**Evolución de la teoría social**

Resumen de teorías relevantes:

¿Por qué un individuo lleva a cabo un comportamiento cooperativo, que es costoso desarrollarlo y beneficioso para un tercero (Hamilton, 1963-64)?

La cooperación se clasifica en dos categorías, *direct Fitness Benefit* (aptitud beneficio directo) o *indirect fitness benefit* (aptitud de beneficio indirecto). Según los lineamientos establecidos por Hamilton, un individuo gana *inclusive fitness* (¿?) a través su impacto sobre la reproducción de individuos relativos (indirect fitness effects) y directamente mediante el impacto de sus acciones sobre su propia reproducción (direct fitness effects). Estos términos fueron introducidos por Brown en 1961.

Una primera explicación para **cooperación** es que puede proveer *direct fitness benefit* a quien desarrolla el comportamiento, que sobrepasa el costo por desarrollarlo (Sachs, 2004). Una posibilidad es que los individuos tienen un interés compartido por cooperar, en el orden de gozar de los beneficios que da incrementar el grupo. Otra posibilidad es que exista un mecanismo que fuerce la cooperación por recompensa a cooperadores o castigos a engañadores (Trievers, 1971; Frank, 2003). Esto puede suceder de varias formas, que han sido denominados *Castigos*, *Vigilancias, Sanciones, Altruismo Reciproco, Reciprocidad indirecta(basado en la reputación) o Reciprocidad Fuerte*.

La segunda explicación para **cooperación** es que puede proveer un *beneficio indirecto* porque es dirigido a un tercero que porta genes cooperativos (HMILTON, 1964, 70 Y 75). La forma más simple y común de **cooperación** se da hacia los descendientes directos que portan los mismos genes, asegurando que sus genes perduren en el tiempo. Hamilton demuestras que esto puede ocurrir mediante dos mecanismos: (1) Kin Discrimination, discriminación de casta, donde se tiene preferencias hacia ciertos relativos o (2) Limited Dispersal, dispersión limitada, donde la tendencias a mantenerse juntos permite la cooperación indiscriminada hacia los vecinos. La segunda forma de obtener indirect fitness benefit es si la **cooperación** se practica hacia individuos no relacionados que comparten genes cooperativos, Greenbeard effect (Hamilton, 1964, 75; Dawkins, 1976; Jansen y van Baalen, 2006).

*Greenbeard Effect (efecto barba Verde)*: Gen altruista que dota al individuo de tres características, (1º) un rasgo perceptible, (2º) un reconocimiento de este rasgo y (3º) un trato preferencial por aquellos reconocidos poseedores del rasgo.

**Kin Selection**

La frase *Kin selection* ha sido usada de dos formas diferentes. La definida por los *detallistas (Narrowers)* quienes utilizan el termino para referirse a la interacción entre individuos relacionados genéticamente por ancestros comunes (promedio genético similar sobre todo el genoma), lo que implica beneficio indirecto debido a dispersión limitada o discriminación de casta. Y la definida por los *generalistas (Boarder)* que utilizan Kin selection para indicar interacción entre individuos que comparten un gene especifico, independientemente si es debido a un ancestro en común o por algún otro mecanismo; focalizan en el parentesco y relación en un lugar particular de estudio.

El parentesco es por lejos la razón más común de indirect fitnes benefit.

Es importante hacer una distinción entre *Proceso y Maximado*. La selección natural es el proceso por el cual el *fitness* es maximizado. La aptitud inclusiva (inclusive fitness) es una forma de análisis de un rasgo social y de generalizar una aptitud darwiniana (darwinian fitness). La selección natural conduce a los organismos a actuar como si ellos estuvieran maximizando su inclusive fitness (Grafen, 2006).

La clave aquí es que Kin Selection es el proceso por el cual el inclusive fitness es maximizado sólo si se considera el término Kin Selection en el sentido generalistas (Boarder).

**Mutualismo y beneficio mutuo**

Desde un punto de vista evolutivo, un comportamiento se considera *social* si su *fitness* trae consecuencias para el actor como para el receptor. Hamilton (1964) clasificó a los comportamientos sociales de acuerdo al beneficio o costo que les implica tanto al actor como al receptor. El costo o beneficio se define en la base de: (i) las consecuencias permanetes que trae la conducta y (ii) el rendimiento absoluto sobre la población. Hamilton (1964) llamó a los comportamientos que eran beneficioso para el actor y costoso para el receptor como *egoísmo* (+/-, selfishness) y a los que eran costoso para el actor y beneficioso para el receptor como *altruismo* (-/+, altruism). Luego en 1970, denomino *despecho* (-/-, spite) a los comportamientos costosos para ambos.

Una posibilidad para definir los comportamientos (+/+) es el termino *cooperación* (Trievers, 1985; Bourke y Franks, 1995; Rousset, 2004; Lehmann, 2006).

Aunque otros utilizan cooperación en un aspecto más general, donde el comportamiento es beneficioso para el receptor y puede ser costoso o no para el actor (Hamilton, 1972; Axelrod y Hamilton, 1981; Franks, 1995b; Maynard Smith y Szathmary, 1995; Sachs, 2004 y Forest, West, 2006).

