

# Capítulo Trece

---

---

## LA COEVOLUCIÓN DE LAS INSTITUCIONES Y DE LAS PREFERENCIAS

---

---

Los americanos [...] son aficionados a explicar casi todas las acciones de sus vidas por el principio del interés propio correctamente entendido; [...] En este respecto creo que frecuentemente no se hacen justicia a sí mismos; en los Estados Unidos como en otros lugares se ve a la gente dar vía a esos impulsos desinteresados y espontáneos que son naturales al hombre; pero los americanos rara vez admiten ceder a emociones de esta clase.

-Alexis de Tocqueville, Democracia en América  
(1830)

Sea que [...] la lucha entre grupos [...] tome la forma de una guerra o de aún más aguda competencia por el comercio y la provisión de alimentos, ese grupo en el que competencia interna no controlada ha producido un vasto proletariado sin [...] ninguna "parte en el estado" será el primero en colapsar.

-Carl Pearson, Socialismo y Selección Natural  
(1894)

CUANDO CUATRO JÓVENES alborotadores empezaron a lanzar comida y proferir insultos al hornero de la pizzería abierta 24 horas en la ciudad costera de Rimini en Italia, un senegalés llamado Sarr Gaye Diouf intervino, defendiendo al empleado (Meletti 2001). Uno de los bravucones agarró a Diouf de los brazos y los otros tres lo apuñalaron quince veces con cuchillos de pizza. Diouf murió inmediatamente y los atacantes fueron arrestados. Diouf se ganaba la vida haciendo repartos, esperando convertirse pronto en chofer de taxi. No conocía al hornero más que como cliente ocasional y sus atacantes, visitando Rimini desde Nápoles, nunca habían visto a Diouf antes. Sin embargo Diouf entregó su vida defendiendo al hornero, y los jóvenes bravucones ejecutaron al extraño -Diouf- impávidos frente a la certeza del arresto.

La tragedia despierta horror pero no sorpresa. Rutinariamente ocurre que personas hagan sacrificios por extraños, y no es poco común que unos maten a otros por la más mínima provocación, especialmente cuando el blanco es un "forastero". Estos dos aspectos del comportamiento humano son generalmente vistos como antitéticos pero, como veremos, pueden tener un origen común: la competencia entre grupos puede haber favorecido a naciones, tribus, bandas y otros grupos que albergaban preferencias promotoras de generosidad hacia ciertos extraños y hostilidad hacia otros. Otro ejemplo empírico -la coevolución de la ciudadanía moderna y la guerra- pueden sugerir algunos de los mecanismos subyacentes en operación.

Hace ocho siglos el área alrededor de Rimini, donde Diouf fue asesinado, fue gobernada por una docena de entes soberanos. En lo que ahora es Italia, había de doscientos a trescientos diferentes estados-ciudad. En el sur de Alemania medio milenio atrás había sesenta y nueve ciudades libres además de numerosos obispados, principados, ducados y otras entidades semejantes a estados (Brady 1985). La figura 13.1 ilustra esta proliferación de entes soberanos en la Italia del siglo XV. Europa entera estaba gobernada en ese tiempo por alrededor de quinientos entes soberanos. Para cuando ocurrió la primera guerra mundial, menos de treinta estados permanecían. Esta selección de estados no solamente redujo el número de entes soberanos sino que redujo radicalmente la heterogeneidad en las formas de gobierno. Una forma política única -el estado nacional- emergió donde antes habían coexistido, de acuerdo con Charles Tilly (1990:5), "imperios, ciudades estado, federaciones de ciudades, redes de terratenientes, órdenes religiosas, ligas de piratas, bandas guerreras

y muchas otras formas de gobierno." Contrariamente a las formas de gobierno que eclipsó, el estado nacional exhibió una estructura burocrática centralizada manteniendo el orden sobre un territorio definido, con la capacidad de generar un nivel sustancial de ingresos bajo la forma de impuestos y de desplegar permanentemente unas fuerzas armadas<sup>1</sup>.



FIGURA 13.1 Entidades políticas en Italia durante el siglo XV. Un gran número de las entidades soberanas más pequeñas (e.g. San Gimignano) no aparecen; nótese que muchos de los entes autónomos (e.g. Verona, Bérgamo, Padua, Vicenza, todos absorbidos por Venecia comenzando el siglo). Fuente: Matthew (1992:212).

¿Cómo explicar el éxito competitivo de esta nueva forma de gobierno? La respuesta simple es que cuando los estados nacionales guerreaban contra otras formas de gobierno tendían a ganar. Pero escribe Tilly "ningún monarca podía hacer la guerra sin asegurar la aquiescencia de casi todos sus súbditos y la cooperación

<sup>1</sup> Además de Tilly (1990) me baso en Gellner (1983), Bright y Harding (1984), Tilly (1985), Mack Smith (1959), Anderson (1974), Wallerstein (1974) y Bowles y Gintis (1984).

activa de al menos unos cuantos de los cruciales" (Tilly 1990:75). Un sistema de impuestos pagaderos en dinero, junto con la capacidad de endeudarse en grandes cantidades, permitió a los gobernantes de los estados nacionales hacer guerras sin recurrir a medidas más impopulares como el despojo directo de comida, armas y animales. El establecimiento de derechos de propiedad y mercados bien definidos facilitó esta aproximación basada en impuestos y deuda para movilizar los recursos coercitivos necesarios para ganar las guerras. El entorno de mercado favoreció la formación de estados de una manera menos obvia, también, induciendo el cumplimiento con la tributación. Tilly comenta más al respecto:

Los participantes en los mercados ya hacen una parte significativa de la vigilancia requerida por medio del registro de los precios y las transferencias. Más aún, los ciudadanos propiamente socializados llegan a añadir un valor moral al pago de impuestos; se monitorean a sí mismos y a otros, acusando a los evasores de impuestos de ser polizones. (p. 89)

La construcción de los estados europeos exhibió un patrón espacial concéntrico característico, con estados amplios pero levemente controlados en la periferia (Muscovy y el imperio otomán, por ejemplo), una agrupación de estados-ciudad y federaciones en el centro (los estados ciudad italianos, los cantones suizos) y los finalmente triunfantes estados más centralizados como Francia y Brandemburgo, intermedios entre ambos. Estados nacionales exitosos asimilaron las poblaciones que absorbían y, a lo largo del período, promovieron y eventualmente requirieron de un patrón común de socialización infantil por medio de la escolaridad<sup>2</sup>.

En parte como resultado de su éxito en Europa, réplicas de los estados nacionales europeos fueron exportados (a menudo a punta de pistola) y florecieron a lo largo del mundo, extinguiendo formas competidoras de organización. Bajo el auspicio del estado nacional y la emergente economía capitalista, las poblaciones europeas crecieron rápidamente -multiplicándose 15 veces en Gran Bretaña en los cuatro siglos posteriores a 1500, después de haber crecido muy poco durante los cuatro siglos anteriores-, eclipsando crecimientos poblacionales en otras partes del mundo (excepto tal vez a China durante el siglo XVIII). Como resultado, la difusión

---

<sup>2</sup> Weber (1976) describe la asimilación de diferentes poblaciones por el estado nacional francés. Gellner (1983) desarrolla la conexión entre el auge del comercio, el estado nacional y el auge de lo que llama "exo-educación, esto es la socialización infantil por medio de especialistas ajenos a la familia y su grupo de cercanos"

global del estado nacional fue promovida no solamente por presiones competitivas sobre los estados ubicados en la periferia de Europa y más allá sino también por una emigración sustancial de portadores de los rasgos culturales europeos y las capacidades militares que habían favorecido la construcción de estados en Europa.

En suma, el estado nacional evolucionó porque ganó la guerra a las organizaciones competidoras, y la habilidad para ganar la guerra dependía de su peculiar capacidad para movilizar soldados y otros recursos militares. Esta habilidad dependía del alcance del comercio, la disponibilidad de crédito, el cumplimiento tributario y la disposición a servir al gobernante durante la guerra. Estos, a su vez, fueron auspiciados por la difusión de normas determinantes de comportamientos individuales que, aún si no ofrecían (al menos al comienzo) ventaja individual, contribuyeron al éxito del grupo en la guerra debido a las razones expuestas. Entre estas están la tributación voluntaria, la disposición a afrontar los peligros de una guerra por un gobernante o nación y el respeto a los derechos de propiedad. La norma de la monogamia puede haber jugado un rol similar, aún si menos obvio, en el aseguramiento de la cooperación popular con los proyectos de la élite<sup>3</sup>. Cada una de estas normas contribuye directa o indirectamente a la capacidad del estado para llevar a cabo una guerra pero requiere que quien está sujeto a la norma renuncie a posibles ganancias y acepte pérdidas (incluyendo un menor éxito reproductivo).

Desde luego, los estados nacionales crearon finalmente entornos culturales y legales en los cuales quienes cumplían las normas que mejoraban la capacidad bélica del estado sufrían poca o ninguna pérdida en comparación a quienes no las cumplían. Pero el auge y difusión temprana del estado nacional puede haber dependido crucialmente de normas ventajosas para el grupo pero costosas para el individuo.

Otros casos ampliamente documentados de competencia y asimilación entre grupos son la conquista de los Dinka por los Nuer (Kelly 1985) y el proceso de evolución cultural de Nueva Guinea (Soltis, Boyd y Richerson 1995). El esparcimiento meteórico del Islam durante el siglo posterior a la muerte de Mahoma -que en 750 cubría un vasto territorio desde más allá del río Indus en India al este

---

<sup>3</sup> Herlihy y Klapische-Zuber (1985:157) escriben: "el gran logro social del comienzo del medioevo fue la imposición de las mismas reglas de conducta sexual y doméstica tanto a los ricos como a los pobres." Véase también MacDonald (1995). A tiempo que redujo las ventajas de los exitosos y poderosos, la monogamia como norma (así como la extensión del sufragio a los trabajadores de sexo masculino mucho después) puede haber sido instrumental, tal como Alexander (1979) y otros sugieren, para que los poderosos pudieran reclutar a otros para sus proyectos, incluyendo la guerra.

hasta el río Duero en España al oeste- es otro ejemplo. Esto fue posible gracias a que (según Levy 1957:3) la fe en Alá instituyó "un vínculo mucho más fuerte aunque mucho más sutil que el del parentesco" y facilitó sistemas más inclusivos de tributación, reclutamiento y alianzas militares<sup>4</sup>. Así pues, el proceso de conflicto de grupo seguido de asimilación cultural o extinción física parece ser bastante general.

En este capítulo exploro el papel de la competencia al interior del grupo en la evolución de normas altruistas, incluyendo la disposición para exponer la vida propia por defender a un extraño acosado por jóvenes bravucones o para ir a la guerra por la gloria de la nación.

## ALTRUISMO RECÍPROCO Y RECIPROCIDAD FUERTE

Los modelos expuestos en el capítulo 7 mostraban que algunas estructuras de interacción social pueden formar comportamientos cooperativos tales como el "ojo por ojo bueno" (nice tit-for-tat) o una respuesta mutuamente óptima, incluso cuando los individuos tienen preferencias egoístas definidas sobre las consecuencias de sus acciones. La cooperación condicional es una forma de lo que el biólogo R. Trivers (1971) llamó *altruismo recíproco*, esto es acciones que confieren un beneficio a otros con un costo para sí mismo, pero con la expectativa de un beneficio recíproco subsiguiente suficiente para cubrir el costo. El altruismo recíproco y *altruismo de parentesco* -actos beneficiosos para miembros de la familia u otros individuos genéticamente relacionados a un costo para el individuo- son explicaciones comunes de actos aparentemente generosos entre humanos o animales.

Interacciones repetidas y multifacéticas que permiten la retaliación ante actos antisociales indudablemente contribuyen al éxito evolutivo de actos aparentemente generosos. Pero en tanto que una explicación de las formas de coherencia y asistencia mutua entre humanos, el altruismo recíproco no es adecuado. En primer lugar, mucha de la evidencia experimental sobre preferencias sociales (capítulo 3) viene de juegos de interacción no repetida, o de la última ronda de una interacción repetida. Es muy poco probable que los sujetos desconozcan el carácter puntual de estos

---

<sup>4</sup> Otro caso bien documentado de selección de grupo explica la práctica de compartir llamas, entre personas sin parentesco entre sí pero necesitadas, en las tierras altas de Perú (Flannery, Marcus y Peynolds 1989 y Weinstein, Shugart y Brandt 1983).

experimentos. Existe evidencia abrumadora de que la gente distingue bien entre interacciones repetidas y no repetidas, y adaptan su comportamiento acorde. La evidencia no experimental es igualmente elocuente: muchos comportamientos comunes tanto en la guerra como en la vida diaria no son fácilmente explicados por la expectativa de reciprocidad futura.

