

TESIS DOCTORAL

**LA EVOLUCIÓN DE LA COOPERACIÓN Y  
EL ORIGEN DE LA SOCIEDAD HUMANA**

**Ignacio Gomez Portillo**

Universitat Autònoma de Barcelona,  
Facultat de Ciències, Departament de Física,  
Grup de Física Estadística.

**Director: Dr. Vicenç Méndez**

Barcelona, 11 de diciembre de 2013



*A Carolina Pérez Mora*



# Agradecimientos

Luego de un fantástico camino de vida que hoy se encuentra con esta tesis doctoral, finalmente puedo agradecer a todos aquellos que me han acompañado. Con estas palabras no sólo pretendo agradecer sino también entregar parte de la autoría de este trabajo. Aunque yo he sido quien ha invertido gran parte de su tiempo y pasión en articular esta investigación, todas las personas que me han acompañado a lo largo de mi vida han enriquecido mi ser permitiendo que este trabajo sea posible. Por esto, he decidido escribir la tesis en tercera persona.

Me gustaría comenzar por mi director de doctorado Vicenç Méndez, ya que sin su profunda generosidad este trabajo nunca hubiese sido posible. En particular, la confianza y libertad de trabajo que me ha brindado han sido excepcionales e imprescindibles. Por esto y su palabra justa, solo tengo palabras de agradecimiento y respeto. También agradezco a todo el departamento de Física donde he desarrollado el doctorado ya que siempre han estado predispuestos a ayudarme. En especial quiero reconocer a David Jou por su gran aporte mejorando sustancialmente la presentación de mis artículos. Además, estoy en deuda con Daniel Campos por su apoyo y ayuda en cada una de mis esporádicas pero continuas interrupciones en su oficina. Por otro lado, agradezco a Yamir Moreno (del BIFI) por estar siempre predispuesto al diálogo y darme la posibilidad de exponer mi trabajo en su grupo. En igual sentido, estoy agradecido con Maxi San Miguel (del IFISC) por siempre estar abierto a mis ideas motivándome a que las desarrolle. Además, agradezco a Juan Camacho (de la UAB) por su ayuda en la conformación del tribunal. A Carlos Gracia-Lázaro (del BIFI) por siempre apoyar mi trabajo. Finalmente, deseo agradecer a Ángel Sánchez (de la UC3M) por el interés y predisposición para ser parte del tribunal.

Quiero agradecer profundamente a mis padres Silvia Funes y Víctor Gómez Portillo, ya que su incansable búsqueda por dar a sus hijos mucho más de lo que estaba a su alcance, me ha enseñado a ir más allá de los límites establecidos, de soñar más allá de las posibilidades, a creer en lo imposible. Asimismo quiero agradecer a mis hermanos Juan Manual, Lucas, María y Rodrigo Gómez Portillo por haber sido siempre un fuerte abrazo al alma. En especial, agradezco a Lucas Gómez Portillo por mostrarme el inmenso y admirable valor de nunca rendirse en la adversidad. También quiero agradecer ampliamente a mis abuelos Nene y Tata por haber sido hermosos ejemplos de cómo vivir la vida. A Estela Moyano (Flaca) por ser una madrina constantemente presente. Mi agradecimiento y admiración para Alicia Tittarelli (Piqui) por demostrar que el amor permite trascender los límites de la vida. Por último, deseo reconocer a mis tíos Inés Funes y Jorge Barbeito por siempre interesarse y apoyarme en mi búsqueda.

Deseo agradecer especialmente a mi amor Carolina Pérez Mora por acompañarme estos últimos años de manera incondicional, hablando, leyendo e incluso escribiendo sobre cooperación hasta más allá del cansancio. Igualmente quiero agradecer a toda su familia, en especial a Dardo Pérez Hualde y Silvana Mora, por haber estado siempre presentes apoyándome en este proceso.

Por supuesto, agradezco a todos mis amigos que a lo largo de mi vida me han soportado, cuando no tengo dudas que esto de ninguna manera es tarea fácil. De Mendoza, a mi amigo del alma Lucas Montalto (y su familia) por siempre haberme apoyado y acompañado mostrándome la excepcional persona que es. Al enorme músico Matías Torres por el increíble tiempo que hemos pasado juntos delirando la vida. A Pablo Rule Calvi por ser quien me hizo notar de la posibilidad de modelar a la sociedad humana. A Santiago Iacobucci por su amistad incondicional desde antes que tenga siquiera recuerdos. Al gran Santiago Ordoñez por las eternas y apasionantes discusiones sobre el pensamiento y la vida. También quiero agradecer a Edgardo Boggia, Gonzalo Videla, Inés Bauza y Paula Jereb. De Bariloche, a Ezequiel Manavela Chiapero por su infinita humildad y generosidad. Además, por haberme ayudado considerablemente en la corrección de esta tesis. Al Titi (Néstor Ghenzi) por ser alguien sobresaliente que todos deberían tener el placer de conocer. A Miguel Varga por haber disfrutado de gloriosos años de estudio y mate

misterioso. También a Abel Garriz, Alfredo Carella, Amilcar Osorio, Danilo Babaglio, Diego Ferraro, Emiliano Pérez y Piña, Fernando Arizmendi, Gustavo Moreno, Jeremy Theler, José Iriarte, Julio Cesar Pacio y Walter Bast. A Pablo Gleiser por haber sido un genial director de maestría y haberme apoyado en varias ocasiones a lo largo del doctorado. De La Plata, estoy muy agradecido con Eduardo Barba por mostrarme que todo es una posibilidad y por la ayuda brindada en la corrección del texto. Con Pablo Girardín por enseñarme el valor de seguir al corazón. De Barcelona, un agradecimiento especial para Iván Duran Sancho por enseñarme sobre cosmología mientras disfrutaba de su gran generosidad y cordialidad. A Kevin Millán por las excelentes charlas filosóficas de gran apertura. A Manuel Gutiérrez por todos los partidos del Barça y ajedreces compartidos. A Ninfa Radicella y su continua predisposición y generosidad. A Paula Campeny por ser una amiga siempre presente. A Silvia Carrascosa por haberme escuchado hablar de la cooperación durante quien sabe cuánto tiempo. A Rubén Requejo por introducirme al fascinante mundo de la cooperación. También quiero agradecer a Carlos Benito Bauza, Isabel Serra, Jaime Ayuso, Juan Luis Torres, Kike Tapia, Lluís Castro, Oscar Ramírez y quien sabe cuanta otras personas que tuvieron que soportarme discutiendo interminablemente sobre cooperación. A todos ellos muchas gracias!

Por último, deseo agradecer a Alejandro Manchon por mostrarme lo saludable que puede ser un poco de locura. A Mercedes Cisternas por haber sido la primer persona en estimular mi espíritu inquisitivo. Al Hermano Ambruso (Jesuita) por entregar la vida a los demás.

Este trabajo ha sido financiado por la Generalitat de Catalunya (proyecto 2009-SGR-00164 y beca doctoral 2011FIB787), por el Gobierno de España (proyecto FIS2012-32334), por la Universitat Autònoma de Barcelona (beca doctoral PIF). Además, esta última ha sido la responsable de toda la logística necesaria.



# Índice

<b>Resumen</b>	<b>V</b>
<b>Prefacio</b>	<b>IX</b>
<b>Capítulo 1. Evolución: La vida en movimiento</b>	<b>1</b>
1.1. La vida en el tiempo . . . . .	2
1.2. Teoría de la evolución de Lamarck . . . . .	3
1.3. Teoría de la evolución de Darwin-Wallace . . . . .	5
1.4. Mundo ocupado . . . . .	7
1.5. El banquete de la muerte . . . . .	8
1.6. Exceso y defecto . . . . .	9
1.7. Medios abundantes en recursos . . . . .	11
1.8. Gen y cultura . . . . .	12
1.9. Resumiendo . . . . .	16
<b>Capítulo 2. Solución al problema de la cooperación desde la literatura</b>	<b>19</b>
2.1. Definiendo el juego . . . . .	20
2.1.1. El cazador y el ciervo . . . . .	22
2.1.2. La avalancha . . . . .	22
2.1.3. Dilema del prisionero . . . . .	23
2.2. El núcleo del problema . . . . .	24
2.3. Selección de parentesco . . . . .	26
2.4. Cooperación por reciprocidad . . . . .	31

2.5. Castigo . . . . .	34
2.6. Considerando el espacio . . . . .	35
2.7. Recapitulando . . . . .	38
2.8. La cooperación en la naturaleza . . . . .	40
2.9. Solución natural del problema de la cooperación . . . . .	41
<b>Capítulo 3. El problema de la cooperación en redes complejas</b>	<b>45</b>
3.1. Definiendo la red . . . . .	46
3.2. Cantidades y definiciones útiles . . . . .	47
3.3. Redes sociales . . . . .	49
3.4. Redes mundo pequeño . . . . .	50
3.5. Redes libres de escala . . . . .	52
3.6. El problema de la cooperación en redes complejas . . . . .	53
3.7. Respuesta inconclusa . . . . .	56
3.8. Coevolución y otras posibilidades . . . . .	57
3.9. Considerando que la sociedad es un organismo . . . . .	58
3.10. Apéndice: Dinámica análoga del replicador para poblaciones finitas . . . . .	60
<b>Capítulo 4. Modelos y consideraciones generales</b>	<b>61</b>
4.1. Modelizando el problema en sistemas crecientes . . . . .	63
4.2. Consideraciones sobre los recursos . . . . .	65
4.3. Libre mercado y anarquismo . . . . .	67
4.4. La edad como fuente de desigualdad social . . . . .	69
4.5. Modelo A . . . . .	70
4.6. Origen de la conexión preferencial . . . . .	72
4.7. Sobre las primeras conexiones . . . . .	73
4.8. ¿Y el clúster? . . . . .	74
4.9. Modelo B . . . . .	75
4.10. Modelo C . . . . .	76
4.11. Sobre las redes que utilizamos . . . . .	77

---

<b>Capítulo 5. Construyendo la sociedad</b>	<b>79</b>
5.1. El modelo considerando MBA . . . . .	80
5.2. El modelo considerando MA . . . . .	86
5.3. Sistemas cooperativos genéricos . . . . .	89
5.4. Los primeros tres cooperadores . . . . .	92
5.5. La potencialidad de los individuos . . . . .	94
5.6. Conclusiones . . . . .	96
5.7. Apéndice: Procedimiento para el cálculo de los valores de $\bar{c} = \bar{c}(r)$ . . . . .	99
<b>Capítulo 6. La influencia social</b>	<b>101</b>
6.1. Motivando las consideraciones desde la literatura . . . . .	104
6.2. Actualización democrática ponderada . . . . .	106
6.3. Sistemas cooperativos sin mutaciones . . . . .	107
6.4. El organismo social superando no-cooperadores mediante influencia social	111
6.5. El modelo en experimentos con humanos . . . . .	120
6.6. Conclusiones . . . . .	121
6.7. Apéndice: Considerando la abundancia de estrategias mediante la actividad de aprendizaje . . . . .	123
<b>Capítulo 7. Recapitulación, conclusiones y perspectivas</b>	<b>127</b>
7.1. Perspectivas . . . . .	133
<b>Bibliografía</b>	<b>135</b>



# Resumen

En la actualidad, la selección natural es considerada por la ciencia como el principal mecanismo evolutivo por el que la vida se transforma. Ésta fue formulada asumiendo poblaciones que saturan el medio que habitan. Bajo esta condición, aquellos que mejor explotan los recursos limitados disponibles evolucionan frente a los que no logran dicho cometido. De esta manera, la vida evoluciona hacia la tragedia de los comunes donde los individuos deben luchar entre sí por su vida, o morir desplazados por aquellos capacitados para hacerlo. Sin embargo, la cooperación es ubicua en la vida conocida, desde células hasta sociedades como la humana. Entonces, ¿cómo es posible compatibilizar esta aparente contradicción donde la vida muestra cooperación mientras que la selección natural en medios saturados conduce a la competencia? En otras palabras, ¿de qué manera puede la cooperación evolucionar por selección natural? Este último interrogante que está presente desde los tiempos de Darwin, es en la actualidad una de las preguntas centrales de la biología evolutiva. En este largo camino han sido formuladas diversas posibles respuestas que en su conjunto permiten explicar gran parte de la cooperación que observamos. Sin embargo, estas propuestas desestiman la posibilidad de que la vida evolucione introduciendo elementos previamente inexistentes e impredecibles a partir de la información disponible. Cuando este elemento esencial para la transformación de la vida es considerado, la cooperación alcanzada por las formulaciones tradicionales evoluciona hacia la extinción, conduciendo a la vida hacia la lucha por la supervivencia, donde la histórica problemática vuelve a mostrar su núcleo dilemático. Por lo tanto, las teorías tradicionales sólo permiten explicar la evolución temporal de la cooperación. En este trabajo presentamos nuestra interpretación de la cooperación en la naturaleza, que construida a partir del conocimiento tradicional permite solucionar la histórica proble-

mática. En particular, desde nuestra perspectiva el conjunto de individuos que coopera es la primera aproximación de un organismo vivo más complejo que sus partes. En este sentido, la histórica problemática de la cooperación puede interpretarse como evidencia del inevitable destino que todo ser vivo experimenta, es decir la muerte. De esta manera, para que la cooperación pueda evolucionar más allá de este inevitable evento es necesario que el sistema se reproduzca y, por lo tanto, la reproducción del sistema cooperativo es solución del problema de la cooperación. Posteriormente, partiendo de esta interpretación, buscamos comprender a través de elementos generales de la naturaleza humana (como la capacidad de aprendizaje) la evolución de nuestra sociedad. Para esto consideramos la teoría de juegos evolutivos interpretando las reproducciones en términos culturales, donde las estrategias que adoptan los individuos para interactuar con los demás evolucionan de manera que aquellas que lo hacen mejor tienen mayor probabilidad de ser imitadas. Nosotros consideramos dos tipos de estrategias posibles, cooperación y no-cooperación. Posteriormente, presentamos un modelo que permite considerar el crecimiento del sistema simultáneamente que las estrategias evolucionan en poblaciones estructuradas. Este modelo es motivado por el hecho de que toda sociedad humana conocida ha sido formada por un proceso de crecimiento en lugar de haber surgido espontáneamente desarrollada, como se considera usualmente en la literatura. Mediante esta modelización y la consideración de diferentes elementos generales, mostramos condiciones cercanas a las mínimas teóricas posibles a partir de las cuales evolucionan sistemas altamente cooperativos de cualquier tamaño y topología. Este resultado es robusto a toda forma de actualización de las estrategias y juego considerado. Sin embargo, el sistema cooperativo encuentra dificultades para superar cambios espontáneos de estrategia. Teniendo esto en cuenta presentamos una regla que llamamos *actualización democrática ponderada* donde el comportamiento de los individuos es socialmente influenciado por el propio de aquellos con los que interactúan, de manera que la influencia social de los individuos aumenta con su éxito. Mediante esta regla mostramos que un sistema cooperativo estructurado supera los cambios espontáneos de estrategia bajo condiciones cercanas a las mínimas teóricas, incluso cuando estos cambios son frecuentes. Dada la robustez y generalidad de nuestra formulación, proponemos nuestra teoría como explicación del origen evolu-

tivo de la sociedad humana así como también de estadios posteriores. Evidentemente, nuestra sociedad presenta un grado de complejidad profundamente superior a la que nuestra modelización ha alcanzado. En este sentido, considerando la gran simpleza con la que hemos construido nuestra modelización, la sugerimos como un primer paso hacia la construcción de un modelo físico-biológico satisfactorio de la sociedad humana actual. A lo largo del trabajo y paralelamente a los resultados recién expuestos, introducimos otros elementos de importancia que también invitan a futuras investigaciones. En particular, mostramos que al considerar interacciones de libre mercado en combinación con las heterogeneidades estructurales inherentes de los sistemas sociales es posible explicar el origen de desigualdades sociales sin la necesidad de recurrir a consideraciones morales en el comportamiento de los individuos. Es interesante notar que nuestra modelización permite reducir considerablemente las desigualdades sociales sin que esto suponga un perjuicio para la continuidad de la sociedad como un todo y, por lo tanto, invitando a la reflexión. Además, realizamos una extensión de la selección de parentesco a una de identidad. Cuando ésta se aplica sobre el ser humano es posible comprender diversos procesos históricos a partir de consideraciones biológicas independientes de la cultura específica de la población en estudio. Por último, es de importancia notar que nuestra modelización de la sociedad humana asume que ésta se ha desarrollado alejada por defecto de la capacidad de carga del medio, ya que el sistema crece mediante la incorporación de individuos y, por lo tanto, bajo condiciones donde la tragedia de los comunes no es posibilidad. Dado que este elemento es esencial en nuestra teoría y que se presenta en el proceso de desarrollo de todo sistema cooperativo conocido, consideramos de interés realizar investigaciones considerando la selección natural sobre poblaciones que evolucionan en abundancia de recursos. En este sentido, es interesante notar que esta condición no solo se presenta en el proceso de desarrollo de los organismos sino también cuando la vida se expande territorialmente. Este tipo de proceso puede ser de especial interés para comprender procesos evolutivos rápidos que conducen a la formación de nuevas especies que dejan escasos individuos intermedios en su transformación.

---

# Prefacio

Desde tiempos inmemoriales el ser humano busca comprender la naturaleza del universo y, en particular, la de su existencia. En el ya largo camino de la humanidad, en comparación con la longevidad que supone una vida humana, gran cantidad de posibles verdades o teorías han sido propuestas para satisfacer nuestra sed de verdad, esa que debemos saciar con el fin de llenar el vacío doloroso que nos produce la incerteza. La historia es testigo de la necesidad del hombre por completar su existencia sin dejar lugar para las dudas que amenazan con arrebatarse su verdad y con ella su propio ser. Sin embargo, y muy a pesar de los enormes esfuerzos que se han realizado, la misma historia humana nos muestra que toda propuesta de verdad termina por ser falsa, imperfecta o tan solo posibilidad. Una y otra vez, la tan añorada quintaescencia se nos escurre como arena en mano, que aunque fuertemente la tomemos, fluye poco a poco dejando tan solo pocos granos frente a la inmensidad abrumadora del desierto que evidencia nuestro ser limitado. Sin embargo, desde que Sócrates notase que no sabíamos nada hemos aprendido diversas cosas de la naturaleza, que muestran que del todo siempre algo queda expandiéndose sobre el terreno del conocimiento. Nuestra finitud no debe desalentar la búsqueda inalcanzable de verdad por sentirnos abrumados ante tanta inmensidad, sino que debe ser la bandera que da sentido a la misma ya que si no, ¿qué sentido tendría la búsqueda si lo buscado ya ha sido encontrado? No debemos dejar de demandar respuestas al universo, de implorarle que revele sus secretos más ocultos y apasionantes. Tan solo debemos tener presente que sin importar cuanto nos sea revelado, siempre habrá más por saber que lo sabido, aunque fuertemente nuestra razón nos haga sentir lo contrario, nunca poseeremos más que una parte de la verdad y que ella misma es suficiente para dar sentido a nuestro ser y asegurar nuestra existencia. Negar nuestra imperfección

creyendo que nuestra verdad es tal, tan solo es un placebo que alivia nuestro pesares temporalmente, pero que nunca cura nuestra afección que seguirá avanzando libre de obstáculos. Seamos un poco escépticos, pongamos en duda y sin temor hasta la verdad más enraizada en el imaginario social, sacudiéndola hasta que quiebre, se caiga, y deje lugar a una nueva verdad, más pura, más amplia pero siempre dispuesta a ser superada por una nueva en la búsqueda interminable de la verdad última, aquella que vive en el infinito de nuestra finitud.

Partiendo de la limitación inherente del conocimiento humano, introducimos esta tesis de doctorado en física. Sin embargo, es importante prevenir al lector que el contenido de este trabajo puede en diversas ocasiones resultar ajeno a la física tradicional. Esto ha sido necesario principalmente por dos motivos. Primero, en la últimas décadas las fronteras tradicionales de la física se han expandido considerablemente hacia otras áreas del conocimiento como la biología y la economía. En particular, el problema de la cooperación junto al formalismo matemático con el que lo abordamos han surgido de fusionar diversos elementos de estas disciplinas respectivamente. Además, gran parte del desarrollo de este trabajo ha sido motivado en comprender a la sociedad humana desde una perspectiva biológica. De esta manera, el trabajo necesariamente está vinculado a otras disciplinas como la antropología, la sociología y la historia. Segundo, gran parte del trabajo se ha desarrollado considerando elementos que, hasta donde nuestras indagaciones han alcanzado, no tienen paralelo en el conocimiento popular científico contemporáneo. De ninguna manera esto ha sido evidente para quien escribe. A lo largo de los años de trabajo activo en el problema de la cooperación he encontrado dificultades a la hora de expresar mis ideas a la comunidad científica que, en mi opinión, trascienden las propias del proceso natural de mi formación profesional. Estas dificultades junto a la maduración de mi pensamiento, fueron dejando al descubierto diferencias conceptuales que considero de importancia para la comprensión de la naturaleza de la vida. Aunque he logrado expresar parte de estas diferencias a través de publicaciones científicas, ciertamente no creo haber mostrado la potencialidad que estas concepciones tienen para la construcción de conocimiento. Por lo tanto, al escribir este trabajo hemos considerado imprescindible realizar un desarrollo detallado y filosófico de las diferencias encontradas,

buscando finalmente transmitir lo que mi ser intenta expresar. Con esto en ningún caso pretendo dar por válida la teoría que este trabajo presenta, sino la de generar nuevos interrogantes en los lectores con el fin de llamar a la reflexión sobre nosotros mismos y nuestro lugar en la naturaleza, esperando producir nuevos pensamientos que nos conduzcan hacia una mejora individual-social. Es de importancia aclarar que todo el trabajo ha sido realizado considerando principalmente la bibliografía específica del problema de la cooperación e intentando introducir el mínimo de citas posible para así facilitar la lectura. Además, el presente trabajo puede introducir elementos que pueden haber sido desarrollados previamente sin que aparezca explícitamente la cita correspondiente. Sin embargo, la naturaleza multidisciplinaria de este trabajo hace imposible tener conocimiento de toda la bibliografía que pueda estar relacionada, por lo que esperamos que el lector sepa comprender en caso que esto ocurra. A continuación enumeramos las publicaciones que han sido alcanzadas sobre el problema de la cooperación a lo largo del doctorado:

- I. Gomez Portillo, *Cooperation and its evolution in growing systems with cultural reproduction*, Eur. Phys. J. B **85**, 409 (2012).
- I. Gomez Portillo, *Building cooperative networks*, Phys. Rev. E **86**, 051108 (2012).
- I. Gomez Portillo, *Cooperative networks overcoming defectors by social influence*, Physica A (En prensa).



# Capítulo 1

## Evolución: La vida en movimiento

Desde los tiempos en que la sociedad humana comenzó a pensar en las especies de organismos biológicos como entes cambiantes, nuestras razones causales de dichos procesos han evolucionado considerablemente. Inicialmente, se pensaba que los grupos de individuos específicos evolucionan al unísono, como un todo, buscando adaptarse al cambiante ambiente que habitan, de manera que las diferencias entre individuos de la población son despreciables frente a las similitudes. Luego, al considerar que las poblaciones saturan de individuos el medio finito que habitan, las diferencias entre individuos tomaron el control, ya que aquellos que logran satisfacer sus necesidades son seleccionados por la naturaleza para evolucionar frente a los que no alcanzan dicho cometido. Así, nuestra concepción de la vida devino en lucha por la supervivencia, donde quien no lucha eficazmente muere desplazado por aquellos que nacen capacitados para hacerlo. Esta naturaleza competitiva de la vida, donde las poblaciones específicas son conjuntos de egoístas en busca de su propio beneficio, ha mostrado enorme potencialidad para comprender una amplia y diversa variedad de elementos propios de la vida conocida. Sin embargo, en cada uno de nosotros, en nuestra sociedad y en cada organismo vivo, la naturaleza muestra que donde existe vida, hay cooperación. ¿Cómo ha podido pasar esto, si quién mejor explota el medio a costa de los demás es quien gobierna el destino de la vida? ¿Si todo organismo vivo exhibe cooperación, cómo ha podido la vida misma evolucionar? Estas preguntas no tienen respuesta satisfactoria dentro del conocimiento social-humano científico actual y, por lo tanto, nuestro saber de la naturaleza de la vida debe evolucionar hacia nuevos horizontes en busca de respuestas. En el capítulo próximo

presentamos nuestra interpretación de la cooperación en la naturaleza que, construida a partir de conocimiento tradicional, permite dar respuesta a estos interrogantes. Luego, mediante la consideración de elementos generales de nuestra especie, presentamos una modelización mínima que explica los orígenes evolutivos de nuestra sociedad así como también de otras características de importancia, como desigualdades sociales. En este capítulo comenzamos nuestras indagaciones realizando un breve recorrido histórico del pensamiento social-humano acerca de la vida. De esta manera, introducimos elementos de importancia para el desarrollo del resto del trabajo, al tiempo que realizamos algunas críticas a concepciones tradicionales que invitan a la reflexión e investigación futura.

### 1.1. La vida en el tiempo

Hasta principios del siglo XIX, el pensamiento predominante de la humanidad occidental era que las especies son inmutables. Aunque se aceptaba que dos organismos de una misma especie presentan diferencias entre sí, se consideraba que cada especie posee una esencia que no cambia en el tiempo. En otras palabras, se pensaba que de volver el tiempo atrás y ver la vida en algún pasado remoto, encontraríamos que las diferencias entre dos individuos de la misma especie, uno del pasado y otro del presente, serían de igual grado que las existentes entre dos individuos contemporáneos. Bajo esta concepción de la vida, los únicos cambios posibles en los organismos biológicos son aquellos que pueden evidenciarse a lo largo de su vida, tales como desarrollo, envejecimiento y muerte, pero siempre preservando inalterada la esencia característica de cada especie. Pero si esto es cierto, ¿cómo surgieron las especies? En aquella época, el conocimiento popular establecía que estas habían sido creadas espontáneamente por Dios tal cual como se conocían en esos tiempos. Aunque en la actualidad el saber científico sobre la vida y su origen es tan distinto a esta concepción que puede resultar difícil considerar esta posibilidad como verdad, lo cierto es que hasta hace algunos siglos, las evidencias empíricas disponibles junto con la dificultad de pensar diferente a lo establecido por la religión católica, no daban lugar a considerar otras posibilidades. La religión entorpecía el avance del conocimiento social-humano, persiguiendo y castigando todo pensamiento

diferente al que establece su interpretación de sus escrituras. Sin embargo y durante largo tiempo, esta interpretación no estaba en evidente contradicción con los hechos empíricos de los que se disponía y, por lo tanto, la inmutabilidad de las especies es una posible conclusión que se deriva de aquellas evidencias. En la actualidad, la sociedad humana posee un enorme registro biológico, tanto de organismos actuales como de pasados remotos mediante registros fósiles, que permite observar el cambio de las especies a través de gran cantidad de generaciones sucesivas. No obstante, en aquella época esta información recién comenzaba a surgir, ya que no fue hasta aproximadamente principios del siglo XVIII que se comenzó a recopilar y ordenar sistemáticamente información empírica de organismos vivos y fósiles. A medida que estas evidencias se acumularon, la teoría de especies inmutables espontáneamente creadas fue perdiendo verdad ante la imposibilidad de explicar estos hechos de la naturaleza. De esta manera, surgió la necesidad humana de buscar nuevas formas de correlacionar causalmente en el tiempo los hechos, derivando en lo que hoy conocemos como la teoría de la evolución. Así mismo, es interesante notar que no solo la interpretación religiosa establece la inmutabilidad de las especies, sino también varias filosofías que, como la de Parménides y Platón, se desarrollaron varios siglos antes de la concepción de la Iglesia católica.

