados para protección mutua. Cada tribu o clan es una unidad separada. (...) Pero ninguna tribu está obligada a compartir su comida con las demás: puede hacerlo o no. Por tanto, la vida del salvaje se divide en dos conjuntos de acciones, y aparece bajo dos aspectos éticos diferentes: las relaciones dentro de la tribu y las relaciones con los forasteros; y (así como nuestro derecho internacional) el derecho “intertribal” difiere ampliamente de la ley común. Por lo tanto, cuando se trata de una guerra, las crueldades más repugnantes deben ser consideradas como demandas en nombre de la admiración de la tribu. Esta doble concepción de la moral pasa por toda la evolución de la humanidad y se mantiene hasta ahora ([1902], 2012, p. 93. Traducción nuestra).<sup>19</sup>

<sup>18</sup> “... [we] vainly looked for the keen competition between animals of the same species which the reading of Darwin's work had prepared us to expect ... We saw plenty of adaptations for struggling, very often in common, against the adverse circumstances of climate, or against various enemies;... we witnessed numbers of facts of mutual support, especially during the migrations of birds and ruminants; but even in the Amur and Usuri regions, where animal life swarms in abundance, facts of real competition and struggle between higher animals of the same species came very seldom under my notice, though I eagerly searched for them” (Kropotkin, [1902], 2012, pp. 7-8).

<sup>19</sup> “... within the tribe the rule of “each for all” is supreme, so long as the separate family has not yet broken up the tribal unity. But that rule is not extended to the neighbouring clans, or tribes, even when they are federated for mutual protection. Each tribe, or clan, is a separate unity. (...) But no tribe is bound to share its food with the others: it may do so or it may not. Therefore the life of the savage is divided into two sets of actions, and appears under two different ethical aspects: the relations within the tribe, and the relations

Incluso en aquellas situaciones en las que Kropotkin admitió la competencia y el conflicto, trató de argumentar que, en última instancia, estos tienen como objetivo favorecer la ayuda mutua contra los intentos externos de aniquilar al grupo (Dugatkin, [1962], 2011, pp. 55, 58). Esta imagen fue la base de todos los escritos posteriores de Kropotkin, en las áreas más diversas, incluida la ética y la política.

Después de cierto momento, Kropotkin extendió la imagen de “ayuda mutua”, traducéndola en términos de un factor en la evolución y no solo en la ecología de los organismos, lo que dio más espacio a hipótesis consideradas lamarquistas, como la acción directa del medio ambiente sobre los organismos y la herencia de las características adquiridas (Todes, 1989, pp. 136-138).

#### 4. Kropotkin y el neolamarquismo

A pesar del análisis de Kropotkin de la noción de lucha por la existencia en Darwin, como presentamos en la última sección, el historiador Bowler, en su historia de la paleoantropología de mediados de siglo XIX, sostiene que Kropotkin debería insertarse, más propiamente, en una cadena tipo lamarquista (Bowler, 1983, 1986).

Un neolamarquismo cobró impulso en el período en que el darwinismo comenzó a declinar, en las últimas décadas del siglo XIX, cuando científicos de diferentes áreas, incluidos los biólogos, cuestionaron el papel de la SN como mecanismo de la evolución de las especies, así como la contingencia inherente a este proceso, tal como lo concibió Darwin (Bowler, 1989, p. 246). El uso-desuso, combinado con la herencia de caracteres adquiridos, se exploró como elemento de un mecanismo alternativo a la SN.<sup>20</sup> Este neolamarquismo veía a la evolución como promotora del progreso (por ejemplo, la inteligencia y el sentido moral, en el caso humano) y tenía un carácter teleológico, más o menos explícito, según Bowler.

Así como *Geological Evidences of the Antiquity of Man* (título del famoso libro de C. Lyell de 1863) no estuvo particularmente asociado con una visión darwiniana, ¿por el contrario, los paleoantropólogos estaban mayoritariamente en sintonía con una visión neolamarquista.

Bowler (1986) analiza dos orientaciones, que no fueron claramente distinguidas por los paleoantropólogos en el cambio de siglo XIX al siglo XX, para explicar la evolución del comportamiento prosocial:

(i) La primera suponía que la cooperación humana evolucionó a partir de los instintos sociales de nuestros ancestros comunes con los grandes simios. A pesar del carácter darwinista de esta explicación, que suponía lo que ahora llamaríamos el “valor adaptativo” de estos instintos, no colocaba, necesariamente, a la SN como motor de la evolución, como había hecho Darwin al apelar a la selección a nivel de grupo;

---

with the outsiders; and (like our international law) the “inter-tribal” law widely differs from the common law. Therefore, when it comes to a war the most revolting cruelties may be considered as so many claims upon the admiration of the tribe. This double conception of morality passes through the whole evolution of mankind, and maintains itself until now.” (Kropotkin, [1902], 2012, p. 93).

<sup>20</sup> Darwin admitió, como sabemos, el uso-desuso como mecanismo complementario de la evolución, junto con la SN que, para él, era el mecanismo central.