Segundo, las condiciones de los primeros seres humanos pueden haber hecho del mecanismo de repetición y retaliación un soporte inefectivo para comportamientos altruistas. Los miembros de las bandas recolectoras podían escapar fácilmente a la retaliación simplemente partiendo. En muchas situaciones críticas para la evolución humana la repetición de una interacción fue poco probable, como cuando los grupos enfrentaron la posibilidad de extinguirse por conflicto de grupo o un ambiente adverso.

Tercero, el celebrado "teorema de Folk" muestra que donde las interacciones repetidas son suficientemente plausibles y las tasas de descuento suficientemente bajas, los equivalentes para  $n$  personas del "buen ojo por ojo" y otras estrategias más complicadas pueden auspiciar equilibrios de Nash con altos niveles de cooperación (Fudenberg y Maskin 1986). Pero el teorema de Folk también muestra que cuando el mecanismo de repetición y retaliación *funciona*, funciona demasiado bien, en el sentido de soportar un vasto conjunto de resultados -algunos de ellos apenas más cooperativos que la defección mutua- a la vez que no provee guía alguna en cuanto a por qué los equilibrios más eficientes o más competitivos pueden resultar favorecidos frente a otros resultados menos cooperativos. Algunos modelos recientes (Fudenberg y Maskin 1990) han podido restringir considerablemente la clase de equilibrios soportados por la repetición, pero estos requieren que los agentes vivan infinitamente, o (equivalentemente) que tengan tasas de preferencia por el tiempo iguales a cero, u otros postulados inconsistentes con hechos observados de la longevidad.

Cuarto, como Boyd y Lorberbaum (1987), Joshi (1987) y otros han señalado, es difícil sostener la cooperación por medio de la repetición y retaliación donde la interacción no es diádica -como en los equilibrios de mercado estudiados en el capítulo 7- sino que en cambio involucran grandes números. Sin embargo las interacciones en un grupo grande son bastante comunes, como en los problemas de bienes públicos tales como defensa común, riesgo compartido, construcción de

reputación de grupo y similares. Para ver el problema considere un grupo grande de  $n+1$  miembros participando en un juego de bienes públicos, en el cual cada miembro contribuye si cada uno de los  $n$  jugadores restante contribuye, y deserta de lo contrario. Si los miembros en ocasiones adoptan jugadas idiosincráticas (subóptimas) o si la información concerniente a las contribuciones ajenas está sujeta a error, eventos aleatorios desencadenan la cooperación, porque comúnmente será el caso que al menos un miembro crea que el otro miembro no contribuyó.

Exactamente la misma fragilidad afecta a estrategias aparentemente más indulgentes. Considere una estrategia de cooperación condicional: cooperar (contribuir) si al menos otros  $n-m$  cooperaron en la última ronda para un  $m < n$ . Llame a esta estrategia  $m$ -cooperar. La única alternativa es deserción incondicional. Considere esta población en equilibrio de Nash en el que  $n+1-m$  juegan  $m$ -cooperar y  $m > 0$  desertan (debe haber  $m$  desertores en el equilibrio de Nash, pues de otra manera cambiar de  $m$ -cooperación a defección sería una mejor estrategia). Suponga que con una pequeña probabilidad  $\varepsilon$  los  $m$ -cooperadores cambian su estrategia (o se percibe que así hicieron). Hemos visto que la población entera cambiará a  $m$ -deserción si tan sólo un  $m$ -cooperador deserta (o se percibe que desertó). Así, este equilibrio de Nash será sostenido en un período dado sólo si la totalidad de los  $n+1-m$  continúan jugando  $m$ -cooperativamente, lo cual ocurrirá con probabilidad  $(1-\varepsilon)^{n+1-m}$ , la cual se hace muy pequeña para  $n$  muy grande. Así, en grandes grupos los equilibrios cooperativos soportados por estrategias como  $m$ -cooperar son vulnerables a desencadenamiento debido a eventos aleatorios.

Parte del problema con estrategias como  $m$ -cooperar es que en grupos grandes el castigo infligido a los desertores por medio de la deserción es poco atinado. Suponga que  $m=0$ , y por ende si la totalidad de los  $n+1$  miembros son  $m$ -cooperadores continuaran cooperando si ningún miembro deserta. Si en un sólo período un único miembro deserta, todos desertarán por siempre. Considerada una forma de castigo al único desertor, la estrategia de  $m$ -cooperación produce un "mal público": todos los miembros -tanto los  $n$   $m$ -cooperadores como el único desertor- pagan las consecuencias de la pérdida de los beneficios de la cooperación. Note que este problema existe, pero en forma muy atenuada, en el caso diádico con la simple estrategia del ojo por ojo: el desertor se lleva la mitad (en lugar de  $1/n$ ) del costo total de la cooperación perdida. Desde luego, hay un gran número de estrategias posibles; mostrar que una de ellas - $m$ -cooperar- no tiene mucha probabilidad de funcionar no



quiere decir que ninguna lo hará. Pero los problemas con la *m*-cooperación como una manera de aprovechar el interés propio para promover cooperación son bastante generales y pueden afectar a la mayoría, si no a la totalidad, de las estrategias plausibles en esta situación.

Así pues, mientras la retaliación egoísta puede inducir cooperación en interacciones diádicas o de escala reducida, es costosa de implementar y vulnerable a desencadenamiento en grupos grandes. Como resultado, y por las razones citadas, el intento -que la economía y la biología evolutiva- de explicar todos los actos de altruismo, o los más aparentemente altruistas, como "interés propio sobre un horizonte de tiempo extenso" es poco persuasivo. Tocqueville está en lo correcto. Algunas veces un acto aparentemente generoso es simplemente eso -un comportamiento costoso que beneficia a otro miembro del grupo sin aparente reciprocidad para el individuo altruista.

Aunque tales actos de *altruismo incondicional* a menudo benefician a los parientes, frecuentemente están dirigidos hacia completos extraños, como lo muestra la evidencia revisada al comienzo del capítulo 3. Según hemos visto, *la reciprocidad fuerte* -la predisposición a cooperar y a castigar o premiar a otros, condicionado a su comportamiento, incluso en interacciones puntuales y en otras situaciones en las que no hay prospecto de una eventual recompensa- es también una forma de comportamiento comúnmente observada en experimentos. El cuantificador "fuerte" es un recordatorio de que este es un comportamiento altruista, que no debe ser confundido con el altruismo recíproco de Trivers, que no es altruista en absoluto y debería ser llamado reciprocidad débil. En contraste con un altruismo incondicional, el comportamiento de los altruistas fuertes depende de su comprensión de las intenciones o del tipo de persona con quien está interactuando. En palabras del poema épico del siglo XIII La Edda (Clark 1923:55), el reciprocante fuerte es "un amigo de sus amigos" y responderá "a sonrisas con sonrisas, a mentiras con traición".

Una forma importante de reciprocidad fuerte es el castigo altruista, que consiste en asumir un costo con tal de infligir otro costo a quienes violen normas benéficas para el grupo. El comportamiento es altruista si induce mayor adherencia a las normas que incrementan el beneficio promedio del grupo. Evidencia experimental sobre castigo altruista se puede encontrar en los juegos de bienes públicos estudiados en el capítulo 3, y hace parte de la estrategia de castigo modelada en el capítulo 11. El

castigo altruista permite atinar a los quienes violan las normas y no depende de la expectativa de pagos futuros, evitando así algo de las desventajas de estrategias como *m-cooperar* en grupos grandes. Pero como cualquier forma de altruismo postula un rompecabezas en términos de evolución.

Ni el altruismo incondicional ni la reciprocidad fuerte son fácilmente explicables como respuestas óptimas sobre los pagos materiales resultantes de un juego. Pero si los altruistas incondicionales y los reciprocantes fuertes asumen costos para conferir beneficios a otros, habrían sido desventajados en cualquier proceso evolutivo que favorezca comportamientos con pagos materiales más altos. El que la gente comúnmente exhiba estos comportamientos debe ser explicado: ¿cómo llegamos a esto? Parte de la respuesta concierne a los efectos de competencia entre grupos.

#### LA COEVOLUCIÓN DE ASPECTOS INDIVIDUALES Y DE GRUPO

Las prácticas *individuales* altruistas pueden haber surgido y persistido porque los individuos pertenecientes a grupos en que las prácticas prevalecían disfrutaban de los beneficios de grupo de estas prácticas, aún si a aquellos que las ejercían les iba materialmente peor que a aquellos miembros del grupo que no lo hacían. Sabemos que los rasgos del comportamiento individual pueden proliferar en una población donde los individuos copian a sus vecinos exitosos. Así mismo puede ser que las normas distributivas, convenciones lingüísticas o comportamientos individuales que apuntalan formas de gobernanza o sistemas de derechos de propiedad se difundan o desaparezcan cuando miembros de grupos menos exitosos emulan características de miembros de grupos exitosos. Este proceso a menudo se presenta como el resultado de formas de competencia militar, económica y de otros tipos. Charles Darwin (1873:156) se refiere en el epígrafe al capítulo 11 a la valentía, simpatía y desinterés propio como posibles ejemplos, donde la proliferación de estos rasgos se debería a "una tribu con un alto grado de las cualidades mencionadas esparciéndose y venciendo a otras tribus."

Así pues, los rasgos formalmente altruistas (costosos para el individuo pero benéficos para el grupo) que pueden proliferar bajo la influencia de selección de grupo incluyen comportamientos dañinos para miembros de *otros* grupos. El proceso

modelado acá puede ser mejor descrito como la demostración del éxito evolutivo de *grupos egoístas* más que del de *individuos generosos*<sup>5</sup>. Aunque la definición convencional de altruismo se refiere únicamente a interacciones al interior del grupo, en nuestro modelo los individuos interactúan con extraños también; el modelo funciona porque los altruistas confieren ventajas de adaptación o beneficios materiales a los internos a la vez que infligen costos de adaptación o pérdidas materiales a los externos. Nuestras referencias a comportamientos " benéficos para el grupo" o "egoístas" se refieren por ende exclusivamente a efectos al interior del grupo.

Como ha sido reconocido por mucho tiempo, en poblaciones compuestas por grupos caracterizados por una interacción al interior de un grupo marcadamente superior a la interacción con extraños, los procesos evolutivos pueden ser descompuestos en efectos de selección al interior del grupo y entre grupos. Donde el grado de replicación exitosa de un rasgo depende de la composición del grupo, y donde las diferencias en composición entre grupos persisten a lo largo del tiempo, la *selección de grupo* (algunas veces denominada *selección multinivel*) contribuye al ritmo y la dirección del cambio evolutivo. El modelo del primer cambio de derechos de evolución en el capítulo 11 es un ejemplo del proceso. El problema clásico de selección de grupo surge cuando los efectos entre grupos favorecen la proliferación de un rasgo benéfico para el grupo tal como el altruismo, que es penalizado por la selección individual al interior del grupo. Así, la selección de grupo es una manera de dejar de lado el predicamento evolutivo del altruismo.

Pocos estudiosos de las poblaciones humanas dudan que las instituciones, naciones, firmas, bandas y otros grupos puedan estar sujetos a presiones evolutivas operando más a nivel de grupo que del individuo. Pero hasta hace poco la mayoría de la modelación formal de los procesos evolutivos eran realizados por biólogos, de los cuales la mayoría concluía que los efectos a nivel de grupo no pueden compensar los efectos al interior del grupo excepto donde circunstancias excepcionales incrementen y sostengan diferencias entre grupos con respecto a diferencias al interior del grupo. La evaluación negativa de la verosímil importancia empírica de la selección de grupo se sigue principalmente del supuesto de que la tasa de selección es más rápida al interior del grupo que entre grupos; esto resulta en parte de que las diferencias en los promedios de grupo surgen principalmente debido a asignamiento, determinístico o aleatorio, y por ende son insignificantes con respecto a las diferencias al interior del

---

<sup>5</sup> Parafraseo acá a Laland, Odling-Smee y Feldman (2000:224)

grupo. Así pues el amplio veredicto fue que los modelos de selección fallaron en su tarea de explicar el proceso evolutivo de los comportamientos altruistas. Como resultado, mientras que la explicación de comportamientos benéficos para el grupo se contentaban en mecanismos de adaptación basados en el parentesco, los impresionantes niveles de altruismo no basado en el parentesco en el caso de los humanos fue interpretado como altruismo recíproco o permaneció en gran parte inexplicado<sup>6</sup>.

