

ALBERTO MAKINISTIAN
Compilador

•

CINCUENTA AÑOS DE *HOMO HABILIS*
(1964-2014)

Primera edición, 2015

Makinistian, Alberto A.

Cincuenta años de Homo habilis: 1964-2014 / Alberto A. Makinistian;
compilado por Alberto A. Makinistian. - 1a ed. - Ciudad Autónoma de
Buenos Aires: Aspha; Rosario: Facultad de Humanidades y Artes,
Universidad Nacional de Rosario, 2016.

124 p.; 24 x 17 cm.

ISBN 978-987-3851-10-0

1. Antropología. 2. Evolución Humana. I. Makinistian, Alberto A., comp.

II. Título.

CDD 599.9092

Diseño y diagramación:
Odlanyer Hernández de Lara

© Los autores

Aspha Ediciones
Virrey Liniers 340, 3ro L. (1174)
Ciudad Autónoma de Buenos Aires
Argentina
Telf. (54911) 4864-0439
asphaediciones@gmail.com
www.asphaediciones.com.ar

IMPRESO EN ARGENTINA /
PRINTED IN ARGENTINA

Hecho el depósito que establece la
ley 11.723

AUTORIDADES FACULTAD
HUMANIDADES Y ARTES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE
ROSARIO

Decano: Prof. José Goity
Vicedecana: Prof. Marta Varela
Secretaria Académica:
Dra. Liliana Perez
Directora Escuela de Antropología:
Elida Moreira

COMISIÓN ORGANIZADORA
SEGUNDAS JORNADAS
INTERCÁTEDRA

Presidente: Lic. Alberto Makinistian
Dra. Ana María Rocchietti
Prof. Nélide De Grandis
Dra. Ma. Carolina Barboza
Prof. y Lic. Mónica Valentini
Dra. Carolina Piccoli
Dra. Irene Dosztal
Srta. Marina De Biassi

EVOLUCIÓN BIOLÓGICA, EGOÍSMO Y COOPERACIÓN

Estela Celia Lopretto¹

Abstract

This contribution aims reviews of approaches related to levels of natural selection and key events that took place during the 1960s, including the rejection of group selection and development of alternative theoretical framework to explain the evolution of behaviors intended cooperative and altruistic. It shows how such concepts have revived based on a more careful formulation and how the theory of multilevel selection (including group selection) provides a theoretical basis for sociobiology in the future, once its past has been understood properly.

Key words. Group selection, altruism, selfishness, cooperation, sociobiology, eusociality, kin selection, multilevel selection.

Resumen

En esta contribución se pretende una revisión de enfoques referidos a niveles de selección natural y de acontecimientos fundamentales que tuvieron lugar durante la década de 1960, incluyendo el rechazo de la selección de grupo y el desarrollo de marcos teóricos alternativos para explicar la evolución de los comportamientos cooperativos y altruistas. Se indica cómo han revivido tales conceptos en base a una formulación más cuidadosa y cómo la teoría de la selección multinivel (incluyendo la selección de grupo) proporciona una base teórica para la sociobiología en el futuro, una vez que su pasado se entienda adecuadamente.

Palabras clave. Selección de grupo, altruismo, egoísmo, cooperación, sociobiología, eusocialidad, selección de parentesco, selección multinivel.

Introducción

Uno de los más acuciantes problemas en biología evolutiva es el de las unidades de selección y de adaptación. Un rasgo que ha evolucionado porque beneficia a los organismos que lo poseen es una

¹ Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. CONICET. Email: lopretto@fcnym.unlp.edu.ar

adaptación orgánica; si ha evolucionado porque beneficia a los grupos en que se encuentra, entonces es una adaptación de grupo. El problema de las unidades de selección es determinar qué clase de adaptaciones se encuentran en la naturaleza (Sober 1996).

El biólogo evolutivo Eric Pianka se refiere a “unidades orgánicas” como unidades de análisis ecológico definidas a diferentes niveles, que pueden ser consideradas como individuos en relación con un determinado ambiente. Y es así que distingue: organismo, unidad familiar (ambiente familiar), unidad social (ambiente social), unidad poblacional (ambiente intraespecífico), unidad comunitaria (ambiente interespecífico) y unidad biosférica (ambiente intercomunitario). Sin dejar de considerar que hay otras unidades y ambientes de menor nivel -de interés evolutivo pero no ecológico- como son la célula (ambiente intraorgánico) y el propio gen como un ambiente intragenómico (Pianka, 1978).