(ii) Otra orientación reconoció en la naturaleza una tendencia a favorecer el surgimiento de la cooperación, y se asoció con una imagen optimista y benigna de la naturaleza, que veía el sentido moral como “el fin del proceso evolutivo” (Bowler, 1986, p. 212). Según Bowler, Kropotkin participó en esta segunda orientación. En este “esfuerzo por humanizar la naturaleza” se vio obligado a abrazar una explicación lamarquista del origen de los instintos sociales, para evitar la SN:

La cooperación, no la competencia, fue la fuerza impulsora de la naturaleza, aunque para hacerla funcionar sin recurrir a la selección de grupos era necesario invocar el lamarquismo para explicar cómo los hábitos se convirtieron en instintos... Muchos lamarquistas creían que la naturaleza en sí misma era un sistema con propósito diseñado por su Creador para fomentar el desarrollo de aquellos valores considerados como esenciales para la humanidad (1986, p. 211. Traducción nuestra).<sup>21</sup>

En esta segunda orientación, el comportamiento prosocial aparecería automáticamente, debido a una tendencia inmanente a la propia naturaleza. Quienes defendieron la primera orientación, aunque no admitieran la SN, se vieron obligados a realizar un trabajo adicional: investigar las circunstancias ambientales particulares que habrían favorecido la evolución de la conducta prosocial.

Incluso después de la gran síntesis de la teoría darwiniana con la genética, muchos paleoantropólogos reconocidos continuaron defendiendo, a pesar de sus diferencias, una visión progresista, “más pacífica”, benevolente y teleológica de la naturaleza humana (Bowler, 1986, p. 232).

Aunque la “imagen de competencia” se vincula más fácilmente con el darwinismo, Bowler señala la “paradoja” de que hubo lamarquistas que se adhirieron a una imagen benigna de la naturaleza, así como lamarquistas que adoptaron una imagen de naturaleza más agresiva y hostil, en la que la competencia entre los individuos es la regla, con sus implicaciones potencialmente conflictivas. Este fue el caso, como indicamos anteriormente, de Spencer, el máximo representante del llamado “darwinismo social”, pero que debería llamarse más propiamente “lamarquismo social”. Es un error, desde el punto de vista de la historia de las ideas, vincular la “imagen de competencia”, con sus implicaciones sociales, políticas e ideológicas, únicamente al darwinismo:

La afirmación de que el conflicto era necesario para el progreso no tenía, de ningún modo, un origen exclusivamente darwiniano [...] El darwinismo era solamente una manifestación más del deseo de utilizar el progreso como medio para justificar la eliminación de quienes, ya sea por mala suerte o por pereza, no habían logrado mantenerse con el tiempo (Bowler, 1986, pp. 223-224. Traducción nuestra).<sup>22</sup>

<sup>21</sup> “Cooperation, not competition, was the driving force of nature, although to make it work without falling back on group selection it was necessary to invoke Lamarckism to explain how habits became instincts... Many Lamarckians believed that nature itself was a purposeful system designed by its Creator to encourage the development of those values cherished as essential to humanity” (Bowler, 1986, p. 211).

<sup>22</sup> “The claim that conflict was necessary for progress was thus by no means of an exclusively Darwinian origin (...) Darwinismo was but one manifestation of the desire to use progress as a means of justifying the

Es importante distinguir, sin embargo, aquellos que, como Spencer, se centraron en la competencia entre individuos y aquellos, como Haeckel, que enfatizaron la competencia entre tribus y razas. En este último caso, se encontraron varios neolamarquistas, incluso quienes creían que la evolución tendría un carácter progresivo inmanente, lo cual es algo paradójico (Bowler, 1986, pp. 15, 213-214, 218). Para estos últimos, la competencia entre tribus y razas sigue siendo necesaria para que se produzca el progreso, lo que revela cuánto influyeron en el debate posiciones ideológicas sobre la superioridad de la raza blanca que buscaba legitimar al imperialismo en su dominio sobre razas “inferiores”, que se quedaban atrás en la competencia con otras razas:

Varios de los que rechazaron la selección natural individual aceptaron que habría competencia entre las especies rivales producida por algún otro mecanismo, y asumieron que se trataba de una forma de darwinismo. Darwin sí creía que las especies eran llevadas a la extinción por la aparición de especies rivales mejor adaptadas, pero aquellos que adoptaron el mecanismo de selección de grupo pueden no haber sido darwinianos en el sentido moderno (Bowler, 2003, pp. 275, 298. Traducción nuestra).<sup>23</sup>

Si aceptamos la reconstrucción propuesta por Bowler, el escenario histórico es mucho más complejo que el que ve al darwinismo como un programa cohesionado, que habría tenido una aceptación cada vez más amplia por parte de la comunidad científica en la segunda mitad del siglo XIX, abarcando diversas sub-áreas de la biología, y culminando con la gran síntesis de los años treinta y cuarenta. El caso de varias teorías sobre el origen de la conducta prosocial humana revela claramente cómo diferentes imágenes de naturaleza, y de naturaleza humana de una manera particular, influyeron decisivamente en la adhesión a un tipo u otro de teoría. La escasez de evidencias disponibles, especialmente en el caso de la evolución en la línea homínida, dio lugar a un abanico enorme de propuestas, que reivindicaban tradiciones diferentes, con mayor o menor fidelidad a las intenciones de quienes las habían iniciado. Situar a un autor en particular, ya sea Kropotkin o alguien más, en este escenario es un gran desafío, sobre todo porque también fue influenciado por corrientes de pensamiento propias de su país de origen, como mostramos en el apartado anterior.