## 1.2. Teoría de la evolución de Lamarck

Aunque no podamos determinar el origen del pensamiento que establece a las especies como entes cambiantes en el tiempo, sabemos que desde la antigua Grecia, filósofos como Anaximandro, ya pensaban en esta posibilidad. Sin embargo, la obra *Filosofía zoológica* [1] escrita por Jean-Baptiste Lamarck y publicada en 1809 puede considerarse como el primer estudio sistemático construido a partir de este precepto. Es interesante notar que Lamarck fue el primero en acuñar el término biología y, para algunos, es el padre fundador de la misma como ciencia. En esta profundamente desafiante obra, Lamarck establece que las especies han evolucionado a partir de organismos más simples mediante tanteos sucesivos, en lugar de ser inmutables en el tiempo. Además, considerando la sorprendente adaptación que las especies muestran al ambiente que habitan, estableció

que las mismas evolucionan adaptándose a cambios del medio. De palabras propias de Lamarck:

“A medida que los individuos de una de nuestras especies cambian de situación, de clima, de manera de ser o de hábito, reciben por ello las influencias que cambian poco a poco la consistencia y las proporciones de sus partes, de su forma, sus facultades y hasta su misma organización.” (Filosofía zoológica, pp. 56) [...] No son los órganos, es decir, la naturaleza y la forma de las partes del cuerpo de un animal, los que han dado lugar a sus hábitos y a sus facultades particulares, sino que por el contrario, sus hábitos, su manera de vivir y las circunstancias en las cuales se han encontrado los individuos de que proviene, son los que con el tiempo han constituido la forma de su cuerpo, el número y estado de un órgano, y las facultades, en suma, de que goza [...] Se sabe que este animal (la jirafa), el más alto de los mamíferos, vive en el interior del África, donde la región árida y sin praderas le obliga á ramonear los árboles. De este hábito, sostenido después de mucho tiempo, en todos los individuos de su raza, resultó que sus patas delanteras se han vuelto más largas que las de atrás, y que su cuello se ha alargado de tal manera, que el animal, sin alzarse sobre las patas traseras, levanta su cabeza y alcanza con ella a seis metros de altura.” (Filosofía zoológica, pp. 187-188)

De esta manera, los individuos de una población específica adquieren a lo largo de su vida nuevas características que les permiten adaptarse mejor a los continuos cambios que experimenta el medio que habitan. Luego, asumiendo que estas características adquiridas son heredables por la descendencia, la población acumula cambios a lo largo de las generaciones, permitiendo la formación de nuevas especies a partir de otras. Es interesante notar que bajo esta teoría, todos los individuos de la población evolucionan conjuntamente como un solo ente y, por lo tanto, la evolución de la cooperación puede comprenderse como simple adaptación del grupo al cambiante medio. Sin embargo, esta interpretación de la naturaleza de la vida es incompleta. En particular, desprecia las diferencias que existen entre los individuos de poblaciones específicas. Como mostramos en el capítulo próximo, al considerar éstas surgen dificultades para comprender la evolución de la cooperación entre organismos biológicos. Por otra parte, esta teoría ha encontrado otras dificultades que la han conducido al descrédito. Principalmente, y aunque se han realizado esfuerzos [2], no ha podido mostrarse con claridad, cuales características

adquiridas se heredan y como esto tiene lugar. De esta manera y desafortunadamente para Lamarck, su obra no ha causado un impacto trascendental sobre el recuerdo de la sociedad humana, haciendo que en la actualidad su sobresaliente trabajo se encuentre cerca del desconocimiento.

### 1.3. Teoría de la evolución de Darwin-Wallace

Desde que Lamarck publicase su obra, las ideas evolucionistas tuvieron cada vez más peso dentro del pensamiento académico de la época. Sin embargo, no fue hasta 1859 con la trascendental obra *El origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida* [3] de Charles Darwin que estas ideas produjeron un quiebre definitivo sobre el conocimiento social-humano hegemónico de la época, aquel que establece la inmutabilidad de las especies con origen espontáneo. A partir de esta obra, las ideas evolucionistas alcanzaron el impulso necesario para convertirse en el pensamiento científico hegemónico de la actualidad acerca de la vida. Aunque este profundísimo cambio de paradigma se estaba gestando desde varios siglos antes, la obra de Darwin termina de madurar este proceso mediante la articulación de una avasalladora cantidad de evidencia empírica que queda causalmente conectada y cronológicamente ordenada a partir de simples preceptos, es decir que logra explicar una gran cantidad de hechos a partir de pocas hipótesis razonables para el conocimiento social-humano de la época. Algunas de las ideas principales de Darwin pueden resumirse a través del siguiente extracto de su obra:

“Existen organismos que se reproducen y la progenie hereda características de sus progenitores, existen variaciones de características si el medio ambiente no admite a todos los miembros de una población en crecimiento. Entonces aquellos miembros de la población con características menos adaptadas (según lo determine su medio ambiente) morirán con mayor probabilidad. Entonces aquellos miembros con características mejor adaptadas sobrevivirán más probablemente [...] A esta conservación de las diferencias y variaciones individualmente favorables y la destrucción de las que son perjudiciales la he llamado yo selección natural o supervivencia de los más adecuados.”

En otras palabras, la progenie de los individuos de una cierta población específica introducen nuevos rasgos heredables e inexistentes en la población, que aseguran un flujo continuo de nuevas posibilidades a través de las generaciones sucesivas de sus miembros. Luego, la naturaleza en lugar de ser ciega a la diversidad intraespecífica, beneficia selectivamente a los individuos mejor adaptados al medio mediante una mayor probabilidad de supervivencia, lo cual significa mayor longevidad o reproductividad. Cuando estos elementos se consideran en conjunto sobre una población en crecimiento en un medio saturado de individuos, las características promedio de sus miembros cambian en el tiempo. De esta manera y tras muchas generaciones, una población puede haber acumulado suficientes cambios para considerar que la población inicial pertenece a una especie diferente a la final. En particular, si por algún motivo una población específica se desdobra de manera que cada parte toma un camino que conduce a medios distintos, es posible que evolucionen dos nuevas especies a partir de un ancestro común. Si este razonamiento se realiza en retrospectiva y generalizándolo para todas las especies que hayan habitado la tierra, podemos llegar a la conclusión de que todo organismo vivo existente en la actualidad ha evolucionado a partir de una o varias formas de vida ancestrales. Hoy en día, la ciencia establece que toda vida sobre la tierra descende de un solo ancestro común, ya que los cálculos que estiman la probabilidad de que surja vida espontáneamente es tan pequeña que resulta inverosímil el que haya sucedido más de una vez. Utilizando este razonamiento que conecta especies diferentes con un ancestro común, es que la biología concluye que nosotros descendemos de ese ancestro único, de manera que entre las especies intermedias se encuentran homínidos pretéritos.

Es interesante notar que esta teoría no está en contradicción con la propuesta por Lamarck, sino que ambas pueden considerarse complementariamente. Para esto basta con considerar que todos los individuos se adaptan al medio adquiriendo nuevas características heredables, pero algunos lo hacen mejor que otros de manera que la selección natural puede actuar sobre estas diferencias. En particular, el propio Darwin nunca descartó la posibilidad de que la teoría de Lamarck tuviese lugar en la naturaleza evolutiva de la vida. Aunque en la actualidad las ideas de la herencia de los caracteres adquiridos son generalmente rechazadas, nosotros consideramos que estas ideas deben ser revisadas

en vista de elementos que se introducen a lo largo del presente capítulo. Por último, es de importancia notar que aunque hayamos centrado la discusión entorno de Darwin y su obra, lo cierto es que la selección natural también fue desarrollada simultáneamente por Alfred Russel Wallace. En particular, Wallace escribió a Darwin tiempo antes de que la obra de Darwin fuese publicada, para comentarle acerca de la selección natural y su potencialidad para explicar la evolución de la vida.

## 1.4. Mundo ocupado

Como se desprende del título y los pequeños fragmentos expuestos de la extensa obra de Darwin, sus ideas ven la vida como lucha por la existencia, como si la misma fuese una competencia donde la naturaleza es juez que selecciona diferencialmente los que se reproducen y los que mueren. En este sentido, resulta de interés las palabras de Darwin escritas en su autobiografía de como concibió por primera vez la selección natural:

“En octubre de 1838, esto es, quince meses después de comenzar mi indagación sistemática, sucedió que leí por diversión el ensayo sobre la población de Malthus, y comencé a estar bien preparado para apreciar la lucha por la existencia que se da en todas partes a partir de observaciones a largo plazo de los hábitos de animales y plantas, y de inmediato me impactó el hecho de que bajo tales circunstancias las variaciones favorables tenderían a ser preservadas, mientras que las desfavorables serían destruidas. El resultado de esto sería la formación de nuevas especies. Aquí, por tanto, por fin había una teoría con la que trabajar.”

Como se desprende de este fragmento, la obra *Ensayo sobre el principio de la población* [4] de Thomas Malthus publicada en 1789 ocupa un lugar de enorme importancia en el desarrollo de las ideas de Darwin. En este trabajo, la conclusión principal es que las poblaciones crecen de manera geométrica mientras que los recursos necesarios para mantenerla crecen en progresión aritmética. Por lo tanto, a partir de cierto número de individuos, la población crece por encima de lo que el medio puede soportar, derivando en una lucha entre los individuos por recursos indispensables, es decir en la lucha por la supervivencia. De esta manera, cuando la población excede la capacidad máxima determinada por los recursos limitados disponibles, la naturaleza elimina a aquellos que no

logran obtener los recursos necesarios para subsistir, dejando con vida a los más aptos. Esto en palabras de Malthus:

“Un hombre que nace en un mundo ya ocupado, si sus padres no pueden alimentarlo y si la sociedad no necesita su trabajo, no tiene ningún derecho a reclamar ni la más pequeña porción de alimento (de hecho, ese hombre sobra). En el gran banquete de la Naturaleza no se le ha reservado ningún cubierto. La naturaleza le ordena irse y no tarda mucho en cumplir su amenaza.”

Como se desprende de este fragmento, la concepción de la vida como lucha por la supervivencia puede alcanzar extremos de gran crueldad. Aunque posiblemente esta ideología discriminatoria no fue compartida por Darwin, su formulación de la selección natural que ha derivado en la actual teoría de la evolución considera a la vida como lucha por la supervivencia. Sin embargo, como luego mostramos, existen condiciones bajo las cuales esta lucha no es condición necesaria. En particular, estas condiciones que comenzamos a delimitar en el presente capítulo, son de especial importancia para comprender la evolución de la cooperación y, por lo tanto, para la correcta comprensión de la naturaleza de la vida.

### 1.5. El banquete de la muerte

En esta sección realizamos una interpretación metafórica de la selección natural como lucha por la supervivencia con la intención de alcanzar un estado más sentido de lo que estas ideas suponen. Para esto y como Malthus sugiere, representamos a la naturaleza como un gran banquete donde hay menos sillas que comensales, que luchan despiadadamente a muerte por su lugar en la mesa para así, no ser de los que se quedan sin comer, de los que mueren. En este banquete son felices aquellos que logran sentarse y disfrutan de su comida, pero nunca deben quedarse impávidos bajando la guardia, ya que de entre los ganadores hay quienes se reproducen, generando un excedente continuo de comensales que aseguran la lucha a muerte por cada nueva comida. Dichosos aquellos que primero logran su lugar en el gran banquete, que orgullosos comparten la mesa con los suyos, con los hijos de sus hijos, ya que todos tienen ese don heredable, esa habilidad

para encontrar lugar en la gran mesa de la vida. Ellos pasan su tiempo mientras esperan a ser servidos, observando a esos otros que siguen devorándose para devorar, aquellos débiles despreciables que no hacen otra cosa más que hacerles perder el tiempo a los que ya están sentados, a los que por su educación superior esperan, mostrando sonrisa por odio, a que todos estén sentado antes de comenzar a disfrutar su merecida recompensa. Cuando todas las sillas se han ocupado y es hora de comer, los últimos en sentarse no logran disfrutar completamente del momento ya que no pueden dejar de sufrir por sus pares perdidos que aseguran un futuro cada vez más difícil. Estos comen desesperadamente y en exceso sabiendo que tal vez esa sea su última cena. Deciden engullir todo lo que pueden no solo para alargar un poco más su espantosa agonía sino también para satisfacer su sed de venganza, esa que los excita al pensar que el futuro de otros será menos abundante que el presente. Entre tanto, algunos de estos buscan comprender las razones que lo llevaron a esa miseria desgarradora cuando en sus recuerdos, pueden verse ocupando los cabezales de la mesa de la vida junto a sus familias. Cada nuevo banquete desgarrar un poco más a estos observadores que repletos de ira no pueden dejar de notar que aquellas familias cuyas habilidades no pueden superar, son cada vez más numerosas. Sin embargo, aunque la envidia los consume cuando ven a esas grandes familias reír y cantar disfrutando de la gloria alcanzada, también logran disfrutar al saber que esas familias en un futuro no lejano cambiarán risas por lágrimas y baile por rigidez. Tan pronto como la organizadora del banquete se aburra de la rutina cambiará de lugar las sillas y las mesas, cambiará sus preferencias y consentidos haciendo que los que hoy disfrutaban mañana sufran, para por fin vengar a los que hoy sufren y así, establecer el equilibrio natural de la justicia ciega.

## 1.6. Exceso y defecto

En la interpretación previa de la selección natural, los individuos se reproducen selectivamente y en exceso respecto al máximo que puede soportar el medio. Luego, la población excedente es eliminada por la naturaleza de manera que los menos aptos para satisfacer sus necesidades mueren con mayor probabilidad. De esta manera, los individuos

con rasgos favorables para la subsistencia evolucionan. Dado que continuamente surgen rasgos nuevos dentro de la población, es posible imaginar a la especie evolucionando en el tiempo. Bajo esta interpretación de la vida, los individuos son egoístas buscando su propia supervivencia, sin una identidad común con el resto de la población. De esta manera, los individuos que realizan actos altruistas son castigados por la naturaleza con una menor supervivencia y, por lo tanto, este tipo de acto está condenado a la extinción [52]. Es interesante notar que este proceso se caracteriza por la existencia de muerte luego de que hay nacimiento, es decir que la población opera por exceso del máximo que impone el medio. Por otro lado, existen condiciones donde la selección natural puede interpretarse sin que exista lucha por la supervivencia. En particular, esto sucede cuando se considera que la población solo incorpora nuevos individuos cuando el medio puede soportarlo, es decir que la selección natural opera por defecto en lugar que por exceso al máximo que impone el ambiente. En este caso, los individuos invitados al gran banquete de la vida esperan a que otros terminen de comer antes que nueva descendencia pueda comenzar. En la literatura [52] ha sido mostrado que cuando la naturaleza obra de esta manera, anteponiendo muerte a nacimiento, existen condiciones bajo las cuales pueden evolucionar individuos que realizan actos altruistas. Sin embargo, en este tipo de proceso se desprecia lo que se conoce como *la tragedia de los comunes* [5], donde los individuos que sobreexplotan al medio evolucionan frente a los que no lo hacen, ya que estos últimos nunca pueden reproducirse ante la imposibilidad de que haya espacio libre que ocupar. De esta manera, la selección natural vuelve a mostrar su cara más cruel, donde la vida es lucha por la supervivencia, donde los actos altruistas no pueden evolucionar. Por lo tanto, en poblaciones específicas que saturan la capacidad del medio, la selección natural conduce la vida hacia el egoísmo y la lucha por la supervivencia. Aunque en el capítulo próximo definimos formalmente el problema de la cooperación, ya comienzan a surgir dificultades para comprender como esta puede evolucionar entre organismos, ya que el altruismo es una forma de cooperación.

## 1.7. Medios abundantes en recursos

A lo largo de este capítulo hemos mostrado que la selección natural fue concebida considerando poblaciones de individuos que saturan el medio, donde los recursos son justos o escasos respecto al tamaño de la población. En la actualidad, esta hipótesis continúa siendo rutinaria en la ciencia, al considerar poblaciones infinitas, un número fijo de individuos o una cantidad constante de algún recurso vital. Sin embargo, nuestros cuerpos, y los demás organismos multicelular conocidos, son abundante evidencia empírica de poblaciones que presentan procesos evolutivos alejados del máximo de individuos que admite el medio, donde los recursos son abundantes. En particular, el proceso por el que estos organismos se desarrollan desde la concepción de su primer célula, hasta que el mismo alcanza la madurez, está caracterizado por el crecimiento de la población de células que componen al organismo y, por lo tanto, por la no saturación del medio. Además, luego de que el organismo alcanza la adultez, caracterizada por una población medianamente constante, este continúa su evolución por defecto del máximo de carga que impone el medio, ya que las células están programadas para reproducirse solo cuando el resto de la población celular así lo requiere. De esta manera, mientras el organismo multicelular se desarrolla con normalidad o es adulto y sano, la naturaleza impone condiciones favorables para la evolución de actos altruistas. En particular, estos organismos se caracterizan por presentar una alto nivel de cooperación donde cada célula madura trabaja en equipo con aquellas con las que interactúa. Aunque todavía queda mucho por analizar, la naturaleza muestra evidencia de que la lucha por la supervivencia no es regla general, sino nuestro conocimiento parcial. No obstante, así como los organismos pluricelulares muestran cooperación, en el seno de su población pueden evolucionar células cancerígenas que explotan eficientemente al medio, reproduciéndose en exceso respecto a lo que este permite. Esto, como mostramos en la sección anterior, conduce a la población celular a la tragedia de los comunes y la lucha por la supervivencia, lo cual puede derivar en la muerte del organismo multicelular.

En vista de la importancia que muestra tener la abundancia de recursos en el proceso de desarrollo de los organismos multicelulares, consideramos necesario expandir las fron-

teras tradicionales de la selección natural a poblaciones crecientes alejadas por defecto de la capacidad de carga del medio. Esto no solo es de importancia para el caso de organismos multicelulares, sino también para poblaciones de estos. En particular, cuando estas se expanden espacialmente, ya sea por migración, reproducción o una combinación de ambos, sobre terrenos inhabitados por competidores directos, aquellos individuos que se encuentran en el frente de expansión lo hacen bajo condiciones de recursos abundantes. Esto puede tener especial importancia en la comprensión de procesos evolutivos más rápidos que los posibles en poblaciones que saturan el medio, ya que la población del frente evoluciona a medida que este avanza. Cuando esto sucede y sin considerar la posibilidad de heredar caracteres adquiridos, una sola generación puede alcanzar para fijar un nuevo rasgo favorable, en lugar de necesitar muchas generaciones hasta que el nuevo rasgo pueda alcanzar a toda la población. Además, a medida que la población se expande es de esperar que el medio cambie y, por lo tanto, la forma en que actúa la selección natural también lo hace. En este sentido, si el terreno sobre el que la vida se expande es lo suficientemente amplio, de un grupo específico puede surgir otro de una nueva especie, sin la necesidad de que en el camino queden muchas evidencias de los individuos transicionales que condujeron de una especie a la otra. Además, la innecesidad de competencia y, por lo tanto, la inexistencia de la tragedia de los comunes en el frente de expansión, impone condiciones favorables para la evolución de cooperación. En particular, nosotros a lo largo del trabajo mostramos que este tipo de proceso de expansión que realizaron los primeros humanos, es vital para comprender los orígenes evolutivos de nuestra sociedad.

### 1.8. Gen y cultura

Luego de que Darwin y Wallace sentaran las bases de la teoría de la evolución por selección natural, en el mundo académico no habían muchas dudas sobre el cambio que las especies experimentan a lo largo de sus generaciones sucesivas. No obstante, todavía quedaban obstáculos que superar antes que la teoría pudiese ser formalizada mediante reglas generales, que aplicadas de manera sistemática pudiesen resolver cualquier inte-

rrogante que la vida pudiese presentar. Para esto, las mayores dificultades se presentaron en definir apropiadamente dos elementos centrales de la selección natural, la herencia biológica y el origen de la variabilidad. Tras varias décadas de acaloradas discusiones se alcanzó lo que hoy conocemos como la síntesis moderna de la biología. En esta se define a los genes ubicados en el ADN de cada célula como el material heredable de los organismos y, por otro lado, la variabilidad ocurre a través de mutaciones genéticas aleatorias producidas por la replicación imperfecta de los genes en la reproducción celular. De esta manera, el gen tomó el lugar central de la vida sobre la que actúa la selección natural, considerando a los organismos pluricelulares como máquinas diseñadas con la finalidad de perpetuar sus genes egoístas. Bajo esta concepción gen-céntrica, las ideas de Lamarck no tienen espacio alguno en el proceso evolutivo, ya que los caracteres adquiridos a lo largo de la vida del organismo no suponen cambios en el ADN de las células reproductivas y, por lo tanto, no son heredables. De esta manera, el medio en el que habita la población en estudio dejó de considerarse como fuente de variabilidad para ser una especie de molde en el que los diferentes organismos y sus genes calzan mejor o peor. En la actualidad, estas ideas tienen gran popularidad de manera que la selección natural suele definirse como la reproducción diferencial de los genotipos en el seno de una población biológica. Es interesante notar que en esta definición, la naturaleza opera diferencialmente sobre la reproductividad de los individuos pero no así sobre la mortalidad de los mismos. Sin embargo, es importante notar que dependiendo de las circunstancias particulares del problema que se considere esta simplificación podría no ser aceptable.

Durante gran parte del siglo pasado la mayoría de los estudios biológicos se basaron en estos preceptos, ya que mostraban gran potencialidad para comprender una amplia y diversa cantidad de rasgos, formas y hasta comportamientos de organismos vivos actuales, a partir de elementos simples que pueden ser tratados matemáticamente. Es interesante notar que la definición misma de esta teoría restringe las posibilidades evolutivas a procesos que suelen requerir una gran cantidad de generaciones sucesivas para que un nuevo rasgo pueda alcanzar a toda la población en estudio. No obstante, la naturaleza muestra que la vida puede evolucionar mucho más rápido que las posibi-

lidades que permiten la genética, especialmente en lo que respecta al comportamiento. En particular, la genética resulta incapaz de explicar las enormes diferencias de comportamiento que nuestra especie presenta en la actualidad respecto a cien mil años atrás, donde éramos principalmente cazadores-recolectores con una genética similar a la actual. Más notoriamente, es incapaz de explicar los evidentes cambios que gran parte de la humanidad ha experimentado en los últimos veinte años con el desarrollo tecnológico. De esta manera, las ideas gen-céntricas sugieren que nuestra especie prácticamente no ha evolucionado en los últimos miles de años. Lo cual, en nuestra opinión, es un absurdo que impone una clara limitación a la potencialidad de la genética para comprender la vida. Esta imposibilidad para explicar los procesos evolutivos culturales de nuestra especie, ha derivado en la consideración de dos formas de reproducción sobre la que actúa la selección natural, estas son genética y cultural.

La primera corresponde a la tradicionalmente considerada por la genética, donde los organismos biológicos tienen descendencia que hereda total o parcialmente la genética de sus progenitores. Para comprender la segunda consideramos apropiado comenzar con un ejemplo. Como ya comentamos, hace poco más de dos siglos, la población humana consideraba a las especies inmutables. Nuestra genética no establece este pensamiento sino que lo aprendimos de otros. De esta manera, el concepto *especies inmutables* era transmitido de persona en persona, y a través de generaciones sucesivas. Sin embargo, las evidencias empíricas que definen gran parte del medio al que tienen que adaptarse los pensamientos científicos, cambiaron sustancialmente de manera que el concepto *especies no-inmutables* pasó a estar mejor adaptado al nuevo medio, mostrando una mayor probabilidad de ser reproducido culturalmente. De esta manera, cuando se considera la selección natural aplicada sobre estos elementos que se reproducen dentro de la sociedad culturalmente, comprendemos como el concepto *especies inmutables* evolucionó a la extinción dentro del mundo académico. Es interesante notar que antes de que el medio de las ideas cambiara, el concepto *especies no-inmutables* también existía pero no evolucionaba, ¿por qué? Para nosotros esto sucede principalmente porque ambos conceptos están bien adecuados a la evidencia empírica de la época, pero el primero era más simple, menos demandante de recursos para su reproducción y, por lo tanto, mejor adaptado.

De esta manera, la reproducción cultural puede definirse a grandes rasgos como el proceso por el que un organismo aprende o imita elementos de otros. Es interesante notar la gran importancia que tiene este tipo de reproducción en la determinación de nosotros mismos, nuestro lenguaje, creencia religiosa, conocimiento, ideologías. Incluso lo bueno y lo malo; ha sido en gran medida determinado por este tipo de reproducción. Basta con cambiar el entorno social en el que nos desarrollamos para que estos elementos que definen parte de nuestro ser se modifiquen. Basta con haber nacido hace cien mil años para ser, en el mejor de los casos, cazadores-recolectores. Basta con desarrollarse en una sociedad cristiana, judía, musulmana o cualquier otra posibilidad religiosa para que tengamos una fuerte predisposición a adoptarla como propia. Basta con haber vivido en un entorno nazi para creer en sus ideales. Basta con haber nacido en cualquier país para ir a la guerra por esa patria considerando esto como justo y necesario. Evidentemente, no todo lo que define a nuestro ser procede de otros, pero de preguntarse cuánto de lo que somos dejaría de ser en caso de haber vivido en otra sociedad o sin ella, alcanza para notar la gran dependencia que tiene lo que consideramos nuestra identidad con la propia de otros, hasta el punto que puede resultar difícil definir que parte de lo que somos es realmente propio. Para el presente trabajo este tipo de reproducción es de gran importancia ya que nosotros interpretamos que nuestra naturaleza cooperadora o no-cooperadora, está fuertemente determinada por lo que nuestro entorno social establece como exitoso.

Es de enorme importancia notar que al considerar la selección natural aplicada sobre los procesos de reproducción cultural, la población se adapta al medio cambiante como un todo, de manera que las características adquiridas de los individuos son heredables y sin que esto ocurra solamente de padres a hijos, sino que ocurre entre cualquiera dos individuos de la población y en cualquier sentido. De esta manera, la clara existencia de nosotros mismos como organismos biológicos, son evidencia suficiente para mostrar que las ideas de Lamarck tienen lugar en la naturaleza, al mismo tiempo que son compatibles y complementarias con la selección natural. En este sentido, las ideas de Lamarck deben ser revisadas en profundidad, no solo para el caso de ser humano sino para la vida en general. En particular, consideramos de especial importancia redefinir la herencia bioló-

gica de los organismos de manera que no solo se considere la información provista por los progenitores, sino también del resto de la población y demás elementos del medio en el que el organismo se desarrolla. El gen en sí mismo es insuficiente para caracterizar a un organismo; sólo cuando el mismo se encuentra en el medio adecuado puede desarrollarse y, dependiendo de la naturaleza del medio, será el organismo que evolucione. En particular, a cualquier organismo vivo al que se le elimine el medio dejándolo en el vacío tiene su muerte asegurada y, por lo tanto, la vida no existe por fuera del medio adecuado. El desarrollo de un organismo se produce mediante un flujo recíproco de información entre sus partes y el medio, de manera que cualquier cambio en uno supone uno respectivo en el otro. En este sentido, ha sido largamente mostrado [2] que dos semillas genéticamente equivalentes pueden deribar en organismos considerablemente diferentes cuando estos se desarrollan en medios distintos. Los individuos de nuestra especie solamente podemos desarrollarnos a través del medio que provee el vientre materno y entorno social correspondiente, caso contrario nuestro ADN no es más que una molécula estéril. Solo cuando los organismos de una especie heredan gran parte de la genética y el medio en el que se desarrollan los de su especie, es que los mismos evolucionan de manera similar a sus pares. Es interesante notar que bajo esta interpretación de la naturaleza de la vida gran parte de los argumentos que se utilizan para desacreditar las ideas de Lamarck pierden sentido. En particular, argumentos como "Superficialmente, las generaciones sucesivas de los cuerpos de insectos-palo parecen constituir un linaje de réplicas. Pero si se modifica experimentalmente a un miembro de dicho linaje (por ejemplo, quitándole una pata), el cambio no pasa a la siguiente generación" [25] son fácilmente rebatidos ya que basta con que la progenie del insecto-palo al que se le quitó la pata herede el medio en el que su progenitor se desarrolló, para que evolucione una población de insectos-palo sin una pata.