Pero trabajos subsiguientes (ver las lecturas sugeridas) sugieren que los impedimentos a la selección de grupo pueden ser menos generales que lo que los críticos sostienen. Más aún, la selección de grupo puede ser de importancia considerablemente mayor entre humanos que entre otros animales. Entre las características distintivas del ser humano que pueden mejorar la relevancia de la selección de grupo está nuestra capacidad de suprimir nuestras diferencias fenotípicas intragrupal por medio de la puesta en común de recursos, el coaseguramiento, la toma consensuada de decisiones, la transmisión cultural conformista, las formas de diferenciación social promotoras de altos niveles de interacción selectiva, el mantenimiento de las fronteras del grupo y la frecuencia de conflicto entre grupos. Otros animales hacen algunas de estas cosas, pero ninguno las hace todas a una escala humana. La selección de grupo puede funcionar sobre rasgos comportamentales que sean transmitidos genética o culturalmente. El modelo de evolución de derechos de propiedad presentado en el capítulo 11 incluía los efectos de la selección de grupo en rasgos transmitidos culturalmente. En este capítulo modelaré los efectos de selección de grupo en un rasgo genéticamente transmitido.

Estudio acá dos rompecabezas. El primero, ¿qué da cuenta de la evolución de formas, costosas para el individuo y benéficas para el grupo, de socialidad humana hacia no parientes? Y segundo, ¿qué da cuenta del éxito diferencial de esas estructuras institucionales de nivel de grupo común que Parsons (1964) llamó "universales evolutivos" tales como estados, uso común de recursos o monogamia, que emergieron y proliferaron repetidamente y en una amplia variedad de circunstancias durante el curso de la historia humana? El proceso coevolutivo que

---

<sup>6</sup> Por supuesto, estos no agotan las explicaciones ofrecidas. Simon (1990), Caporael et al. (1989), y otros han propuesto un mecanismo según el cual los comportamientos costosos pero beneficiosos para el grupo se aprovechan de los comportamientos individualmente benéficos ("docilidad" por ejemplo) con la que son pleiotropicalmente emparejados. Gintis, Smith y Bowles (2002) muestran que puede proliferar un comportamiento individualmente costoso pero benéfico para el grupo si es una señal verdadera del valor de uno como un compañero de coalición o pareja.

modelo y simulo está basado en la idea que los dos rompecabezas pueden ser resueltos de forma más convincente de forma conjunta que individualmente.

Un ejemplo de tales características a nivel de grupo son las instituciones niveladoras como la monogamia y la puesta en común de comida entre no parientes, estas son, instituciones que reducen las diferencias dentro de los grupos en términos de aptitud reproductiva o bienestar material. Al reducir las diferencias dentro del grupo en desempeño individual (en aptitud, ganancia material o alguna otra medida), dichas estructuras pueden haber atenuado presiones de selección dentro del grupo que operan en contra de prácticas individualmente costosas pero benéficas para el grupo y así dando a los grupos que las adoptaron ventajas en la competencia entre grupos<sup>7</sup>. En este caso la ubicuidad de las características estructurales de grupo tales como instituciones niveladoras se explica por su contribución a la proliferación de rasgos individuales benéficos para el grupo y la contribución de estos rasgos a la supervivencia del grupo.

La idea de que la supresión de la competencia al interior del grupo puede influir fuertemente en la dinámica evolutiva ha sido ampliamente reconocida en insectos eusociales y otras especies. En un artículo que examina el caso del mohó de cieno (*Dictyostelium discoideum*), Steven Frank (1995:520) escribe "La teoría evolucionaria no ha explicado cómo la competencia entre unidades de niveles inferiores se suprime con la formación de unidades evolutivas de orden más alto", añadiendo que "vigilancia mutua y aseguramiento del cumplimiento de la justicia reproductiva también son requisitos para una creciente complejidad social." Christopher Boehm (1999:211) se refería al proceso de sanción de grupo de los actores antisociales que fue modelado en el capítulo 11 como "una 'revolución política' experimentada por los humanos del paleolítico [que] crearon las condiciones sociales bajo las cuales la selección de grupo podía fomentar robustamente genes altruistas." Relacionado a esto, Irenaus Eibl-Eibesfeldt (1982:177) señaló la importancia de la "adoctrinabilidad para identificarse con valores, para obedecer a la autoridad y... la puesta en común ética" y pensó que "por medio de estos patrones de entrelazamiento, los grupos se unen tan fuertemente que podrían actuar como unidades de selección."

---

<sup>7</sup> Nosotros modelamos lo que llamamos compartir comida y nótese que mientras eso puede ser motivado por motivos igualitarios, de aseguramiento u otros, sus efectos serán atenuados por las diferencias fenotípicas dentro de un grupo.

En las páginas siguientes, ofreceré un modelo del proceso de selección de grupo basado en una notable simplificación de procesos evolutivos -la ecuación de Price- interpretada y ajustada a las peculiaridades de la evolución en las poblaciones humanas. Los efectos entre grupos están basados en "desafíos" al final de los cuales los "ganadores" remplazan a los "perdedores", repoblando sus sitios. Las extinciones de grupo juegan así un papel importante en el proceso evolutivo.

Explicaré primero cómo un análisis de los conflictos de grupo puede dar luces sobre la evolución de comportamientos individuales formalmente altruistas. Desarrollaré luego un modelo de la replicación diferencial de rasgos individuales sujetos a selección multinivel con conflictos de grupo, extinciones y nacimientos. Con ajustes menores, este modelo de efectos de selección de grupo sobre los rasgos transmitidos genéticamente puede ser usado para estudiar la evolución cultural<sup>8</sup>. Luego uso una simulación a nivel de agente para determinar las condiciones bajo las cuales un rasgo benéfico para el grupo y costoso para el individuo puede proliferar en la población (los parámetros clave conciernen la frecuencia de conflicto de grupo y actualización individual, el tamaño del grupo y la migración entre grupos). La población simulada es calibrada para asemejarse a las condiciones sociales y ecológicas de los 50,000 años previos a la aparición de la agricultura, un proceso suficientemente largo para que los procesos de selección individual y de grupo tuvieran efectos preponderantes sobre las distribuciones de los genes. Las simulaciones muestran que en la ausencia de instituciones a nivel de grupo que protejan al altruista de la explotación por parte de los no-altruistas, las presiones de selección de grupo promueven la evolución de rasgos benéficos para el grupo únicamente cuando los conflictos entre grupos son muy frecuentes, los grupos son pequeños y las tasas de migración son bajas. Sin embargo, cuando tales instituciones son introducidas y sujetas a presiones de selección de grupo junto con rasgos individuales, el altruismo prolifera en un amplio rango de parámetros que incluyen aproximaciones plausibles a los medios de nuestros ancestros distantes.

---

<sup>8</sup> Esto se hace en Bowles (2001).

## LA LÓGICA DE LA SELECCIÓN MULTINIVEL

Muchas de las entidades centrales al estudio de la sociedad humana son agregados de entidades de nivel menor: las naciones están hechas de firmas, familias, clases y otros grupos, que a su vez están conformadas por personas, que a su vez son agregados de células, y así sucesivamente. Una representación de una estructura social es simplemente la distribución de una de esas entidades de nivel mayor -y menor- y las maneras en que interactúan. El proceso de cambio puede ser parte de la replicación diferencial de estas entidades, algunas difundiéndose y haciéndose más comunes, otras declinando o desapareciendo del todo, con cambios consecuentes en las interrelaciones entre las entidades. La selección de multinivel es el proceso por medio del cual la evolución de una característica de nivel individual es afectada por presiones competitivas operando a nivel tanto individual como grupal.

Los modelos de selección de multinivel parecen algunas veces obrar trucos con los cuales una característica benéfica para el grupo pero aparentemente evolutivamente desahuciada puede sin embargo proliferar a pesar de experimentar menores tasas de replicación, violando los principios fundamentales de la contabilidad evolutiva. Es esto que desencadenó el memorable juicio a la selección de grupo que profirió George Williams: "Una manada veloz (de ciervos) es una manada de ciervos veloces" (Williams 1966:16). Pero, apropiadamente modelada, la selección de grupo no es una alternativa a la práctica evolutiva estándar de tener en cuenta el cambio y la estabilidad en la distribución de rasgos en una población por medio de la replicación diferencial. Más bien es una extensión del método estándar que toma en cuenta los efectos de grupo en la replicación. No hay conejos que sacar de sombreros: la selección de grupo es simplemente una manera de formar parejas de una manera no aleatoria ya introducida en el capítulo 7 como segmentación social. Los rasgos benéficos para el grupo evolucionan bajo presiones de selección de grupo porque gozan de una mayor probabilidad de interacción con rasgos similares.

TABLA 13.1  
 Juego del Altruismo  
 Pago del jugador de las filas

	A	N
A	b-c	-c
N	b	0

Considere un sólo rasgo que puede estar ausente o presente en cada individuo de una gran población cuyos miembros pertenecen cada uno a una gran variedad de grupos. Por concreción, considere un comportamiento altruista (A) -llámese, valentía en la defensa del grupo en el ejemplo de Darwin- que cuesta al individuo  $c$  y confiere un beneficio  $b$  sobre un individuo del grupo aleatoriamente emparejado. Denote por  $p_{ij}=1$  que el individuo  $i$  en el grupo  $j$  tenga el rasgo y por  $p_{ij}=0$  lo contrario (aquellos sin el rasgo son Ns). Mida los beneficios y costos del altruismo en términos de adaptación como el número de réplicas (en el siguiente período) del individuo portador del rasgo, de tal manera que un miembro de un grupo compuesto enteramente por altruistas produce  $b-c$  réplicas más que las que produce un miembro de un grupo sin altruistas. Como asumimos  $b-c>0$ , el altruismo es benéfico para el grupo. Pero comparado con los miembros del mismo grupo, la aptitud de los altruistas será menor que la de los no altruistas, de tal manera que la selección al interior del grupo estará en contra de los altruistas. La tabla 13.1 exhibe la matriz de pagos relevante.

Desde luego, el punto de Darwin era que si la competencia entre grupos también afecta la adaptación, el rasgo altruista puede proliferar. Así es como la selección de grupo funciona. Usando un esquema de tiempo discreto, sean  $p$  y  $p'$  las fracciones de la población con el rasgo en un período de tiempo dado y en el siguiente, respectivamente, y  $\Delta p = p' - p$ . George Price (1970) demostró que  $\Delta p$  puede ser descompuesto en efectos individual y grupal. Defina  $\pi_{ij}$  como el número de réplicas al período siguiente de un individuo de tipo  $i$  en el grupo  $j$ . El proceso de replicación puede ser copia cultural, herencia genética o cualquier otra conforme a la ecuación reportada abajo. El modelo que sigue está basado en la replicación diferencial de rasgos transmitidos genéticamente.