Dado que el empleo de la selección natural en explicaciones evolucionistas de la cultura, el lenguaje y el conocimiento está muy difundido en la actualidad, es necesario transitar por los niveles de selección a la vez que tener en cuenta las unidades propuestas (Santilli, 2007).

Unidades de selección, altruismo y la evolución de la cooperación

El problema de las unidades de selección nos viene acompañando desde Darwin (1859). Prácticamente todos los argumentos darwinianos se basan en el concepto de selección individual, no de grupo. Sin embargo, cuando en “El origen del hombre...” de 1871 discute la moralidad humana, se aparta de aquella señalando que a los individuos altruistas les va peor que a los egoístas, pero a los grupos de individuos altruistas les va mejor que a los grupos de individuos egoístas. Vale decir que el altruismo puede evolucionar por selección de grupo.

A medida que el estudio del comportamiento animal comenzó a florecer a mediados de 1900, provocó un profundo debate evolutivo. Algunos investigadores argumentaron que la selección actúa casi enteramente en el comportamiento de los **individuos**, mientras que otros mantenían que una significativa cantidad de comportamiento era el resultado de la selección actuante sobre **grupos** enteros.

La selección individual se produce cuando los alelos que producen individuos particulares dentro de una población se desempeñan bien en relación con otros individuos, son favorecidos y se propagan. Cuando los machos compiten por el acceso a las hembras, por ejemplo, los machos exitosos pueden transmitir más copias de sus alelos a las generaciones posteriores. Pero los individuos a menudo pertenecen a grupos, desde colonias de hormigas a rebaños de bisontes hasta sociedades humanas.

Los grupos que se desempeñan bien pueden persistir y crecer en tamaño, mientras que otros grupos disminuyen. La selección de grupo favorece aquellos alelos que contribuyen a la eficacia del grupo, por lo que los grupos que contienen tales alelos son más eficaces que los grupos que carecen de ellos.

El biólogo V. C. Wynne-Edwards argumentó que la selección de grupo fue un factor importante en la evolución del comportamiento (Wynne-Edwards 1962). La selección de grupo, entendida como la eficacia biológica (*fitness*) diferencial de grupos de individuos causante de que algunos grupos superen y sustituyan a otros grupos, es producto de varias formulaciones, a saber:

- El tamaño poblacional tiende a mantenerse estable a través de las generaciones debido a que los animales regulan en forma activa su densidad, modulando su reproducción en relación con los recursos disponibles.
- Si la selección natural actuara únicamente a nivel del organismo individual, favorecería a aquellos organismos que maximizaran su éxito reproductivo (i.e. su *fitness*) sin tener en cuenta el bienestar del grupo.
- Una reproducción irrestricta podría, eventualmente, conducir a una sobreexplotación del hábitat y a la extinción de la población.
- Como estos eventos son relativamente raros, necesariamente debe operar alguna fuerza evolutiva a nivel de los grupos.
- En este sentido, la “selección de grupo” sería un mecanismo frecuente en la naturaleza y se encontraría, de hecho, en la base misma de todo comportamiento social.
- El comportamiento altruista evoluciona debido a que los grupos o demes que contienen individuos altruistas sobreviven y se reproducen mejor que los grupos que sólo contienen individuos egoístas.

La cuestión de la selección de grupo, si bien impulsó el inicio del debate como respuesta a los casos presentados por Wynne-Edwards, con el tiempo daría lugar a una expansión del darwinismo fuera del contexto estrictamente biológico abarcando explicaciones del altruismo y de otras formas de comportamiento social humano, paradigma del que forma parte incluso la sociobiología (Santilli, 2007). Altruismo, del francés *altruisme*, de o para otros, refiere al interés no egoísta por el bienestar de otros. En biología evolutiva es un término referido al comportamiento exhibido por un organismo, que beneficia a otro u otros de la misma especie. Las teorías

acerca del altruismo están generalmente basadas en análisis de relaciones costo-beneficio y en la lógica de la selección natural.

El biólogo británico John Maynard-Smith y el americano George Williams señalaron un problema en el argumento de la selección de grupo de Wynne-Edwards: que las poblaciones de individuos que se auto-sacrifican no son evolutivamente estables (Maynard-Smith 1964, Williams 1966).

En el marco de esta argumentación, la cuestión crucial es el destino de los alelos, que son perjudiciales para un individuo pero benéficos para el grupo en el que ese individuo vive. Si la selección individual predomina, entonces esos alelos desaparecerán; si la selección de grupo predomina, tales alelos se propagan.