## 5. Wynne-Edwards

Apelar a la selección a nivel de grupo (en adelante SG) para explicar el comportamiento altruista o cooperativo siguió siendo una apuesta para muchos naturalistas en las primeras décadas del siglo XX. Aunque se alinearon, en mayor o menor medida, con un enfoque evolutivo, rechazando el énfasis de los discípulos de Darwin en la competencia entre individuos como un elemento constitutivo de ese enfoque. Vero C.

---

elimination of those who, either through bad luck or laziness, had failed to keep up with the times” (Bowler, 1986, pp. 223-224).

<sup>23</sup> “Many who rejected individualistic natural selection accepted that there would be competition between the rival species produced by some other mechanism, and assumed that this was a form of Darwinism. Darwin did believe that species were driven to extinction by the appearance of better-adapted rivals, but those who invoked this mechanism of group selection may not have been Darwinians in the modern sense.” (Bowler, 2003, pp. 275, 298).

Wynne-Edwards (1906-1997) se destacó por haber sido un blanco de ataques al favorecer la SG desde la década de 1960.

Wynne-Edwards desarrolló y formalizó modelos en que la SN favorece el comportamiento “por el bien del grupo”, una metáfora asociado a la imagen de la cooperación. Propuso que las poblaciones de animales utilizan señales hormonales y mecanismos sociales, como defensa del territorio, jerarquías de dominación y agrupaciones, que ayudan a regular la dinámica colectiva y la tasa de reproducción, para evitar el uso excesivo de los recursos disponibles. Por lo tanto, esta “homeostasis” también se produciría a nivel de grupo y no solo a otros niveles de la jerarquía biológica (células, organismos, etc.).

Para Wynne-Edwards, la SG ocurre porque “las especies animales (y plantas) tienden a agruparse en poblaciones más o menos aisladas, que dependen de recursos alimentarios con un carácter “localizado, inmóvil” y que “la población [stock] local conserva sus recursos y, por lo tanto, salvaguarda la supervivencia futura de sus descendientes” (1962, p. 19. Traducción nuestra).<sup>24</sup> La densidad de población se regula a través de “convenios homeostáticos” que generalmente involucran el dominio del territorio, para evitar una sobrecarga excesiva de recursos alimenticios:

Los sistemas convencionales son esencialmente sociales y supongo que así es como evolucionó originalmente la socialidad. Si es así, esto le da a uno una nueva visión de la sociedad, como intrínsecamente competitiva y profundamente preocupada por el rango y las posesiones como símbolos de estatus. Al mismo tiempo, las sociedades son hermandades que necesitan colaboración en el cumplimiento de las convenciones y en oponerse a los invasores; ellas dependen de la lealtad y de las virtudes de conformidad (Wynne-Edwards, 1962, p. 653. Traducción nuestra).<sup>25</sup>

En su libro *Evolution Through Group Selection*, de 1986, defiende la idea de que el proceso de SN, tal como fue concebido en ese momento por la mayoría de los biólogos, es decir, actuando a nivel individual o en niveles inferiores, era insuficiente ya que no era responsable de todos los atributos de los animales. Para Wynne-Edwards, la SN también debe operar en grupos, produciendo adaptaciones como la sociabilidad, que aumentan la aptitud del grupo. En este argumento, la imagen de que el comportamiento social evoluciona “por el bien del grupo” está activa. Sin embargo, existen problemas al atribuir a los grupos los conceptos de “adaptación” y “aptitud”, como han señalado repetidamente sus críticos, los cuales abordaremos a continuación.

Queremos destacar que historiadores como Borrello (2010, p. 49) perciben una “visión común de naturaleza” entre Wynne-Edwards y Kropotkin, aunque no es posible trazar una línea causal histórica que vincule a estos autores. Esta “visión” habría surgido del trabajo de campo que hicieron en regiones que tienen varias similitudes: el Atlántico

<sup>24</sup> “...animal (and plant) species tend to group into more or less isolated populations” who depend on food resources of a “localized, immobile” character and that “the local stock conserves its resources and thereby safeguards the future survival of its descendants” (Wynne-Edwards, 1962, p. 19).

<sup>25</sup> “The conventional systems are essentially social, and I surmise that this is how sociality originally came to evolve. If so, it gives one a new insight on society, as being inherently competitive and deeply concerned with rank and possessions as status symbols. At the same time societies are brotherhoods, needing collaboration in the observance of conventions and in repelling invaders; they depend on allegiance and the virtues of conformity” (Wynne-Edwards, 1962, p. 653).

Norte y Siberia, respectivamente. Ambos describieron que en estas regiones la lucha por la existencia ocurre con condiciones ambientales, y no entre individuos que son parte de poblaciones típicamente dispersas:

En el Ártico la lucha por la existencia es sobre todo contra el mundo físico, por algunos momentos altamente benigno, por otros momentos por debajo del umbral de éxito reproductivo, y por otros momentos tan violento que la vida es eliminada, después de esto solo la recolonización podrá restaurarla (Wynne-Edwards, citado por Borrello, 2010, p. 50. Traducción nuestra).<sup>26</sup>

En estas condiciones extremas, Wynne-Edwards argumenta que la cooperación entre individuos es crucial para la supervivencia de una población. Por lo tanto, este fue un paso para desarrollar modelos en los que la SN opera a nivel de grupo.