Suponga que  $\pi_{ij}$  depende aditivamente del rasgo del tipo  $i$  y de la frecuencia del rasgo en el grupo,  $p_j \in [0,1]$ , de acuerdo con

$$\pi_{ij} = \beta_0 + p_j \beta_g + p_{ij} \beta_i \quad (13.1)$$

donde  $\beta_g$  y  $\beta_i$  son los efectos parciales sobre  $\pi_{ij}$  de la frecuencia del rasgo en el grupo y la presencia del rasgo en el individuo, respectivamente (los subíndices se refieren a efectos grupales e individuales) y  $\beta_0$  es el nivel base de adaptación. Defina  $\beta_G \equiv \beta_g + \beta_i$  como el efecto sobre el número promedio de réplicas en el grupo de réplicas de la frecuencia del rasgo en el grupo (la diferencia en el número de réplicas hechas por un individuo en un grupo de sólo aquellos con el rasgo y uno en un grupo de sólo aquellos sin el rasgo es  $\beta_G$ ). Así, usando las definiciones mencionadas arriba,  $\beta_i = -c$ ,  $\beta_g = b$  y  $\beta_G = b - c$ . Entonces, siguiendo a Price (1970)

$$\pi \Delta p = \text{var}(p_j) \beta_G + E\{\text{var}(p_{ij})\} \beta_i \quad (13.2)$$

o

$$\pi \Delta p = \text{var}(p_j) (b - c) + E\{\text{var}(p_{ij})\} c$$

donde  $\pi$  es la media poblacional del número de réplicas efectuadas (las cuales normalizo a la unidad) y el operador valor esperado  $E\{\}$  indica una suma ponderada sobre grupos (siendo los pesos los tamaños relativos de grupo). El primer término captura el efecto de selección de grupo (positivo) mientras el segundo representa el efecto de selección individual (negativo). (Una sencilla derivación de esta descomposición se halla en Bowles (2001).) Dejando de lado casos degenerados tales como el de varianza nula, se sigue que una frecuencia interior del rasgo será estacionaria si estos dos términos son de igual magnitud (asumiendo que los  $\beta$ s y las varianzas que dan lugar a estos términos son a su vez estacionarios). Debido a que el segundo término es negativo, la frecuencia del rasgo entre todos los grupos sobrevivientes decaerá con el tiempo. Pero como  $\beta_G$  es positivo esta tendencia se verá compensada por una mayor adaptación promedio de grupos con una mayor frecuencia de A.

La condición estacionaria para  $p$  (ecuación 13.2) muestra que  $\Delta p = 0$  cuando

$$\frac{c}{b} = \frac{\text{var}(p_j)}{E\{\text{var}(p_{ij})\} + \text{var}(p_j)} \quad (13.3)$$

con

$$\Delta p > 0 \text{ si } \frac{c}{b} < \frac{\text{var}(p_j)}{E\{\text{var}(p_{ij})\} + \text{var}(p_j)}$$

$$\Delta p < 0 \text{ si } \frac{c}{b} > \frac{\text{var}(p_j)}{E\{\text{var}(p_{ij})\} + \text{var}(p_j)}$$

El término a mano izquierda es la razón costo/beneficio del rasgo altruista. El término a mano derecha es el cociente entre la varianza intragrupo y la varianza intergrupo sumado a la varianza entre grupos del rasgo. Se puede demostrar fácilmente (Bowles 2001, e ilustrado en el ejemplo de abajo) que este cociente mide la diferencia entre la probabilidad  $P(A|A)$  de que un altruista esté emparejado con un altruista y la probabilidad  $P(A|N)$  de que un no altruista esté emparejado con un altruista. Así pues

$$\frac{\text{var}(p_j)}{E\{\text{var}(p_{ij})\} + \text{var}(p_j)} = P(A|A) - P(A|N) = r$$

El cociente de varianza es entonces una medida poblacional del grado de segmentación resultante no por emparejamiento determinístico entre grupos sino porque la población está estructurada en grupos. La ecuación 13.3 muestra que, para que un rasgo altruista proliferen en una población, entre más costoso (con respecto a los beneficios) sea el rasgo, más alta debe ser la varianza entre grupos (respecto a la varianza intragrupo). La ecuación 13.3 hace evidente el papel clave de las varianzas entre grupos. Cuando la varianza entre promedios de grupo es cero, la probabilidad de encontrar a un altruista es independiente del tipo de uno mismo. La selección de grupo es entonces inoperante, de tal manera que solamente una forma de beneficio de grupo sin costo proliferaría.

Así mismo, cuando  $\text{var}(p_{ij})=0 \forall j$  todos los grupos son homogéneos y uno encuentra solamente a su propio tipo, independientemente de la composición de la población total. En este caso, la selección intragrupo está ausente y solamente opera la selección entre grupos. En este caso (extremo) uno puede decir que el grupo es la única unidad de selección. Así pues, la fuerza de selección de grupo dependerá de la magnitud del beneficio de grupo respecto al costo individual ( $b$  y  $c$  en el ejemplo) y el

grado en que la frecuencia media del rasgo difiere entre grupos con respecto al grado de varianza del mismo al interior del grupo.

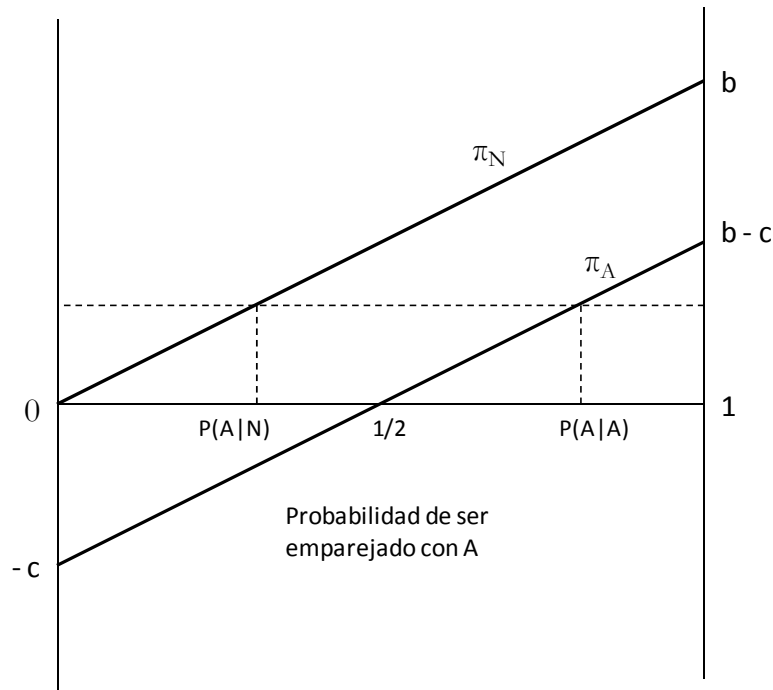


FIGURA 1.2 La evolución de un rasgo altruista. Si la estructura de la población es tal que la diferencia en las probabilidades de ser emparejado con un A,  $P(A|A) - P(A|N)$ , es como se muestra,  $p$  es estacionaria.

Aquellos que están familiarizados con la biología poblacional reconocerán la ecuación (13.3), expresada como  $c/b=r$ , como una versión de la regla de Hamilton para el grado de clasificación positiva,  $r$ , que permite a un rasgo altruista proliferar aún siendo raro. Respecto a esto, la selección de multinivel es indistinguible de procesos evolutivos basados en otras formas de clasificación (tales como selección entre parientes y otras formas de segmentación al interior del grupo o agrupación).

Un ejemplo aclarará el proceso. Una población está compuesta por dos grupos de tamaño igual con respectivas fracciones respectivas de altruistas  $p_1=3/4$  y  $p_2=1/4$ , de tal manera que  $p=1/2$ . De la matriz de pagos arriba sabemos que el pago a los altruistas en cada grupo es menor al de los no altruistas. Por ende, los altruistas estarán en desventaja en el proceso de replicación. Esto se ve en las funciones de pago en la figura 13.2: para todos los valores de  $p$ , los pagos a los no altruistas

exceden los pagos a los altruistas (ignore las funciones de pago en línea punteada por el momento). Pero los efectos de grupo hacen que los pagos sean mayores para todos aquellos en un grupo con una alta frecuencia de altruistas, de tal manera que el rasgo altruista puede no ser eliminado. Para hallar los valores de  $b$  y  $c$  que hacen a  $p$  estacionario, necesitamos igualar la adaptación promedio de ambos tipos. Denote por  $p_j$  la fracción del grupo  $j$  compuesta por altruistas ( $j \in \{1,2\}$ ), por  $\pi_{ij}$  la adaptación del tipo  $i$  en el grupo  $j$  ( $i \in \{A,N\}$ ) y por  $\pi_i$  la adaptación promedio del tipo  $i$ . Usando la ecuación 13.1 con  $\beta_0=0$ , notando que  $p_1+p_2=1$  y que los grupos son de tamaño igual, la idéntica adaptación de ambos tipos requiere que

$$\pi_A = p_1\pi_{A1} + p_2\pi_{A2} = (1-p_1)\pi_{N1} + (1-p_2)\pi_{N2} = \pi_N$$

o usando los datos dados anteriormente,

$$\pi_A - \beta_0 = \frac{3}{4}\left(\frac{3}{4}b - c\right) + \frac{1}{4}\left(\frac{1}{4}b - c\right) = \frac{1}{4}\left(\frac{3}{4}b\right) + \frac{3}{4}\left(\frac{b}{4}\right) = \pi_N - \pi_0$$

Resolviendo, encontramos los valores de  $b$  y  $c$  para los cuales  $\Delta p=0$ , esto es,  $c/b=1/4$ . Si añadimos el requisito adicional de que el tamaño de la población total sea constante (tal que  $\pi_A=1=\pi_N$ ), tenemos  $b=8/3$  y  $c=2/3$ .

Un método equivalente es simplemente usar la ecuación (13.2), junto con que  $var(p_{ij})=p_j(1-p_j)=3/16$  para  $j=1,2$  y  $var(p_j)=1/16$  de tal manera que, usando la ecuación (13.2), tenemos

$$\pi\Delta p = \frac{b-c}{16} - \frac{3c}{16}$$

lo cual, para  $\pi \neq 0$ , da  $c/b=1/4$  como una condición para  $\Delta p=0$ , reproduciendo el resultado de arriba. Además, reproduciendo la ecuación (13.3) y usando los valores empíricos del ejemplo obtenemos

$$\frac{c}{b} = \frac{var(p_j)}{E\{var(p_{ij})\} + var(p_j)} = \frac{1/16}{3/16 + 1/16} = 1/4$$

como esperaríamos.

Así, para  $b > 4c$  la frecuencia del rasgo altruista crecerá, excediendo un medio en el período siguiente. Esto ocurre porque el tamaño relativo del grupo altruista crece, compensando la disminución en la fracción de altruistas en cada grupo. La proliferación del rasgo benéfico para el grupo pero costoso para el individuo se explica por la estructura grupal de la población, que tiene en cuenta la tendencia de los altruistas a ser emparejados más frecuentemente con otros altruistas que con la población promedio (a pesar del emparejamiento aleatorio intragrupos.) Así pues, la probabilidad de encontrar a un altruista condicional a ser altruista es

$$P(A | A) = (p_1)^2 + (p_2)^2 = 5/8$$

mientras los no altruistas encuentran altruistas con probabilidad

$$P(A | N) = (1-p_1)p_1 + (1-p_2)p_2 = 3/8$$

La diferencia entre estas dos probabilidades condicionales -  $1/4$  - es la ventaja esperada de la cual goza el rasgo altruista por virtud de su distribución favorecida entre grupos, dando una forma equivalente de representar la ecuación (13.3)

$$c/b = P(A | A) - P(A | N) = 1/4.$$

La figura 13.2 muestra cómo la estructura grupal de la población se sobrepone a la desventaja de soportar los costos de comportamientos altruistas. Mientras el pago al no altruista siempre excede el del altruista para *una probabilidad dada de encontrar altruistas*, la diferencia en la probabilidad de encontrar a un altruista condicional al tipo de uno mismo (i.e.  $P(A | A) - P(A | N) = 1/4$ ) compensa esta desventaja.

El ejemplo muestra cómo la selección de grupo puede permitir la proliferación de un rasgo que de otra manera sería inviable. Pero el análisis está incompleto. La ecuación de Price da una foto instantánea de un equilibrio en lugar de un sistema dinámico completo. Da una condición estacionaria para  $p$ , pero no da cuenta del movimiento de las varianzas en las que el movimiento de  $p$  se basa. En la mayoría de los modelos biológicos, los mecanismos que promueven la varianza entre grupos (mutación, deriva genética) son débiles y tienden a ser abrumados por los efectos homogeneizadores de la selección misma, junto con la migración entre grupos. Esta

es la razón por la cual las presiones de selección de grupo entre animales no humanos son consideradas como débiles. Sin embargo, entre humanos, donde el tamaño efectivo del grupo es pequeño (e.g. los miembros de un grupo recolector) y donde los grupos se dividen frecuentemente en respuesta al tamaño aumentado o a las tensiones interpersonales dentro del grupo, el error muestral aumentará la varianza entre grupos. Para cualquier modelo aún mínimamente fiel a las circunstancias empíricas de la evolución humana, la única manera práctica para determinar si estos efectos promotores de varianza son lo suficientemente fuertes como para que la selección de grupo influya de forma importante en la evolución es simular una población estructurada a nivel de grupo bajo parámetros con valores razonables.