### 1.9. Resumiendo

En este capítulo hemos realizado un breve recorrido histórico por la evolución del pensamiento humano acerca de la vida, lo cual nos ha permitido presentar las ideas fun-

damentales de la selección natural como mecanismo evolutivo. Además, hemos realizado una interpretación metafórica de selección natural como lucha por la supervivencia que consideramos de valor por evidenciar elementos propios de la naturaleza social en la que vivimos. Luego, hemos introducido algunas críticas a la forma en que la vida y su proceso evolutivo es considerado rutinariamente en el ámbito científico. Desde la concepción misma de la selección natural se asume que la población en estudio se encuentra saturando la capacidad de máxima que el medio puede mantener. Sin embargo, una gran cantidad de procesos evolutivos propios de la vida conocida se desarrollan en medios que se encuentran alejados de esta condición y, por lo tanto, esta parte de la naturaleza debe ser tomada en cuenta. En particular, el simple hecho que la población no exceda el máximo de carga tiene especial importancia para comprender la evolución de cooperación, ya que ha sido mostrado [52] que esta condición favorece la evolución de actos altruistas por selección natural, respecto al caso contrario donde la población excede la capacidad de carga del medio. No obstante, para que esta condición pueda ser satisfecha es necesario despreciar la tragedia de los comunes que asegura la evolución de poblaciones en medios saturados al egoísmo y la lucha por la supervivencia, donde el altruismo no ha mostrado poder evolucionar. Luego, hemos definido dos tipos de reproducciones posibles, denominadas genéticas y culturales. La primera corresponde a la tradicionalmente considerada donde los progenitores tienen prole. La segunda es de interés para comprender los procesos evolutivos culturales que las poblaciones tienen al margen del ámbito genético. Cuando ésta se tiene en cuenta, la naturaleza de la vida muestra condiciones donde las formulaciones evolutivas de Lamarck reaparecen con fuerza exigiendo la revisión de las ideas establecidas por la síntesis moderna de la biología. En particular, nosotros hemos sugerido la necesidad de reformular el concepto de herencia biológica de manera que el medio donde se desarrolla el individuo sea considerado como parte de la misma.



## Capítulo 2

# Solución al problema de la cooperación desde la literatura

El problema de la cooperación [6–9] tradicionalmente considerado en la literatura científica puede formularse preguntando: ¿De que manera puede la cooperación evolucionar por selección natural? Por un lado, la selección natural es ampliamente aceptada como el mecanismo principal por el que la vida ha evolucionado desde los primeros organismos que han existido hasta los actuales. Por el otro, la cooperación se presenta en toda forma de vida conocida como células o sociedades humanas. Por lo tanto, la pregunta que interroga por la evolución de cooperación ocupa un lugar central tanto para la correcta comprensión de la naturaleza de la vida, como para mostrar el alcance de verdad que presenta la teoría de la evolución por selección natural. Cuando una población específica se encuentra dividida en grupos, los individuos de aquellos que presentan mayor cooperación entre sus miembros, reciben en promedio beneficios reproductivos superiores que aquellos de grupos menos cooperativos. Así, la cooperación es favorecida por la selección natural intergrupala, evolucionando como simple adaptación del grupo al cambiante medio. Sin embargo, al mismo tiempo, los compañeros de grupo de cada individuo forman parte del medio en el que habitan. Dado que el ambiente es naturaleza que selecciona, aquellos individuos que explotan eficientemente la cooperación del grupo, reciben beneficios superiores que aquellos que no lo hacen y, por lo tanto, la selección natural intragrupal favorece la evolución de la no-cooperación. De esta manera, surge contradicción entre el bien del grupo y la de sus individuos que amenaza con

la no-evolución de cooperación, dificultando y exigiendo a la selección natural explicar la ubicua presencia de ésta en la naturaleza de la vida. En este capítulo comenzamos definiendo el marco teórico tradicionalmente considerado para abordar la problemática cooperativa. Luego, analizamos diferentes soluciones que históricamente han sido propuestas, y que en la actualidad son populares en la literatura científica específica. En este camino exhibimos la potencialidad que estas ideas tienen para comprender parte de la cooperación presente en la vida conocida, así como también limitaciones insuperables que no les permiten alcanzar generalidad. En particular, mostramos que estas propuestas desestiman una característica fundamental de la vida, la mutación. Cuando ésta se considera en toda su potencialidad, las históricas soluciones solo permiten la evolución temporal de cooperación, mostrando nuevamente que la saturación del medio conduce a la tragedia de los comunes y la extinción de la cooperación. Luego presentamos nuestra interpretación de la cooperación en la naturaleza, que a partir de preceptos generales de la vida permite resolver la histórica problemática. Nuestra formulación se diferencia esencialmente de la tradicionalmente considerada en que para nosotros el conjunto de individuos que cooperan es un organismo vivo en sí mismo, que muere cuando pierde la cooperación entre sus partes y, por lo tanto, para evolucionar más allá de su muerte debe reproducirse. Bajo esta interpretación, las soluciones tradicionales al problema de la cooperación presentadas en este capítulo son reinterpretadas como formulaciones teóricas de la evolución de organismos biológicos, que incrementan su complejidad cuando lo hace su cooperatividad. De esta manera, el problema tradicional de la cooperación es para nosotros nueva evidencia de que todo organismo vivo está condenado a la muerte.

### 2.1. Definiendo el juego

Tradicionalmente, las interacciones entre individuos se representan mediante un juego donde, en cada ronda, los participantes adoptan una estrategia con la que interactuar con sus oponentes [10]. En particular, los jugadores pueden optar entre dos posibles estrategias, cooperar (C) o no-cooperar (D). Cuando las interacciones se realizan entre pares de individuos, el resultado de cada interacción queda determinado por la estrate-

gia que cada uno haya adoptado. Ésto puede definirse mediante la siguiente matriz de recompensa:

	<b>C</b>	<b>D</b>
<b>C</b>	$R$	$S$
<b>D</b>	$T$	$P$

donde cada elemento es el resultado que obtiene el jugador que utiliza la estrategia de la izquierda, cuando se enfrenta con un individuo empleando la de arriba. Dado que el acto cooperativo de un individuo supone beneficios para otros, la relación  $\{R, T\} > \{S, P\}$  debe satisfacerse. Por lo tanto, al establecer las relaciones entre  $\{R, T\}$  y  $\{S, P\}$  es posible definir cuatro diferentes juegos. En particular, cuando  $R > T > S > P$  se define lo que se conoce como juego de armonía, donde cooperar es la mejor estrategia independientemente de lo que el otro haga y, por lo tanto, la cooperación evoluciona sin dar lugar a la explotación. Invirtiendo cualquiera de las desigualdades anteriores surgen conflictos entre el bien común y el individual que dificultan la evolución de la cooperación. A continuación introducimos estos juegos a través de situaciones hipotéticas tradicionalmente consideradas para ilustrar con realismo su trasfondo dilemático. Sin embargo, en conjunto, estos juegos representan cualquier interacción social simétrica entre dos individuos biológicos, cuando sus acciones posibles son cooperar o no-cooperar. Es importante aclarar al lector no familiarizado con la problemática, que algunos de los ejemplos empleados para presentar las tensiones que surgen entre el bien del individuo y el del grupo pueden resultar de poco sentido práctico debido a que sus experiencias indican que la cooperación mutua es lo que ocurre normalmente en estas circunstancias. No obstante, estos ejemplos no intentan negar la clara cooperación existente en nuestra vida cotidiana, sino mostrar las dificultades que surgen para justificar su existencia considerando la selección natural como mecanismo evolutivo. Por último, es importante destacar que estos juegos pertenecen a la teoría de juegos [11], y teoría de juegos evolutivos [12–14] cuando se considera en el contexto de la selección natural. Sin embargo, nosotros no desarrollamos en profundidad los conceptos y formulaciones analíticas que estas teorías han alcanzado, ya que gran parte de las mismas se sustentan en hipótesis

que no consideramos en nuestra modelización de la problemática y, por lo tanto, son insuficientes para describir nuestra investigación.

### 2.1.1. El cazador y el ciervo

Consideremos dos cazadores que están en busca de una presa para alimentarse en un campo donde solo habitan liebres y ciervos. Los cazadores solo pueden atrapar un ciervo en caso de trabajar en equipo o una liebre si lo hacen por separado. Ambos están hambrientos sabiendo que una liebre para cada uno es suficiente para saciarse, pero que medio ciervo asegura el alimento de varios días que podrían aprovechar en realizar otras tareas de importancia en lugar de cazar nuevamente. Motivados por esto deciden cazar en equipo tomando cada uno la posición correspondiente para cercar al ciervo. Mientras van por su presa, uno de ellos vislumbra una liebre que decide cazar para asegurar su alimento, ya que teme quedarse sin comer en caso que su compañero haga lo mismo. Sin embargo, el otro cazador confiando en su compañero fue en busca del ciervo que pudo escapar sin dificultad y, de esta manera, terminó sin comer y con menos energías que antes por el esfuerzo realizado en vano. De este ejemplo se desprende que  $R > T$ , ya que medio ciervo es mejor que una liebre, y  $P > S$  debido a que una liebre es mejor que hambre y cansancio. Como se deriva de estas condiciones, existe tensión entre el bien común y el individual debido a que la no-cooperación mutua es preferible que la cooperación unilateral, mientras que la cooperación mutua es la mejor opción, tanto individual como grupalmente.

### 2.1.2. La avalancha

Ahora supongamos dos individuos que acaban de conocerse y que viajan en vehículo una noche de invierno por la ladera de una montaña nevada. Inesperadamente un pequeño sismo deriva en una avalancha que sepulta al coche bajo la nieve. Afortunadamente el peso de la nieve no logra destruir la carrocería, dejando a los individuos atrapados pero ilesos. Ante la incerteza de saber si los rescatistas llegarán antes que se agote el oxígeno, cavar un túnel a través de la nieve parece ser una buena opción. Uno de ellos toma la

iniciativa y comienza la tarea con celeridad pero solicitando la ayuda de su compañero, para así alcanzar la meta de manera rápida y segura. Sin embargo, éste decide reservar sus energías para realizar apropiadamente sus obligaciones del día siguiente. En este caso, donde uno coopera y el otro no, ambos reciben el beneficio de asegurar su vida, pero el cavador queda en peores condiciones debido al cansancio que supone la tarea realizada. Por otro lado, si el compañero hubiese cooperado ambos hubiesen compartido el coste energético necesario para realizar el túnel y, por lo tanto,  $T > R$ . Por último, el cavador podría tomar la determinación de dejar de cooperar ante la indignación que le produce la actitud de su compañero, pero esto podría significarle la vida y, por lo tanto,  $S > P$ . De esta manera, esta situación es representada por un juego donde  $T > R > S > P$ . De esto último se desprende que el beneficio neto de la no-cooperación unilateral es superior frente a la cooperación mutua y, por lo tanto, existe una tensión social entre el bien común y el individual.

### 2.1.3. Dilema del prisionero

Imaginemos a dos personas que acaban de robar un banco, pero en su camino a la fuga la policía los intercepta. Afortunadamente, han tenido tiempo de deshacerse de gran parte de las evidencias que los incriminan, de manera que el castigo que recibirán depende principalmente de las declaraciones que cada ladrón realice sobre su compañero. Para esto, la policía coloca a los ladrones en habitaciones separadas y presiona a cada uno argumentando que su compañero lo ha delatado y que, por tanto, le conviene hacer lo mismo para reducir su condena. Dado que los ladrones son profesionales, han previsto esta posibilidad jurando mutuamente no delatarse sin importar lo que argumente la policía. Sin embargo, cuando los interrogatorios están sucediendo, la presión policial es superior a la que imaginaron haciendo que duden que su compañero vaya a mantener su palabra. Ellos saben que si la mantienen, es decir que cooperan mutuamente, solo reciben una condena pequeña frente a la que reciben si ambos se delatan. En caso que uno solo delate a su compañero, este queda libre y el otro recibe una pena superior a la propia de compartir la culpabilidad. Esto establece que  $T > R$  al mismo que tiempo que  $P > S$  y, por lo tanto,  $T > R > P > S$ . De esta manera la no-cooperación es la mejor

estrategia independientemente de lo que el otro haga. Como se puede apreciar, el dilema del prisionero presenta simultáneamente las tensiones sociales propias de los juegos anteriores. Por lo tanto, este juego exhibe las mayores dificultades para que la cooperación pueda evolucionar. Por esto, gran parte de las investigaciones sobre la problemática cooperativa se han realizado alrededor de este dilemático juego. En la actualidad, existe un creciente interés [15, 16] en versiones grupales de este juego, que se conocen como de bien público. Es interesante notar que la tragedia de los comunes puede formalizarse mediante este tipo de juego, considerando que el grupo interactuante está compuesto por toda la población. Nosotros focalizamos nuestra investigación en el dilema del prisionero sin perder generalidad, ya que las conclusiones que se alcanzan a lo largo de presente trabajo pueden extenderse tanto a los juegos de bien público considerados en [15], como a los restantes de interacción de pares previamente definidos. Esto es de importancia en este tipo de investigación, ya que definir los valores de la matriz de recompensa en interacciones reales resulta difícil y, por lo tanto, para alcanzar generalidad es necesario que las conclusiones sean válidas para cualquier tipo de interacción. Por otro lado, simplificamos el juego definiendo  $T = b$ ,  $R = b - c$ ,  $P = 0$ ,  $S = -c$ , donde  $b, c > 0$ . Esta definición de los parámetros es ampliamente considerada en la literatura [17] ya que no supone pérdida de generalidad, a la vez que permite interpretar las estrategias de manera muy simple. Por un lado, el cooperador es aquel que entrega un beneficio  $b$ , a coste propio  $c$ , por cada individuo con el que interactúa. Por otro lado, el no-cooperador no entrega beneficios y por tanto no paga el coste correspondiente, pero si recibe los beneficios de aquellos cooperadores con los que interactúa. Esta representación permite simplificar los parámetros a uno solo definido por el cociente beneficio-coste  $r = b/c$ . Por último, es interesante notar que esta definición de los parámetros corresponde a lo que llamamos altruismo en el capítulo previo.

## 2.2. El núcleo del problema

Un sistema bien mezclado se define como aquel donde en cada ronda del juego todos los individuos interactúan entre sí con probabilidad  $p$ . En este tipo de sistema, la

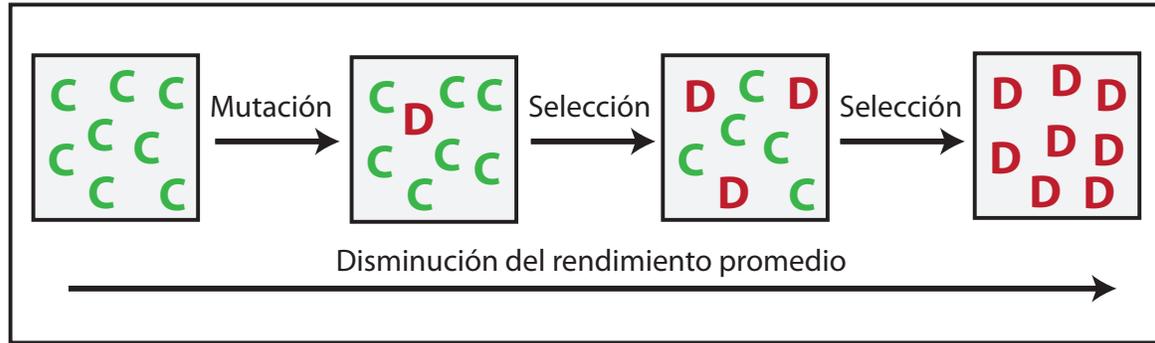


Figura 2.1: Núcleo del problema cooperativo tradicionalmente considerado en la literatura. Cuando se asume un sistema bien mezclado, los no-cooperadores siempre obtienen mayores rendimientos que los cooperadores y, por lo tanto, su tasa de reproducción es superior. De esta manera, la fracción de cooperadores se reduce en el tiempo hasta la extinción. Es destacable que este proceso supone una reducción continua del rendimiento promedio de la población en el tiempo. Esto, a largo plazo, reduce el rendimiento de todos los individuos respecto al inicial correspondiente al sistema completamente cooperador. Por lo tanto, la explotación supone beneficios a corto plazo, pero perjuicios para todos los individuos de la población a largo plazo.

recompensa promedio  $R_i$  del individuo  $i$  es  $R_i^C = p(N_C b - N c)$  en caso de ser cooperador, donde  $N_C$  es el número de cooperadores y  $N$  el total de individuos del sistema. Por otro lado, el individuo  $i$  recibe una recompensa promedio  $R_i^D = p N_C b$  cuando es no-cooperador. Como se desprende de lo anterior  $R_i^C < R_i^D$  independientemente de  $p$  y  $N_C$ . Por lo tanto, los no-cooperadores siempre poseen una mayor tasa de reproducción, de manera que la cooperación del sistema evoluciona hacia la extinción (ver figura 2.1 para una ilustración esquemática de la situación). Sin embargo, paradójicamente, el máximo rendimiento promedio posible corresponde al caso donde toda la población es cooperadora, mientras que lo opuesto ocurre cuando es completamente no-cooperadora. Por lo tanto, bajo estas condiciones, la selección natural actúa reduciendo en el tiempo el rendimiento promedio del sistema. De esta manera, no solo existe un conflicto entre el bien del grupo y el del individuo, sino que también el bien del individuo es a largo plazo perjudicado por la selección natural. Este ejemplo de sistema bien mezclado donde los individuos interactúan mediante el dilema del prisionero, captura la esencia del núcleo del problema cooperativo tradicionalmente considerado en la literatura [17, 18].

### 2.3. Selección de parentesco

Como se comentó en el capítulo anterior, una de las teorías más populares de la biología moderna establece al gen como la esencia heredable de la vida sobre la que actúa la selección natural. Bajo esta concepción gen-céntrica, aquellos individuos que poseen idéntica genética son indistinguibles para la naturaleza, ya que ésta no tiene entre ellos nada que seleccionar. Luego, el parentesco genético  $I$  entre individuos, definido como la probabilidad de que compartan un mismo gen por descendencia, puede interpretarse como el grado de igualdad entre individuos; de manera que son idénticos cuando  $I = 1$  y completamente diferentes cuando  $I = 0$ . En este sentido, cuando un individuo coopera con otro, el primero beneficia a sus genes una cantidad promedio  $Ib$ . Teniendo esto en cuenta, Hamilton [19] en 1964 mostró que aquellos genes que determinan actos cooperativos entre individuos donde  $b/c > 1/I$ , evolucionan. Como se desprende de esto, para que la cooperación pueda evolucionar es esencial que los individuos puedan dirigir sus actos cooperativos hacia aquellos con los que  $I$  es significativo, hacia aquellos que con gran probabilidad también cooperan. Para que esto pueda ser satisfecho se han propuesto principalmente dos posibilidades. Por un lado, los individuos discriminan a sus parientes (nepotismo) de los demás mediante señales genéticas o medioambientales [20]. Por el otro, cuando la descendencia de los organismos tiene poca dispersión respecto de sus progenitores, las interacciones entre parientes cercanos es altamente probable y, por lo tanto, la cooperación puede evolucionar [19]. Desde el trabajo pionero de Hamilton se han realizado muchos esfuerzos en la dirección de esta teoría [18, 21], siendo en la actualidad una de las más aceptadas por la comunidad científica [22] al mismo tiempo que muy criticada [23, 24]. El lector sin experiencia pero interesado en la selección de parentesco, puede considerar [25] como comienzo de sus indagaciones.

Aunque esta teoría parte de un precepto simplista de la vida, tiene la potencialidad de explicar una gran cantidad de sistemas cooperativos actuales. En particular, la evolución de cooperación entre organismos con reproducción asexual queda justificada considerando que entre ellos  $I \approx 1$ . De esta manera y sin mucha dificultad, la selección de parentesco predice la evolución de organismos multicelulares. Además, permite

comprender la existencia de organismos como hormigueros o colmenas, ya que en estos abunda la cooperación tanto como el parentesco genético entre sus partes, dado que gran parte de la población es progenie de una o algunas reinas hermanas entre sí. Incluso, la selección de parentesco permite profundizar sobre estos organismos, dando razones para comprender como estos han evolucionado de manera que las hijas de la reina presentan esterilidad o reproducción despreciable. A lo largo de su vida, la reina genera principalmente dos tipos de descendencia, hembras y machos, dependiendo de si su huevo está o no fecundado respectivamente por el esperma de un macho. Luego, si la reina dispone del esperma de un solo macho, la relación genética entre hermanas es  $I \approx 3/4$  mientras que entre una hembra y su supuesta descendencia es  $I \approx 1/2$ . De esta manera, para una hembra es genéticamente más conveniente cooperar con su hermana que con su hija y, por lo tanto, la esterilidad de las hembras supone un beneficio reproductivo en términos genéticos. Sin embargo, es interesante notar que este argumento deja de ser válido cuando la reina dispone esperma de más de un macho.

Desafortunadamente, esta potencialidad encuentra rápidamente su límite cuando se intenta explicar organismos como nuestra sociedad, donde se observa abundante cooperación entre individuos con despreciable parentesco genético. De esta manera, la selección de parentesco es insuficiente para explicar la evolución de nuestra sociedad. Esto no es sorprendente considerando que la síntesis moderna de la biología no permite comprender la clara evolución de nuestra especie en los últimos miles de años. Sin embargo, en nuestra sociedad evidentemente se observa cooperación entre familiares, menos frecuente a medida que decrece  $I$ . Por lo tanto, puede argumentarse que la selección de parentesco está presente de alguna manera en nuestra sociedad o, en otras palabras, que existe cierta identidad entre familiares invitando a cooperar. Este tipo de argumentación suele utilizarse para justificar una estructura inicial de cooperadores sobre la que puede evolucionar la cooperación más allá del parentesco genético mediante mecanismos complementarios [29]. Por otro lado y paradójicamente, la selección de parentesco presenta dificultades para explicar la falta de cooperación entre individuos donde  $I$  es apreciable, como en los organismos unicelulares. Este obstáculo puede superarse [7] teniendo en cuenta que estos organismos nunca han portado genes que determinan actos cooperati-

vos entre sí, de manera que la cooperación evoluciona a partir de que surge la mutación correspondiente que determina a los individuos a cooperar con sus pares.

En algunos casos, la identidad de una célula puede ser aproximada por su genética. Incluso, para algunos propósitos, la genética puede resultar suficiente para explicar elementos de hormigas y seres humanos. Sin embargo, nosotros mismos como organismos biológicos somos demostración empírica de que la identidad de los individuos trasciende la establecida por la genética. En este sentido, la definición de  $I$  realizada por la selección de parentesco es insuficiente para determinar apropiadamente las diferencias de identidades entre individuos orgánicos. Por lo tanto, consideramos de interés incorporar otros elementos a  $I$  propios de cada organismo para así extender las fronteras conceptuales de la selección de parentesco. Es interesante notar que en la literatura [26] ha sido propuesto un mecanismo que puede interpretarse de esta manera. Esta perspectiva novedosa tiene potencialidad para comprender gran parte de la cooperación que sustenta nuestra sociedad, ¿acaso no tenemos una predisposición para cooperar con aquellos con los que nos sentimos identificados más allá del lazo genético? En nuestra historia podemos fácilmente encontrar ejemplos de importancia donde la cooperación evoluciona conjuntamente con el sentimiento de identidad entre las personas. En el proceso donde los negros de Estados Unidos fueron adquiriendo derechos ante el estado que eran exclusivos de los blancos, puede observarse como la identificación entre blancos y negros fue aumentando en el tiempo hasta que en la actualidad la discriminación, basada en la diferenciación entre identidades, ha perdido gran parte de su terreno original mostrando un presidente negro que posiblemente hubiese sido esclavo de haber vivido en la misma tierra dos siglos antes. Las innumerables guerras entre humanos a lo largo de nuestra historia muestran que la identidad entre personas juega un papel fundamental. Por un lado, las partes que entran en conflicto llegan al mismo mediante una creciente falta de identificación mutua que conduce a la competencia por un fin común, en contraposición a la cooperación. Por el otro, las partes incrementan su cooperación estimulando conceptos como patria, enemigo, bandera, Dios; que sitúan a sus miembros bajo una identidad común donde cooperar con el otro es hacerlo con uno mismo. Luego, el aumento de la cooperación entre humanos conducido por un proceso de igualación entre las identidades

de las partes puede verse desde la revolución francesa, en la lucha por derechos iguales entre hombres y mujeres, donde continuamente somos invitados a notar las igualdades que trascienden los géneros, definiendo una identidad común. Por último, con la intención de mostrar lo determinante que la identidad de los individuos puede resultar en los procesos históricos humanos, es interesante notar que los mayores genocidios que hemos realizado como especie han estado fundados en la completa falta de identificación entre las partes. En particular, el holocausto y la conquista de América donde se esclavizaron y torturaron hasta la muerte a millones de seres humanos estuvieron caracterizados por considerar a las víctimas inferiores o no-humanos respectivamente. Aunque estos son tan solo algunos ejemplos, dejan al descubierto que la extensión conceptual realizada de la selección de parentesco a una de identidad, presenta gran potencialidad para comprender procesos históricos de nuestra sociedad a partir de preceptos biológicos simples que no requieren considerar juicios morales o ideologías particulares que incrementan la subjetividad de las argumentaciones. Esto podría ser de especial importancia para comprender la sociedad humana desde una perspectiva común, ya que todos y cada uno de nosotros es un organismo biológico independientemente de las particularidades de cada uno. Además, podría resultar de especial importancia en el desarrollo de una identidad humana común que conduzca nuestras acciones hacia una sociedad menos desigual y con mayor respeto por la naturaleza a la que pertenece. No obstante, para no desviar la atención del problema central de este trabajo, dejamos para futuras investigaciones la profundización de estos conceptos que consideramos de relevancia.

En conclusión, la teoría de la selección de parentesco se sustenta en la consideración de dos elementos. Por un lado, define la identidad genética entre individuos de manera que ayudar a otro significa en grado  $I$  hacerlo con uno mismo. En particular, a medida que la relación genética entre individuos aumenta, la selección natural entre estos pierde efecto de manera que cuando  $I = 1$ , no tiene efecto alguno ya que para la naturaleza son iguales. Por otro lado, los cooperadores dirigen sus acciones altruistas preferentemente hacia aquellos con los que están estrechamente emparentados, los cuales con gran probabilidad también son cooperadores. Cuando estas condiciones se satisfacen, las posibilidades de explotación presentes en el núcleo del problema se reducen sensiblemente,

permitiendo a la cooperación evolucionar si la relación  $b/c$  es suficientemente grande. Sin embargo, es importante notar que la segunda condición es suficiente para que la cooperación evolucione. Si los cooperadores interactúan con menor frecuencia con no-cooperadores que entre ellos mismos, los beneficios propios pueden ser superiores a los de la explotación y, por lo tanto, la cooperación puede ser favorecida por la selección natural. Para capturar la idea con mayor rigurosidad, supongamos un sistema compuesto por  $N \neq N(t)$  individuos donde hay  $N_C$  cooperadores y  $N_D$  no-cooperadores, de manera que las interacciones  $C - C$  y  $D - D$  se dan con probabilidad uno, mientras que las interacciones  $C - D$  con  $0 \leq p < 1$ . Bajo estas condiciones el rendimiento promedio de los cooperadores es  $R^C = (N_C - 1)(b - c) - pN_Dc$  mientras que el de los no-cooperadores queda definido por  $R^D = pN_Cb$ . De esta manera y asumiendo  $N_C \gg 1$ , la cooperación es favorecida por la selección natural cuando  $b/c > \frac{N_C + pN_D}{(1-p)N_C}$ . De esta expresión se desprende que al decrecer  $p$  mejoran las condiciones para la evolución de la cooperación, de manera que para  $p = 0$  la cooperación siempre es favorecida por la selección natural. Es importante notar que esta conclusión puede extenderse al caso  $N_C \simeq 1$  y, por lo tanto, es general. De esta manera, al reducir las posibilidades de explotación, la cooperación encuentra condiciones a partir de las cuales puede evolucionar favorecida por la selección natural y, por lo tanto, el núcleo del problema cooperativo es superado. Este concepto, como mostramos a lo largo del trabajo es de gran importancia, ya que así como con la selección de parentesco, permite comprender como otros mecanismos permiten evolucionar a la cooperación. Por último, es interesante notar que ideas similares han sido propuestas recientemente [27] considerando juegos de bien público.