Sin embargo, existen diferencias entre Kropotkin y Wynne-Edwards: este último trató de desarrollar una teoría de la SN que actuara a nivel grupal, mientras que el primero no lo hizo en detalle. Vimos que en el caso de Kropotkin, al menos, la imagen de “ayuda mutua” que abrazó se debió no solamente a las observaciones que hizo como naturalista, sino a su participación con un grupo de pensadores rusos que se oponían a lo que consideraban una influencia nefasta de la imagen malthusiana de conflicto, que sesgó la teoría darwiniana de la evolución.

Al demostrar el mismo apego a una imagen de naturaleza, Wynne-Edwards no renunció a la SG; la defendió hasta el final de su vida, como un factor relevante para explicar el comportamiento social de los animales, a pesar del creciente confinamiento producto de las duras críticas que recibió. La oposición no reconoció su papel en mantener viva una imagen, en la que una nueva generación de biólogos y filósofos trabajaría de manera más consistente.

## 6. La crítica de Williams a Wynne-Edwards

Los padres de la síntesis entre la genética y la teoría que Darwin había propuesto, como Haldane, Wright, Simpson y Mayr, junto con Dobzansky, admitieron inicialmente en sus modelos que la SN podría actuar por encima del nivel del individuo. Esto habría sido una motivación importante para que Wynne-Edwards desarrollara sus propios modelos de SG. Sin embargo, a medida que los creadores de la gran síntesis comenzaron a centrarse en las adaptaciones, redujeron simultáneamente la influencia de este factor (Borrello, 2010, pp. 61-63).

G. C. Williams basó su crítica de la SG precisamente en la identificación de los niveles a los que se podría aplicar el concepto de adaptación. Para él, los grupos ciertamente no entran en esta categoría porque sus supuestas adaptaciones se reducirían, de hecho, a las adaptaciones de los organismos que los integran, o tal vez a entidades que están en niveles aún más bajos de la jerarquía biológica, como genes.

La propuesta de Wynne-Edwards sugirió, como hemos visto, que un verdadero proceso de SG debería ser responsable de la evolución de alguna característica del grupo.

---

<sup>26</sup> “In the Arctic the struggle for existence is overwhelmingly against the physical world, now sufficiently benign, now below the threshold for successful reproduction, and now so violent that life is swept away, after which recolonization alone can restore it” (Wynne-Edwards, en Borrello, 2010, p. 50).



Sin embargo, la existencia de características que benefician al grupo no es, en sí misma, suficiente para demostrar que son adaptaciones (usó el término “adaptación biótica” para este propósito, distinguiéndolo de “adaptaciones orgánicas”). Una adaptación en el nivel X requiere, para ser generada, un proceso de SN correspondiente a ese nivel, que no está completamente determinado por las presiones de selección en los niveles más bajos. En otras palabras, el argumento de Williams es que los beneficios para el grupo no tendrían la historia causal apropiada para considerarse adaptaciones (Williams, 1966; Sober, 1984). Propuso un principio de parsimonia según el cual solo como último recurso, si la evidencia empírica realmente lo requiere, es legítimo aplicar el concepto de adaptación a niveles más altos que el gen. Finalmente las críticas de Williams en la comunidad de biólogos de su época fueron ampliamente aceptadas.

En su libro de 1984, el filósofo E. Sober reinterpreta la posición de Williams en los siguientes términos: la aptitud grupal sería solo un “espejismo”, reflejando las adaptaciones de los individuos que la componen. Para Sober, Williams sucumbió, sin embargo, a otro espejismo: el de establecer la unidad de selección en el nivel más bajo posible (el gen), lo que representa un reduccionismo. En nuestra interpretación, los “espejismos” a los que se refiere Sober están respaldados en diferentes imágenes de naturaleza, aunque no necesariamente los consideramos obstáculos para el progreso científico.

La noción de “aptitud inclusiva” introducida por Hamilton en 1963, y la de “altruismo recíproco” propuesta por Trivers en 1971, nos permiten explicar el altruismo en términos de ventajas evolutivas para los genes. Estas nociones se vinculan a un funcionalismo individual: la condición básica de que los individuos que portan los genes para ese rasgo son, en promedio, más aptos que aquellos que no lo hacen.

La hipótesis de que la SN actúa en el nivel más bajo posible se ha vuelto dominante, configurando lo que se conoce como el “punto de vista del gen”, que Dawkins difundió hábilmente.<sup>27</sup>

Los supuestos de los modelos construidos por Hamilton y Trivers también fueron importantes para E. O. Wilson, quien, en 1975, fundó la “sociobiología” e intentó introducir de esta manera, el punto de vista del gen en las humanidades. Al defender que el comportamiento social humano evolucionó por SN, de la misma manera que en otros animales, la sociobiología generó una gran controversia que fue más allá de los límites de la Academia.