#### UN MODELO BASADO EN AGENTES BASADO EN SELECCIÓN DE MULTINIVEL

En ausencia de las dos instituciones a nivel de grupo -puesta en común de recursos y segmentación intragrupo- introducidas hasta el momento, el proceso de selección al interior de un grupo es modelado (para el grupo  $j$ ) por la ecuación estándar de la dinámica de replicación

$$\Delta p_j = p_j(1-p_j)(\pi_{A_j} - \pi_{N_j}) = p_j(1-p_j)(-c) \quad (13.4)$$

Ahora imagine que el grupo ha adoptado la práctica, común entre recolectores y otros grupos humanos, de compartir recursos al interior del grupo. Una fracción de los recursos que un individuo adquiere -tal vez clases específicas de comida tal como en los Aché (Kaplan y Hill 1985)- es depositada en un fondo común a ser repartido por partes iguales entre los miembros del grupo. Esta institución de repartición puede ser modelada como un impuesto lineal  $t \in [0,1)$ , percibido sobre los pagos de los miembros y distribuidos por partes iguales entre todos los miembros de la población. El efecto es reducir las diferencias de pago entre As y Ns, esto es,  $\pi_{A_j} - \pi_{N_j} = -(1-t)c$ . La figura muestra los pagos esperados y el efecto de compartir recursos en las diferencias de pagos entre los dos tipos, asumiendo que todos los grupos adoptan una misma tasa  $t$  de tributación. La diferencia en la probabilidad de encontrar a un A (condicionado al tipo de uno mismo) que iguala los pagos esperados ya no es  $P(A|A) - P(A|N) = r^*$ , tal como muestra la figura 13.2, sino  $P^T(A|A) - P^T(A|N) = r^T$  donde  $r^T < r^*$ . Comparando las dos gráficas se ve que  $r^* = c/b$

mientras que  $r^T = c(1-t)/b$ . Como resultado, si la estructura de la población fuera como en la figura 13.3 ( $r^*$ ) y la institución de repartición establecida ( $t > 0$ ), resultaría que  $\pi_A > \pi_N$  y  $p$  se incrementará.

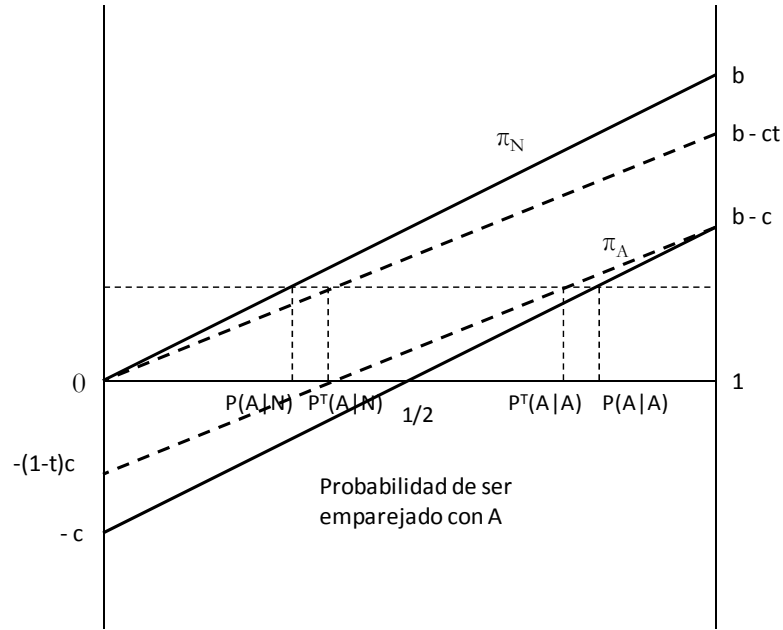


FIGURA 13.3 Compartir los recursos debilita la selección intragrupo. Las funciones de adaptación en línea punteada indican el efecto de la institución de puesta en común de recursos: el rasgo altruista puede proliferar bajo condiciones menos exigentes que las de la gráfica.

Suponga que además de la institución de repartición de recursos los grupos también están segmentados, de tal manera que en el proceso de emparejamiento al interior de los grupos un A tiene más probabilidad de interactuar con un A y un N con un N que en un caso de emparejamiento aleatorio. Suponga que la probabilidad de que un miembro A del grupo  $j$  sea emparejado con un A no es  $p_j$  sino  $s_j + (1-s_j)p_j > p_j$  y la probabilidad de que un N en el grupo  $j$  sea emparejado con un A es  $(1-s_j)p_j < p_j$ . Definimos entonces, al igual que en el capítulo 7,  $s_j \geq 0$  como el grado de segmentación del grupo  $j$ , o la diferencia en la probabilidad condicional de que un A encuentre a un A y un N a un A en el emparejamiento *al interior del grupo*. Entonces, abstrayéndose del impuesto ( $t_j = 0$ ):  $\pi_{A_j} - \pi_{N_j} = s_j b - c$ . La segmentación reduce la desventaja de los altruistas en pago esperado porque al interior de un grupo tienen una probabilidad desproporcionadamente más alta de conocer a otros altruistas, mientras que resulta desproporcionadamente más probable para un N conocer otros Ns. Si  $s_j > c/b \forall j$ , los A estarán en promedio mejor que los N al interior de cada grupo, y

como resultado los A proliferarán como un resultado de selección intragrupo e intergrupos. Así pues, ambos términos en la ecuación de Price serán positivos. Para plantear el problema clásico de selección de grupo asumimos  $s < c/b$ , de tal manera que los A solamente proliferarán si las presiones de selección de grupo son suficientemente fuertes. Al igual que la puesta en común de recursos, la segmentación es una convención y se hereda culturalmente.

Tomando en cuenta tanto segmentación como puesta en común de recursos, las diferencias en los pagos esperados percibidos por Ns y As al interior de un grupo será ahora de  $(1-t_j)(s_j b - c)$  lo cual nos da

$$\Delta p_j = p_j(1-p_j)(1-t_j)(s_j b - c) \quad (13.5)$$

de la cual (comparando las ecuaciones (13.4) y (13.5)) es claro que ambas instituciones retardan la selección intragrupo contra los As. Esto se puede ver notando que

$$\frac{\partial \Delta p_j}{\partial t} = -p_j(1-p_j)(s_j b - c) \quad (13.6)$$

$$\frac{\partial \Delta p_j}{\partial s} = p_j(1-p_j)(1-t_j)b$$

Para  $p_j \in (0,1)$  ambas expresiones son positivas, lo cual quiere decir que tanto la segmentación como la puesta en común de recursos atenúan la tasa de selección negativa contra los As. Note que el efecto de cada institución es mayor cuando  $p_j$  es cercano a un medio y cuando la otra institución está a un nivel bajo. Así, en términos de los beneficios en retardar la selección contra los As las instituciones son sustitutos, no complementos: sus efectos benéficos son mayores entre menor sea la presencia del otro.



TABLA 13.2  
Parámetros Clave de las Simulaciones

	Valores de Referencia	Rango Explorado
Tamaño Promedio del Grupo ( $n/g$ )	20	7 a 47
Tasa de Migración ( $m$ )	0.2	0.1 a 0.3
Probabilidad de reto ( $k$ )	0.25	0.18 a 0.4
Tasa de Mutación ( $e$ )	0.001	0.01 a 0.000001

Nota: el tamaño total de la población es  $n$ , y existen  $g$  grupos:  $m$ ,  $k$  y  $e$  son por generación. Otros parámetros: beneficio ( $b$ ): 2; costo ( $c$ ): 1; pagos base: 10. Variamos el tamaño de grupo variando  $n$ . Por razones explicadas en el texto, restringimos  $s$  para que no exceda  $1/2$  mientras que  $t \in [0,1]$ . Los costos impuestos al grupo por estas instituciones son  $1/2(s^2+t^2)$ .

La estructura del proceso de actualización se halla descrita en la figura 13.4 y sus notas. La replicación individual está sujeta a mutaciones, de tal manera que con una pequeña probabilidad  $e$  los descendientes pueden ser A o N con igual probabilidad. Las instituciones representadas por  $s$  y  $t$  difieren entre grupos y también evolucionan. Cuando ocurren conflictos entre grupos, el grupo con mayor pago total gana. Los miembros del grupo perdedor mueren y el grupo ganador puebla el sitio ocupado por los perdedores por medio de réplicas de sus miembros. Los nuevos habitantes del sitio adoptan las instituciones del grupo ganador del cual descendieron. Las instituciones también están sujetas a variación estocástica, incrementando o reduciendo  $t$  y  $s$  aleatoriamente en cada período. Tanto la segmentación como la puesta en común de recursos imponen costos a los grupos que los adoptan. Más grupos segmentados pueden fallar en capturar los beneficios de la diversidad o de las economías de escala, y la puesta en común de recursos puede reducir los incentivos a adquirir los recursos a compartir. Ninguno de estos costos es modelado formalmente, pero para capturar su impacto el beneficio promedio del grupo se reduce en un monto que es creciente y convexo tanto en  $s$  como en  $t$ .

Jung-Kyoo Choi, Astrid Hopfensitz y yo simulamos una población artificial viviendo en veinte grupos. Los valores de referencia de los parámetros en las simulaciones aparecen en la tabla 13.2, al igual que los rangos de valores alternativos. Los parámetros clave conciernen la tasa (aleatoria) de migración entre grupos, el tamaño del grupo y la frecuencia de retos entre grupos. Dado que nuestros retos de grupo son letales para los perdedores, hemos escogido como valor de referencia una única guerra cada cuatro generaciones. Los valores de referencia fueron escogidos

sobre la base de plausibilidad empírica, cuya evidencia examino en la penúltima sección.

Iniciamos cada simulación sin presencia de altruistas o de instituciones en el período 0 para ver si proliferarían en caso en que fueran inicialmente escasos (el proceso de mutación individual e institucional introducirá algo de variabilidad en la población). El grado de adaptación básico ( $\beta_0$ ) es 10 y los descendientes se producen en proporción a la tasa de participación del individuo en la adaptación total del grupo, de tal manera que en ausencia de segmentación y puesta en común de recursos la diferencia esperada en pagos es  $\epsilon=1$ , y así los Ns producen 10 por ciento más descendientes que los As.

Una simulación típica aparece en la figura 13.5. El incremento temprano en  $p$  es promovido por el incremento aleatorio tanto en  $s$  como en  $t$  (entre los períodos 100 y 150). Cuando  $p$  alcanza niveles altos (períodos 532 a 588, por ejemplo) tanto  $s$  como  $t$  declinan, llevando típicamente a un rápido declive en  $p$ . El aumento subsiguiente en  $s$  o  $t$  ocurre por azar.

El patrón emerge por la siguiente razón: cuando la población está equitativamente dividida entre As y Ns, muchos grupos están aproximadamente equitativamente divididos. Como resultado (de la ecuación 13.6), los impactos benéficos del retraso de la selección intragrupo ganada por mayores niveles de  $s$  y  $t$  se maximizan en esta región. Sin embargo, cuando  $p$  está bien por encima de 0.5 los beneficios de la protección de los As ofrecida por las instituciones es menor. Pero las instituciones conllevan un costo, de tal manera que si  $p$  es alto los grupos con niveles sustancialmente mayores de segmentación o de puesta en común de recursos tienen mayor probabilidad de perder conflictos con otros grupos, y los sitios que ocupaban son entonces poblados por los descendientes de los ganadores, que típicamente llevan menores niveles de estas variables institucionales. Como resultado, cuando las instituciones del ganador son impuestas en el sitio nuevamente poblado tanto  $s$  como  $t$  caen.