Para apreciar este argumento, ayuda imaginarse un par de islas rocosas, cada con su propia colonia de una especie particular de aves granívoras. Digamos que en la isla del sur, las aves ponen seis huevos en cada nidada. En la isla norte, las aves ponen sólo tres huevos. En la isla del sur, la población de aves se vuelve tan densa que devoran todas las semillas de la isla, acabando con su suministro de alimentos, y muriendo de hambre. Las aves de la isla norte tienen una tasa reproductiva lo suficientemente baja para mantener la población estable, y las plantas son capaces de regenerarse.

En este escenario, una tasa reproductiva baja favorece a un grupo sobre otro. Pero ahora considérese qué pasaría si surgiera una mutación en un ave en la isla norte que le permita depositar seis huevos en cada postura en lugar de tres (en favor de este experimento mental, se asume que las aves pueden criar seis pichones tan fácilmente como tres). Tres crías extra, por sí, no son suficientes para acabar con el recurso alimentario de la isla. Pero hay que considerar que esas tres crías extra pueden madurar y luego tener seis descendientes cada una. Tomará sólo unas pocas generaciones que las aves ponedoras de seis huevos por nidada predominen en la población. De este modo la población evolucionará no hacia un comportamiento que beneficie al grupo sino hacia un comportamiento de beneficio individual, egoísta, a pesar de la devastación que estos individuos puedan causar al grupo en su conjunto. En palabras de Zimmer y Emlen (2013) la selección es “miope”, ya que las consecuencias inmediatas de la eficacia determinan el éxito o el fracaso de un alelo, independientemente del resultado final de este proceso.

Los ecólogos del comportamiento generalmente acuerdan en que, salvo por algunas circunstancias inusuales, la selección opera en el nivel de individuos y no en el nivel de grupo versus grupo (pero véase Wilson y Sober, 1994, para un debate sobre este tema). La selección que surge de las diferencias en la aptitud relativa de los individuos dentro de un grupo

es típicamente mucho más fuerte que la selección que actúa sobre esos mismos individuos derivados del éxito del grupo en relación con otros grupos. En la práctica, esto significa que los organismos son reproductivamente egoístas, es decir, se comportan de forma tal que propicien la difusión de su propio material genético, aun cuando tal comportamiento sea perjudicial para la población (o especie) de la que forman parte. Los comportamientos que se observan hoy en las poblaciones naturales se deben a que los individuos que practican tales acciones “lo hacen mejor” que individuos que exhiben otros fenotipos comportamentales.

Es importante señalar que Maynard-Smith introdujo en biología evolutiva la denominada “teoría del juego” (1982), conjunto de modelos matemáticos empleados en economía para estudiar los resultados de las interacciones entre “colaboradores” y “enemigos” en situaciones en las cuales ninguno de los actores puede anticipar por completo las acciones del otro, pero puede adaptar su conducta de acuerdo con las acciones de su contrincante (*v.g.* dilema del prisionero, juego del halcón y la paloma). Desarrolló, además, el concepto de “estrategia evolutiva estable”, un comportamiento que, cuando es adoptado por una población de “jugadores”, permite resistir la invasión de cualquier estrategia alternativa. En el contexto evolutivo se dice que no-cooperar es una *estrategia evolutivamente estable* ya que en una población en la que ningún individuo coopera, si surgiera un individuo mutante que practicara la cooperación, su eficacia biológica sería menor y, por tanto, sería eliminado por la acción de la selección natural. En cambio cooperar no es una *estrategia evolutivamente estable*, ya que si todos los individuos de la población lo hicieran y surgiera un mutante no-cooperador, éste tendría una eficacia mayor y se vería favorecido por la selección natural hasta que, con el paso de las generaciones, toda la población fuera no-cooperadora.

El libro de Williams (1966), por su parte, es en gran medida una crítica a la lógica de la selección de grupo y una defensa de la visión estrictamente darwinista basada en la selección a nivel del organismo individual y entendida como la eficacia biológica (*fitness*) diferencial de individuos responsables de que algunos genotipos superen y reemplacen a otros genotipos. En la medida en que Williams defiende la adaptación a nivel orgánico -pero sólo como consecuencia de la selección a nivel génico- puede considerarse su libro como el primero y tal vez el más claro manifiesto a favor de una perspectiva centrada en el gen.