## 7. El regreso de la selección grupal

Vimos cómo la idea de SG se desvanece a consecuencia de imágenes que se impusieron principalmente a partir de la década de 1970. Sin embargo, la imagen de la cooperación estuvo nuevamente presente, en un terreno modificado, en nuevas

---

<sup>27</sup> Hamilton y Trivers, entre otros, han demostrado convincentemente que la cooperación puede ser evolutivamente estable cuando los individuos que interactúan están genéticamente relacionados y cuando las interacciones se repiten. En otras palabras, los comportamientos prosociales evolucionan porque ayudan a los genes a aumentar su aptitud. Para esta demostración fue necesario recurrir al dilema del prisionero en su versión iterativa. No tenemos espacio en este artículo para analizar estos modelos en detalle (ver Bernal y Abrantes, 2019).

investigaciones sobre la evolución del comportamiento social humano y en los debates filosóficos que siguieron. Varios investigadores han revisado de forma independiente los modelos de SG, como D. S. Wilson, M. Wade, D. Cohen, I. Eshel, C. Matessi y S. Jayakar. Además, es importante señalar que filósofos de la biología como D. Hull, E. Sober (también en colaboración con el biólogo Lewontin), B. Mishler, R. Brandon, J. Griesemer, E. Lloyd y S. Okasha se involucraron en los debates que se denominaron “selección multinivel”. El papel de los filósofos acentuó la percepción de que muchos de los problemas planteados en esta controversia son conceptuales y no estrictamente empíricos, lo que reforzó nuestro intento de explicitar las imágenes tácitas de naturaleza que pueden haber sesgado aquella controversia.

El resurgimiento actual de la SG se debió en gran parte a D. S. Wilson, quien trabajó durante varios años en un modelo de selección de “rasgos de grupo”. Según este modelo, los individuos pertenecen al mismo grupo debido a sus interacciones y no porque estén juntos.<sup>28</sup> Además, demostró que incluso cuando un altruista pierde aptitud biológica en relación con un egoísta dentro de un grupo, la variación en la aptitud de los grupos es lo que favorece grupos con más altruistas, y como lo afirmó Darwin, puede anular la ventaja del egoísta.

Sober y D. S. Wilson (1998) sostienen que la SN puede actuar simultáneamente en los diversos niveles de la jerarquía de los sistemas biológicos: en genes dentro de individuos; sobre individuos dentro de grupos; sobre grupos dentro de poblaciones, e incluso en niveles más altos. Muchos biólogos y filósofos ahora apuestan a que la “teoría de la selección de niveles múltiples” (SMN) es una propuesta sólida, con suficiente apoyo empírico (Sober y Wilson, 1998; Okasha, 2006).

E. O. Wilson ha aceptado recientemente, un cambio notable de posición, que en cada nivel de la jerarquía la SN puede favorecer un conjunto diferente de adaptaciones (Wilson y Wilson, 2009).

Con respecto a las imágenes que se presuponen en esta controversia, D. S. Wilson y Sober reconocen que adoptan una “visión a nivel de grupo” que se opone a una “visión

---

<sup>28</sup> La definición que emplea Wilson de grupo es: “Cuando el rasgo es un comportamiento social, la aptitud de un individuo está determinada por sus propios rasgos y los rasgos de los individuos con los que interactúa. Estos individuos constituyen el grupo, que debe identificarse con precisión para calcular la aptitud que determina el resultado de la evolución. De ello se deduce que los grupos deben definirse por separado para todos y cada uno de los rasgos.” (When the trait is a social behavior, the fitness of an individual is determined by its own traits and the traits of the individuals with whom it interacts. These individuals constitute the group, which must be identified accurately to calculate the fitnesses that determine the outcome of evolution. It follows that groups must be defined separately for each and every trait (Wilson, 2002, p. 15. Traducción nuestra). Teniendo en cuenta lo anterior, un grupo es un colectivo de individuos que interactúa para producir un rasgo en cuestión, en este sentido un grupo puede consistir en una diada o una población de miles. Claramente, esta definición la podemos problematizar, por ejemplo podemos discutir si todos los comportamientos colectivos son rasgos de nivel de grupo, lo que nos llevaría a establecer diferencias entre propiedades agregadas y emergentes (ver Wimsatt, 2006). Según Smaldino (2014) esta distinción puede ser útil para establecer que no todos los comportamientos colectivos son rasgos de nivel de grupo, aclarando que los primeros dependen en gran medida de la organización específica de los individuos diferenciados, mientras que los últimos no.

individualista”, que trata la organización social como derivada del autointerés (1994, p. 585). En *Unto Others* enfatizan nuevamente que el cuadro que pintan está

...en armonía con algunas tradiciones intelectuales, puesto que la metáfora del superorganismo se ha utilizado para describir las sociedades humanas durante siglos. La misma descripción choca con otras tradiciones intelectuales, incluyendo el individualismo metodológico en ciencias humanas y el enfoque individualista en biología evolutiva (Sober y Wilson, 2000, p. 133).<sup>29</sup>

Con estos antecedentes, los grupos pueden considerarse unidades funcionales y sus miembros pueden verse como órganos en un organismo (Wilson y Sober, 1994, p. 342).