Aunque la selección de parentesco y nuestra extensión de la misma, la selección de identidad, permiten comprender la evolución de cooperación en muchas circunstancias reales, ambas concepciones no consideran en toda su potencialidad una propiedad fundamental de la vida, la mutación. En otras palabras, la posibilidad de que en el proceso evolutivo se incorporen elementos al sistema previamente inexistentes e impredecibles a partir de la información de la que se dispone. En particular, nos referimos a aquellas mutaciones que recientemente han sido definidas de manera más amplia como cisnes negros [28], que corresponden a eventos altamente improbables que producen un fuerte

impacto sobre la dinámica del sistema. Cuando este elemento es tenido en cuenta, siempre es posible imaginar una mutación tal en la identidad del individuo que le confiere la capacidad de explotar eficientemente la cooperación del sistema sin que este pueda evitarlo, de manera que estos nuevos individuos evolucionan y, por lo tanto, el problema de la cooperación vuelve a mostrar su núcleo. En particular, la naturaleza continuamente muestra esta posibilidad devenida en hecho empírico, cada vez que surgen células cancerígenas en organismos multicelulares que logran explotar eficientemente al resto del organismo hasta matarlo, hasta que la cooperación entre las partes del sistema se extingue. Considerando que en la actualidad la ciencia establece que las células cancerígenas surgen por la acumulación de mutaciones genéticas producidas por la replicación imperfecta de células normales, concluimos que la selección de parentesco es insuficiente para explicar la evolución ininterrumpida de cooperación entre organismos biológicos. Sin embargo, permite explicar la evolución de esta durante un intervalo finito de tiempo, ya que para que exista la posibilidad de explotación eficiente, antes es necesario la existencia de cooperación que explotar. En igual sentido, las mutaciones ponen una limitación a la selección de identidad.

## 2.4. Cooperación por reciprocidad

Dada la limitación evidente de la selección de parentesco para explicar la evolución de cooperación entre individuos sin relación genética apreciable, surgió la necesidad de realizar nuevas consideraciones que permitan explicar la clara presencia de este tipo de acto cooperativo en la naturaleza. Teniendo esto en cuenta, Axelrod y Hamilton en 1981 mostraron [29] que la cooperación basada en reciprocidad puede evolucionar. Para esto, introdujeron tres consideraciones al núcleo del problema cooperativo. Primero, los individuos pueden distinguir a sus oponentes de manera que en cada ronda del juego pueden cooperar o no-cooperar dependiendo del rival, en lugar de utilizar la misma estrategia independientemente del oponente. Segundo, los individuos poseen memoria para recordar las estrategias utilizadas por sus oponentes en interacciones pasadas, pudiendo utilizar esta información para actuar en el futuro. Tercero, dos individuos que se enfrentan en

una ronda del juego volverán a hacerlo en la próxima con probabilidad  $w$ , de manera que explotar a un cooperador en una ronda del juego puede implicar que esto deje de ser posible en futuros encuentros. Definiendo el juego de esta manera, invitó a un grupo de personas a que propusieran diferentes estrategias teniendo en cuenta la información disponible. Luego, enfrentó a éstas en torneos computacionales considerando centenares de interacciones entre los individuos con la intención de buscar la mejor estrategia propuesta. Sorprendentemente, la estrategia ganadora de los torneos fue una de las más simples de todas, llamada toma y daca (tit-for-tat en inglés). Ésta coopera en la primer interacción y luego hace lo que el otro hizo en la ronda anterior, es decir que actúa por reciprocidad pero siendo gentil inicialmente. Partiendo del resultado ganador de esta estrategia mostró que la misma evoluciona invadiendo la población cuando  $N \neq N(t)$ ,  $w$  suficientemente grande y que una proporción inicial no despreciable de la población se comporta siguiendo esta estrategia. A partir de este resultado y teniendo en cuenta que dos individuos que se enfrentan utilizando esta estrategia cooperan mutuamente, la cooperación evoluciona cuando se satisfacen las condiciones previamente establecidas. Aunque tras este sobresaliente trabajo surgieron [30, 31] nuevas estrategias que mejoran el éxito de toma y daca en escenarios más complejos, la esencia de la cooperación por reciprocidad se mantiene con vigor hasta la actualidad. En particular, de estas ideas puede mostrarse [17] que si  $b/c > 1/w$  la cooperación por reciprocidad evoluciona siempre que se parta de una condición inicial con suficiente cooperación. Es interesante notar que así como en uno de los casos considerados por la selección de parentesco, los individuos discriminan hacia donde dirigir sus actos cooperativos. En este caso, en lugar de que los individuos sepan antes de interactuar por primera vez con quien conviene cooperar y con quien no, la memoria y la alta probabilidad de encuentros futuros permite a los individuos identificar hacia dónde les conviene dirigir actos cooperativos, pagando un bajo coste respecto a los beneficios a largo plazo de la cooperación recíproca. En otras palabras y nuevamente, la cooperación evoluciona reduciendo la posibilidad de explotación y favoreciendo las interacciones cooperativas.

Como el propio Axelrod ilustra en su libro divulgativo de estas ideas [32], la cooperación por reciprocidad permite comprender una parte sustancial de la cooperación cotidiana.

na humana, además de muchas otras del mundo biológico. Sin embargo este mecanismo presenta limitaciones, ya que la capacidad de los individuos de distinguir a sus oponentes y la memoria, necesarias para que la cooperación por reciprocidad pueda evolucionar, suponen capacidades cognitivas que no siempre están aseguradas en los organismos biológicos. Evidentemente estas condiciones son fácilmente alcanzadas por los seres humanos y, por tanto, no suponen un problema para el caso social-humano. No obstante, no ocurre lo mismo con la condición de  $w$  suficientemente grande, ya que en nuestra sociedad la cooperación no está restringida a presentarse entre individuos que volverán a interactuar en el futuro con alta probabilidad. En particular, existen situaciones donde un individuo coopera con un desconocido incluso cuando no existe la posibilidad de que éste pueda ser recíproco, como en el caso de realizar donaciones. Para este tipo de situaciones ha sido propuesta una solución conocida como reciprocidad indirecta [33,34], donde un individuo coopera con un desconocido basándose en la reputación que este tiene debido a su comportamiento pasado con otros, de manera que haber cooperado con otros aumenta su reputación y, en consecuencia, la probabilidad de que reciba cooperación de otros. En este sentido, a un individuo le conviene cooperar con otro aunque la cooperación no sea recíproca, porque en el futuro recibirá beneficios producto de su buena reputación cooperativa pasada. Este mecanismo es de interés porque permite comprender actos cooperativos propios de nuestra sociedad, como las donaciones a entidades prestigiosas por haber realizado actos cooperativos en el pasado. Sin embargo, las capacidades cognitivas que requieren los individuos para que este mecanismo tenga lugar, reducen considerablemente su potencialidad. En particular, suele considerarse que este mecanismo solo puede tener lugar entre seres humanos.

Resumiendo, la reciprocidad directa e indirecta permite explicar la cooperación existente en muchas situaciones actuales. Aunque su alcance es reducido para la mayoría de las especies conocidas, muestran gran potencialidad para el caso de cooperación entre seres humanos y, por lo tanto, son de gran interés. En particular, una considerable parte de las relaciones laborales cooperativas esenciales en sociedades humanas, pueden comprenderse en términos de la reciprocidad directa. Además, combinando la selección de parentesco con la reciprocidad directa e indirecta, es posible comprender una considera-

ble parte de la cooperación existente en sociedades humanas pasadas así como también de la nuestra contemporánea. Sin embargo, así como con la selección de parentesco, los mecanismos presentados en esta sección desprecian aquellos eventos que no pueden predecirse a partir de la información disponible del sistema y que tienen un fuerte impacto sobre la dinámica resultante. Cuando esto se tiene en cuenta, es posible imaginar el surgimiento de individuos con capacidades para explotar eficientemente la cooperación de otros. En particular, nuestra historia largamente ha mostrado el surgimiento de estafadores que, aparentando obrar por reciprocidad (directa o indirecta), logran explotar eficientemente la cooperación ajena. Cuando estos individuos surgen sin que evolucione un mecanismo complementario que permita superar esta dificultad, la cooperación basada en reciprocidad reduce su abundancia hasta la extinción. Por lo tanto, la reciprocidad permite comprender la evolución de la cooperación entre organismos más allá del parentesco genético pero nuevamente, solo puede justificar la evolución temporal de cooperación.

## 2.5. Castigo

Una solución que también recibe atención [35,36], es la cooperación basada en castigo. La idea central de este mecanismo es la existencia de un castigo  $C$  a los individuos que realizan actos no-cooperativos. Cuando esto se introduce en la matriz de recompensas, la misma queda definida por

$$\begin{array}{cc}
 & \mathbf{C} & \mathbf{D} \\
 \mathbf{C} & b - c & -c \\
 \mathbf{D} & b - C & -C
 \end{array}$$

De esta última se desprende que si  $C > c$ , entonces el dilema del prisionero se transforma en el juego de la armonía donde cooperar es la mejor estrategia independientemente de lo que haga el otro y, por lo tanto, la cooperación evoluciona sin problemas. Es interesante notar que en nuestra sociedad este tipo de mecanismo está evidentemente presente. Algunos ejemplos pueden ser las multas por violar alguna norma como el límite máximo

de velocidad o el pago del billete de metro, ir a la cárcel por robar, o imponer castigos a los niños sino se comportan como su sociedad establece como correcto. Aunque evidentemente este tipo de mecanismo existe en nuestra cotidianidad, su naturaleza requiere de una entidad externa que imponga el castigo y, por lo tanto, la misma primero debe haber evolucionado, lo cual ya supone cierto grado de cooperación previa en el sistema. Por lo tanto, es un mecanismo complementario de gran interés, pero insuficiente para comprender los orígenes cooperativos de sistemas actuales como nuestra sociedad. Es interesante notar, que este mecanismo permite en cierta manera superar la dificultad expresada en el último párrafo de la sección anterior, sobre el surgimiento de estafadores que atentan contra la evolución de cooperación por reciprocidad. Sin embargo, nuestra historia es testigo de que la creatividad humana siempre logra mostrar la insuficiencia de cualquier legislación, descubriendo nuevas posibilidades de explotar eficientemente ya sea por no ser notado o porque la ley no legisla la acción cometida en sí. Afortunadamente para nuestra sociedad, la misma creatividad que ha dado lugar a nuevas formas de explotar sin ser castigado, ha dado lugar a formas de superar esas dificultades. No obstante, esto de ninguna manera asegura que el futuro será como el pasado, ya que eso sería asumir que las posibilidades futuras quedan determinadas por la información presente, lo cual no está garantizado.

## 2.6. Considerando el espacio

Como hemos mostrado a lo largo de este capítulo, cuando las condiciones en las que se desarrollan los organismos favorecen las interacciones entre cooperadores frente a las de explotación, es posible superar el núcleo del problema cooperativo encontrando condiciones para la evolución de cooperación. En particular, como comentamos en la sección *Selección de parentesco*, esta condición puede alcanzarse si la dispersión de la progenie respecto de sus progenitores es pequeña. De esta manera, las propias limitaciones espaciales en la que se desarrollan los organismos suponen condiciones favorables para la evolución de cooperación. Aunque desconocemos si fue con esta motivación, Nowak y May en 1992 [37] estudiaron el problema disponiendo a cada individuo sobre los vértices

de una red regular bidimensional, donde cada individuo posee el mismo número de vecinos  $k$ , determinado por la geometría de la red regular considerada. Esta representación puede interpretarse como si cada individuo dispone de un territorio o espacio delimitado en el que habita solo sin posibilidad de migrar y, por lo tanto, sus interacciones se reducen a las que pueda establecer con sus vecinos geográficos. En cada ronda del juego los individuos interactúan con todos sus vecinos, de manera que el rendimiento total queda determinado por la suma de los obtenidos de cada interacción con sus vecinos. Tras cada ronda, cada sitio de la red actualiza su estrategia adoptando la más exitosa del vecindario, compuesto por el propio sitio y sus vecinos inmediatos. Es interesante notar que este proceso puede ser interpretado tanto en términos de reproducción cultural como genética. Luego, partiendo de una condición inicial donde cada sitio coopera con probabilidad  $p_c$  y no-coopera con probabilidad  $1-p_c$ , se deja evolucionar al sistema hasta que adquiere un estado final caracterizado por una fracción estable de cooperadores.

Esta modelización de la problemática permite a la cooperación evolucionar para un apreciable rango de los parámetros del dilema del prisionero. Esto ocurre por la existencia de clústeres de cooperadores interconectados que logran resistir e incluso expandirse cuando están rodeados de no-cooperadores. En particular, como ha sido largamente mostrado [38, 39], luego de la condición inicial aleatoria de estrategias y  $b/c$  suficientemente alto, el sistema evoluciona formando islas de cooperadores con bordes suaves que se expanden. Bajo esta condición, los cooperadores de la frontera pueden mejorar el rendimiento de quienes los explotan por tener mayor cantidad de conexiones a cooperadores que los explotadores. No obstante, un cooperador que solo interactúa con no-cooperadores no puede expandirse independientemente de los parámetros del dilema del prisionero que se consideren. Por lo tanto, la cooperación evoluciona siempre y cuando  $p_c$  sea suficientemente grande como para que puedan formarse regiones espaciales con concentraciones altas de cooperadores. Esta condición inicial puede ser justificada mediante algún mecanismo complementario como la selección de parentesco con discriminación genética. Sin embargo, aunque el modelo presenta limitaciones, es destacable ya que sin necesidad de introducir consideraciones genéticas o elementos singulares como memoria, identidad, etc, logra que la cooperación evolucione. Además, introduce la estructura de

interacciones de los individuos de manera explícita mediante una representación discreta donde cada individuo y su vecindario quedan perfectamente definidos, en lugar de ser continua como se considera en la selección de parentesco. Posterior a este trabajo pionero siguieron una serie de publicaciones relacionadas [39] que muestran resultados cualitativamente consistentes que expandieron su potencialidad hasta convertirlo en uno de los artículos más referenciados de la literatura afín.

Por completitud, resulta interesante notar que este modelo presenta dos diferencias principales respecto al núcleo del problema cooperativo. Por un lado, los organismos solo pueden interactuar con un subconjunto reducido de la población en lugar de con cualquiera de la población o, en otras palabras, solo tienen acceso limitado a la información del sistema. Por el otro, esta limitación es introducida a través de consideraciones espaciales. Como se muestra en [38], ambos elementos contribuyen al éxito del modelo, de manera que las condiciones óptimas para la evolución de la cooperación se alcanzan cuando la conectividad de cada individuo es baja, al mismo tiempo que presenta una alta proporción de triángulos de interacción, donde dos individuos que interactúan tienen vecinos comunes. Esto último ha sido sugerido como una propiedad topológica de importancia para la evolución de la cooperación. Sin embargo, en nuestro modelo que presentamos a partir del capítulo 4 los triángulos en sí no suponen un beneficio significativo.

Aunque este modelo incrementó su relevancia con los años siguientes a su publicación, a partir de un controversial trabajo [40] publicado en 2004 surgieron dudas acerca del verdadero potencial que las consideraciones espaciales tienen para la evolución de la cooperación. En particular, la estrategia que adoptan los sitios después de cada ronda es completamente determinista, ya que éstos siempre heredan la mejor estrategia del vecindario. Sin embargo en sistemas biológicos actuales, el éxito de cada organismo mejora sus probabilidades de reproducirse, cultural o genéticamente. Cuando esto se introduce en la modelización, los beneficios de la distribución espacial pierden gran parte de su potencialidad exhibiendo una fracción de cooperadores que decae rápidamente con  $r = b/c$ . No obstante, a diferencia que en sistema bien mezclados, es posible la supervivencia de islas de cooperadores para un considerable rango de valores de  $r$  [41]. Al

considerar estocasticidad en las actualizaciones de las estrategias, la suavidad de los bordes de cada clúster de cooperadores no está asegurada y, por lo tanto, las posibilidades de explotación por parte de los no-cooperadores se incrementan. Aunque la disposición espacial de individuos ha perdido parte de la importancia alcanzada, como mostramos en el capítulo siguiente, su camino dió lugar a nuevas e interesantes posibilidades de interpretar y abordar la problemática cooperativa. En particular, la consideración explícita de la estructura de interacciones preparó el camino para el posterior desarrollo de la problemática sobre redes complejas, que como veremos, supone un formalismo simple y con potencialidad para comprender elementos de nuestra sociedad. Por otro lado, el modelo sugiere que el acceso limitado a la información del sistema por parte de los individuos que lo componen, impone condiciones favorables para la sustentabilidad de la cooperación. Por último, en esta modelización de la problemática no se tiene en cuenta ninguna forma de mutación posible. En particular, solo considerando mutaciones simples donde los individuos cambian espontáneamente de estrategia, difícilmente un clúster de cooperadores logra resistir el surgimiento de un mutante en el seno de su población. Si además, por ejemplo, consideramos que solo los mutantes pueden migrar eficientemente en busca de cooperadores que explotar, la cooperación tiene su extinción asegurada. De esta manera, las consideraciones espaciales muestran favorecer la evolución de la cooperación respecto a poblaciones bien-mezcladas para el caso del dilema del prisionero. No obstante, las consideraciones espaciales son perjudiciales [40, 41] para la evolución de cooperación cuando las interacciones están determinadas por el juego de la avalancha en lugar del dilema del prisionero.

## 2.7. Recapitulando

Aunque la cooperación es lo mejor para todos, el que logra explotar sostenidamente la cooperación de otros, es favorecido por la selección natural de manera que el sistema evoluciona hacia la extinción de la cooperación. En este proceso, la calidad de vida promedio de los individuos disminuye en el tiempo, conduciendo a los mismos hacia la lucha por la existencia [3–5], donde el que logra tomar lo ajeno eficientemente evoluciona.

Sin embargo, la naturaleza muestra que donde hay vida hay cooperación; y viceversa. De esta manera, la evolución por selección natural se encuentra inmersa en un dilemático problema; ocupando el lugar de verdad académica contemporánea sobre la evolución de la vida, al mismo tiempo, que presentando dificultades para explicar la evolución de la cooperación, de la vida en sí. Por lo tanto, superar este dilema es fundamental para la correcta comprensión de la naturaleza de la vida y, en particular, de nosotros mismos. Afortunadamente, la larga tradición que este dilema tiene dentro del ámbito científico, ha permitido mostrar condiciones donde la cooperación puede verse favorecida por la selección natural.

Nosotros, en la presente sección hemos realizado un breve pero exhaustivo análisis de las propuestas tradicionales de mayor popularidad en el ámbito académico. La selección de parentesco da razones que permiten comprender la evolución de cooperación entre organismos relacionados genéticamente por descendencia. Esta teoría presenta potencial para explicar desde la evolución de organismos multicelulares hasta hormigueros y colmenas. Sin embargo, la extensa cooperación humana entre individuos con despreciable relación genética, pone un límite claro al alcance de esta teoría. Por eso, resulta necesario realizar nuevas consideraciones en la búsqueda de comprender la existencia de sistemas cooperativos que trascienden las fronteras genéticas. Con este fin, han sido propuestos otros mecanismos complementarios que, como la reciprocidad (directa e indirecta) y el castigo presentados aquí, han permitido extender considerablemente el alcance empírico de nuestra comprensión de la naturaleza de la vida. No obstante, estos modelos desprecian la aparición de mutantes con la capacidad de explotar eficientemente la cooperación del sistema, desprecian los cisnes negros. En particular, hemos mostrado la existencia empírica de esta posibilidad, al considerar elementos como células cancerígenas o estafadores. Cuando esta posibilidad se tiene en cuenta, el núcleo del problema cooperativo vuelve a surgir conduciendo a la cooperación del sistema a la extinción. De esta manera, hemos mostrado que los mecanismos considerados en esta sección no permiten explicar la evolución continuada de cooperación como la literatura sugiere. Sin embargo, presentan potencialidad para comprender la evolución temporal de cooperación, ya que el surgimiento de un mutante explotador solo tiene lugar en cuanto existe cooperación

que explotar. Es importante notar que, aunque en este capítulo no hemos presentado todos los mecanismos que han sido propuestos en la literatura, nuestra conclusión sobre la temporalidad de la cooperación puede extenderse sin dificultad para considerar las restantes posibilidades. Entonces, ¿cómo podemos explicar la creciente cooperación que exhibe la vida en la tierra desde hace miles de millones de años? En lo que sigue del presente capítulo presentamos nuestra interpretación de la cooperación en la naturaleza que permite resolver la problemática a partir de elementos generales de los organismos biológicos conocidos.

### 2.8. La cooperación en la naturaleza

La cooperación se presenta en toda forma de vida conocida. Las partes orgánicas celulares cooperan complementariamente para el desarrollo de las funciones indispensables para la supervivencia del conjunto y las partes. De igual manera, las células de organismos multicelulares cooperan mutuamente buscando asegurar las funciones orgánicas, que cada célula y el conjunto de todas ellas, requieren para su continuidad. Luego, la pluricelularidad orgánica coopera constituyendo sociedades como hormigueros, colmenas y nuestra sociedad; cuya naturaleza biológica, orgánica, viva y con voluntad en sí, depende de que esto no deje de ocurrir. Primero, notamos que del conjunto de organismos que cooperan emerge otro más complejo que sus partes y no existente en las partes por separado. Este es, al menos parcialmente, determinado por la interacción recíproca entre lo emergente de la cooperación y el medio en el que se desarrolla, de manera que cualquier cambio en estos elementos supone uno respectivo en el individuo resultante. De esta manera, la cooperación es un mecanismo a través del cual la naturaleza incrementa la complejidad de la vida. Además, existen organismos tales como hormigas, seres humanos y células; que habitan una naturaleza dual, siendo organismos más complejos que sus partes al tiempo que una parte de un organismo más complejo. Esta característica autosimilar de la cooperación muestra que la misma es una propiedad fractal de la naturaleza de la vida. Segundo, la cooperación entre organismos es una propiedad temporal ya que todo organismo biológico muere. Por lo tanto, la extinción de la cooperación entre

las partes de cualquier organismo queda garantizada. De esta manera, la cooperación está relacionada con la vida de los organismos, mientras que su pérdida con la muerte del mismo. Tercero, la naturaleza finita intrínseca de los organismos vivos, impone que solo aquellos que se reproducen antes de su muerte evolucionan más allá de la misma. Teniendo lo anterior en cuenta, concluimos que comprender los mecanismos naturales que derivan en el surgimiento, longevidad y reproducción de sistemas cooperativos es esencial para la correcta comprensión de la naturaleza de la vida.

## 2.9. Solución natural del problema de la cooperación

En nuestra interpretación de la cooperación en la naturaleza se evidencia que la reproducción del sistema cooperador, antes que la no-cooperación domine la evolución del mismo, es solución general del núcleo del problema cooperativo. Sin embargo, la importancia que la problemática tiene para el conocimiento social-humano obliga a profundizar un poco sobre estas ideas. Para esto, en la figura 2.2 se encuentra una representación esquemática elemental, que permite formar una primera imagen del proceso por el que la cooperación evoluciona. Como se observa, los tres cuadros superiores pueden interpretarse en términos equivalentes a los del núcleo del problema cooperativo. No obstante, nuestra formulación introduce sobre estos elementos diferencias conceptuales irreconciliables con las tradicionalmente consideradas. Esencialmente, nosotros interpretamos al sistema de cooperadores como la representación abstracta elemental de un organismo vivo más complejo que sus partes. Evidentemente, no todo en un organismo es emergente de la cooperación de sus partes, pero su existencia depende de esta y, por tanto, el sistema de cooperadores puede considerarse como la primer aproximación teórica de un organismo vivo. Bajo esta interpretación, el núcleo del problema cooperativo se transforma en nueva evidencia de la inevitable muerte que todo organismo biológico experimenta. En este sentido, aquellas investigaciones que partiendo de un sistema cooperativo intentan mantener esta condición ante la aparición de alguna forma de no-cooperación, pueden interpretarse como la búsqueda de curas a posibles enfermedades adquiridas por el organismo en consideración. Es interesante notar que la pérdida de la cooperación entre las

partes del sistema asegura la muerte del organismo más complejo, pero no necesariamente la de sus partes, ya que éstas pueden continuar con su vida hasta que la cooperación de la que dependen, también deje de existir. Luego, en la figura 2.2 se observan otros dos procesos generales de los organismos biológicos conocidos, estos son la reproducción y desarrollo del sistema cooperativo. Bajo este esquema elemental, ambos procesos son uno solo que toma un significado o el otro dependiendo del sistema cooperativo al que se haga referencia, ya que la reproducción de uno coincide con el desarrollo de otro. Como se observa, el organismo trasciende la muerte en tanto se reproduce al menos una vez antes de morir y, por lo tanto, la reproducción del sistema cooperativo es solución general del núcleo del problema de la cooperación tradicionalmente considerado. Es interesante notar que el desarrollo de un organismo está caracterizado por un proceso de crecimiento en el que, como se estableció en el capítulo primero, la población de partes orgánicas del sistema crece en un medio alejado de su saturación, lo cual supone condiciones favorables para el desarrollo cooperativo del organismo. Por otro lado, una de las discusiones centrales de la biología moderna sobre los procesos evolutivos [42], recae en definir sobre qué nivel o niveles orgánicos actúa la selección natural guiando la evolución de la vida. Aunque la importancia de esta problemática requiere un desarrollo detallado, nosotros en el presente trabajo nos limitamos a comentar que nuestra formulación permite comprender la evolución de cooperación hasta el nivel orgánico más complejo con capacidad reproductiva, ya que en los niveles inferiores de complejidad la cooperación siempre es favorecida por la selección natural, porque al incrementar la cooperación entre las partes de un organismo reproductivo aumenta su probabilidad de dejar descendencia. Es importante notar que la selección natural no deja de actuar sobre los niveles de menor complejidad, ya que esto es lo que conduce a los organismos reproductivos a su muerte. Además, estudiar la problemática cooperativa sobre cualquier nivel orgánico es de interés para comprender como estos organismos surgen y persisten temporalmente. Por otra parte, en la representación elemental de la figura 2.2 hemos considerado que el organismo presenta reproducción asexual sin mutaciones a lo largo de este proceso, ya que la progenie es idéntica a su progenitor. En particular, dado que parte de las diferencias entre un organismo y su descendencia ocurren por las diferencias entre los medios en

el que cada uno se desarrolla, en esta representación asumimos que el medio en el que se desarrollan los individuos es siempre el mismo. Así como la variabilidad del medio debe ser introducido, otras consideraciones como la forma en que evolucionan la interacciones entre individuos o las implicaciones filosóficas de esta formulación sobre nuestra concepción de la sociedad humana, también deben desarrollarse en profundidad con la intención de consolidar la importancia que nuestra teoría presenta. Nosotros por razones de tiempo dejamos esto para futuros trabajos. Sin embargo, creemos de importancia notar que así como la reproducción es solución natural al problema de la cooperación, ésta también permite comprender como puede la vida evolucionar por selección natural incrementando su complejidad, ya que como hemos mostrado cooperación y vida son en cierto sentido un mismo elemento. Además, es interesante notar que la reproducción en sí misma supone un acto cooperativo, ya que el organismo que se reproduce deja parte de sí para dar existencia al nuevo organismo. Este tipo de acto cooperativo tiene su evolución asegurada, ya que solo aquellos individuos que se reproducen evolucionan. En este sentido, la reproducción puede interpretarse como el primer acto cooperativo a partir del cual los demás actos cooperativos pueden evolucionar, al menos temporalmente.