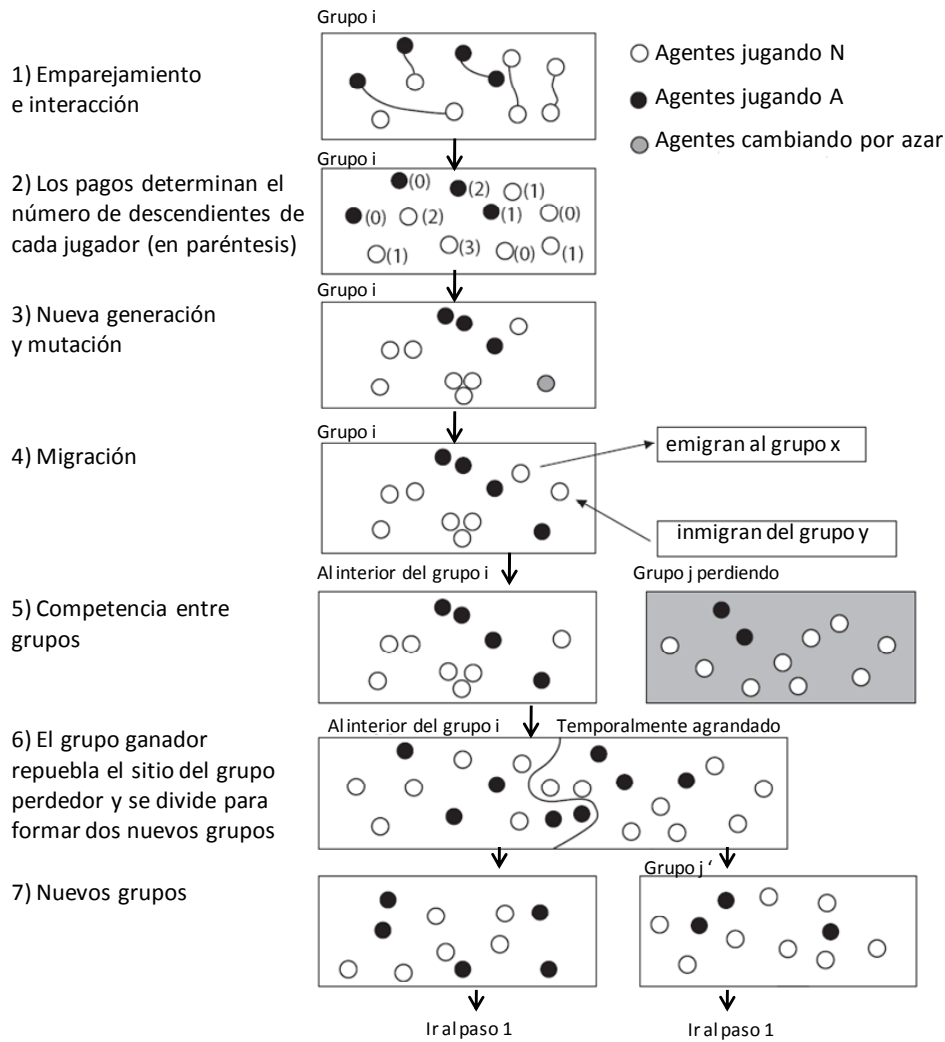


FIGURA 13.4: Interacciones individuales y grupales. Asignamos  $n$  individuos a  $g$  grupos. En  $t=0$  todos son N. (1) *Emparejamiento*. En cada período, cada miembro de un grupo es aleatoriamente emparejado para jugar el juego con otro miembro, con pagos dados en el texto (en algunas ejecuciones modificado por la regla de puesta en común de recursos). Con la segmentación, el miembro interactúa con un tipo similar con una probabilidad  $s$  y es emparejado aleatoriamente con una probabilidad  $1-s$ . (2) *Reproducción*. Réplicas de la generación actual constituyen la siguiente generación. Son producidas por extracción (con remplazo) entre los miembros actuales donde la probabilidad de que cualquier miembro sea extraído es igual a la proporción del pago total al grupo en manos del miembro. (3) *Mutación*. Con probabilidad  $e$ , un miembro de la generación siguiente no es réplica de su antecesor, sino A o N con igual probabilidad. (4) *Migración*. Con probabilidad  $m$  cada miembro de la nueva generación se desplaza a un grupo aleatoriamente seleccionado entre los otros grupos. (5) *Competencia de grupo*. Con probabilidad  $k$  cada grupo es seleccionado y, entre los escogidos, ocurre una competencia entre pares de grupos aleatoriamente establecidos. El grupo ganador es aquel con mayor pago (neto de costos de puesta en común y segmentación, si los hay). (6) *Replanteamiento y fisión*. Los miembros del grupo perdedor son remplazados por réplicas de miembros del grupo ganador, y el grupo resultante (temporalmente agrandado) se divide, asignando aleatoriamente a los miembros a cada uno de los grupos. (En simulaciones con puesta en común de recursos o segmentación, los dos nuevos grupos adoptan las instituciones del grupo ganador.)

TABLA 13.3

Las instituciones retardan la selección contra los altruistas al interior de los grupos

Instituciones	$\beta_i$	t-estadístico
Ninguna	-0.102	8.5
Puesta en Común de Recursos	-0.080	16.6
Segmentación	-0.063	13.4
Ambas	-0.055	11.2

Nota: la columna  $\beta_i$  da el estimativo de mínimos cuadrados ordinarios del coeficiente de la media grupal de  $p_i(1-p_i)$  como predictor de  $\Delta p_i$  (el otro regresor es la varianza inter-grupos, esto es,  $var(p_i)$ ). La última columna es el opuesto del estadístico t para el estimativo.

Para explorar a mayor profundidad el impacto de las instituciones en el proceso de actualización estimamos la ecuación de Price econométricamente, explorando el efecto de cada institución separadamente (esto es, restringiendo  $s$ ,  $t$ , ambos o ninguno a ser cero). Usando datos de cuatro simulaciones de generaciones de 10,000, regresamos el  $\Delta p$  observado contra los valores previos para  $var(p_i)$  y  $E\{var(p_i)\}$ , donde el segundo término es la media sobre todos los grupos de las varianzas intragrupo. Los coeficientes de estas variables son estimativos de  $\beta_G$  y  $\beta_i$  de la ecuación (13.2). Tal como muestra la tabla 13.3, el efecto combinado de la puesta en común de recursos y la segmentación es reducir a la mitad el alcance de la selección intragrupo contra los altruistas. Note que en la ausencia de instituciones el estimativo de  $\beta_i$  (0.102) es muy cercano al valor esperado dado que el nivel base de adaptación es 10 (de tal manera que los Ns tienen 10 por cierto de ventaja en adaptación). El estimativo del efecto inter grupos,  $\beta_G$  (no mostrado) varía poco en respuesta a qué instituciones tienen la posibilidad de evolucionar, y es en todos los casos más de cuatro veces el efecto intragrupo. La varianza media intragrupo es entonces mucho mayor que la varianza entre grupos.

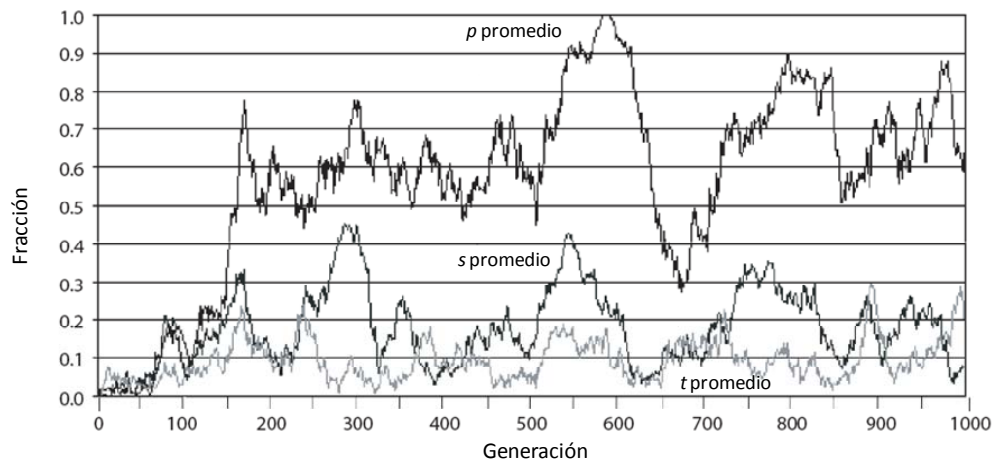


FIGURA 13.5 La interacción dinámica entre instituciones de grupo y comportamientos individuales. La gráfica presenta una historia de 1000 períodos de una simulación realizada usando los parámetros de referencia de la tabla 13.1. La frecuencia poblacional media de altruistas es  $p$ , mientras que  $s$  y  $t$  dan el promedio sobre 20 grupos del nivel de puesta en común de recursos y segmentación. Tanto el altruismo como ambas instituciones a nivel de grupo son inicialmente escasos. La ventana de tiempo exhibida fue escogida porque revela claramente esta dinámica, que se observa sobre largos períodos de tiempo en muchas simulaciones.

Note que podemos reescribir la ecuación (13.3), la condición para que  $\Delta p=0$ , como

$$-\frac{\beta_i}{\beta_G} = \frac{var(p_j)}{E\{var(p_{ij})\}}$$

donde  $\Delta p > 0$  si la razón entre las varianzas excede la razón de efectos al interior de y entre los grupos, siendo válido el converso. ¿Observamos esto en nuestras simulaciones? Usando los estimativos econométricos de los efectos intra e intergrupo descritos en la tabla 13.3 así como las razones de varianza promedio observadas en las mismas simulaciones, tenemos los resultados en la tabla 13.4. Con instituciones restringidas a cero, la razón entre efecto de selección intragrupo e intergrupos,  $-\beta_i/\beta_G$ , es casi el doble de la razón entre varianzas inter e intragrupo. Así pues, si tuviera la población esta media y estos valores estimados,  $\Delta p$  sería negativo. No causa pues sorpresa encontrar que en las simulaciones en las cuales estos estimativos están basados el valor medio de  $p$  sea 0.06. Sin embargo, con ambas instituciones en libertad de aparecer la razón de varianzas es igual a la razón de efectos, lo cual significa que los efectos intragrupo operando contra los  $A$ s es exactamente compensado por los efectos intergrupos que promueven su proliferación. En las simulaciones sobre las cuales estos estimativos están basados el valor medio de  $p$  es 0.51.

TABLA 13.4  
Una estimación de la ecuación de Price

Instituciones	Razón entre efectos	Razon entre varianzas	$\hat{p}$
Ninguna	0.25	0.13	0.06
Ambas	0.13	0.13	0.51

TABLA 13.4 Nota: la razón de varianza es la media de  $var(p_i)/E\{var(p_i)\}$  sobre las 10,000 generaciones simuladas, mientras que la razón de efectos es  $-\beta_i/\beta_G$ , estimados tal como se describe en la tabla 13.2. La fracción promedio de As en la población es  $\hat{p}$ .

Los conflictos entre grupos juegan el papel clave en promover tanto las instituciones a nivel de grupo como el altruismo a nivel individual. En las simulaciones reportadas, la frecuencia esperada de conflicto era  $1/k$  donde  $k$  es la probabilidad de que un grupo sea escogido para un reto en cada generación. Parece probable que sobre períodos históricos largos la frecuencia de conflicto variara considerablemente, acaso en respuesta a la necesidad de emigrar en tiempos de variabilidad climática. Para explorar la sensibilidad de las simulaciones a la frecuencia de los conflictos, variamos  $k$  estocásticamente usando el sistema autorregresivo descrito en las notas a la figura 13.6. Durante períodos en que el conflicto era frecuente (e.g. alrededor de la generación 21,000), altos niveles de altruismo fueron sostenidos, pero brotes periódicos de relativa paz entre los grupos (alrededor de las generaciones 25,300, 27,000 y 29,600) llevó a drásticas reducciones en la fracción de As en la población. Las 500 generaciones siguientes a la la número 28,500 ilustran la fuerte dependencia del modelo al camino tomado. El elevado nivel de  $\hat{p}$  inducido por el brusco incremento en la frecuencia de conflicto entre grupos alrededor de la generación 28,500 persiste aún cuando la frecuencia de conflictos se reduce drásticamente en las generaciones subsiguientes. Pero el efecto no es permanente: cuando  $k$  permanece por debajo de 0.2 por un buen número de períodos,  $\hat{p}$  se precipita.