Sober y D. S. Wilson en realidad defienden un pluralismo en la biología evolutiva, en el que la teoría de la aptitud inclusiva, la teoría evolutiva de juegos, la teoría del gen egoísta y la SMN no se perciben como teorías rivales que recurren a diferentes procesos, por el contrario, “son sólo diferentes formas de considerar la evolución en poblaciones estructuradas como grupos” (Sober y Wilson, 2000, p. 78). Sin embargo, esto no significa que, desde una perspectiva histórica, estas diversas teorías no puedan verse como afluentes de diferentes imágenes, que sesgaran las posiciones adoptadas en la investigación.<sup>30</sup>

Es importante precisar que la discusión de si la SN opera a nivel de grupos, aún continua siendo tema de debate; algunos biólogos son escépticos frente a la hipótesis de la SG, consideran biológicamente que esta no es necesaria para explicar, por ejemplo, la evolución del altruismo. Por su parte, Okasha (2001) sostiene que Sober y Wilson (1998) llegan a una posición correcta mediante un razonamiento erróneo. Otros autores como West *et al.* (2008) consideran que la literatura sobre SG ha generado una gran confusión semántica e indican que dicha situación puede conducir a malentendidos de la teoría de la evolución social (para ampliar discusión desde la filosofía de la ciencia ver Bernal, 2019; Bernal y Martínez, 2016).

También es importante señalar que existe otra controversia, en torno a si la evolución de las predisposiciones a la cooperación presuponen, en el caso humano, que la SN actuó necesariamente a nivel de grupos o actúa simplemente a nivel de individuos. Estos escenarios alternativos tienen implicaciones con respecto a la antigüedad, en el linaje homínido, de los comportamientos relevantes y las predisposiciones psicológicas que estos asumen (Abrantes, 2018, pp. 29-33; Abrantes, 2014b, pp. 298-301). Esta polémica refleja, a nuestro juicio, cómo diferentes imágenes sobre el hombre y la sociedad continúan condicionando el debate científico y filosófico actual.

<sup>29</sup> “...in harmony with some intellectual traditions, since the superorganism metaphor has been used to describe human societies for centuries. The same picture clashes with other intellectual traditions, including methodological individualism in the human sciences and the individualistic perspective in evolutionary biology” (Sober y Wilson, 1999, p. 159).

<sup>30</sup> Actualmente se procura explicar, desde la SMN, cómo la cooperación comenzó a tener lugar a una escala mucho más amplia en el género *Homo*. En un escenario, esto fue posible gracias a la aparición de una nueva modalidad de herencia además de la genética, la herencia cultural, que tornó la SG más fuerte (Abrantes, 2013, 2014a).

## 8. Imágenes de grupo

Shavit (2004) muestra cómo diferentes imágenes de grupo marcaron efectivamente el debate, en la primera mitad del siglo XX, alrededor de las bases evolutivas del comportamiento altruista. La autora hace explícitas diferentes imágenes que van desde el extremo de ver al grupo como un superorganismo, hasta el extremo opuesto que considera al grupo como un mero agregado en el que sus miembros mantienen la autonomía. Shavit muestra que las ideologías, los valores sociales y políticos afectaron la incorporación inicial de estas imágenes.

A principios de siglo XX, la imagen de grupo como un superorganismo se asoció con posiciones anti-darwinistas o, al menos, con intentos de revisar el darwinismo. Este fue el caso de William Morton Wheeler (1865-1937), un entomólogo de la Universidad de Harvard, quien asumió esta imagen en sus estudios sobre eusocialidad. Los discípulos de Wheeler, como A. Emerson, vieron esta posición como perfectamente compatible con la libertad individual. Sin embargo, después de la segunda guerra mundial, la imagen de un superorganismo comenzó a asociarse con el totalitarismo y la ideología fascista (Shavit, 2004, p. 704; véas. Richards, 1989, p. 519). Simpson, Hamilton, Williams, Alexander y Maynard Smith hicieron esta asociación y percibieron un superorganismo como capaz de reproducirse debido a su coordinación y jerarquía, y de heredar esta estructura. Esta imagen extrema no habría dejado espacio para imágenes intermedias.

En contraste con la imagen anterior, el ecologista Warder C. Allee (1885-1955), de la Escuela de Ecología de Chicago, asumió la imagen de grupo como un “agregado animal”, esto en sus trabajos de la década de 1940. Los miembros de estos agregados no entran en competencia entre sí, sino que cooperan en su lucha contra las condiciones del entorno físico, como en Kropotkin (Dugatkin, 2006). Allee inicialmente rechazó el evolucionismo por asociaciones, comunes en ese momento, que hizo con Malthus, por un lado, y con el darwinismo social, por el otro. Más tarde, adoptó el enfoque evolutivo a través del contacto que tuvo con Sewall Wright, quien llegó a integrar su departamento. Allee comenzó a ver la SG como una fuerza capaz de neutralizar la competencia entre organismos y asumir la cooperación entre grupos cada vez más complejos, que van desde agregados poco cohesivos hasta superorganismos. La cooperación en humanos, para él, habría evolucionado a partir de la sociabilidad que estaría presente incluso en animales simples. En consecuencia, defendió la idea de que la SN no favorece la agresión sino la cooperación entre los animales. Según sus investigaciones, la cooperación debía ser una regla profundamente arraigada en la naturaleza.

Allee esperaba que los estudios biológicos inspiraran una sociedad sin jerarquías en la cual la cooperación y el pacifismo fueran la norma. Al contrario de Huxley, él creía que la respuesta a las cuestiones morales se podría encontrar en la naturaleza; estaba convencido de que el medio ambiente y la ecología de los organismos eran la clave para comprender la vida que se caracteriza por el impulso a cooperar tanto con parientes como con extraños.