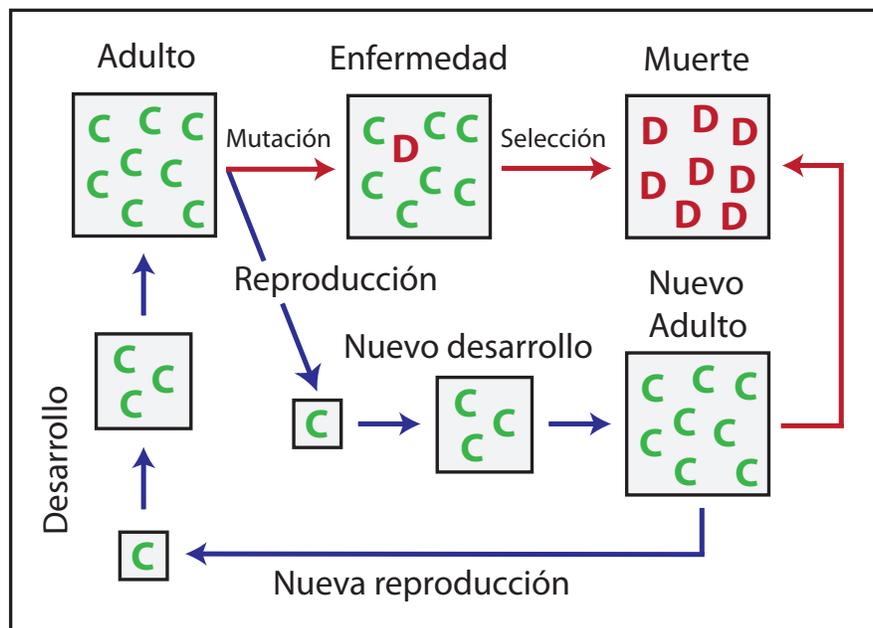


Figura 2.2: Solución natural del problema de la cooperación.



## Capítulo 3

# El problema de la cooperación en redes complejas

Años antes del comienzo del tercer milenio, se descubrió que diversos sistemas actuales exhiben estructuras topológicas previamente desconocidas que pueden condicionar significativamente la dinámica del sistema. Además, sorprendentemente estas redes complejas presentan cierta universalidad estructural a pesar de que la naturaleza de sus partes e interacciones puede ser muy diferente. Estos elementos de interés para la investigación, motivaron una gran cantidad de trabajo en busca de comprender las características estructurales y funcionales de estos sistemas, mostrando significativos avances en nuestra comprensión de la naturaleza de estos sistemas, y prometiendo futuros hallazgos de importancia. Paralelamente a estas investigaciones y como vimos en el capítulo anterior, las limitaciones espaciales introducidas al problema de la cooperación mediante redes regulares dejaban al descubierto que la estructura de interacciones de la población puede afectar considerablemente la dinámica resultante. Por lo tanto, el estudio de la problemática cooperativa sobre estas novedosas estructuras complejas mostraba ser terreno fértil para la investigación. En los primeros años del tercer milenio, diferentes estudios comenzaron a mostrar la potencialidad de estas ideas, derivando en una de las ramas más activas en la actualidad dentro de la literatura específica. En este capítulo comenzamos estudiando algunos conceptos elementales de redes complejas. Luego, presentamos resultados de la literatura con relevancia para nuestra investigación. El interés central para el resto del trabajo recae en intentar comprender la evolución de nuestra so-

ciudad buscando desarrollar un modelo biofísico de la misma y, por lo tanto, los estudios que se presentan en este capítulo tienen especial interés ya que las redes complejas son la mejor aproximación de la que disponemos actualmente para representar la estructura de interacciones de nuestra sociedad. En este sentido, los resultados que presentamos y el vocabulario utilizado están orientados hacia nuestra sociedad actual o pasada. Posiblemente, gran parte de los trabajos de la literatura que presentamos en este capítulo han sido desarrollados con similar motivación a la nuestra. Sin embargo, en estos trabajos difícilmente se encuentra palabra alguna que haga referencia a nuestra sociedad, buscando interpretar los resultados en vistas de ella. En particular, los pocos intentos de realizar esto por nuestra parte, solo han encontrado negativas por parte de la comunidad científica específica. En nuestra opinión, esta conducta evidencia la reticencia del ser humano a considerarse como un elemento más de la naturaleza, gobernado por sus leyes o limitaciones. Evidentemente, el camino que resta para alcanzar un modelo biológico y formal satisfactorio de nuestra sociedad es aún extenso. No obstante, en nuestra opinión, solamente haciéndonos cargo de nuestras intenciones y de los resultados que surgen con el vocabulario apropiado, es que algún día lograremos comprender nuestro lugar en la naturaleza desde una perspectiva físico-biológica.

### 3.1. Definiendo la red

Una red o grafo es un conjunto de elementos llamados nodos, donde algunos de ellos están unidos entre sí mediante lazos o conexiones. En el caso más simple y que nosotros consideramos, todos los nodos y conexiones son iguales y sin dirección. Este tipo de red puede definirse mediante una matriz cuadrada  $\mathbf{A}$ , llamada de adyacencia, que posee tantas filas como  $N$  nodos tenga la red, de manera que el elemento  $A_{ij}$  será 1 en caso que los nodos  $i$  y  $j$  estén conectados y 0 en el caso contrario. Para nuestros propósitos, no consideramos que un nodo pueda conectarse consigo mismo y, por lo tanto,  $A_{ii} = 0$  para todo  $i$ . Este tipo de representación abstracta se utiliza para definir la estructura de interacciones o vínculos en sistemas cuyos elementos pueden diferenciarse entre sí, de manera que cada uno pueda ser representado por un nodo. Además, para los propó-

sitos perseguidos, estos elementos deben poder ser aproximados como intrínsecamente equivalentes, de manera que la dinámica resultante de la interacción recíproca entre su naturaleza y la del medio en la que se desarrolla, es independiente del elemento del sistema que se considere. En este sentido, es interesante notar que cuando individuos internamente equivalentes evolucionan dentro de una red compleja, surgen diferencias entre los mismos ya que la estructura topológica de interacciones y los diferentes estados internos que puedan exhibir los nodos, disponen ambientes heterogéneos que permiten su diferenciación. Luego, la red subyacente de un sistema queda establecida definiendo las condiciones bajo las cuales dos nodos se conectan. En este sentido si tomamos, por ejemplo, un diamante como nuestro sistema podemos definir a sus átomos de carbono como los nodos y conectarlos en caso de que sean primeros vecinos, de manera que la red resultante corresponde a su estructura cristalina. En este caso, también podemos definir que dos nodos están conectados en caso que existan fuerzas electromagnéticas independientemente de su intensidad, quedando por lo tanto una red completamente conectada. Como se desprende de este ejemplo, de un mismo sistema es posible definir múltiples redes y, por lo tanto, la de interés depende del problema particular que se considera. Además, en algunas circunstancias resulta particularmente difícil poder establecer la red de interés, ya que definir las conexiones o los nodos puede tener cierto carácter subjetivo como sucede, por ejemplo, si se establece que dos seres humanos están conectados en caso de ser amigos. Sin embargo, como mostramos, existen ciertas consideraciones que permiten superar estos obstáculos, al menos, para el caso de mayor interés en lo que resta del trabajo, es decir la sociedad humana.

## 3.2. Cantidades y definiciones útiles

En esta sección introducimos algunas magnitudes útiles para caracterizar la topología de redes complejas y para establecer un vocabulario frecuente en el resto del trabajo. En primer lugar, se define el grado  $k_i$  del nodo  $i$  como el número de conexiones del mismo. Luego, el grado promedio del sistema está dado por  $\bar{k} = \sum_i k_i / N$ , donde  $N$  es el número de elementos de la red. De esta manera la cantidad de conexiones totales del sistema

es  $\frac{N\bar{k}}{2}$ , la división por dos asegura contar una sola vez cada conexión. Por otro lado, la longitud media  $l$  de la red se define como:

$$l = \frac{1}{\frac{1}{2}N(N+1)} \sum_{i \geq j} d_{ij} \quad (3.1)$$

donde  $d_{ij}$  es la longitud geodésica entre los nodos  $i$  y  $j$ , definida como la cantidad mínima de conexiones necesarias a recorrer para conectar los respectivos elementos. De esta manera, la longitud media  $l$  representa la distancia geodésica media que hay entre dos nodos cualesquiera. Otra cantidad típica, es el clúster  $C$  que mide la cantidad de triángulos formados por conexiones que existen en la red. Nosotros, utilizamos la medida de clúster propuesto por Watts y Strogatz [46] que se define como:

$$C = \frac{1}{N} \sum_{i=0}^N C_i \quad (3.2)$$

donde  $C_i$  es el clúster de cada nodo definido por:

$$C_i = \frac{\text{Número de vecinos conectados entre sí}}{\text{Número máximo de conexiones entre vecinos}} \quad (3.3)$$

Por último, la distribución de grado  $P(k)$  define la probabilidad de que un nodo seleccionado aleatoriamente posea grado  $k$ . Sin embargo, para observar gráficamente esta propiedad del sistema utilizamos la distribución de grado acumulada definida por  $P_a(k) = \int_k^{\infty} P(k)dk$ , debido a que presenta un comportamiento más suave en su cola que facilita su interpretación. Evidentemente existen otras cantidades que permiten definir aspectos topológicos [43–45] de las redes como pueden ser correlaciones de grado, jerarquía o comunidades. Aunque estas cantidades son de importancia para comprender apropiadamente la topología de la red, nosotros nos limitamos a las previamente definidas. De todas maneras, es importante señalar que hemos comprobado que las conclusiones alcanzadas quedan inalteradas por este tipo de consideración.

### 3.3. Redes sociales

Como se comentó anteriormente, la estructura cristalina de un sólido puede definirse mediante una red. Sin embargo, este tipo de estructura no pertenece a las que en la literatura científica se conocen como redes complejas y que tanto interés generan en la actualidad. Aunque las mismas carecen de una definición formal que permita diferenciarlas con rigurosidad, puede decirse que son aquellas cuya estructura topológica no puede caracterizarse mediante una red regular o aleatoria. Esta última puede definirse como la formada por un conjunto de  $N$  nodos conectados entre sí con probabilidad  $0 \leq p \leq 1$ . El que las propiedades topológicas de las redes complejas se diferencian de las aleatorias o regulares es de gran importancia, ya que muestra que las mismas contienen información no-trivial del sistema. Debido al rápido desarrollo informático de las últimas décadas ha sido posible caracterizar topológicamente varias redes complejas reales. Como ejemplo se encuentra la red de coautores, donde los nodos son autores científicos que están conectados entre sí en caso de haber realizado una publicación en conjunto. No obstante, aunque todas las redes que han podido ser caracterizadas son de interés, nos limitamos a este ejemplo invitando a los lectores que amplíen esta información considerando las referencias [43–45]. Nuestro interés recae principalmente sobre las redes sociales, donde los nodos son personas. Es interesante notar que aquellas que han podido ser caracterizadas presentan ciertas propiedades topológicas comunes independientemente de cómo se definan los vínculos. Algunas de éstas son baja longitud media, alto clúster y una heterogeneidad de grado ampliamente superior a la propia de una red aleatoria equivalente, es decir que posee el mismo número de nodos y conexiones. Esta última propiedad se hace evidente cuando el sistema es lo suficientemente grande, ya que la distribución de grado es una propiedad estadística que requiere de suficientes elementos para caracterizarse apropiadamente. Esta cierta universalidad de las redes sociales es de interés porque nos permite inferir, en caso que la red particular de nuestro interés sea desconocida, que la misma al menos posee estas propiedades. Luego, si las conclusiones a las que se llega con alguna modelización de interés, son válidas para todo el espectro de posibles redes, entonces lo son para la red que desconocemos.

### 3.4. Redes mundo pequeño

El concepto de mundo pequeño surgió como consecuencia de una investigación publicada por Milgram en 1967 donde mostró experimentalmente que una longitud media igual a seis para la sociedad de Estados Unidos es una buena aproximación. Aunque esta investigación generó cierta controversia acerca de la precisión del método experimental empleado, no dejó dudas de que la longitud media  $l$  de la sociedad humana es pequeña respecto del número de habitantes, surgiendo de esta manera el uso del término mundo pequeño en el ámbito académico. Sin embargo, en la actualidad y en el contexto de las redes complejas, este término no solo se emplea para denotar que la red en consideración posee una baja longitud media sino que también un alto clúster respecto al de la red aleatoria equivalente. Esto surgió a partir de una publicación seminal realizada por Watts y Strogatz [46] en 1998 donde mostraron que varias redes complejas reales presentan estas propiedades conjuntamente.

Para poder explicar la presencia de ambas características simultáneamente en sistemas reales desarrollaron un modelo muy simple que consiste en interpolar redes ordenadas con su aleatoria equivalente. Partiendo de una red ordenada donde los nodos se disponen equidistantemente sobre una circunferencia de manera que cada uno posee la misma cantidad  $K$  (par y mayor a dos) de conexiones con sus vecinos geoméricamente más cercanos. Dada la naturaleza con la que esta red es construida, la misma posee un alto clúster y una longitud media máxima. Luego se define el parámetro de orden  $P$ , como la probabilidad de que uno de los extremos de cada conexión sea reconectado con un nodo elegido de manera aleatoria pero evitando dobles conexiones. De esta manera, cuando  $P = 0$  la red resultante es completamente ordenada y cuando  $P = 1$  la red adquiere una topología completamente aleatoria cuyo clúster y longitud media son bajos. Sin embargo, para ciertos valores intermedios de  $P$  la red conserva gran parte de los triángulos presentes en la red inicial y, por lo tanto, un alto clúster. Al mismo tiempo las reconexiones aleatorias que se han realizado permiten una reducción sustancial de la longitud media de la red por la formación de *atajos* dentro de la misma. Para tener una imagen más nítida del comportamiento del modelo con el parámetro de orden  $P$ ,

en la figura 3.1 se muestra la longitud media  $l$  y del clúster  $C$  en función de  $P$ , donde los valores han sido normalizados con los respectivos para  $P = 0$ .

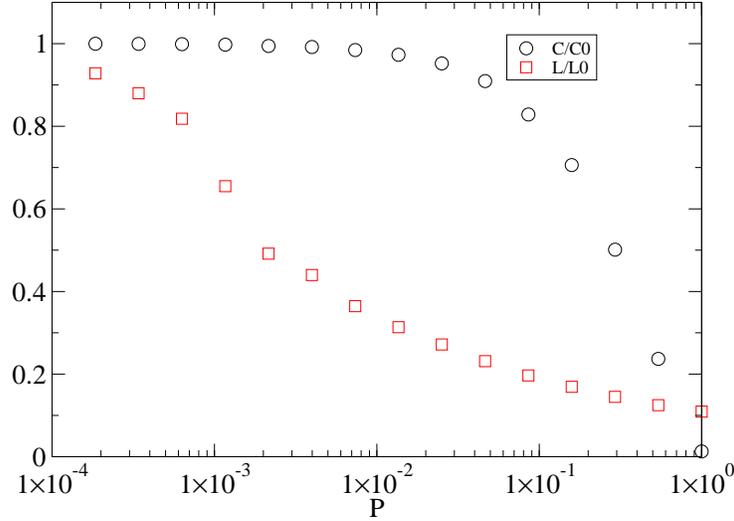


Figura 3.1: Longitud media  $L$  y clúster  $C$  normalizados con los valores iniciales  $L_0$  y  $C_0$  en función del parametro de orden  $P$ . Con  $N = 1000$ ,  $K = 10$ , cada valor fue promediado sobre 20 realizaciones.

Como ya se comentó anteriormente, una de las características típicas de las redes sociales es la presencia de heterogeneidades de grado que son superiores a la propia de la red aleatoria equivalente, donde esta última posee una distribución de grado que converge a la de Poisson en el límite termodinámico  $N \rightarrow \infty$ . Sin embargo, las redes mundo pequeño obtenidas mediante el modelo aumentan la heterogeneidad de grado con  $P$ , desde una distribución de grado deltiforme cuando  $P = 0$  a la de una red aleatoria para  $P = 1$ . Por lo tanto, el modelo solo genera heterogeneidades de grado menores o iguales a la distribución de Poisson, que son insuficientes para describir apropiadamente las observadas en redes sociales. En la siguiente sección presentamos un modelo de gran relevancia en la literatura científica que permite obtener redes con distribuciones de grado acordes con varias observadas.

### 3.5. Redes libres de escala

En 1999, Barabási y Albert publicaron un trabajo [47] mostrando que varias redes complejas reales, como la de actores, presentan distribuciones de grado gobernadas por una ley de potencias  $P(k) \sim k^{-\gamma}$  donde  $2 < \gamma \leq 3$ . Este tipo de redes se las conoce como libres de escala debido a las propiedades invariantes de escala de las leyes de potencias. Es interesante notar que cuando  $\gamma$  se encuentra entre sus valores típicos, es posible definir el grado medio de la distribución pero no así su desviación estándar. Por lo tanto, este tipo de red presenta pronunciadas heterogeneidades de grado entre sus elementos que crecen sin límite cuando el tamaño del sistema aumenta. En la misma publicación, se presentó un modelo (Modelo Barabási Albert, MBA) que permite la generación de redes con este tipo de distribución de grado mediante la consideración de dos simples elementos, *i.e.* el sistema crece mediante la incorporación de nodos que se conectan al sistema de manera selectiva. Esto último indica que los nuevos individuos, en lugar de conectarse aleatoriamente con nodos preexistentes, tienen predilección de hacerlo con aquellos que mayor número de conexiones poseen. En particular, a este mecanismo lo llamaron conexión preferencial y lo definieron matemáticamente considerando que la probabilidad  $\Pi(k_i)$  de que el nuevo nodo se conecte con uno  $j$  es proporcional a su grado  $k_j$ , de manera que  $\Pi(k_i) = k_i / \sum_j k_j$ . Básicamente el modelo parte de  $N_0 = L$  nodos completamente conectados y crece mediante la incorporación de nodos que introducen simultáneamente  $L$  conexiones, las cuales se realizan de manera preferencial con nodos preexistentes evitando conexiones dobles. Puede mostrarse que este mecanismo genera redes libres de escala con  $\gamma \approx 2,9$  en el límite termodinámico  $N \rightarrow \infty$ .

En la fig. 3.2 se muestran distribuciones de grado acumuladas emergentes de este modelo para diferentes valores de  $L$ . Como se observa, gracias a la doble escala logarítmica utilizada, las distribuciones de grado presentan un comportamiento libre de escala hasta cierto valor  $k_c$  a partir del cual la probabilidad decae rápidamente con  $k$ . Esto último se debe a un efecto de tamaño finito ya que puede mostrarse que  $k_c$  aumenta con  $N$ . Es importante destacar que el exponente de estas distribuciones es  $s \approx 1,9$  donde  $s = \gamma - 1$ . Por último, es interesante notar que si alguno de los dos elementos introducidos en MBA

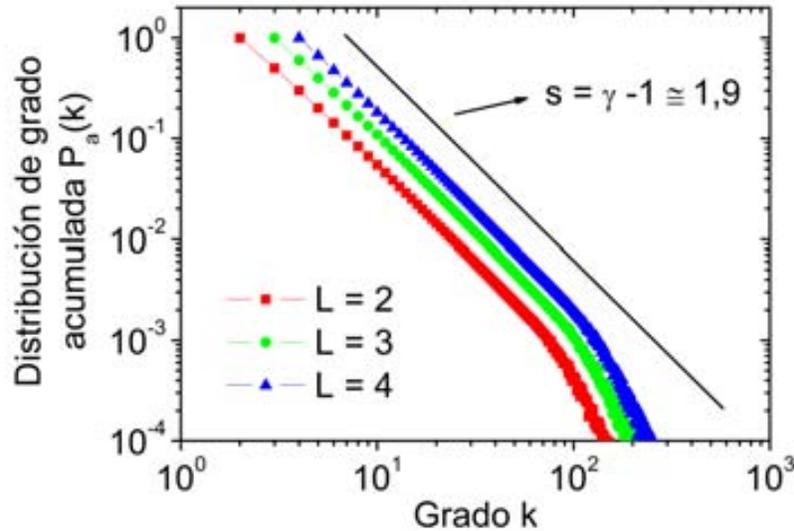


Figura 3.2: Distribución de grado acumulada para diferentes valores de  $L$  en escala log-log. Estas fueron obtenidas promediando sobre 100 realizaciones cuando el sistemas que alcanzó  $N = 10^5$  nodos.

no se considera, ya sea el crecimiento o la conexión preferencial, la red emergente pierde su distribución de grado libre de escala. Por un lado, si se considera  $N$  constante, la distribución de grado tiene un comportamiento no-estacionario que deriva en un sistema completamente conectado luego de aproximadamente  $N^2$  pasos. Por otro lado, si se considera el crecimiento pero no la conexión preferencial, es decir que las conexiones de los nuevos nodos se conectan con nodos preexistentes elegidos de manera aleatoria, entonces el sistema adquiere una distribución de grado que decae exponencialmente.

### 3.6. El problema de la cooperación en redes complejas

Tras haber presentado brevemente las redes complejas, introducimos algunas investigaciones [48–90] que estudian el problema de la cooperación considerando la red compleja subyacente del sistema como elemento fundamental del mismo. Estas redes tienen gran importancia en la comprensión de nuestra sociedad, ya que ésta evoluciona inmersa en redes complejas de interacción. Por esto, en lo que resta del trabajo interpretamos las

reproducciones como culturales con la intención, dentro de lo posible, de relacionar los resultados con nuestra sociedad. Evidentemente, los modelos que presentamos tanto de la literatura como propios no intentan modelar nuestra sociedad en su totalidad, ya que asumimos que nuestro desconocimiento de nosotros mismos es demasiado grande como para alcanzar dicho objetivo. Sin embargo, en el camino de este trabajo surgen elementos, principalmente relacionados con las desigualdades sociales, que consideramos de significativo interés, ya sea porque tienen su paralelo en nuestra sociedad o porque invitan a la reflexión sobre la imagen que parte de la ciencia y, por lo tanto, parte de nosotros mismos tenemos de la misma.

Teniendo en cuenta la ubicua presencia de heterogeneidades de grado en sistemas actuales ampliamente superiores a las propias de su red aleatoria equivalente, Santos y Pacheco [49] estudiaron en 2005 el problema de la cooperación considerando una estructura de interacciones libre de escala determinada por MBA. En este estudio se asume un sistema suficientemente grande para asegurar el correcto desarrollo de la distribución de grado. Luego se deja evolucionar el sistema a partir de una condición inicial donde los individuos adoptan cooperación o no-cooperación con igual probabilidad, con la intención de no favorecer a ninguna estrategia a priori. En el proceso evolutivo los individuos actualizan sus estrategias siguiendo la dinámica análoga del replicador para poblaciones finitas (ver apéndice al final del capítulo). De esta manera, mostraron que al incrementarse las heterogeneidades de grado del sistema disminuyen las condiciones necesarias para la evolución de la cooperación independientemente del juego que se considere. Este trabajo pionero motivó a una serie de publicaciones posteriores que consideran otras propiedades topológicas de interés, como puede ser alto clúster [51, 53, 54], comunidades [55, 56] o correlaciones de grado [57, 58]. Aunque éstas muestran que los detalles topológicos del sistema afectan la dinámica resultante del sistema nosotros no entramos en detalles, ya que su importancia ha mostrado ser menor que la propia de las heterogeneidades de grado.

Por otro lado, también surgieron trabajos [73, 74] que limitan la potencialidad de las heterogeneidades de grado para la evolución de cooperación. En el modelo original, estas heterogeneidades generan grandes desigualdades entre los rendimientos de los in-

dividuos, de manera que el éxito promedio de los mismos aumenta con su conectividad. Sin embargo, cuando se reduce la potencialidad de incrementar el rendimiento de los individuos por hacerlo su conectividad, se deterioran continuamente las condiciones para la evolución de cooperación. En particular, cuando el sistema presenta rendimientos que decrecen con el grado, las condiciones para que evolucione la cooperación en el dilema del prisionero, no difieren significativamente de las propias de considerar una red aleatoria equivalente [73]. Por lo tanto, no son las heterogeneidades de grado en sí las que favorecen significativamente a la cooperación, sino cuando éstas potencian las desigualdades de rendimiento en igual sentido. En economías de libre mercado el rendimiento de los individuos aumenta con su conectividad (ver capítulo próximo) y, por lo tanto, esta conclusión trasladada directamente sobre nuestra sociedad tiene implicaciones tan significativas como controversiales, ya que sugiere que las enormes desigualdades sociales existentes favorecen la subsistencia de nuestra sociedad como organismo. Por otro lado, también ha sido mostrado que los hubs [71], es decir los individuos más conectados, son los que en gran medida determinan la dinámica resultante del sistema. Por lo tanto, estos resultados no solo pueden interpretarse para justificar la necesidad de enormes desigualdades sociales, sino que también tienen implicaciones en las responsabilidades que cada individuo asume para con el sistema, ya que gran parte de las consecuencias dependen del comportamiento de un pequeño grupo de individuos altamente conectados, como si el destino de la humanidad dependiese de la moral de un puñado de personas, dejando al resto como simples títeres del destino cuya moral tiene poca importancia. Es de interés notar que existen trabajos [75, 76] donde se introducen consideraciones que permiten mostrar la evolución de cooperación sin que los hubs determinen la dinámica del sistema, ya sea porque el sistema continúa cooperando a pesar de que estos no cooperen, o porque restringe progresivamente la acumulación de riquezas por encima de cierto valor del grado de los individuos. Esto último además muestra la posibilidad de reducir las desigualdades sociales sin perjuicios para la vida del organismo social. Nosotros, en capítulos próximos realizamos consideraciones en este sentido, que muestran que las grandes desigualdades sociales son innecesarias. Además, mostramos los beneficios que puede tener, para la continuidad de la sociedad y la calidad de vida de sus partes,

una distribución más igualitaria a la que exhiben las sociedades capitalistas actuales. Además, mostramos que todos los individuos del sistema y su comportamiento son de importancia en la dinámica resultante y, por lo tanto, todos estamos implicados sobre lo que pueda ocurrir en nuestra sociedad.

Paralelamente a los trabajos previamente introducidos, Ohtsuki *et. al.* en 2006 [52] estudiaron el problema sobre redes asumiendo una condición inicial de un solo cooperador en lugar de la mitad de la población en promedio. De esta manera, mostraron que para que la cooperación pueda ser favorecida en el dilema del prisionero por selección natural es necesario  $b/c > \bar{k}$ , independientemente de la topología de la red. Aunque en este estudio se consideraron reglas de actualización diferentes a la previamente considerada, la conclusión principal que se deriva puede extenderse a ese caso ya que presenta un comportamiento similar [51]. Por lo tanto, las condiciones para que la cooperación evolucione empeoran significativamente con el grado medio del sistema. En nuestra opinión este es un punto de gran debilidad considerando que las redes biológicas (incluyendo las sociales) caracterizadas experimentalmente alcanzan grados medios de varias decenas. Por último es interesante notar que un resultado similar ha sido obtenido considerando la selección de parentesco en redes [82].

### 3.7. Respuesta inconclusa

A partir de lo expuesto a lo largo del trabajo sobre el problema de la cooperación considerando la estructura subyacente de interacciones, ya sea por limitaciones espaciales o por considerar redes complejas, podemos afirmar que muestra tener un efecto significativo sobre la dinámica cooperativa del sistema. En particular, el acceso limitado a la información del sistema por parte de los individuos ha mostrado ser un elemento de importancia. Por otro lado, cuando las heterogeneidades de grado incrementan las desigualdades de rendimiento en igual sentido, aunque sea hasta cierta conectividad [75], se reducen las condiciones necesarias para la evolución de la cooperación. Además, existen estudios que afirman [38] que aumentar el clúster promedio del sistema tiene un efecto favorable significativo para la evolución de cooperación. Sin embargo, estos re-

sultados encuentran limitaciones insuperables que no permiten explicar completamente la existencia de nuestra sociedad. En particular, las consideraciones espaciales permiten resolver la problemática para un amplio rango de los parámetros del dilema del prisionero, cuando la regla de actualización es la reproducción determinista del mejor, pero son poco significativas cuando la actualización de las estrategias es estocástica y se consideran cambios espontáneos de estrategia. Luego, la cooperación evoluciona para valores aceptables de cociente beneficio-coste  $r$  solo cuando el grado medio del sistema es pequeño. Además, las modelizaciones previamente introducidas pierden rápidamente su potencialidad a medida que el sistema en consideración reduce su tamaño y, por lo tanto, son insuficientes para comprender los orígenes evolutivos de sociedades humanas. Por último, las condiciones para que la cooperación evolucione dependen fuertemente de la distribución inicial de cooperadores y no-cooperadores dentro del sistema [71]. De esta manera y aunque estas investigaciones han dado pasos de importancia en dirección a una mejor comprensión de nuestra sociedad, a partir de ellas no es posible elaborar una explicación adecuada que permita comprender su existencia. Esto ha motivado diversas investigaciones que introducen nuevas consideraciones. En la siguiente sección presentamos aquellas con mayor relevancia en la literatura y nuestra investigación.