Utilizar el término cooperación para (+/+) y no para (-/+, beneficio indirecto) contradice a la literatura empírica. Como la cooperación a las crias.

Otro termino posible para definir comportamientos (+/+) es *mutualismo*. (Krebs & Davies, 1993; Emlen, 1997; Foster et al 2001; Clutton-Brock, 2002; Gardner & West, 2004a; Ratnieks, 2006).

En literatura de ecología se utiliza el término mutualismo como una caso particular de cooperación ( Wilson, 1975b; Herre et al., 1999; Yu, 2001; West et al., 2002b; Kiers et al., 2003; Ridley, 2004; Futuyma, 2005; Foster & Wenseleers, 2006).

Existen dos ideas distintas, una donde un *comportamiento social mutuamente beneficioso* es la descripción del efecto de un comportamiento simple sobre el actor y un receptor. La segunda se refiere al *mutualismo inter-especifico* donde se describe el impacto que cada grupo tiene sobre otro.

Es una propuesta el utilizar *beneficio mutuo* para describir los comportamientos (+/+).



**Cooperación**

Aquí se considera *comportamientos cooperativos* a aquellos que son beneficiosos para los receptores ( \*/+) y para el actor (+/\*, favorecido por el fitness del beneficio directo) o costo para el actor (-/\*, favorecido por el fitness del beneficio indirecto). También es considerado por Sachs (2004).

La definición de cooperación es muy inclusiva, ya que puede abarcar situaciones donde exista un beneficio mutuo, pero no fue seleccionado un comportamiento a desarrolla y/o hacia alguien. Como puede ser el beneficio que tiene un vicho de la bota al recibir los excrementos de una elefante, donde este se ve beneficiado a evacuar sus productos.

Cooperación existirá cuando se seleccione un comportamiento que implique una intensión de beneficiar a otro individuo con un costo o no y un beneficio a corto o largo plazo para el actor.

Los diferentes tipos de comportamientos sociales ha sido distinguidos utilizando señales, *signals*, y pistas, *cues* (Maynard Smith y Harper, 2003). Las *señales* son cualquier acto o estructura que altera el comportamiento de otro organismo, que evoluciona debido a ese efecto y que es efectivo porque la respuesta del receptor también ha evolucionado. Una *pista* es una característica del mundo, animado o inanimado, que puede ser utilizado por un animal como guía para acciones futuras. (Maynard Smith y Herper, 2003).

**Altruismo**

El Altruismo es definido en términos de consecuencias a lo largo de la vida debido a un comportamiento o respecto al efecto absoluto que tiene sobre el fitness de los individuos.

**Altruismo Reciproco**

Trievers (1971) sugiere que la cooperación puede ser favorecida entre no relacionados, en interacción reciproca. La idea básica es que un individuo puede en diferentes turnos ayudar a otro, por ejemplo, con preferencia a aquellos que han ayudado en el pasado, denominado *Altruismo reciproco*.

Esta idea es sostenida y apoyada por varios investigadores (Krebs & Davies, 1993; Griffin & West, 2002; Frank, 2003; Sachs et al., 2004; Lehmann & Keller, 2006; West et al., 2006b). Otros consideran que improbable que el mecanismo de reciprocidad sea de importancias general fuera de los humanos, porque requiere de condiciones muy restrictivas.

Altruismo reciproco no es altruismo.

Considerando un acto de reciprocidad altruista donde direct fitness trae ventajas a la cooperación, implica que si un individuo no paga el costo de la cooperación en un corto plazo, luego no ganará el beneficio de la cooperación a largo plazo. Hamilton considera esta ultimo comportamiento como beneficio mutuo (+/+) y no altruismo (-/+).

Trievers (1971) originalmente redefina altruismo de forma diferente a la establecida por Hamilton. *El comportamiento altruista puede ser definido como un comportamiento que beneficia a otros organismos, no relacionados, mientras es aparentemente costoso para el organismo que desarrolla el comportamiento. Beneficio y costos son definidosen términos de contribución a la aptitud inclusiva (incluive fitness)*.

**Altruismo débil**

Wilson (1975,1977), Colwell (1981) y otros, definieron como *Altruismo Débil*, al comportamiento que por interacción entre dos individuo de un mismo grupo, uno desarrolla una acción y el otro sufre un decrecimiento en su fitness culpa de esa acción. Esto significa que comportamiento que proveen beneficios a todos los individuos del grupo incluyendo al actor, como producción de comida, puede considerarse altruismo. También es definido como “*whole-group*” (Pepper, 2000) o “*rasgo de grupo benefico*” (dugatkin, 2003-5) o en oposición “other-*only*” (Pepper, 2000) que no provee beneficio al actor.

EL latruismo débil puede incluir (+/+) o (-/+).

**Altruismo fuerte**

Comportamiento altruista, porque incrementa el fitness de otro individuo no relacionado a costa de un esfuerzo propio. En este tipo, se premia al cooperador y se castiga al no cooperador. La cooperación es individualmente costosa, pero beneficiosa para todos los integrantes del grupo.

El castigo puede ser egoísta, altruista o spiteful (vengativo). Los castigos pueden proveer un beneficio directo, ya que pueden causar un alto nivel de cooperación dentro de grupos de castigadores (Gardner & West, 2004b; Lehmann & Keller, 2006).