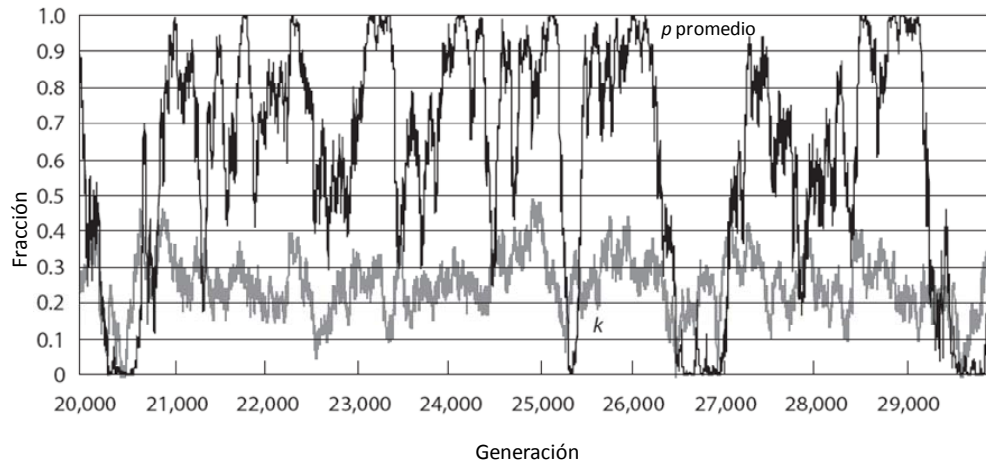


FIGURA 13.6 Altas frecuencias de conflicto de grupo favorecen el altruismo. La gráfica muestra un período de mil generaciones en el cual ambas instituciones evolucionaron endógenamente y en la cual  $k$ , la frecuencia de conflictos intergrupos, varía con el tiempo según  $k_t = \rho k_0 + k_{t-1} + \sigma_t$  donde  $\rho = 0.99$ ,  $t$  es aleatoriamente escogido con distribución uniforme  $[-0.02, 0.02]$  y  $k_0$  es escogido de tal manera que la media de  $k_t$  es la misma que el valor de base  $k$ , es decir 0.25.

Adicionalmente, buscamos resolver otras dos preguntas. ¿Podría el altruismo haber evolucionado si las instituciones a nivel de grupo no hubieran coevolucionado con este a nivel individual? ¿Y qué tan sensibles son nuestras simulaciones a variaciones en los parámetros clave? Para responder a ambas preguntas, variamos el tamaño de grupo de 7 a 47, y para cada tamaño ejecutamos diez simulaciones de 50,000 generaciones, con los demás parámetros en sus valores de base. Hicimos esto con ambas instituciones costreñidas a no evolucionar, con cada una costreñida a no evolucionar y sin costreñir ninguna de las dos. Repetimos la operación variando la tasa de migración entre 0.1 y 0.3, y la probabilidad de conflicto ( $k$ ) entre 0.18 y 0.51. Los resultados aparecen en la figura 13.7.

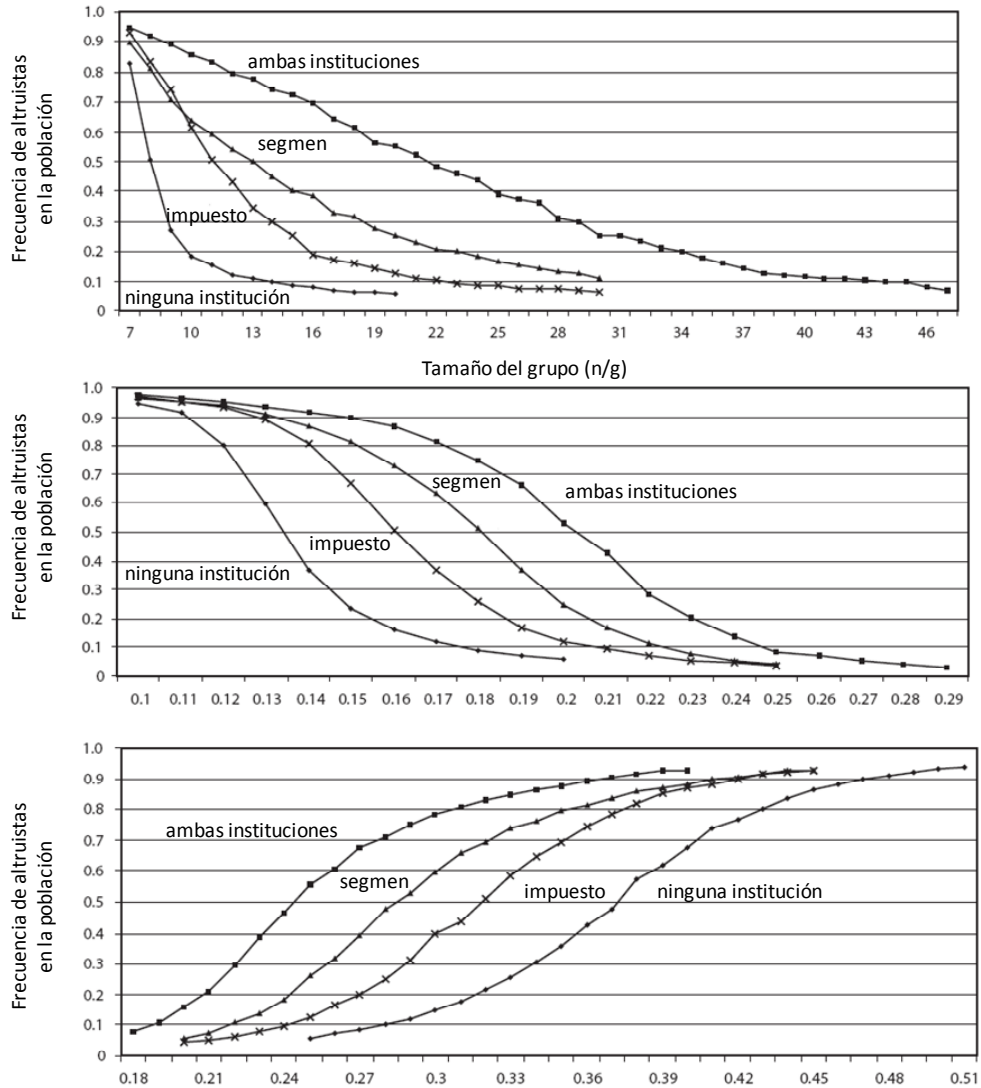


FIGURA 13.7 Instituciones de nivel de grupo incrementan el tamaño del espacio de parámetros en el cual los altruistas son prevalentes. Cada punto es la frecuencia promedio de altruistas en la población entera sobre 10,000 simulaciones de 50,000 períodos cada una, para el parámetro indicado sobre el eje horizontal. En cada panel los otros parámetros son los valores de referencia exhibidos en la tabla 13.2. Cada ejecución comenzó con  $p$ ,  $t$  y  $s$  en ceros. La curva marcada como "ninguna" da los resultados para ejecuciones en que  $t$  y  $s$  fueron constreñidas a cero; las otras curvas indican ejecuciones en las que una o más de las instituciones tenían libertad para evolucionar. ("Impuesto" se refiere a la puesta en común de recursos.) La distancia horizontal entre las curvas indica el ensanchamiento del espacio de parámetros hecho posible por las instituciones de nivel de grupo. La distancia vertical entre las curvas muestra el impacto de instituciones en el  $p$  promedio.



El panel superior muestra que con ambas instituciones restringidas a no evolucionar un tamaño de grupo de 7 promueve altos niveles de altruismo, pero tamaños de grupo mayores a 8 resultan en una frecuencia de altruistas menor a 0.3. Tomando como valor de referencia el tamaño de grupo para el cual  $p > 0.5$ , vemos que sin instituciones el tamaño crítico es 8, mientras que con ambas instituciones  $p > 0.5$  para grupos de menos de 22 miembros. En la ausencia de instituciones, sostener  $p > 0.5$  requiere (por generación) una tasa de emigración de 0.13, pero con ambas instituciones en libertad de evolucionar la tasa de emigración crítica es 0.21. El panel inferior muestra que las instituciones también permiten la evolución de altos niveles de altruismo con niveles significativamente menores de conflictos entre grupos. Una lectura "vertical" de la gráfica también es iluminadora: por ejemplo, el panel inferior muestra que para  $k=0.3$ ,  $p < 0.2$  sin instituciones pero  $p > 0.8$  si ambas instituciones tienen libertad de evolucionar<sup>9</sup>.

Experimentos con tasas de mutación entre  $10^{-2}$  y  $10^{-5}$  dieron resultados similares a los presentados. Sin instituciones  $p$  permanece bajo, mientras que con ambas instituciones el promedio de  $p$  en cinco simulaciones de 100,000 generaciones cada una (para tasas de mutación de  $10^{-2}$ ,  $10^{-3}$ ,  $10^{-4}$  y  $10^{-5}$ ) excede un medio. El  $p$  promedio para las cinco simulaciones con una tasa de mutación de  $10^{-5}$  fluctuó entre 0.75 y 0.83; en cada caso un abrupto incremento en  $p$  ocurría entre las generaciones 17,150 y 25,855, manteniendo los altos niveles de  $p$  durante el resto de la simulación. El tiempo de espera antes de un despegue depende del tiempo que tome a un solo grupo acumular un número suficiente de altruistas. Este tiempo de espera se acortaría considerablemente si hubiera más de veinte grupos. Como establecemos  $p=0$  en la primera generación, bajas tasas de emigración (menos de  $10^{-5}$ ) sostienen bajos niveles de  $p$  por largos períodos.

<sup>9</sup> La figura 13.7 y la tabla 13.3 sugieren que la segregación sola tiene una influencia más poderosa que la sola puesta en común de los recursos tanto en retardar la selección dentro del grupo contra los As como en ensanchar el espacio de parámetros para el cual los As constituyen grandes fracciones de la población. Este es un artefacto de nuestras elecciones de modelación. Las funciones de costo para  $s$  y  $t$  son idénticas, pero  $s$  tiene un mayor impacto en la actualización intragrupal, tal como aparece en la ecuación (13.6). Usando estas ecuaciones para comparar el efecto de  $s$  cuando  $t = 0$  con el de  $t$  cuando  $s = 0$ , vemos que el primero es  $b/c$  veces el segundo, y  $b > c$  porque el acto altruista es benéfico para el grupo. (En nuestras simulaciones,  $b=2$  y  $c=1$  de manera tal que el efecto  $s$  es el doble del efecto  $t$ .) También, note que de la ecuación (13.5), si  $s=c/b=1/2$ ,  $\Delta p_t = p_t(1-p_t)(1-t)(s/b-c) = 0$ , pero el valor de  $t$  requerido para detener la selección intragrupo contra los As es 1. (En la función cuadrática de costo que usamos, los costos a nivel de grupo  $t=1$  son cuatro veces los costos de  $s=1/2$ .)

## ENTORNOS EVOLUTIVOS

Hemos descrito un proceso en el que instituciones como la puesta en común de recursos y la segmentación proveen un entorno en el cual un rasgo benéfico para el grupo evoluciona, y en el cual estas instituciones proliferan en la población por su contribución al éxito evolutivo de tal rasgo. ¿Esclarece este modelo el proceso por medio del cual los comportamientos humanos benéficos para el grupo e instituciones de nivel de grupo pueden haber evolucionado? La respuesta debe depender de si el espacio de parámetros en el cual este proceso co-evolutivo ocurre en nuestras simulaciones se aproxima al entorno relevante, esto es, los primeros 50,000 o 100,000 años de la existencia moderna humana, anteriores a la dramática transformación de la estructura social que acompañó la aparición de la agricultura hace alrededor de 11,000 años.

Poco se sabe de los relevantes entornos del pleistoceno tardío, y la dificultad de hacer inferencia sobre la organización social de los grupos humanos durante este período sobre la base de sociedades contemporáneas simples es bien conocido (Foley 1987, Kelly 1995). Podemos decir con cierta confianza, sin embargo, que el clima era excepcionalmente variable (Richerson, Boyd y Bettinger 2001) y que pequeñas bandas recolectoras nómadas compuestas de parientes y no parientes, sin organizaciones políticas complejas, eran una forma común de organización social.