El principio evolutivo de “la supervivencia del más apto” parece predisponer a los individuos al egoísmo. Y sin embargo, todos los sistemas éticos enfatizan el valor esencial de ayudar a los otros. Se estará de acuerdo en que la cooperación es en general ventajosa para el grupo de cooperantes como un todo, incluso aunque pueda recortar la libertad de

algún individuo. En todas las sociedades humanas pueden ser encontrados sistemas altamente evolucionados de cooperación y apoyo mutuo, si bien todavía no se cuenta con una explicación satisfactoria de cómo han emergido tales sistemas sociales (Heylighen 1992). Por lo tanto no es posible determinar cómo podrían o deberían evolucionar en el futuro.

Quizás la aproximación más factible a este problema es la sociobiología de Edward Osborne Wilson (1975), que se ocupa de investigar las bases biológicas de la conducta social, desde una perspectiva teórica fundamentada en (a) la premisa de que ciertos comportamientos sociales tienen una base genética y que (b) los procesos evolutivos favorecen aquellas conductas y organizaciones que mejoran el éxito reproductivo y la supervivencia; sirva como ejemplo que mucho del comportamiento sexual puede ser entendido a través de mecanismos de selección genética reforzando ciertos roles y patrones. Se trata, pues, de una traslación de los principios evolucionistas a las características de comportamiento de las distintas especies animales, incluido el ser humano.

El llamado altruismo “débil” puede ser definido como una conducta que beneficia más a otro individuo que al individuo que desarrolla la conducta. El altruismo “fuerte” denota una conducta que beneficia a otros, pero a costa de uno mismo (Campbell 1983). Ambos son comunes y necesarios en aquellos sistemas altamente cooperativos que Campbell llama “ultrasociales”. La ultrasociabilidad (eusocialidad de Wilson y Hölldobler 2005, Nowak *et al.* 2010) se refiere a una organización colectiva con plena división del trabajo, incluyendo individuos que no recogen comida pero son alimentados por otros, o que están preparados para sacrificarse a sí mismos por la defensa de otros.

Tres características definen a los grupos eusociales: cooperación colectiva para el cuidado de los jóvenes, división en castas reproductoras y no-reproductoras (o con poca capacidad reproductora) y cuidado por parte de los hijos de sus progenitores durante alguna fase de su vida. En el mundo animal, los sistemas ultrasociales o eusociales se encuentran sólo en ciertas especies de insectos tales como termitas (orden Isoptera), todas las hormigas, muchas especies de abejas y de avispas (orden Hymenoptera). Finalmente, entre los mamíferos, la eusocialidad se encuentra en la rata topo lampiña, el roedor batiérgido *Heterocephalus glaber* y, según Campbell (1983) en la sociedad humana. Apoyando su afirmación, en fecha reciente Wilson y Hölldobler (2005) sostienen que una serie de preadaptaciones inusuales caracterizaron las especies tempranas de *Homo* y fueron seguidas -de una manera similar al del avance de las hormigas y termitas- por el espectacular éxito ecológico y la exclusión preventiva de formas competitivas por *Homo sapiens*.

Decíamos que Williams (1966) despliega argumentos para invocar al gen como unidad de selección desplazando del centro incluso la selección de organismos individuales heredada de la concepción darwiniana. A él se suman el biólogo evolutivo británico William D. Hamilton y el notable divulgador científico Richard Dawkins.

Hamilton (1964) argumenta en contra de la selección de grupo por medio de la selección de parentesco, selección familiar o *kin selection*, según la cual un rasgo altruista puede evolucionar cuando el donante está genéticamente vinculado al receptor de la eficacia (eficacia o aptitud inclusiva). Estableció así la relación entre el costo atribuido al autor del comportamiento altruista (c) y el beneficio obtenido por sus receptores (b). Esta correspondencia se conoce como la “regla de Hamilton” y se enuncia de la siguiente forma: un rasgo será favorecido por la selección natural si el producto $r \times b$ es mayor que c , siendo r la proporción de genes que comparten el autor y el receptor. Este coeficiente r es igual a 0,5 si éstos son hermanos, 0,25 si son medio hermanos y 0,125 si son primos.

La inestabilidad evolutiva de la estrategia puramente altruista entre individuos no emparentados puede ser evitada mediante una estrategia de altruismo “condicional”. Un altruista de este tipo sólo ayudaría a otro individuo si espera que el otro devuelva el favor (Trivers 1971). Si el otro no coopera, el altruista condicional dejará de cooperar, y de este modo no incurrirá en los costos de gastar recursos de los que su compañero egoísta ganará más de los que él gana. En este sentido, tal estrategia altruista recíproca puede ser estable contra la invasión de los aprovechados, y aún conservar las ventajas de la sinergia entre aquellos individuos que desean cooperar.