Allee era un *quacker* y pacifista. Rechazó la posición dominante en Antropología en ese momento, que consideraba que las relaciones de parentesco eran la base de la sociabilidad (Dugatkin, 2006). La imagen de grupo como un agregado cooperativo, pero poco cohesivo, parecía cumplir con el estado liberal que Allee idealizó. La escuela de

Chicago se caracterizó, precisamente, por extraer las consecuencias sociales, políticas y morales de la investigación en biología.<sup>31</sup> Williams, quien tuvo contacto con esta escuela como estudiante, comenzó a denunciar esta tendencia (Borrello, 2010, p. 110; Shavit, 2004, p. 706).

Aunque Wynne-Edwards estaba familiarizado con el trabajo de Allee, adoptó una imagen “moderada” de grupos como superorganismos y no la de este último. También según Shavit, las críticas de Williams y Maynard Smith a la SG serían sesgadas porque presuponen la imagen de grupos como superorganismos represivos, y no como agregados ordenados por presiones ecológicas que dan forma al desarrollo de sus miembros, como es el caso en Wynne-Edwards. Los grupos delimitados por rasgos, en los modelos de Wilson y Sober, también se agregan sin la cohesión que caracteriza a los superorganismos, lo que los críticos de la SG no notaron.

Shavit argumenta que la fijación de imágenes extremas de grupo, ya sea como simple agregado o como superorganismo extremadamente cohesivo, fue un obstáculo para la investigación. Los procesos reales, para ser abordados adecuadamente, requieren, según ella, la aplicación de imágenes de grupo ubicadas entre estos extremos, lo que implica una diversidad de niveles y unidades de selección, así como procesos de herencia compatibles, en línea con el pluralismo propuesto por D. S. Wilson y E. Sober.

## 9. Conclusiones

En este artículo hemos visto cómo varias imágenes de naturaleza han dado lugar a una pluralidad de explicaciones de algunos rasgos del comportamiento humano, en particular las que favorecen las relaciones sociales de competición o de cooperación. El escenario actual de la investigación muestra que este pluralismo, después de todo, fue fecundo y ofrece un horizonte de dinámica de las investigaciones sobre el comportamiento social.

A lo largo del documento vemos que las actitudes de los agentes históricos que favorecieron una dicotomía entre las imágenes de competencia y de cooperación impidieron que se resolvieran las controversias, y que se construyeran explicaciones que dieran cuenta de la complejidad de los fenómenos.

Desde Darwin vemos la influencia de la hipótesis de que la cooperación entre individuos favorece la supervivencia de los grupos a los que pertenecen en tensión con la imagen de que los individuos libran una lucha por la existencia entre ellos. Desde los años sesenta hasta los setenta, el “punto de vista del gen” ganó terreno, lo que favoreció la hipótesis de que esta “lucha” tiene lugar en un nivel aún más bajo, involucrando a “agentes” (supuestamente, genes) que condicionan, junto con varios factores ambientales, el comportamiento social de las personas que portan esos “agentes”.

En este artículo, mostramos cómo las imágenes que fueron rechazadas durante el predominio de este “punto de vista” influyeron, posteriormente, en la construcción de explicaciones alternativas, como es el caso de que la SN actúa simultáneamente en varios niveles, una hipótesis que ha recuperado la credibilidad.

---

<sup>31</sup> A. Emerson, mencionado anteriormente, fue uno de los colegas de Allee en Chicago.

La controversia que ha estado presente durante más de un siglo y que continúa hoy, ha hecho que la complementariedad de estas diversas explicaciones sea cada vez más clara: cuando la cooperación se ve favorecida por la SN en una unidad de evolución, como, por ejemplo, dentro de un grupo particular, la competencia se restablece en otra unidad, ubicada en otro nivel, que sería, en este caso, la población de grupos.

A diferencia del pensamiento dominante en biología evolutiva basado en la imagen de competencia, nuevas perspectivas ubican a la cooperación como un fenómeno de igual o quizás mayor importancia que la competencia. Es el caso de Maynard Smith y Eörs Szathmáry (1995) que ofrecen un nuevo marco para discutir la evolución, argumentando que la cooperación no es una función periférica de la historia de la vida ni una forma de comportamiento que se encuentra solo en unas pocas especies de animales sociales, sino que está presente a lo largo de los diferentes procesos evolutivos y se hace evidente en al menos ocho “grandes transiciones” en la evolución de la complejidad de los seres vivos.

Este escenario revela la influencia de la imagen de que en la naturaleza la cooperación tiene un lugar de importancia, al lado de la competencia. La cooperación puede haber sido un común denominador de los grandes cambios evolutivos; una “fuerza creativa” detrás de los principales niveles de complejidad y organización biológica.

Con lo anterior, no se pretende decir que la cooperación sea la única fuerza que conduce a unidades de nivel superior o a individualidades. La reconstrucción histórica que ofrecemos en este artículo muestra que la abertura para una pluralidad de perspectivas teóricas es la mejor actitud para que se avance en la investigación del mundo de la vida, con toda su complejidad.