### 3.8. Coevolución y otras posibilidades

En los trabajos previamente expuestos se considera que las conexiones de interacción son estáticas. No obstante, nuestra sociedad exhibe plasticidad de manera que la estructura de interacciones evoluciona en el tiempo, ya sea por la formación de nuevas conexiones o la ruptura de preexistentes. Entonces, resulta natural considerar que parte de este proceso está relacionado con las estrategias y resultado del juego subyacente, ya que es de esperar que los individuos presenten una tendencia a romper lazos perjudiciales y formar o fortalecer los favorables. De esta manera, es de esperar que las estrategias y la estructura topológica coevolucionen correlacionadamente. Teniendo esto en cuenta, en 2001 Zimmermann *et. al.* [59] realizaron un sorprendentemente pionero trabajo donde mostraron que este tipo de consideración tiene gran potencialidad para comprender la

evolución de cooperación. Aunque este tipo de idea tardó en madurar dentro del ámbito científico, en la actualidad es una de las líneas de investigación sobre cooperación con mayor actividad [60–64, 66, 67]. Por otro lado, también han sido realizadas otras consideraciones como individuos que pueden distinguir a sus oponentes [68–70], redes múltiples [77], diferentes reglas de actualización de estrategias [88–91], que también han mostrado favorecer la evolución de cooperación. Nosotros, a menos que la naturaleza que se intenta modelizar así lo requiera, no consideramos estos elementos. En particular, nuestra modelización de la problemática que introducimos a partir del capítulo próximo, no considera la coevolución entre la estructura del sistema y la estrategia de los individuos. Las capacidades humanas para construir conocimiento son limitadas. En este sentido, si se desea desarrollar un conocimiento que alcance la mayor amplitud posible, es necesario optimizar nuestra capacidad de análisis avanzando con la mayor simpleza posible, utilizando la mínima cantidad de recursos. Sin embargo, es interesante notar que estas simplificaciones no suponen pérdida de generalidad, ya que los elementos que no consideramos han mostrado favorecer la evolución de nuestra sociedad.

### **3.9. Considerando que la sociedad es un organismo**

En el capítulo anterior hemos presentado nuestra interpretación de la cooperación en la naturaleza. A partir de ésta hemos mostrado que un conjunto de cooperadores es la primera aproximación teórica de un organismo vivo, que muere cuando la cooperación entre sus partes deja de existir. En este sentido, es interesante notar que los sistemas actuales cooperativos se caracterizan por tener un alto nivel de cooperación desde el momento de su concepción y hasta poco antes de su muerte. Sin embargo, en la literatura que considera el problema cooperativo en redes complejas, se asume una condición inicial donde una fracción significativamente inferior a 1 es cooperadora. En particular, lo más usual es considerar que la mitad de la población en promedio es inicialmente cooperadora. Bajo nuestra interpretación de la cooperación en la naturaleza, esta condición puede entenderse, en algún sentido, como si el sistema se encuentra mitad vivo y mitad muerto. Lo cual evidentemente desfavorece a la cooperación ya que confiere gran

explotabilidad inicial a los no-cooperadores. Por lo tanto, no resulta sorprendente que la cooperación encuentre dificultades para evolucionar a partir de esta condición inicial. Entoces surge naturalmente preguntar, ¿cuál es la condición inicial apropiada? Si el sistema inicial ya posee varios individuos, entonces una condición inicial completamente cooperadora es una alternativa con mayor sentido a la usualmente considerada. Pero, ¿cómo ha evolucionado esta condición inicial? Evidentemente, esto ha ocurrido en el proceso de desarrollo del organismo y, por lo tanto, debe ser tenido en cuenta para la correcta comprensión de la naturaleza de nuestra sociedad. En los capítulos siguientes presentamos nuestra modelización que intenta explicar la existencia de nuestra sociedad a partir de consideraciones biológicas y generales de nuestra especie.

### 3.10. Apéndice: Dinámica análoga del replicador para poblaciones finitas

En cada generación, todos los pares de individuos  $i$  y  $j$  directamente conectados se enfrentan en una ronda del juego, de manera que el rendimiento  $R_i$  del individuo  $i$  queda definido por el acumulado de las interacciones con sus  $k_i$  vecinos. Posteriormente, cada nodo  $i$  actualiza su estrategia comparando su rendimiento con el de un vecino  $j$  seleccionado aleatoriamente. En caso que  $P_j > P_i$ , el individuo  $i$  toma la estrategia de  $j$  con probabilidad  $(P_j - P_i)/(Dk_{>})$ , donde  $k_{>} = \max(k_i, k_j)$  y  $D = \max(T, R) - \min(S, P)$  aseguran la correcta normalización. Por otro lado, si  $P_i > P_j$  entonces  $i$  mantiene su estrategia. Es interesante notar que bajo esta definición todos los individuos actualizan sus estrategias simultáneamente. Este tipo de actualización se denomina síncrona, en oposición a la asíncrona donde los individuos actualizan sus estrategias en diferentes tiempos. Sin embargo, los resultados que se consideran a lo largo del trabajo son equivalentes para nuestros propósitos independientemente del tipo de actualización que se considera. Por otro lado, existe una variante ampliamente empleada en la literatura donde la probabilidad  $w_{j \rightarrow i}$  de que el individuo  $i$  adopte la estrategia del individuo  $j$  está determinada por la función de Fermi de manera que [92]:

$$w_{j \rightarrow i} = \frac{1}{1 + e^{-\beta(P_j - P_i)}}. \quad (3.4)$$

El parámetro  $\beta$  (que corresponde al inverso de la temperatura en física estadística) controla la intensidad de selección natural. Cuando  $\beta$  es pequeño (alta temperatura) la selección es casi neutral, mientras que para  $\beta$  grande (baja temperatura) la selección puede ser arbitrariamente fuerte. Cuando decrece la intensidad de selección  $\beta$ , la probabilidad de imitación de una estrategia ventajosa en la población decrece desde 1 a 1/2 volviendo la selección neutra. Es remarcable que esta regla de actualización permite al nodo  $i$  tomar la estrategia de  $j$  incluso cuando  $P_i > P_j$ . Esto es de importancia debido a que introduce la posibilidad de errores en la decisión de los individuos. Sin embargo, esta regla suele presentar resultados cualitativamente equivalentes a la anterior [93].

## Capítulo 4

# Modelos y consideraciones generales

A lo largo del trabajo hemos introducido diversos elementos que permiten comprender la evolución temporal de la cooperación. En particular, conocer la identidad de los individuos con los que se interactúa, que los encuentros entre organismos con memoria se repitan con cierta probabilidad en el futuro, conocer la reputación cooperativa de aquellos con los que se interacciona, considerar la coevolución de la estructura del sistema con las estrategias, la posibilidad de que los individuos puedan diferenciar a sus oponentes y castigar los actos no cooperativos, muestran ser elementos que favorecen la evolución de cooperación. Además, en la literatura pueden encontrarse otras posibilidades que dan lugar a la cooperación, como el surgimiento de agentes destructivos [95]. Estos elementos son de importancia en la comprensión de nuestra naturaleza social ya que se presentan en nuestra realidad cotidiana. En particular, es posible combinarlos complementariamente para comprender gran parte de la naturaleza presente en nuestra sociedad contemporánea. Sin embargo, estos elementos asumen condiciones particulares que no permiten comprender la evolución de nuestra sociedad a partir de elementos generales de nuestra naturaleza, como la capacidad de aprendizaje. En este sentido, las redes complejas de interacción que presentan propiedades topológicas macroscópicas generales de nuestra naturaleza social, han mostrado ser de importancia. No obstante, presentan dos limitaciones. Primero, la naturaleza macroscópica de estas topologías no permiten comprender los orígenes evolutivos de sociedades humanas. Segundo, las condiciones necesarias para la evolución de cooperación son demasiado elevadas para justificar por completo la base cooperativa sobre la que se ha construido nuestra sociedad. Afortunadamente, estas mo-

delizaciones asumen ciertas condiciones inexistentes en toda sociedad humana, invitando a realizar nuevas consideraciones. En particular, las sociedades humanas no surgen espontáneamente desarrolladas sino que se forman mediante un proceso de crecimiento a partir de pocos individuos. Además, la naturaleza viva de estos sistemas exige que una elevada fracción de la población sea cooperadora en todas sus etapas, en comparación con las condiciones iniciales usualmente asumidas en la literatura. Por lo tanto, estos elementos generales de los organismos sociales-humanos deben ser tenidos en cuenta para la correcta comprensión de nuestra naturaleza. En lo que sigue, presentamos un modelo mínimo que permite considerar la evolución de las estrategias de los individuos al tiempo que el sistema crece. En el capítulo próximo, aplicamos esta modelización considerando diferentes mecanismos de crecimiento y reglas de imitación para mostrar condiciones generales que permiten explicar el origen evolutivo de nuestra sociedad. En el capítulo 6 superamos la segunda limitación presente en modelizaciones previas, teniendo en cuenta que nuestro comportamiento es influenciado por el de todas las personas con las que interactuamos. De esta manera, en lo que resta del trabajo presentamos una solución al problema de la cooperación para la sociedad humana. Evidentemente la gran diversidad de posibilidades presente en nuestra sociedad actual no puede ser capturada completamente por esta modelización. Sin embargo, a partir de simples elementos generales de nuestra naturaleza justificamos lo que consideramos el cimiento sobre el que las demás posibilidades han surgido, esto es, una estructura de cooperadores de cualquier tamaño y topología posible. De esta manera, nuestra modelización ofrece una primera aproximación a nuestra sociedad mostrando por delante un amplio e inmediato camino por el que construir mejores aproximaciones. En este sentido, es importante notar que los elementos particulares enunciados previamente pueden introducirse en esta modelización sin que nuestra conclusión se vea afectada, ya que las mismas han mostrado favorecer a la cooperación. No obstante, nuestra modelización al igual que cualquier otra conocida, no permite la evolución indefinida de la cooperación, ya que siempre existen condiciones particulares o elementos no considerados que pueden derivar en la muerte del sistema. Por lo tanto, estamos obligados a concluir que la continuidad de nuestra naturaleza social más allá de esta limitación inherente de la vida, depende de que el sistema logre

su reproducción. Por otro lado, en este capítulo introducimos diversos modelos para la generación de redes que son de utilidad para el desarrollo de los capítulos restantes. Además, presentamos consideraciones de importancia en la comprensión de el origen de desigualdades sociales.

## 4.1. Modelizando el problema en sistemas crecientes

En nuestra representación cada individuo es un nodo de una red compleja. Nosotros aproximamos a los nodos como intrínsecamente iguales y las conexiones sin dirección y con igual peso. En lo que resta, solamente estudiamos el dilema del prisionero con parametrización  $T = b$ ,  $R = b - c$ ,  $P = 0$ ,  $S = -c$  y considerando un parámetro de control definido por el cociente beneficio-coste  $r = b/c$ . Sin embargo, nuestras conclusiones pueden extenderse a cualquier juego definido en el capítulo 2 así como a los juegos de bien público considerados en [15]. Tras una ronda del juego por cada conexión, el rendimiento  $R_i$  del individuo  $i$  queda definido de la siguiente manera. Si  $i$  es un cooperador obtiene un rendimiento  $R_i = k_i^c b - k_i c$ , donde  $k_i$  es el grado de  $i$  y  $k_i^c$  el número de vecinos cooperadores. Cuando  $i$  es un no-cooperador conectado a  $k_i^c$  cooperadores, obtiene un rendimiento  $R_i = k_i^c b$ . Por simplicidad, consideramos que los individuos no emplean memoria en lo que respecta a su comportamiento cooperativo o no-cooperativo. No obstante, esto no supone una limitación ya que este elemento ha mostrado favorecer a la cooperación [29]. Además, todas las estrategias son actualizadas de manera simultánea (actualización síncrona) siguiendo una regla que es especificada oportunamente. Es importante aclarar que a una actualización completa del sistema la denominamos generación. Las conclusiones que se alcanzan a lo largo del trabajo no son alteradas si se considera una actualización asíncrona. Por último, las reproducciones de estrategia son del tipo cultural y, por lo tanto, los individuos poseen capacidad de aprendizaje.

Se asume que el sistema crece exponencialmente mediante la incorporación de nuevos individuos. Éstos son inicialmente no-cooperadores con la intención de simular las peores condiciones que el organismo debe resistir. A menos que se establezca otra cosa, no se considera la relación genética entre individuos y, por lo tanto, pueden provenir

de la reproducción de individuos preexistentes o por migración. Además, por simplicidad, no se considera la eliminación de nodos pero, como luego se muestra, esto puede considerarse sin modificar las conclusiones. Entre dos generaciones el sistema crece durante un tiempo  $\Delta t$ . Considerando que el sistema realiza una actualización de estrategia en el tiempo  $t$ , la próxima es realizada cuando el sistema alcanza un tamaño  $N(t_0 + \Delta t) = N(t_0)e^{a\Delta t} = N(t_0)(1 + n)$ , donde  $a$  es la tasa a la cual se incorporan nuevos individuos al sistema. De esta manera, entre dos generaciones sucesivas el sistema crece una fracción  $n$ . Es destacable que cualquier otra forma de crecimiento más lenta que exponencial no modifica las conclusiones alcanzadas. En esta situación, se espera un valor menor de  $n$  que el propio de un crecimiento exponencial y, como luego se muestra, está cubierto por los resultados. Por otro lado, consideramos que los individuos pueden cambiar de estrategia de dos maneras, por imitación o aprendizaje siguiendo la regla considerada, o mediante mutación simple caracterizada por un cambio espontáneo de estrategia. Para tener esto en cuenta, se define  $P_m$  como la probabilidad de que un individuo efectúe una mutación simple entre dos generaciones.

Es importante notar que para determinar el valor  $n$  de sociedades humanas reales, es necesario conocer  $a$  y el tiempo  $\Delta t$  entre generaciones ya que  $n \simeq a\Delta t$ , para esto hemos asumido que  $n$  es pequeño. Nosotros no especificamos estos valores ya que no disponemos de información acerca de los valores que  $\Delta t$  puede tomar. Sin embargo, si consideramos que la población aumenta en 100 individuos por año por cada 1000 habitantes, con que las actualizaciones ocurran en promedio cada un 1 año o menos, entonces quedan contenidos por los resultados. Es interesante notar que el valor de  $a$  considerado corresponde a aproximadamente el doble de la tasa de natalidad máxima observada en sociedades humanas actuales. Además, el tiempo máximo de actualización calculado corresponde al que debe presentar en promedio el individuo adulto. Como se muestra en el capítulo próximo, cuando el individuo no es adulto esta condición puede relajarse a considerar que los individuos no requieren actualizar su estrategia hasta casi llegada su edad adulta. Considerando todo lo anterior es posible notar que la condición de un año como máximo puede extenderse a varios años sin dificultad. Por lo tanto, el modelo es robusto a los valores que  $\Delta t$  y  $a$  pueda presentar en sociedades

humanas actuales o del pasado. Por último, es de gran importancia notar que el proceso de crecimiento del sistema ha sido tenido en cuenta dentro del problema de la cooperación como mecanismo para introducir reglas coevolutivas [66].

## 4.2. Consideraciones sobre los recursos

La modelización recién presentada asume que el medio en el que se desarrolla la población es siempre abundante en recursos necesarios para la vida humana, ya que la población siempre puede crecer en número. Bajo esta condición, la tragedia de los comunes no es posible y, por lo tanto, supone condiciones favorables para la evolución de la cooperación. Evidentemente, esta condición no necesariamente ha sido siempre satisfecha por los grupos humanos que han logrado evolucionar hasta la actualidad, ya que algunos deben haber sufrido épocas de escasos recursos. Sin embargo, esta dificultad puede superarse teniendo en cuenta que la población alcanza esta condición siendo cooperadora. Bajo este supuesto, mientras que entre la población no surjan individuos que no-cooperan sobreexplotando eficientemente los escasos recursos de los que dispone la población, lo cual deriva en la tragedia de los comunes y la lucha por la supervivencia, la cooperación de la que depende la integridad social no se encuentra comprometida. Así, la continuidad de la sociedad en consideración depende de que la condición de escasos recursos no se prolongue o acentúe demasiado. En estos casos, la evolución de mecanismos complementarios, como el castigo a diferentes formas de no-cooperación pueden adquirir relevancia considerable. No obstante, dejamos el análisis de la incorporación de estos mecanismos complementarios a la modelización para investigaciones futuras, limitándonos a suponer recursos siempre abundantes.

En la actualidad, las evidencias empíricas de las que disponemos [94], apuntan a que el desarrollo de las primeras sociedades humanas se produjeron a través de un proceso migratorio que comenzó en una región particular de la Tierra y que alcanzó escala global. En éste, la diversidad de la vida ya existente en la Tierra junto a la virginidad del terreno que se exploraba, aseguraban el encuentro de regiones donde los recursos para el desarrollo humano eran abundantes respecto al tamaño del grupo que habitaba

la región y, por lo tanto, nuestra hipótesis queda justificada para pequeñas poblaciones. Además, dado que el proceso migratorio derivó en la evolución independiente de diversas sociedades humanas, podemos afirmar que los grupos de humanos por algún motivo sufrían divisiones donde cada parte migraba tomando diferentes caminos. Desde nuestra concepción de la cooperación en la naturaleza, estas divisiones pueden interpretarse como intentos de reproducción del grupo humano original, ya que de un sistema cooperativo surgían varios cuyo desarrollo no estaba asegurado. Esto es de importancia porque asegura la evolución independiente de varias sociedades en regiones de recursos abundantes. Evidentemente, muchas de estas sociedades vieron su fin cuando el medio mostró su límite y la vida entre sus miembros devino en lucha por la supervivencia. Esto puede haber conducido a la población a diversas posibilidades que van desde la lucha entre los individuos, hasta la simple dispersión del grupo. Para nuestros propósitos esto no es de importancia ya que solo estamos interesados en aquellos grupos que siempre vivieron en la abundancia o que lograron superar las dificultades, lo cual queda asegurado considerando la existencia de nuestra sociedad. Por otro lado, es de interés aclarar que en nuestra modelización la población en estudio puede ser sedentaria o nómada indistintamente, siempre que esto no suponga limitación de recursos. Además, es importante notar que solo consideramos la evolución de un grupo, y no de todos al mismo tiempo. No obstante, como ya comentamos, la migración de individuos entre grupos puede ser considerada sin dificultad. Notoriamente, nuestra sociedad actual está formada por la unión de varios de estos grupos del pasado. Nosotros, en lo inmediato, nos limitamos a modelar a estos grupos por separado. En el último capítulo daremos algunas posibilidades a desarrollar en investigaciones futuras, con la intención de comprender como estos grupos se han cohesionado para formar la sociedad contemporánea.

Evidentemente, los recursos abundantes que diferentes poblaciones humanas encontraban en regiones vírgenes solo permiten justificar la condición inicial de nuestra hipótesis de recursos abundantes. Sin embargo, la enorme población que exhibe nuestra sociedad es prueba de la potencialidad de las sociedades humanas para extender los recursos disponibles. En este sentido, las capacidades creativas en combinación con las de aprendizaje propias de nuestra especie, han permitido incrementar considerablemente

los recursos disponibles indispensables para el desarrollo humano. En particular, el desarrollo de herramientas, la agricultura y la ganadería son algunos ejemplos empíricos de la potencialidad de sociedades humanas para producir esta expansión. De esta manera, nuestra hipótesis de recursos abundantes queda justificada al menos temporalmente. No obstante, desde nuestra perspectiva lo más importante es la abundancia inicial de recursos que permiten la formación de la primera estructura cooperadora. A partir de ésta, su naturaleza cooperativa que permite superar temporalmente las dificultades que impone la escases de recursos, en conjunto con la multiplicidad de sistemas que se desarrollaron paralelamente mientras los avances tecnológicos expandían los recursos disponibles, permiten justificar nuestra hipótesis de recursos siempre abundantes.

### 4.3. Libre mercado y anarquismo

Como se mostró en el capítulo anterior, existe mucha discusión acerca de cómo calcular el rendimiento de los individuos respecto a su conectividad. En este sentido, ha sido propuesto considerar ya sea el coste de mantener las conexiones [73], un rendimiento normalizado en cierta proporción por el grado del nodo en consideración [74], o que las capacidades de asociación de los individuos imponen limitaciones sobre la cantidad de posibles interacciones por generación [75]. Aunque luego realizamos consideraciones similares a esta última, mostrando la robustez de nuestras conclusiones, el modelo que acabamos de definir considera el rendimiento acumulado de los individuos. Ésto, hasta donde nuestras investigaciones han llegado, resulta ser una buena aproximación cuando las interacciones entre individuos no están reguladas externamente, es decir que son de libre mercado. Esta condición es de gran importancia por dos motivos. Por un lado, supone la forma de interacción más simple que puede presentarse entre dos individuos y, por lo tanto, con sentido para las primeras sociedades. Por otro lado, gran parte de la economía existente en nuestra sociedad actual está de alguna manera basada en este precepto. Para comprender mejor porqué las interacciones de libre mercado suponen que el rendimiento acumulado es una buena aproximación, resulta de gran interés el siguiente análisis. Este análisis, aunque se encuentra en un estado embrionario esperando su

desarrollo, consideramos que logra capturar un concepto de importancia, especialmente para comprender el origen de parte de las desigualdades sociales ampliamente existentes en nuestra sociedad contemporánea.

Supongamos un sistema de cooperadores dispuestos en una red que presenta heterogeneidades de grado, donde a cada individuo se le entrega la misma cantidad de dinero. De esta manera, el sistema inicialmente no presenta desigualdades sociales y todos los individuos están predispuestos al altruismo. Luego, supongamos que la naturaleza cooperadora de los individuos es tal que en cada paso de tiempo reparten todo lo que tienen equitativamente con sus vecinos. Sin embargo, esto no permite a ningún individuo quedarse sin nada, ya que la naturaleza cooperadora del sistema asegura que reciban parte de los que reparten sus vecinos. Por lo tanto, en cada paso de tiempo se establece un flujo de dinero en ambas direcciones por cada conexión. Estos flujos son inicialmente asimétricos ya que aquellos con muchas conexiones entregan poco por conexión respecto a los de poca conectividad. Por esto, inmediatamente después de la condición inicial surgen desigualdades de riqueza entre los individuos. Si este proceso se repite sin restricciones (condición de libre mercado), el sistema evoluciona alcanzando el equilibrio cuando en todas las conexiones fluye, en promedio, la misma cantidad de dinero en ambas direcciones. Cuando este estado es alcanzado, el rendimiento de los individuos corresponde al acumulado, de manera que el propio de cualquier individuo  $i$  es  $R_i = (b - c)k_i$  y, por lo tanto, la distribución de la riqueza del sistema es equivalente a la de grado. De esta manera, la condición de libre mercado junto con las heterogeneidades de grado inherentes de los sistemas sociales (ver secciones siguientes), generan la formación de desigualdades de riqueza entre los individuos. Es interesante notar que esta conclusión es válida para toda topología. Evidentemente, la estructura de interacciones considerada, donde todas las conexiones y los nodos son iguales, es una enorme simplificación respecto a la que nuestra sociedad presenta y, por lo tanto, es necesario explorar este concepto con mayor profundidad. No obstante, consideramos que la idea subyacente es de importancia en la comprensión de desigualdades sociales así como permite justificar nuestra consideración de utilizar el rendimiento acumulado de los individuos.

Es destacable que este razonamiento invita a la reflexión sobre el origen de las de-

sigualdades de riqueza propias de nuestra sociedad, ya que permite explicar parte de las mismas sin la necesidad de considerar comportamientos inmorales, corruptos o simplemente egoístas. En este sentido, las heterogeneidades de grado por sí solas generan desigualdades de riqueza que tienden hacia una distribución que se aproxima a la de grado. Por lo tanto, aunque continuamente se intente redistribuir el dinero, digamos por parte del estado, la propia estructura del sistema dificulta alcanzar este propósito. Nosotros consideramos que este concepto podría ser de considerable importancia en la lucha contra la desigualdad social, ya que permite el desarrollo de políticas a partir de este conocimiento. Por otro lado, hemos utilizado dinero para ejemplificar la idea ya que éste tiene la propiedad de poder ser fácilmente transferido y con valor para el desarrollo de la vida de casi cualquier individuo. Sin embargo y aunque es necesario un desarrollo más detallado, consideramos que la esencia del concepto puede extenderse sin mucha dificultad a otras formas en las que los beneficios y costes pueden presentarse, como la fuerza laboral. Por último nuestra modelización además de asumir una condición de libre mercado, es anarquista ya que el sistema evoluciona sin la existencia de ninguna forma de estado. En este sentido resulta de interés notar que la existencia de anarquismo impone condiciones de libre mercado y, en consecuencia, produciendo la formación de desigualdades sociales.

#### **4.4. La edad como fuente de desigualdad social**

Al presentar MBA en el capítulo anterior, mostramos que la continua incorporación de individuos al sistema es vital en la formación de heterogeneidades de grado típicas de las redes sociales. Además, como ya hemos comentado, este proceso también es de vital importancia en la evolución de sociedades humanas. En este sentido, dado que todo organismo biológico conocido se desarrolla y subsiste exhibiendo un proceso en el que incorpora nuevos individuos en el tiempo, no es sorprendente que el crecimiento del sistema tenga un fuerte impacto sobre su dinámica y estructura. Cuando este proceso tiene lugar, los nodos se incorporan en diferentes tiempos de manera que el sistema presenta individuos con distintas edades. Además, si se tiene en cuenta que a medida que se in-

Introducen nuevos nodos estos forman lazos con preexistentes, es de esperar que el número de conexiones de los individuos aumente con la edad de manera que los más antiguos, en promedio, poseen mayor conectividad que los más jóvenes y, por tanto, la continua incorporación de individuos es fuente de heterogeneidades de grado. En particular, si las conexiones se generan aleatoriamente y no se considera la eliminación de nodos, el sistema evoluciona exhibiendo una distribución de grado que decae exponencialmente, la cual es apreciablemente más heterogénea que su red aleatoria equivalente. En el caso que el número de conexiones esté limitada por algún recurso finito, el sistema también evoluciona desarrollando heterogeneidades de grado pero exhibiendo un comportamiento que decae más rápido que el exponencial a partir de cierta conectividad. En particular, esto se evidencia en la formación de cristales donde los elementos superficiales del mismo poseen menos conexiones que los internos, los cuales presentan normalmente el máximo posible determinado por la geometría de su estructura cristalina. Sin embargo, es interesante notar que incluso en este caso donde las limitaciones son extremas, la simple existencia de individuos de diferente edad dentro del sistema da lugar a la formación de heterogeneidades de grado, que en el caso de sistemas cooperativos, supone la formación de desigualdades sociales.