Dawkins (1976), por su parte, introduce en este contexto los términos “replicador” y “vehículo”. Replicador es una entidad que realiza copias de sí misma o de la que pueden realizarse múltiples copias. La selección tenderá a favorecer a aquellos replicadores que presenten la tasa de replicación más alta. Vehículo, en tanto, es una entidad de supervivencia y los organismos son los “vehículos” que transportan a los replicadores. La selección natural tenderá a favorecer aquéllos que mejor contribuyan a propagar a los replicadores que residen en ellos.

Para ser exitoso, un replicador debe estar caracterizado por: fidelidad de copia, la que asegura que cambie a una tasa muy baja; fecundidad, ya que debe ser capaz de generar múltiples copias de sí mismo y longevidad, es decir, permanecer lo suficiente como para afectar a su propia tasa de replicación. La selección natural no actúa directamente sobre los replicadores, sino sobre los fenotipos (vehículos) producidos por éstos. Por lo expuesto, no habría unidades de selección debido a que la selección está compuesta de replicación e interacción.

Los genes son las unidades primarias (y posiblemente las únicas) de replicación, mientras la interacción puede ocurrir en una gran variedad de niveles, desde genes y células, a organismos, colonias, demes y, posiblemente, especies enteras. Se puede considerar que existe una jerarquía de niveles tanto en la escala de replicadores como de interactores.

David Sloan Wilson (1997a, 1997b) hace una vehemente defensa de que la selección actúa a múltiples niveles considerando, junto al filósofo Elliott Sober, que un concepto esencial para comprender la vida social es la selección de grupo, ya que el problema fundamental es que el egoísmo triunfa sobre el altruismo **dentro** de un grupo. Sin embargo, en las relaciones **entre** grupos, aquellos altruistas poseen ventajas sobre los egoístas.

En una de sus muchas publicaciones (Sober y Wilson 1998) sostienen que la idea de que la “teoría del gen egoísta” constituye un argumento en contra de la selección a nivel de grupo es un error frecuente. Los genes que evolucionan mediante la selección de grupo son tan compatibles con la teoría del gen egoísta como aquellos que evolucionan en cualquier otro nivel de selección. Según los mencionados autores, la selección individual y la selección de grupo podrían considerarse como los dos extremos de un continuo.

La “teoría de la selección en múltiples niveles” o selección multinivel implica la posibilidad de que un rasgo sea favorecido a un nivel pero seleccionado en contra en otro, o que diferentes genes que afectan a una característica concreta reciban presiones selectivas contradictorias como consecuencia de que se están transmitiendo en distintos niveles, lo cual se conoce como “conflicto genómico” (Sober y Wilson 1998).

Este estado de cosas nos lleva a dedicar unas líneas referidas a la evolución de comportamientos altruistas en humanos.

En la actualidad existen dos teorías en competencia respecto de la clave de la evolución social avanzada. La primera es la **selección de parentesco**: individuos favorecen parientes colaterales (familiares distintos de los hijos) por lo que es más fácil para el altruismo evolucionar entre los miembros del mismo grupo. El altruismo, a su vez, engendra la organización social compleja y, en un caso que involucre grandes mamíferos, la inteligencia de nivel humano (Wilson, 2013).

La segunda es la **selección multinivel**. Esta formulación reconoce dos niveles en los que opera la selección natural: la selección individual (Williams) basada en la competencia y la cooperación entre los miembros del **mismo** grupo y la selección de grupo (Wynne-Edwards), que surge de la competencia y la cooperación **entre** los grupos.

Al presente, la selección multinivel está ganando adeptos entre los biólogos evolutivos debido a una prueba matemática reciente de que la

selección del grupo de parentesco puede surgir sólo bajo condiciones especiales y el mejor ajuste de la selección multinivel para todas las dos docenas de casos conocidos de animales de evolución eusocial.

De modo que **la selección individual se opone al altruismo, mientras que la selección a nivel del grupo de parentesco lo favorece.**

Entre los actuales modelos de cooperación humana, la interpretación más extrema del altruismo como mecanismo generador de “reputación” ha sido propuesta por el etólogo Amotz Zahavi, que considera esa cualidad como una señal honesta de la fortaleza y aptitudes del que la práctica. Esta es la estrategia que parecen utilizar los turdoïdes árabes, aves que poseen un complejo sistema de jerarquías sociales en el que, de acuerdo con Zahavi (1975), los individuos muestran comportamientos altruistas con el fin de ganar prestigio social y obtener así beneficios reproductivos. A partir de allí postula que es la búsqueda de estatus social lo que selecciona la conducta altruista y que el costo de ese acto es una inversión (*handicap*). La argumentación de Zahavi destaca el papel preponderante que los comportamientos no-verbales (tonos de voz, expresiones faciales, posturas corporales, entre otros) juegan en la comunicación humana.