## 10. Referencias

- Abrantes, P. (2004). Models and the Dynamics of Theories, *Philosophos*, 9(2), 225-270.\*
- \_\_\_\_\_ (2013). Human evolution and transitions in individuality, *Contrastes, Suplemento*, 18, 203-220.\*
- \_\_\_\_\_ (2014a). Natureza e Cultura. In: Abrantes (org.) *Ciência & Ambiente*, 48, p. 7-21.\*
- \_\_\_\_\_ (2014b). Conflito e cooperação na evolução humana, in: Abrantes (ed.), *Ciência & Ambiente*, 48, 289-301.\*
- \_\_\_\_\_ (2016). *Imagens de natureza, imagens de ciência*. Rio de Janeiro: EdUERJ.
- \_\_\_\_\_ (2020) *Método e Ciência: uma abordagem filosófica*. BH: Fino Traço. Segunda edição.\*
- \_\_\_\_\_ (2018) Uma mente embebida na cultura. *Revista de Filosofia Moderna e Contemporânea* (Brasília-UnB), 6(1), 7-46, jul.\*
- Abrantes, P., El-Hani, C. (2009) Gould, Hull and the individuation of scientific theories. *Foundations of Science*, 14(4), 295-313\*
- Bernal, C., Abrantes, P. (2018). Imágenes en la explicación del comportamiento prosocial humano y su evolución, *Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia*, 18-37.\*

- Bernal, I., Martínez, M. (2015) Las explicaciones sobre el comportamiento social: entre la administración y la generación de beneficio. *Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia*, 15(30), 123-144.
- Bernal, Irma (2019) Tareas y coordinación en las transiciones evolutivas: el caso de las sociedades de insectos. Tesis doctoral Universidad Nacional Autónoma De México.
- Borrello, M. (2010). *Evolutionary restraints: the contentious history of group selection*. The University of Chicago Press.
- Bowler, P. (1983). *The eclipse of Darwinism*. The Johns Hopkins University Press.
- Bowler, P. (1986) *Theories of human evolution: a century of debate, 1844-1944*. The Johns Hopkins University Press.
- Bowler, P. (1989) *Evolution: the history of an idea*. University of California Press.
- Bowler, P. (2003) *Evolution: the history of an idea*. University of California Press. 3ª edición.
- Bowler, P. (2013). *Darwin deleted: imagining a world without Darwin*. The University of Chicago Press.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Broadview Press, 2003.
- Darwin, C. ([1871], 2004). *The descent of man, and selection in relation to sex*. Penguin.
- Darwin, C. (aut.), López White, A. (trad.). (1905). *El origen del hombre: la selección natural y la sexual*. Prometeo.
- Dixon, T. (2013). Altruism: morals from History. In: Nowak, M. & Coakley, S. (orgs.). *Evolution, Games and God: the principle of cooperation*. Harvard University Press, 60-81.
- Dugatkin, L. (2006). *The Altruism Equation: Seven Scientists Search for the Origins of Goodness*. Princeton University Press.
- Dugatkin, L. (2011). *The prince of evolution*. CreateSpace publications.
- Huxley, T. (1894). The struggle for existence in human society. En Huxley, T. *Evolution and ethics and other essays*. *Collected Essays*, IX, 195-236. Recuperado de: <https://mathcs.clarku.edu/huxley/CE9/index.html> (accessed 31/08/2020)
- Huxley, T. H., ([1888], 1894). *Evolution and Ethics*. Princeton University Press.
- Kropotkin, P. ([1902], 2012). *Mutual aid: A factor of evolution*. Courier Corporation.
- Maynard Smith, J., y Szathrnary, E. (1995). *The major transitions in evolution*. Oxford University Press.
- Okasha, S. (2001). Why won't the group selection controversy go away? *The British journal for the philosophy of science*, 52(1), 25-50.
- Okasha, S. (2006). *Evolution and the levels of selection*. Oxford University Press.
- Richards, R. (1989). *Darwin and the emergence of evolutionary theories of mind and behavior*. The University of Chicago Press.

- Shavit, A. (2004). Shifting values partly explain the debate over group selection, *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci.*, 35(4), 697–720.
- Smaldino, P. E. (2014). The cultural evolution of emergent group-level traits. *Behavioral and Brain Sciences*, 37(3), 243-254.
- Sober, E. (1984). *The nature of selection*. The University of Chicago Press.
- Sober, E., Wilson, D. S. (1999). *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior*. Harvard University Press.
- Sober, E., Wilson, D. S. (2000). El comportamiento altruista. *Evolución y psicología*. Siglo XXI.
- Todes, D. (1989). *Darwin without Malthus: the struggle for existence in russian evolutionary thought*. Oxford University Press.
- West, S. A., Griffin, A. S., & Gardner, A. (2008). Social semantics: how useful has group selection been? *Journal of Evolutionary Biology*, 21(1), 374-385.
- Williams, G. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press.
- Wilson, D. S., Sober, E. (1989). Reviving the superorganism, *J. Theor. Biol.*, 136, 337-356.
- Wilson, D. S., Sober, E. (1994). Re-introducing group selection to the human behavioral sciences, *Behavioral and Brain Sciences*, 17, 585-654.
- Wilson, D. S., Wilson, E. O. (2009). Evolución 'por el bien del grupo'. *Investigación Ciencia*, 388, 46- 57.
- Wimsatt, W. C. (2006). Aggregate, composed, and evolved systems: Reductionistic heuristics as means to more holistic theories. *Biology & Philosophy*. 21, 667–702.
- Wynne-Edwards, V. (1962). *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Oliver & Boyd.

\*Observación: Estas referencias se pueden encontrar en

<https://pauloabrantesfilosofia.com.br>