### 4.5. Modelo A

En MBA cada nuevo nodo se incorpora al sistema con  $L$  conexiones realizadas simultáneamente a nodos preexistentes, lo cual representa una cantidad considerable de conexiones si se tiene en cuenta que  $\bar{k} \approx 2L$ . Sin embargo, en sistemas biológicos reales las conexiones se generan en diferentes tiempos permitiendo la existencia de individuos con menos de  $L$  conexiones. En particular, cuando en sociedades humanas los nuevos individuos provienen de la reproducción de preexistentes, éstos poseen durante el tiempo en que viven en el seno materno tan solo una conexión. Tras nacer incorporan poco a poco nuevas conexiones, pero principalmente y por un tiempo no despreciable, tendrán pocas y predominando la de sus padres, es decir tan solo dos lazos. Dado que las redes sociales actuales presentan individuos con menos que  $L$  conexiones, es necesario desarro-

llar un modelo que incorpore esta propiedad. Nosotros hemos realizado esto simplemente teniendo en cuenta un desdoblamiento de las  $L$  conexiones que se introducen al sistema por cada nuevo nodo. Una de ellas (PC) es incorporada por el nuevo nodo y las restantes (RC) conectan nodos preexistentes. A partir de esta idea hemos desarrollado varios modelos que presentamos a lo largo de este capítulo. El primero, denominado Modelo A (MA), considera que uno de los extremos de cada nueva conexión se realiza de manera preferencial mediante el mismo procedimiento seguido en MBA. Éste genera redes cuyas distribuciones de grado poseen individuos con menos conexiones que  $L$ , al mismo tiempo que un comportamiento libre de escala. Luego, en un segundo modelo denominado Modelo de Crecimiento Aleatorio (MCA), los extremos de cada conexión son colocados en nodos elegidos aleatoriamente. Éste produce distribuciones de grado que presentan nodos con menos que  $L$  conexiones y una cola que decae exponencialmente. Para observar este comportamiento con mayor detalle, en la fig. 4.1 se coloca el comportamiento de la distribución de grado acumulada resultante de ambos modelos para el caso de  $L = 3$  así como también la correspondiente obtenida con MBA para comparación. Es interesante notar, comparando MBA y MA, que el desdoblamiento realizado permite la existencia de nodos con grado  $k < L$  pero preservando el grado medio del sistema  $\bar{k} \simeq 2L$ . Esto genera un decrecimiento en el número de conexiones entre los nodos con  $k < \bar{k}$  que es compensado por un incremento en la conectividad de los individuos con  $k > \bar{k}$ . Este hecho se refleja en la fig. 4.1 mediante el encorvamiento para pequeño  $k$  y un desplazamiento hacia la derecha del comportamiento libre de escala para MA. Por último, el encorvamiento de la distribución de grado es una característica típica de los sistemas reales.

Por último, es interesante notar que en la literatura sobre redes complejas, los detalles topológicos de los individuos con pocas conexiones son generalmente despreciados, considerando que la cola de la distribución de grado es la que mayor importancia tiene sobre la dinámica del sistema. Esto, al igual que mostramos en el capítulo anterior para el caso del problema cooperativo, supone que un conjunto reducido de individuos frente a toda la población determina la evolución del sistema. Sin embargo, como mostramos en capítulos siguientes a través de nuestra modelización, la dinámica también puede estar

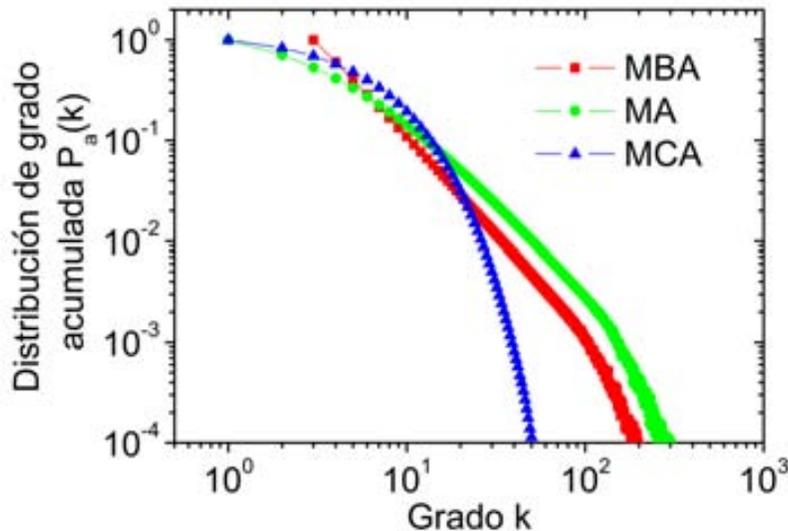


Figura 4.1: Distribución de grado acumulada para MBA, MA y MCA considerando  $L = 3$ . Estas han sido obtenidas promediando sobre 100 diferentes realizaciones cuando las mismas alcanzaron  $N = 10^5$  nodos.

gobernada por los individuos de bajas conexiones, que son la mayoría. Evidentemente, las modelizaciones que se realizan en la actualidad de sistemas complejos como nuestra sociedad, pueden aún estar despreciando elementos que de ser considerados conducirían a nuevas y diferentes conclusiones y, por lo tanto, estos modelos requieren de algún tipo de confirmación empírica antes de ser concluyentes.

## 4.6. Origen de la conexión preferencial

Una crítica central que se le ha realizado a MBA es que los nodos para poder establecer una nueva conexión con un nodo seleccionado de manera preferencial, requieren de información de todo el sistema (información global) ya que el cálculo de la probabilidad de conexión supone conocer el grado  $k$  de todos los nodos del sistema. Sin embargo, normalmente, los nodos de sistemas reales poseen información restringida (información local) del sistema, como puede ser la propia y la de su vecindario. En este sentido, MBA es un buen modelo para la generación de redes libres de escala, pero no provee una expli-

cación completa de su naturaleza. Para solucionar este problema se han propuesto varias alternativas considerando que la información de los nodos es restringida, como puede ser conexiones entre vecinos de vecinos, definiendo una conexión preferencial local o teniendo en cuenta la formación de conexiones mediante caminatas aleatorias. En este sentido, MA también provee una posible explicación al origen de la conexión preferencial a partir de una simetría que surge del desdoblamiento realizado sobre  $L$  conexiones que se incorporan por cada nuevo nodo. En MBA uno de los extremos de las  $L$  conexiones siempre pertenece al nuevo nodo, haciendo que la conexión preferencial se interprete como si el nodo fuese selectivo de aquel con el que se conecta. En cambio con MA, las RC pueden unirse a cualquier nodo del sistema por ambos extremos. Esto permite pensar, que en lugar de que las conexiones se realizan preferencialmente, nacen de manera preferencial de aquellos individuos con mayor grado. De esta manera, definiendo una probabilidad de generar conexiones por cada conexión preexistente, es suficiente para generar redes libres de escala a partir de información local. En este sentido, esta probabilidad es de interés ya que puede interpretarse como la tasa de reproducción de las conexiones entre individuos. Esta es una idea interesante ya que como establece nuestra interpretación de la cooperación en la naturaleza, un sistema de cooperadores es en sí mismo un organismo que, habitualmente, posee potencial para reproducirse. De esta manera, esta nueva interpretación no solo permite explicar la conexión preferencial a partir de información local sino que también la misma tiene asidero en la biología. Además, invita a pensar que entre dos individuos que interactúan exhibiendo cooperación, surge un nuevo elemento que no está en las partes por separado y que, en algún sentido, tiene vida en sí. Por último, la conexión preferencial incrementa las heterogeneidades de grado del sistema y, por lo tanto, aumenta las desigualdades sociales.

## 4.7. Sobre las primeras conexiones

Recién mostramos que la consideración introducida sobre la forma en que se incorporan las  $L$  conexiones al sistema permite realizar una reinterpretación sobre las RC de manera que la conexión preferencial puede ser explicada a partir de información local

de los nodos. Sin embargo, la conexión PC que introduce cada nuevo nodo también se realiza de manera preferencial sin que pueda ser explicada por los argumentos previos. Esto puede explicarse con facilidad en el contexto del problema de la cooperación. Si consideramos un sistema de cooperadores donde cada conexión proporciona a los individuos beneficios en términos de reproductividad genética, entonces la descendencia de los individuos es proporcional a su conectividad, explicando de esta manera la conexión preferencial considerada en las PCs. No obstante, dado que nuestro interés recae sobre la sociedad humana, donde desconocemos la correlación que pueda haber entre los beneficios de la cooperación y la reproductividad de los individuos, consideramos que una PC realizada de manera aleatoria supone una mejor aproximación. No obstante, como luego mostramos, esta simplificación no supone cambio alguno en las conclusiones que alcanzamos. Entonces, por simplicidad, consideramos MA de igual manera que ha sido definido originalmente.

### 4.8. ¿Y el clúster?

Aunque hayamos definido modelos de redes crecientes que generan un amplio espectro de heterogeneidades de grado, por otro lado, éstas poseen un valor de clúster muy bajo respecto a los observados en redes sociales actuales. Sin embargo, podemos introducir esta propiedad considerando en cuenta un elemento propio de estos sistemas. En particular, algo muy frecuente es que los nodos del sistema establezcan nuevos vínculos con los conocidos de sus conocidos. Fácilmente uno puede convencerse de este hecho pensando en cuantas personas conocemos que antes ya eran conocidos de un conocido. Incluso las muy populares redes sociales como Facebook, continuamente nos sugieren nuevas amistades teniendo en cuenta las amistades de nuestros amigos. Cada vez que se produce una conexión de esta forma se genera un nuevo triángulo en la red y, por lo tanto, un incremento en el clúster del sistema. Además, este tipo de conexión genera otra consecuencia un poco menos evidente pero mucho más significativa tanto para el problema de la cooperación como para nuestra concepción del origen de las desigualdades sociales. Básicamente, cuando un individuo establece un nuevo vínculo siguiendo este

mecanismo, lo realiza recorriendo conexiones de la red, ya que para llegar a este nuevo contacto tuvo que ir a través de una conexión preexistente de un vecino. Esto hace que aquellos nodos que posean mayor cantidad de conexiones tengan mayor probabilidad de que otros generen nuevas conexiones con ellos ya que poseen más caminos que llegan a ellos. En este sentido, la probabilidad de que generen nuevas conexiones es proporcional a su grado y, por lo tanto, es equivalente a realizarlo de manera preferencial. En particular, ha sido mostrado que si MBA es modificado de manera que con probabilidad  $p$  las RC se realizan con segundos vecinos y con probabilidad  $1 - p$  se realizan como en MBA, entonces las redes emergentes poseen una distribución de grado libre de escala equivalente a la de MBA independientemente de  $p$ , donde el mismo regula el valor del clúster de manera que para  $p = 0$  el sistema tiene bajo clúster al ser equivalente a MBA y para  $p = 1$  el clúster es máximo ya que todas las RC producen triángulos. Por último, como ha sido mencionado, este tipo de conexión también proporciona una posible explicación del origen de la conexión preferencial necesaria para la formación de heterogeneidades de grado observadas en sistemas reales.

## 4.9. Modelo B

El anterior tipo de conexión puede ser introducido sobre las RC de MA generando un nuevo modelo al que designamos como Modelo B (MB). En éste las RC se generan con probabilidad  $1 - p$  al igual que en MA, o con probabilidad  $p$  entre un nodo elegido aleatoriamente y un segundo vecino del mismo. En la fig. 4.2 se muestra la distribución de grado acumulada resultante para  $L = 3$  obtenida para los valores extremos de  $p = 0$  y  $p = 1$ . Como se observa ambas distribuciones son similares, mostrando la equivalencia entre la conexión preferencial y las realizadas con vecinos de vecinos. Por otro lado, en la tabla 4.1 se muestran algunos valores representativos del clúster resultante. Aunque no se muestre, este modelo presenta un clúster aproximadamente constante con  $N$ , lo cual es una propiedad deseada ya que está presente en las redes sociales. Es interesante notar que así como las RC que se generan con MA pueden interpretarse como si las conexiones tienen capacidades reproductivas, en este caso puede realizarse lo mismo, pero ahora la

reproducción tiene lugar a partir de dos conexiones en lugar de solo una. Esta doble forma en que las conexiones se interpretan como agentes reproductores sugiere cierto paralelismo con el tipo de reproducción asexual y sexual, donde es necesario uno y dos individuos respectivamente para que la replicación tenga lugar.

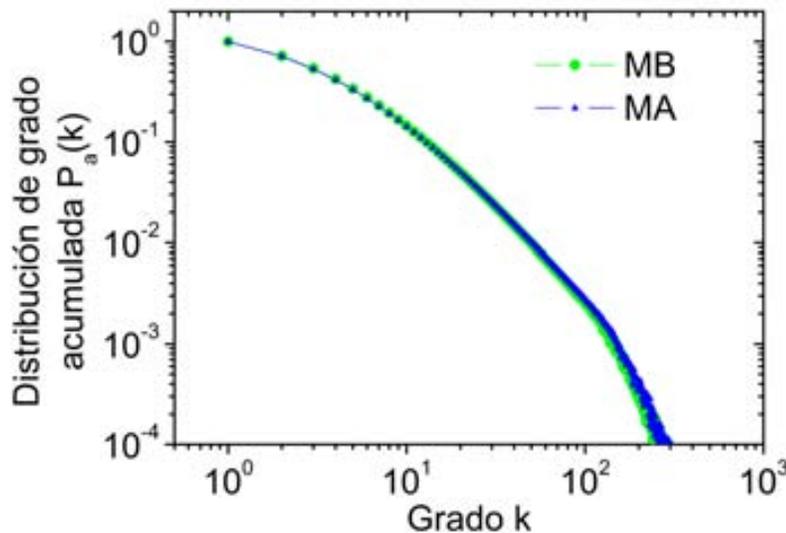


Figura 4.2: Distribución de grado acumulada de MB para  $p = 0$  (MA) y  $p = 1$  (MB) considerando  $L = 3$ . Los resultados han sido obtenidos promediando sobre 100 diferentes realizaciones obtenidas cuando el sistema alcanzó un tamaño de  $N = 10^5$  nodos.

$p$	1.0	0.8	0.6	0.4	0.2	0.0
$C$	0.41	0.33	0.24	0.17	0.09	0.01

Tabla 4.1: Clúster  $C$  resultante del Modelo B para valores representativos del parámetro de control  $p$ . Estos valores fueron obtenidos promediando sobre 20 diferentes realizaciones cuando el sistema alcanzo  $N = 10^4$  nodos.

## 4.10. Modelo C

Mediante los modelos previamente presentados podemos generar una gran variedad de redes que nos permiten regular el clúster del sistema así como también las heterogeneidades de grado que pueden ser desde exponenciales hasta libres de escala con un

exponente  $\gamma$  algo menor que tres. Sin embargo como previamente comentamos, las redes sociales pueden alcanzar heterogeneidades de grado lo suficientemente amplias como para que el exponente  $\gamma$  se aproxime a dos. Aunque nosotros no necesitamos considerar este tipo de heterogeneidad de grado extrema para alcanzar nuestras conclusiones, por completitud comentamos ciertas reglas que permiten obtener redes libres de escala cuyo exponente es precisamente dos. Para esto simplemente debemos realizar las RC de MA seleccionando ambos extremos de manera preferencial en lugar de solo uno. Es interesante notar que este modelo admite una variante que permite generar triángulos dentro del sistema. Esto es, las RC se realizan entre un nodo elegido de manera preferencial y un segundo vecino del mismo. Cualquiera de estas formas de conexión aumenta la heterogeneidad de grado por introducir dobles conexiones preferenciales.

## 4.11. Sobre las redes que utilizamos

Las redes sociales se caracterizan entre otras cosas por una heterogeneidad de grado ampliamente superior que la propia de una red aleatoria. No obstante, a partir del desarrollo previo estamos en condiciones de afirmar que las heterogeneidades de grado en sistemas sociales son al menos mayores hasta cierta conectividad que las propias de una distribución exponencial por dos razones. Por un lado el sistema crece y, por lo tanto, impone el límite inferior dado por la distribución exponencial. Por el otro, algunas conexiones se forman entre vecinos de vecinos y por tanto, la heterogeneidad de grado será superior a la propia del crecimiento aleatorio. Por supuesto, también hay que tener en cuenta que los recursos necesarios para mantener un vínculo son limitados y, por lo tanto, existe una cota superior sobre las heterogeneidades de grado máximas que pueden presentarse entre dos individuos. No obstante, no resulta difícil imaginar que una persona pueda alcanzar del orden de los cien contactos, lo cual es más que suficiente para la validez de las conclusiones a las que llegamos. Por lo tanto, aunque no sepamos cuál es la topología exacta de cada sistema social en particular, podemos cubrir todas las posibilidades de manera que si las conclusiones son robustas a éstas, entonces podemos afirmar que nuestra conclusión también es válida para la red cuya estructura particular

desconocemos. Dado que nuestro análisis será principalmente numérico, no es posible considerar cada posibilidad por separado ya que son infinitas. Sin embargo, el modelo que presentamos muestra tener un comportamiento suave y mantenido, tanto cuando se aumenta la heterogeneidad, como el clúster del sistema. Por lo tanto, considerando los extremos es suficiente para asegurar los intermedios. No obstante, por eficiencia computacional y por ser un ejemplo más representativo de las redes sociales conocidas, en lugar de utilizar MC como extremo de heterogeneidad de grado, será considerado MA. Igualmente, se han realizado las comprobaciones pertinentes que muestran que las conclusiones son válidas para estas heterogeneidades de grado. Además, también presentaremos resultados teniendo en cuenta MBA para que puedan ser comparadas con los propios de MA y MCA y así mostrar la importancia que tienen los individuos con baja conectividad sobre la dinámica del sistema.

## Capítulo 5

# Construyendo la sociedad

En el capítulo previo se presentó un modelo mínimo que permite considerar el crecimiento del sistema simultáneamente que evolucionan las estrategias de la población. Mediante este y otros elementos generales de nuestra naturaleza, como la capacidad de aprendizaje y ciertas estructuras topológicas de interacción, se busca comprender los orígenes evolutivos de la sociedad en la que vivimos, con la intención de expandir el conocimiento humano sobre nuestro lugar en la naturaleza y dar un paso firme en la modelización abstracta, formal y biológica de nuestra sociedad contemporánea. En este capítulo, exploramos nuestra modelización buscando condiciones que permitan el desarrollo de sistemas cooperativos cuando se desprecia la posibilidad de mutaciones y, por lo tanto, de cambios espontáneos de estrategia. Con la intención de realizar un análisis comprensible a partir de la literatura [49–52], exploramos el modelo de la siguiente manera. Primero, asumimos un sistema inicial de  $N_i$  cooperadores suficientemente grande para asegurar que la distribución de grado emergente del mecanismo de crecimiento considerado esté bien definida. Aunque luego mostramos condiciones que permiten la evolución de esta estructura inicial de cooperadores, ésta igualmente queda justificada al considerar que el sistema que se representa es un organismo vivo y, por lo tanto, con un alto nivel de cooperación. A partir de esta estructura cooperadora, determinamos las condiciones mínimas necesarias para mantener un alto y estable nivel de cooperación cuando el sistema crece mediante la incorporación de no-cooperadores. Esto último es importante ya que supone las peores condiciones que el organismo debe resistir para evolucionar. Posteriormente, a partir de estas condiciones, determinamos el mínimo de

$N_i = N_c$  cooperadores a partir del cual el sistema siempre crece cooperativamente. Con la intención de realizar comparaciones con resultados previos, comenzamos considerando MBA como mecanismo de crecimiento y el análogo del replicador para poblaciones finitas como regla de actualización de las estrategias. Después, introducimos la posibilidad de errores en la decisión de los individuos teniendo en cuenta la función de Fermi en la probabilidad de actualización de la estrategia de los mismos. Además, extendemos el análisis para considerar redes formadas de igual manera que MBA, pero donde las conexiones se realizan aleatoriamente, de manera que la distribución de grado resultante decae exponencialmente sin permitir la existencia de individuos con menos que  $L$  conexiones. Esto permite estudiar la influencia de las heterogeneidades de grado en la evolución de la cooperación de manera similar a lo realizado en la literatura. Este análisis se completa en el capítulo próximo. El estudio basado en topologías tradicionales y diferentes reglas de actualización nos permite comenzar a mostrar la importancia que tiene nuestra interpretación de la cooperación para comprender la evolución de sociedades humanas. A partir de esto incorporamos realismo al crecimiento de la población permitiendo la existencia de individuos con un número de conexiones menor a  $L$  mediante la consideración de MA. Este modelo reduce sensiblemente las condiciones necesarias para la evolución del organismo social, tanto de la relación beneficio-coste mínima  $r_c$ , como de  $N_c$ . De esta manera, la topología de los individuos de baja conectividad muestra su gran importancia en la formación de sociedades humanas. Posteriormente, centramos nuestra atención en la formación de los primeros  $N_c$  cooperadores mostrando condiciones mínimas que permiten justificar esta estructura, así como también, la formación de sistemas cooperativos de cualquier tamaño y topología. Finalmente, realizamos consideraciones sobre la forma en que se incrementa el rendimiento de los individuos con su conectividad, mostrando que las conclusiones alcanzadas son robustas a este tipo de consideración.

### 5.1. El modelo considerando MBA

En la figura 5.1a se muestra la fracción de cooperadores del sistema en función de la relación beneficio-coste  $r$  para diferentes valores de  $L$ . Los valores de  $\bar{c} = \bar{c}(r)$  han

sido obtenidos siguiendo el procedimiento explicado en el apéndice al final del presente capítulo. Como es de esperar, el sistema exhibe un transición de fase de un estado no-cooperativo a uno cooperativo cuando  $r$  excede el umbral crítico  $r_c \simeq 2.9$ . Es interesante notar que si por algún motivo  $r$  decrece por debajo de  $r_c$ , la fracción de cooperadores decrece con el tiempo hasta extinguir la cooperación. Sin embargo, si la invasión no-cooperativa no alcanza a los nodos más conectados del sistema, incrementando el valor de  $r$  por encima del crítico es suficiente para reestablecer el nivel de cooperación. Esto muestra nuevamente la importancia que los hubs pueden tener para la evolución de la cooperación [71]. Por otro lado, en la figura 5.1a se observa un ligero decrecimiento de  $r_c$  cuando  $L$  aumenta. No obstante, hemos comprobado computacionalmente considerando hasta  $L = 32$ , que este comportamiento deja de observarse a medida que  $L$  aumenta. De esta manera y teniendo en cuenta que  $\bar{k} \simeq 2L$  cuando  $N \gg L$ , puede considerarse que  $r_c \neq r_c(\bar{k})$  cuando el sistema crece mediante MBA. Esta independencia puede comprenderse teniendo en cuenta que  $\bar{c} \simeq 1$  cuando  $r > r_c$ . Bajo esta condición, los no-cooperadores que se incorporan al sistema obtienen inicialmente un rendimiento proporcional a  $L$ , ya que todos sus vecinos son cooperadores. Además, considerando que estos últimos obtienen un rendimiento promedio proporcional a  $\bar{k}$ , la relación  $\bar{k}/L \simeq 2$  no depende de  $L$  y, por lo tanto, es de esperar que  $r_c$  sea independiente de  $\bar{k}$ . Este razonamiento es válido para todo crecimiento donde los nuevos individuos se introducen al sistema con  $L$  conexiones realizadas simultáneamente. Por último, para  $r > r_c$  se observa un incremento en la fracción de cooperadores cuando  $L$  aumenta, lo cual justifica el ligero aumento observado en  $r_c$  cuando  $L$  decrece al tiempo que es pequeño.

Por otro lado, en la figura 5.1b se muestran resultados análogos obtenidos considerando el sistema estático, en lugar de creciente. Comparando éstos con los de la figura 5.1a observamos un significativo decrecimiento de  $r_c$  cuando se considera el proceso de crecimiento de la red (en especial cuando  $L$  aumenta). Esta diferencia surge de dos elementos fundamentales de nuestra modelización. Por un lado, la condición inicial es altamente cooperativa en comparación con la usualmente considerada en la literatura. Esto se deriva de nuestra interpretación de la cooperación en la naturaleza, donde la vida de un organismo supone que una fracción de la población cercana a la unidad es cooperadora.

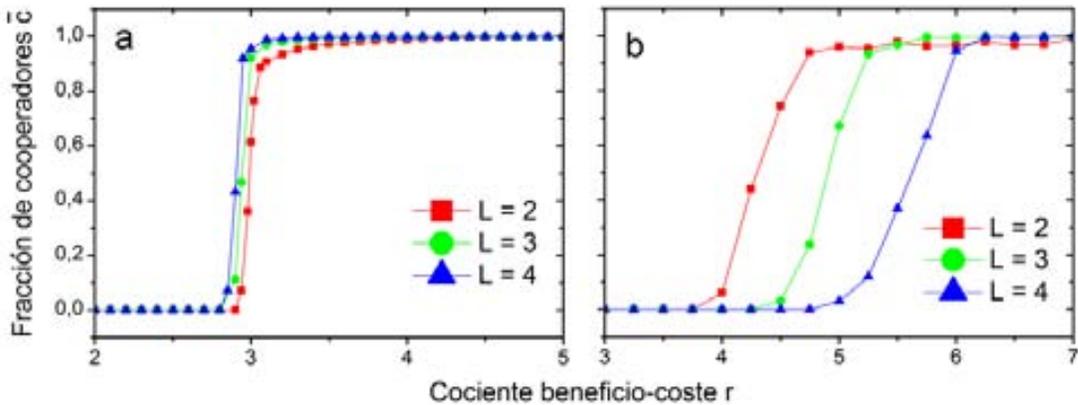


Figura 5.1: El modelo en redes libres de escala Barabasi-Albert. Fracción de cooperadores  $\bar{c}$  en función de la relación beneficio-coste  $r$  para diferentes valores de  $L$ . a) Teniendo en cuenta el crecimiento del sistema. b) Considerando sistemas estáticos.

Por otro lado, el crecimiento del sistema junto con la condición previa impone que los cooperadores habiten los nodos más conectados del sistema, en lugar de estar distribuidos aleatoriamente como suele considerarse en la literatura como condición inicial. Ésta es la distribución de estrategias óptima para la evolución de cooperación [71], ya que reduce al mínimo la capacidad de explotación de los no-cooperadores, por ser proporcional a su grado  $k$ . Cuando estas condiciones se satisfacen, los no-cooperadores pueden tener rendimientos superiores a algunos cooperadores de baja conectividad. Sin embargo, lo opuesto ocurre a medida que los cooperadores incrementan su conectividad. De esta manera, la no-cooperación puede invadir algunos nodos de baja conectividad, pero se detiene tan pronto alcanza individuos suficientemente conectados. Luego, la cooperación se reestablece en la zona afectada ya que cuando la no-cooperación avanza dentro del sistema, los no-cooperadores van perdiendo sus conexiones con cooperadores y, por lo tanto, se debilitan haciéndolos susceptibles a imitar la cooperación de vecinos que poseen mayor número de conexiones con cooperadores. Por otro lado y como ya ha sido largamente mostrado [51, 52], en sistemas estáticos  $r_c$  aumenta con  $L$ . Por lo tanto, los beneficios del crecimiento cooperativo del sistema para la evolución de la cooperación aumentan con  $\bar{k}$ . De esta manera, teniendo en cuenta las figuras 5.1a y 5.1b en conjunto, concluimos que el proceso de crecimiento cooperativo es de gran importancia para la

evolución de cooperación entre individuos con capacidades de aprendizaje.

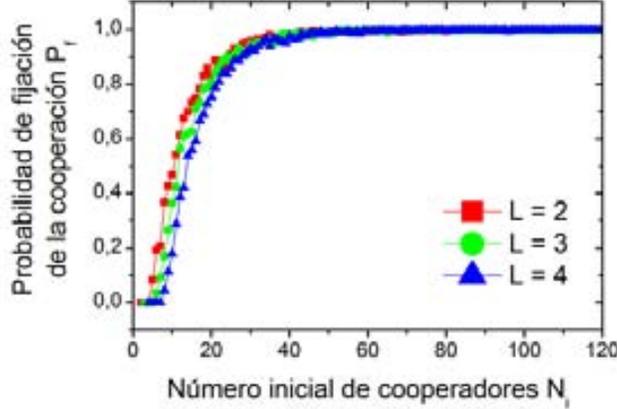


Figura 5.2: El modelo en redes libres de escala Barabasi-Albert. Probabilidad de fijación de la cooperación en función del número de cooperadores iniciales  $N_i$  para diferentes valores de  $L$ . Los resultados han sido obtenidos considerando  $r = 3.5$  y  $M = 500$ .