En palabras de E. O. Wilson (2013) “El auto-entendimiento es lo que cuenta para la supervivencia a largo plazo, tanto en nuestra condición de individuos como de integrantes de la misma especie”. Que no es otra cosa que los sinónimos que han dado título a esta contribución: “Evolución biológica, egoísmo y cooperación”.

Agradecimientos

Agradezco profundamente al Lic. Alberto A. Makinistian, Presidente de las II Jornadas Intercatedras “Cincuenta años de *Homo habilis* (1964-2014)”, su invitación a participar del evento y la oportunidad de presentar este trabajo. Le quedo aún más reconocida por facilitar el reencontro con un muy apreciado colega y siempre recordado amigo.

Bibliografía

- Campbell D. T. 1983: The two distinct routes beyond kin selection to ultrasociality: implications for the humanities and social sciences, p. 11–41. En Bridgeman D. (ed.), *The nature of prosocial development*. Academic Press, New York.
- Darwin C. R. 1859. [*El origen de las especies por medio de la selección natural o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida*]. Ediciones varias.
- Dawkins R. 1976. *The Selfish Gene*. Oxford University Press, New York.

- Hamilton W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I-II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1–52.
- Heylighen F. 1992. Evolution, selfishness and cooperation. *Journal of Ideas* 2 (4): 70–76.
- Maynard-Smith J. 1964. Group selection and kin selection. *Nature* 201 (4924): 1145–1147.
- Maynard-Smith J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nowak M. A., C. E. Tarnita & E. O. Wilson. 2010. The evolution of eusociality. *Nature* 466 (7310): 1057–1062.
- Pianka E. 1978. *Evolutionary Ecology, 2nd edition*. Harper and Row, New York.
- Santilli E. 2007. Los niveles de selección: anatomía de un problema y sus consecuencias extradisciplinarias. *Filosofía e História da Biologia* 2: 121–140.
- Sober E. 1996. *Filosofía de la biología*. Alianza Editorial, Madrid. 355 pp. (Versión original en inglés: 1993).
- Sober E. & D. S. Wilson. 1998. *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Trivers R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46 (4): 35–57.
- Williams G. C. 1966. *Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought*. Oxford University Press, Oxford.
- Wilson D. S. 1997a. Introduction: multilevel selection theory comes of age. *The American Naturalist* 150 (Supplement): S1–S4.
- Wilson D. S. 1997b. Altruism and organism: Disentangling the themes of multilevel selection theory. *The American Naturalist* 150 (Supplement): S122–S134.
- Wilson D. S. & E. Sober. 1994. Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral and Brain Sciences* 17 (04): 585–608.
- Wilson D. S. & E. O. Wilson. 2007. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *The Quarterly Review of Biology* 82 (4): 327–348.
- Wilson D. S. & E. O. Wilson. 2008. Evolution “for the good of the group”. *American Scientist* 96: 380–389.
- Wilson E. O. 1975. *Sociobiology: the New Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson E. O. 2013. The riddle of the human species. *The New York Times (The Opinion Pages)* February 24, 2013.

- Wilson E. O. & B. Hölldobler. 2005. Eusociality: origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102 (38): 13367–13371.
- Wynne-Edwards V. C. 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Zahavi A. 1975. Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205–214.

Consúltese también:

- Bergstrom C. T. & L. A. Dugatkin. 2012. *Evolution. 1st edition* (Chapter 18 – Evolution of Sociality). W. W. Norton & Company, New York.
- Futuyma D. J. 2013. *Evolution. 3rd edition* (Chapter 16 – Conflict and Cooperation). Sinauer Ass., Sunderland, Massachusetts.
- Herron J. C. & S. Freeman. 2014. *Evolutionary Analysis. 5th edition* (Chapter 12 – Evolution of Social Behavior). Benjamin Cummings Publishing Company.
- Zimmer C. & D. J. Emlen. 2013. *Evolution: Making Sense of Life* (Chapter 16 – Evolution of Behavior). Roberts & Company Publishers Inc., Colorado.