Nuestro valor de referencia para el tamaño de grupo, 20, está basado en una aproximación de la mediana de los 235 grupos de cazadores y recolectores consignados en Binford (2001), esto es, 19. Sin embargo nuestro manejo del tamaño de grupo no es enteramente realista. Recuerde que un tamaño reducido contribuye a las presiones de selección de grupo al incrementar la varianza entre grupos que surge cuando los grupos exitosos duplican su tamaño y se dividen. En realidad, la fisión del grupo no es solamente por elección aleatoria sino más bien parece ser un proceso altamente político de resolución de conflictos en el cual parientes y coaliciones tienen una mayor probabilidad de quedar juntos. Así pues, la fisión contribuye probablemente a la varianza entre grupos de maneras que nuestro modelo no captura. Un estudio de fisión entre pueblos amazónicos (Neves 1995:198) reporta:

El tamaño máximo de una aldea está restringido por el grado de conexidad o de solidaridad entre individuos [lo cual] surge de tres fuentes: relaciones de parentesco, lazos conyugales y la influencia de líderes políticos... La fisión en la aldea está por ende favorecida por la relajación de los lazos de parentesco proporcionada por el crecimiento de la población; y cuando esto sucede esta mantiene a los parientes cercanos juntos pero los separa de los parientes más lejanos... [L]a línea potencial de separación es proporcionada por la división de estirpes<sup>10</sup>.

Como los portadores del rasgo benéfico para el grupo tienen una alta probabilidad de ser numérica y socialmente dominantes en el grupo ganador, pueden practicar lo que Hamilton (1975:137) llamó *división asociativa* (“assortative division”), segregando a los portadores del rasgo “otro” en la medida en que el reconocimiento de rasgos o características correlacionadas con rasgos lo permita. Si este fuera el caso, mayores tamaños de grupo sostendrían el proceso evolutivo descrito arriba.

Muy poco se sabe sobre los conflictos de grupo durante la historia humana temprana. Sabemos que las muertes por conflicto constituyen una fracción sustancial de todas las muertes en muchas de las sociedades preestatales en los anales etnográficos y arqueológicos. El promedio reportado por Keeley (1996) para estudios etnográficos de sociedades preestatales es 0.19, y para sociedades preestatales estudiadas por arqueólogos es 0.16. Esto se compara con estimativos bien por debajo de 0.1 en Europa y Estados Unidos del siglo veinte, 0.03 en Francia del siglo diecinueve y 0.02 en Europa occidental del siglo diecisiete. Un récord de 200 guerras a lo largo de cincuenta años entre los maenga en Nueva Guinea, por ejemplo, tomaron 800 vidas de una población de alrededor de 5,000, resultando en una tasa anual de muertes por conflicto (0.0032 muertes por año per cápita) que duplica las de Alemania y Rusia en el siglo veinte pero está bien por debajo del promedio de sociedades preestatales registradas (Keeley 1996:195). Es difícil decir si esos episodios extraordinariamente letales eran comunes durante el pleistoceno tardío. Pero algunas especulaciones basadas en lo que sabemos sobre cambio climático y tasas posibles de crecimiento de la población son posibles. Christopher Boehm (2000a:19) escribe:

En medios muy ricos y estables tiene sentido que las densidades poblacionales prehistóricas crecieran, que bandas crecientemente cercanas y numerosas comenzaran a competir por recursos, y que eventualmente esto hubiera llevado a problemas políticos letales incluso si los recursos originales fueran más que adecuados... Estos patrones variables de

<sup>10</sup> Chagnon (1983:141-3) estudió una aldea yanomana que se subdividió, y encontró que el grado de relación genética en la aldea anterior a la fisión era menor que en las dos unidades nuevas.

conflicto habrían periódicamente incrementado la fuerza de la selección natural operando a nivel intergrupar a medida que algunas bandas eran decimadas mientras otras florecían y eventualmente debían fisionarse. [En respuesta a las dramáticas oscilaciones en el clima durante el último período interglacial del pleistoceno] bandas recolectoras fueron obligadas a hacer ajustes mayores con bastante frecuencia, y seguramente estos incluían ajustes a bandas vecinas así como a ecosistemas cambiantes.

Su conclusión es que

hacia el final del pleistoceno, con la aparición de los humanos anatómicamente modernos, las tasas de extinción de grupo podrían haber crecido dramáticamente en la medida en que cazadores bien armados, extraños carecientes de patrones establecidos de interacción política, colisionaran frecuentemente, ya fuera localmente o en el curso de migraciones de larga distancia.

Carol Ember (1978) recogió datos sobre la frecuencia de conflicto entre 50 grupos recolectores en el presente o pasado reciente. Excluyendo a aquellos que practicaban alguna clase de ganadería o agricultura sedentaria, 64 por ciento de los grupos tenían conflictos cada dos años o más frecuentemente. Incluso excluyendo a aquellos grupos sin caballos o que dependían de la pesca (entre los cuales el conflicto es más común) el conflicto es descrito como "raro" en sólo 12 por ciento de los grupos.

Mientras el movimiento entre unidades etnolingüísticas era probablemente poco común, parece probable que tasas sustanciales de migración se dieran entre bandas constitutivas de estas unidades. Las tasas de migración para las trece sociedades estudiadas por Rogers (1990) promedió 22 por ciento por generación con un máximo (el !Kung) por debajo de un medio. Debido a que los datos de Roger se refieren a grupos de tamaño mayor al de una banda, estos datos pueden subestimar de alguna manera la tasa de migración.

No obstante la naturaleza altamente especulativa de estas inferencias, parece posible que los entornos sociales y físicos del pleistoceno tardío cayeran dentro del espacio de parámetros que promueve las trayectorias coevolutivas ilustradas en la figura 13.7. De ser así, el modelo de selección de multinivel con instituciones endógenas puede proveer al menos un recuento parcial de este período crítico de la evolución humana.

## CONCLUSIÓN

Parece entonces probable que la predisposición distintiva de los humanos hacia las actividades benéficas para el grupo puede haber coevolucionado con instituciones humanas comunes que implementaban la puesta en común de los recursos y la segmentación. Si fue así, esta aproximación puede contribuir a una comprensión de por qué los humanos pueden estar tan dispuestos a compartir y a cooperar en pos de objetivos comunes y al mismo tiempo listos a matar y ser muertos en nombre de entidades abstractas llamadas naciones o razas. El modelo también provee alguna luz sobre por qué estos comportamientos son menos comunes entre otros animales: la mayoría son incapaces de crear los entornos facilitadores constituídos por grupos bien definidos de no parientes, con códigos comportamentales comúnmente entendidos que hacen cumplir estos comportamientos como compartir o distinciones de tipo "nosotros contra ellos". Y, como hemos visto, sin estas estructuras distintivamente humanas de interacción la evolución de comportamientos individuales benéficos para el grupo es bastante improbable. Una implicación adicional, puesta en relieve por la figura 13.6, es que el altruismo y la guerra también coevolucionaron. Los comportamientos orientados hacia el grupo que hacen posible la cooperación para el beneficio mutuo entre humanos también permite el conflicto letal a gran escala. Y el conflicto frecuente, como hemos visto, puede haber sido un contribuyente esencial a la evolución de los rasgos altruistas que precisamente facilitaban la ocurrencia de guerras. Para explorar esta dinámica, hemos hecho la probabilidad de conflicto letal entre grupos endógena; se asumió  $k$  covariante con la frecuencia de  $A$ s en la población. En estas simulaciones (no presentadas) la población gasta virtualmente todo su tiempo en uno de dos estados: altas frecuencias de altruismo y de guerras o pocos altruistas y guerras infrecuentes (Bowles y Choi 2003).

Modelos de selección multinivel similares al que se simuló acá también han demostrado que el castigo altruista de los violadores de la norma puede proliferar cuando es raro y seguir siendo frecuente, incluso en grupos grandes. Uno de estos modelos (Boyd, Gintis, Bowles y Richerson 2003) explora el que el costo de castigar a los violadores de la norma sea bastante reducido cuando la norma es acatada por la mayoría de los miembros de un grupo. (Esto es similar a la dinámica del modelo castigador-apropiador-compartidor en una vecindad del equilibrio rousseauiano.) En este caso, presiones relativamente débiles de selección de grupo inducidas por conflictos intergrupo (como en el modelo arriba) son suficientes para mantener altas

frecuencias de castigadores altruistas y para sostener altos niveles de cooperación. Un segundo modelo, explícitamente sobre reciprocidad fuerte (Bowles y Gintis 2003), modela una forma de castigo de violadores de la norma que es común entre cazadores y recolectores: el grupo evade al castigado o lo castiga con ostracismo. Ni los conflictos de grupo ni las extinciones de grupo juegan un papel en este modelo: aquellos castigados sufren pérdidas de adaptación durante el intervalo de tiempo en que no son miembros de un grupo. Los polizones que se adhieren a la norma pero nunca castigan no sacan a los reciprocadores fuertes porque si los polizones se hacen más comunes en un grupo los violadores de la norma proliferan, reduciendo el grado promedio de adaptación de los grupos en que se encuentran.

Al introducir los capítulos 10 a 13, pregunté cómo las instituciones cambian y cómo la gente y las reglas que gobiernan sus vidas coevolucionan. Tres fuentes fundamentales de cambio han sido modeladas: acomodación a tendencias seculares exógenas (preeminentemente, cambio técnico y el entorno físico, como en el capítulo 11), los efectos conjuntos del azar y la acción colectiva (capítulo 12) y los efectos conjuntos del azar y los retos entre grupos (este capítulo). Los modelos introducidos sugieren dos maneras posibles para que el cambio sea endógeno, donde la acción colectiva y la competencia de grupo, respectivamente, producen cambio con la materia prima provista por el azar. Tomado como un todo el modelo captura al menos algo de los criterios deseables esbozados al comienzo del capítulo 11, esto es, las partes importantes que juegan los *conflictos de intereses*, el *azar* y la *acción colectiva*, la persistencia de *instituciones ineficientes*, y las trayectorias de cambio altamente irregulares resumidas por el término *equilibrios puntuados*. Los modelos también proporcionan una buena razón para esperar que instituciones ineficientes, aunque capaces de persistencia a través de largos períodos, no tendrán tan buen transcurrir como otras más eficientes. También hemos visto que por dos razones bastante distintas (dadas en los capítulos 12 y 13) las instituciones igualitarias pueden ser evolutivamente favorecidas. En modelos basados en teoría de juegos estocásticos y evolutivos, la zona de atracción de las instituciones igualitarias es mayor, y que en modelos de selección de multinivel estas retardan la selección contra los altruistas al interior del grupo, lo cual mejora la capacidad del grupo de sobrevivir en competencia con otros grupos. Tuvimos así la posibilidad de aportar algunos de los mecanismos causales responsables no sólo de la evolución institucional e individual sino también del concepto de Parsons de los *universales evolutivos*, esto es, instituciones que uno

esperaría se encuentren en una variedad de entornos y, en numerosas ocasiones, hayan emergido y proliferado siendo inicialmente escasos.

La estrategia conceptual subyacente a todos los modelos presentados acá ha sido extendida a una variedad de aproximaciones biológicas bastante abstractas -la teoría de juegos evolutivos estocásticos, la descomposición de los procesos de selección intra e intergrupales- modelando el proceso distintivo de la interacción social humana. Así, la aproximación estocástica evolutiva fue extendida tomando en cuenta la búsqueda intencional de intereses en conflicto a través de la acción colectiva, y el modelo de selección de multinivel fue modificado para tomar en cuenta tanto puesta en común de recursos como segmentación social al interior de los grupos, así como guerras y otras formas de conflicto entre grupos.

Los resultados de las simulaciones sugieren que la aproximación fue fructífera. La escala de tiempo en la cual el tiempo se desenvuelve en los modelos estocásticos evolutivos más sencillos es demasiado lenta para ser relevante en las trayectorias humanas, pero la introducción de interacciones locales y la correlación de comportamiento idiosincrático a través de tendencias conformistas incrementará rápidamente el ritmo del cambio. De manera similar, en la ausencia de instituciones al interior del grupo tales como la puesta en común de recursos y la segmentación, las condiciones para la evolución de rasgos individuales benéficos para el grupo son bastante restrictivas. Pero cuando a estos dos aspectos empíricamente importantes de la interacción humana se les permite coevolucionar con los rasgos individuales, los procesos coevolutivos resultantes se vuelven más reconocibles como posibles recuentos de la historia humana.