En la figura 5.2 mostramos la probabilidad de fijación  $P_f(N_i)$  para diferentes valores de  $L$ , donde  $P_f$  se define como la probabilidad de que un sistema de  $N_i$  cooperadores continúe siendo cooperador cuando crece mediante la incorporación de no-cooperadores. Para obtener  $P_f$  se toma un valor  $r > r_c$  y se realizan  $M$  simulaciones considerando un sistema inicial de  $N_i$  cooperadores. Luego, se computa el número  $M_c$  de sistemas que alcanzan  $N = 10^4$  con una fracción de cooperadores  $\bar{c} > 1/2$ . Finalmente, se calcula  $P_f$  para cada  $N_i$  mediante la relación  $M_c/M$ . Como se puede observar en todas las curvas,  $P_f$  crece rápidamente alcanzando el valor 1 para un tamaño  $N = N_c \sim 100$ . A partir de esta estructura, que llamamos *semilla cooperadora*, la cooperación es estable a pesar de la incorporación constante de no-cooperadores. Cuando el sistema es pequeño, la distribución de grado puede no estar bien desarrollada de manera que las heterogeneidades de rendimiento existentes entre los nuevos individuos y el resto del sistema no son suficientes para resistir las invasiones no-cooperativas que generan los nuevos individuos sobre el sistema. Por lo tanto, la cooperación puede extinguirse debido a un efecto de tamaño finito cuando  $N < N_c$ . Nosotros hemos comprobado que  $N_c$  decrece a medida que aumenta el valor de  $r$  considerado, ya que cuando el sistema es pequeño, las heterogeneidades de grado no están bien desarrolladas, haciendo necesario mayores valores

$r$  para generar las desigualdades de rendimiento necesarias para que el sistema pueda desarrollarse cooperativamente. Por tanto,  $r_c = r_c(N)$  cuando el sistema es pequeño. Sin embargo, hemos comprobado que esta dependencia reduce su influencia a medida que el sistema crece, de manera que puede considerarse  $r_c \neq r_c(N)$  para  $N > 100$ . Es interesante notar que la misma condición ha sido determinada en sistemas estáticos [49]. Esto es de importancia para asegurar que estamos realizando una correcta comparación entre los resultados de sistemas crecientes y estáticos. Aunque la *semilla cooperadora* puede justificarse definiendo una probabilidad  $P_c$  de que los individuos sean inicialmente cooperadores, de manera que  $P_{N_c} = (P_c)^{N_c} \neq 0$  corresponde a la probabilidad de tener los primeros  $N_c$  cooperadores. A menos que  $P_c \rightarrow 1$ , la *semilla cooperadora* implica una probabilidad  $P_{N_c}$  muy pequeña que dificulta considerablemente la formación de sistemas cooperativos. Por lo tanto, para la correcta comprensión de los orígenes evolutivos de nuestra naturaleza social es necesario realizar consideraciones que permitan explicar los primeros  $N_c$  cooperadores.

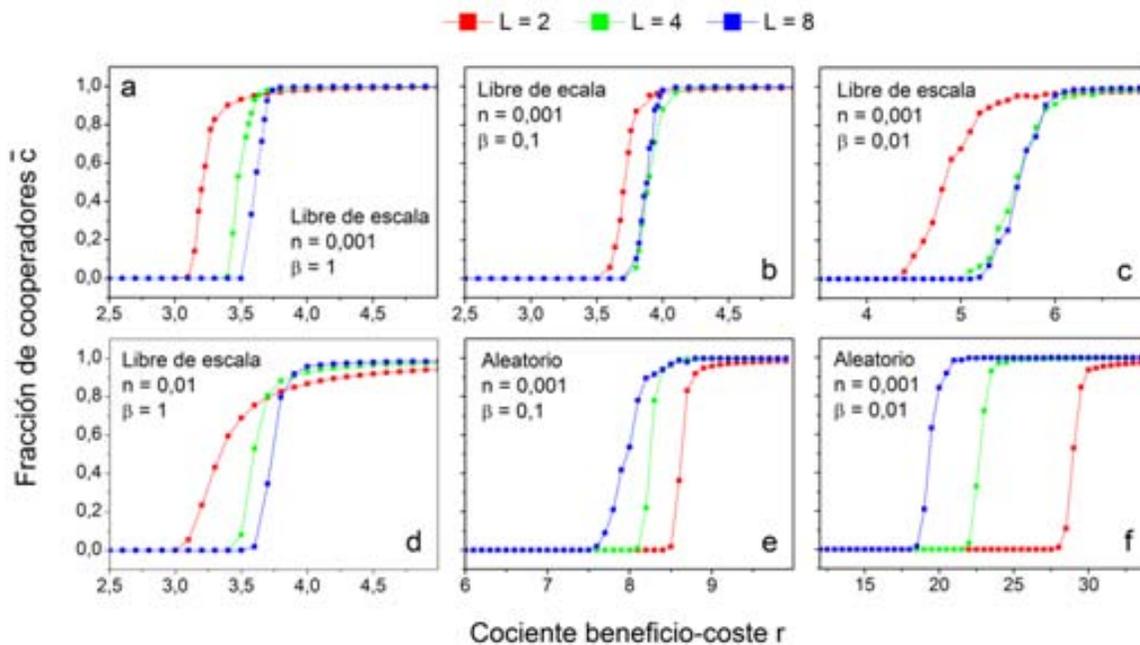


Figura 5.3: El modelo considerando actualización de estrategias mediante la regla de Fermi. Fracción de cooperadores en función de la relación beneficio-coste  $r$  para diferentes valores de los parámetros del modelo y formas de crecimiento.

Con la intención de realizar un exhaustivo análisis del modelo y profundizar en la importancia del proceso de crecimiento para la evolución del organismo social, en la figura 5.3 se muestran resultados obtenidos teniendo en cuenta la función de Fermi en lugar del análogo del replicador para poblaciones finitas. Además, se muestran resultados obtenidos para diferentes valores de  $n$  así como también considerando MBA sin conexión preferencial, es decir que el sistema exhibe una distribución de grado que decae exponencialmente sin que puedan haber individuos con menos que  $L$  conexiones. Primero, comparando la figura 5.3a con la figura 5.1a se observa que introducir errores en la decisión de los individuos incrementa  $r_c$ . Esto es de esperar, puesto que los errores dan lugar a que las invasiones no-cooperativas alcancen individuos cooperadores con rendimiento superiores que sus vecinos no-cooperadores. Sin embargo, es interesante notar que esto no altera nuestras conclusiones, sobre la importancia del crecimiento del sistema, ya que los errores también perjudican  $r_c$  en sistemas estáticos [93]. Luego, comparando los resultados obtenidos para redes libres de escala con aquellos de redes aleatorias, observamos que al aumentar las heterogeneidades de grado se reduce sensiblemente  $r_c$ . Esto muestra nuevamente la importancia que pueden tener estas heterogeneidades de grado macroscópicas para la evolución de cooperación entre individuos con capacidades de imitación [49–51]. No obstante, es destacable que al considerar el proceso de crecimiento, en el caso de redes aleatorias se observa un  $r_c$  significativamente inferior al propio de sistemas estáticos.

De las figuras 5.3a,b y c se desprende que  $r_c$  aumenta al disminuir la intensidad de selección natural  $\beta$ . Sin embargo, el sistema exhibe un valor  $r_c$  bajo para toda intensidad de selección natural. Por lo tanto, el modelo muestra ser robusto a este tipo de consideración. Por otro lado, comparando las figuras 5.3a y d puede observarse que al incrementar la frecuencia con la que se actualizan las estrategias (reduciendo  $n$ ) aumenta ligeramente la fracción de cooperadores cuando  $r < r_c$ . Es importante notar que resultados equivalentes pueden obtenerse cuando  $n$  es menor a los valores mostrados. En particular, cuando  $n \rightarrow 0$  y  $r > r_c$  el sistema crece con  $\bar{c} = 1$ . Luego, cuando muchos no-cooperadores son incorporados entre generaciones, el número de no-cooperadores que imitan cooperación en cada generación es menor que la cantidad de individuos introdu-

cidos, haciendo imposible encontrar condiciones para la evolución de cooperación. No obstante, como ya comentamos en el capítulo pasado y mostramos en el siguiente, el modelo es ampliamente robusto a los posibles valores que pueda tomar  $n$  en sistemas reales.

Resumiendo, en esta sección hemos mostrado que al considerar el proceso de crecimiento cooperativo del sistema se reduce significativamente  $r_c$  (especialmente cuando  $L$  aumenta) respecto al propio de considerar sistemas estáticos. De esta manera concluimos que el proceso de crecimiento cooperativo es fundamental en la formación de organismos cuyos individuos presentan capacidad de aprendizaje. En particular, los resultados previos permiten justificar la formación de sistemas cooperativos libres de escala para cualquier conectividad media y un amplio rango de la intensidad de selección natural  $\beta$ , cuando se asume un sistema inicial de cooperadores suficientemente grande. Sin embargo, aún existen dificultades cuando se reducen las heterogeneidades de grado, la intensidad de selección natural y el tamaño de la población. Afortunadamente, la modelización del sistema aún presenta elementos irreales, como la inexistencia de individuos con menos que  $L$  conexiones, que desfavorecen la evolución de la cooperación. En lo que resta de este capítulo y el siguiente introducimos consideraciones generales que permiten superar estos obstáculos.

## 5.2. El modelo considerando MA

En la figura 5.4a se muestra la fracción de cooperadores en función de  $r$  para diferentes valores de  $L$  cuando el sistema es generado mediante MA. Como se observa, nuevamente el modelo presenta una transición de fase de un sistema no-cooperativo a uno cooperativo para algún  $r$  crítico  $r_{c1}$ . Es remarcable que  $r_{c1}$  es significativamente menor que  $r_c$  obtenido al considerar MBA. Esto comienza a mostrar la importancia que tiene la existencia de individuos con menos que  $L$  conexiones en la formación del organismo social. Además, el valor de  $r_{c1}$  decrece cuando  $\bar{k}$  aumenta. Nosotros hemos corroborado que este comportamiento continúa de manera que  $r_{c1}$  tiende al mínimo teórico 1 cuando aumenta  $L$  (para  $L = 32$ ,  $r_c \simeq 1.3$ ). Este comportamiento se presenta debido a que al

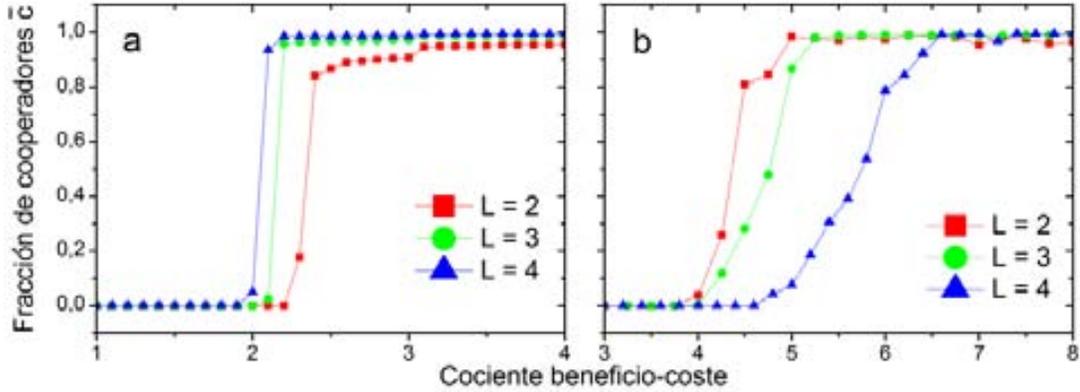


Figura 5.4: El modelo considerando MA. Fracción de cooperadores  $\bar{c}$  en función de la relación beneficio-coste  $r$  para diferentes valores de  $L$ . a) Teniendo en cuenta el crecimiento del sistema. b) Considerando sistemas estáticos.

incrementar  $L$  aumentan las diferencias de rendimiento promedio entre los nuevos individuos y el resto del sistema. Es interesante notar que esta propiedad es independiente del mecanismo de crecimiento que se considere y, por lo tanto, el desdoblamiento de las  $L$  conexiones supone un beneficio general para la evolución de cooperación entre individuo imitadores. Por otro lado y sorprendentemente, el sistema exhibe otra transición de fase (clara para  $L = 2$ ) que ligeramente incrementa la fracción de cooperadores dentro del sistema exhibiendo un umbral crítico  $r_{c2} \simeq 3$ . Este es un resultado interesante ya que muestra que el sistema posee diferentes mecanismos por los que resistir la invasión de no-cooperadores, que se activan a diferentes  $r_c$ . En el capítulo siguiente damos una explicación analítica para este comportamiento.

En la figura 5.4b se muestra  $\bar{c}(r)$  obtenido al considerar el sistema estático y generado mediante MA, para diferentes valores de  $L$ . Nuevamente, el sistema exhibe una transición de fase de un estado no-cooperativo a uno cooperativo para algún  $r_c$ . Es destacable que el comportamiento de  $\bar{c}$  es cualitativamente equivalente al obtenido con MBA. De esta manera, se muestra que las consideraciones microscópicas introducidas por MA no generan un impacto significativo en el nivel de cooperación alcanzado en sistemas estáticos. Sin embargo, comparando los resultados con aquellos de la figura 5.1a notamos un decrecimiento significativo en las condiciones necesarios para que la cooperación

evolucione. De esta forma, nuevamente se muestra la importancia que el crecimiento cooperativo del sistema tiene en la formación de sociedades de individuos imitadores.

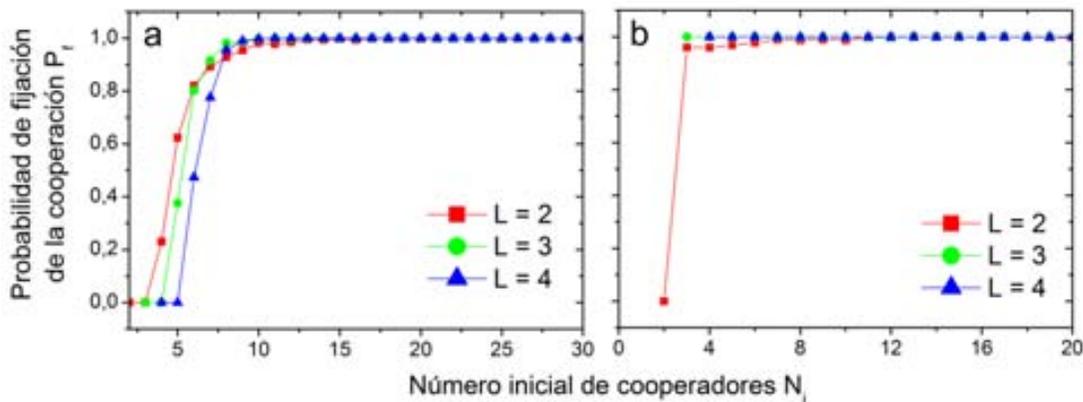


Figura 5.5: El modelo considerando MA. Probabilidad de fijación de la cooperación en función del número inicial de cooperadores  $N_i$  para diferentes valores de  $L$ . Hemos considerado  $r = 3.5$  y  $M = 500$ . Estos valores han sido elegidos para realizar una comparación apropiada con los resultados mostrados en la figura 5.2. a) Sin actualización de estrategias entre las  $L$  conexiones introducidas entre dos nuevos individuos. b) Permitiendo la actualización de estrategias entre las  $L$  conexiones introducidas por cada nuevo nodo.

Luego, en la figura 5.5a se muestra  $P_f(N_i)$  para algunos valores de  $L$ . Se observa que  $P_f$  alcanza el valor 1 cuando el sistema cooperativo inicial posee un tamaño  $N_i = N_c \simeq 20$ . De esta manera mostramos que MA no solo reduce  $r_c$  sino que también produce una decrecimiento significativo del tamaño de la *semilla cooperadora*. Esto ocurre por la existencia de actualizaciones de estrategias cuando los individuos tienen menos que  $L$  conexiones. No obstante, MA presenta limitaciones para realizar esta tarea cuando el sistema es pequeño. En particular, cuando  $N \sim N_0$ , MA es equivalente a MBA y, por lo tanto, no existen actualizaciones de estrategia entre las primeras  $L$  conexiones de los nuevos individuos. Esto hace que los no-cooperadores tengan mayor capacidad de explotación cuando las estrategias son actualizadas. Para superar esta dificultad, no solo consideramos actualizaciones de estrategia cuando el sistema crece en número de individuo sino que también cuando crece en conexiones. Como se definió en el capítulo previo, se realiza una actualización de estrategia cada vez que la población del sistema

crece una fracción  $n$ . Cuando el sistema es grande se incorporan varios individuos entre generaciones y la probabilidad de que un individuo realice varias conexiones entre generaciones es baja. Esto hace que los resultados sean equivalentes si las generaciones se realizan cuando crece una fracción de la población o del número de conexiones del sistema. Sin embargo, cuando el sistema es pequeño, la incorporación de un solo individuo puede suponer varias actualizaciones. Bajo nuestra modelización del capítulo 4, éstas son realizadas cuando todas las conexiones que se incorporan por cada nuevo individuo han sido establecidas. Dado que el sistema es pequeño, el nuevo nodo con gran probabilidad tendrá varias conexiones antes de que su estrategia pueda actualizarse. Por esto, resulta de importancia considerar que las actualizaciones se realizan cuando el número de conexiones del sistema crece una fracción  $n$ , en lugar hacerlo respecto a la población. En la figura 5.5b se muestra  $P_f(N_i)$  para diferentes valores de  $L$  cuando se permite la actualización de estrategias entre la incorporación de conexiones. Como se observa, esto produce una reducción significativa de  $N_c$  haciendo que  $N_c \simeq N_0$ , lo cual corresponde con el mínimo teórico que permite MA considerando que en este el sistema crece a partir de  $N_0$  individuos. Por consiguiente, hemos reducido el problema de la formación del sistema cooperativo de individuos imitadores sin mutación, a justificar los primeros  $N_0$  cooperadores.

### 5.3. Sistemas cooperativos genéricos

En esta sección estudiamos el modelo asumiendo  $n \rightarrow 0$  y, por lo tanto, el sistema siempre alcanza el equilibrio cuando un nuevo individuo o conexión se incorpora al organismo. En la figura 5.6 se ilustran las primeras cuatro etapas del sistema. La primera representa la situación donde el sistema tiene solo dos individuos, correspondiente al mínimo sistema posible donde el acto cooperativo puede existir. En este caso existen tres posibles combinaciones de estrategias, esto es  $C - C$ ,  $C - D$  y  $D - D$ . En los casos  $C - C$  y  $D - D$ , el sistema se encuentra en equilibrio ya que ambos individuos tienen igual rendimiento y estrategia. Sin embargo, en el caso donde los individuos poseen diferentes estrategias, el no-cooperador obtiene un rendimiento superior que el cooperador,

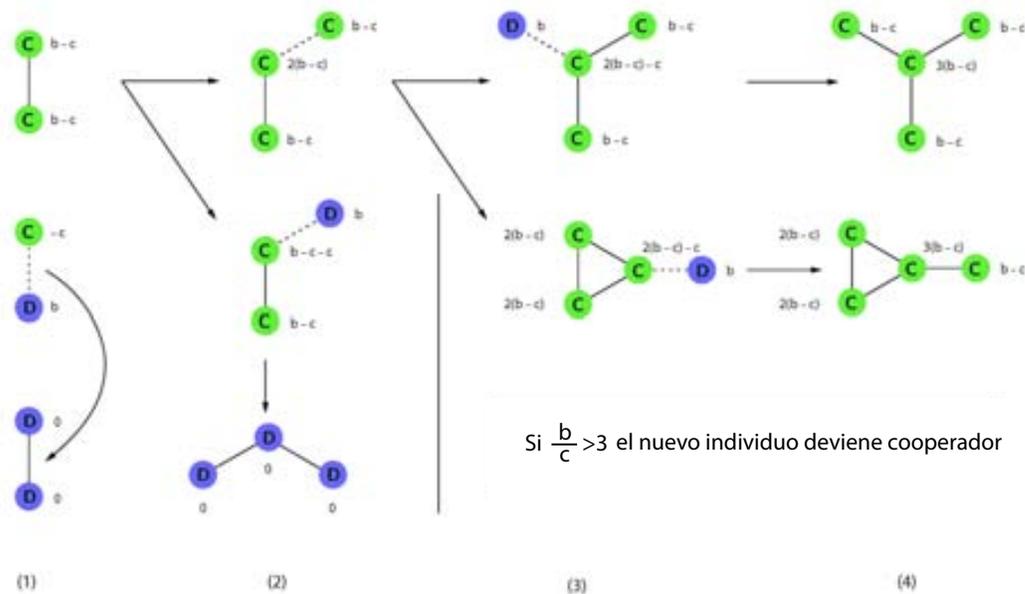


Figura 5.6: Sistemas cooperativos genéricos. Ilustración de las primera 4 etapas que se presentan en el crecimiento del sistema.

debido a que  $b > -c$  para todo  $b$  y  $c$ . Por tanto, el cooperador imita al no-cooperador conduciendo la cooperación hacia la extinción. En consecuencia, ambos individuos deben ser cooperadores para preservar la cooperación. Este ejemplo elemental muestra la esencia del problema cooperativo presente en el dilema del prisionero. Debido a que no es posible incorporar nuevas conexiones al sistema, el próximo paso corresponde a la incorporación de un nuevo individuo con una sola conexión. Éste puede ser cooperador o no-cooperador. En el último caso el sistema completo es invadido por la no-cooperación debido a que siempre los explotadores tienen un rendimiento mayor que los cooperadores con los que interactúan. Esto muestra que la no-cooperación es la mejor estrategia cuando los individuos se conectan formando una cadena lineal. En el caso que el nuevo individuo sea un cooperador, el sistema se encuentra en el equilibrio. Aunque existe un individuo con mayor rendimiento que los demás, nada puede cambiar teniendo en cuenta que todos los individuos tienen la misma estrategia. De esta manera se muestra que bajo las hipótesis del modelo, encontramos que al menos los primeros tres individuos deben ser cooperadores para que el organismo pueda continuar su formación.

En la próxima etapa existen dos posibilidades, o se incorpora una nueva conexión entre los individuos que no interactúan o se introduce un nuevo individuo. El primer caso no tiene impacto sobre las estrategias del sistema ya que todos los individuos poseen la misma. Sin embargo, en el segundo caso surge la posibilidad de conectar al nuevo individuo a un cooperador conectado a dos cooperadores en lugar de uno o ninguno. En este caso, cuando el nuevo individuo es no-cooperador y  $r > r_c = 3$ , el cooperador tiene un mayor rendimiento que el no-cooperador y, por lo tanto, éste adopta la cooperación como estrategia. De esta manera, se muestra la importancia de las desigualdades de rendimiento introducidas por las de grado. A partir de esta etapa, el sistema evoluciona a completamente cooperador si cada nuevo no-cooperador es conectado a individuos con al menos dos conexiones y  $r > 3$ . En particular, cuando la formación de nuevas conexiones ocurre con mayor rapidez que la incorporación de individuos,  $r_c$  puede reducirse. Si los nuevos individuos son conectados con otros de al menos  $k_m$  conexiones,  $r_c > (k + 1)/(k - 1)$  asegura  $\bar{c} = 1$ . Este mecanismo permite formar sistemas completamente cooperadores de cualquier topología sin conexiones lineales y tamaño  $N > 3$ . Si además se considera la eliminación de nodos y conexiones, el modelo permite la formación de sistemas cooperativos de cualquier topología.

Por las condiciones impuestas, los no-cooperadores siempre devienen en cooperadores, pero nunca ocurre lo contrario ya que el individuo que es explotado tiene suficiente soporte cooperativo de su vecindario al mismo tiempo que la regla de actualización no permite errores en las decisiones de los individuos. Por lo tanto, encontramos que el mecanismo por el que el sistema resiste la invasión de los no-cooperadores es de carácter local. Sin embargo, como hemos mostrado a lo largo del presente capítulo, es posible que el sistema presente  $\bar{c} < 1$  manteniendo un alto nivel de cooperación cuando el sistema crece, incluso si se considera la posibilidad de errores en la decisión de los individuos. Bajo estas circunstancias, la no-cooperación puede invadir parte del sistema pero la estructura topológica permite encontrar un camino por el que la cooperación se reestablece en las partes afectadas. Esto sugiere que los mecanismos por los que el sistema resiste las invasiones de los no-cooperadores puede ser desde local, donde los individuos involucrados son el explotador y su vecindario, hasta globales, donde el sistema completo

actúa contra la no-cooperación, como ocurre en sistemas estáticos cuando  $P_c = 1/2$ .

## 5.4. Los primeros tres cooperadores

En la sección 5.2. reducimos el tamaño de la *semilla cooperadores* a tres individuos. En ésta realizamos consideraciones biológicas que permiten justificar esta estructura así como también mejorar las condiciones generales para la formación de la sociedad. Para esto consideramos que los individuos que forman el sistema son capaces de reproducirse. Esta es una característica propia de los individuos biológicos exceptuando algunos casos, como las hormigas obreras. Dado que nuestro interés principal son los seres humanos, consideramos que la reproducción es del tipo sexual. Bajo esta condición, la cooperación de los primeros dos individuos puede justificarse fácilmente ya que si no cooperan al menos para reproducirse no tendrán descendencia y, por lo tanto, su extinción está asegurada. Por consiguiente, en especies con reproducción sexual evolucionan aquellos individuos que cooperan para reproducirse. En este caso, los nuevos individuos son consecuencia de la reproducción genética. En el caso más simple donde los individuos cooperadores solo tienen una descendencia, la situación es ilustrada por la segunda etapa de la figura 5.6 donde la cooperación se extingue. Como mostramos a lo largo del trabajo, la cooperación puede evolucionar cuando la naturaleza impone desigualdades de rendimiento que favorecen a los cooperadores. En este caso, esto puede introducirse considerando que la descendencia tiene una menor adaptabilidad intrínseca ( $AI$ ) al medio que sus progenitores, donde  $AI$  es la adaptabilidad del individuo que vive en soledad respecto de los de su especie. Por lo tanto, si consideramos que los adultos tienen  $AI = 0$ , entonces su hijo tiene  $AI = -d(t)$ , donde  $d > 0$ . Evidentemente la  $AI$  de la cría crece en el tiempo hasta que deviene en adulto donde  $d = 0$ .

En la figura 5.7 se ilustra esquemáticamente el mecanismo mediante el cual la descendencia deviene en cooperador. Se considera el caso donde solo hay una cría con solo un lazo con sus progenitores, el cual corresponde al caso más representativo de nuestra especie durante las primeras etapas de vida de la prole. Sin embargo, esto puede

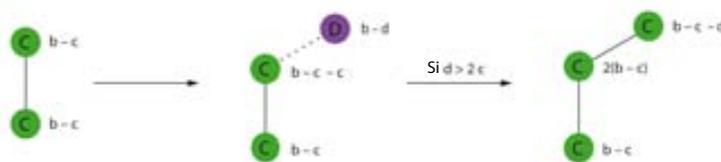


Figura 5.7: Los primero tres cooperadores. El hijo deviene en cooperador.

generalizarse a cualquier situación posible que pueda presentarse. En la primer etapa, se muestran los primeros dos individuos que cooperan para reproducirse. El sistema alcanza la segunda etapa cuando la descendencia es concebida. No obstante, en el caso humano, la imposibilidad de la progenie de subsistir por sí misma junto a la necesidad de la madre de la cooperación del padre para el desarrollo de la descendencia, aseguran que esta etapa deba extenderse al menos hasta que la progenie pueda subsistir independientemente de sus progenitores, ya que aquellos individuos que no cumplan con este requisito no evolucionan. Es interesante notar que este tipo de argumento puede utilizarse para comprender el comportamiento reproductivo de las demás especies biológicas. Nosotros dejamos dicho análisis para investigaciones futuras. Como se observa en la figura, si  $d > 2c$  los cooperadores tienen mayor rendimiento que el nuevo individuo y, por lo tanto, la cooperación es la mejor estrategia. Esto ocurre hasta que la descendencia crece alcanzando la condición donde  $d = 2c$ , a partir de la cual la no-cooperación deviene en la mejor estrategia. De esta manera es necesario que la cría devenga en cooperador mediante la imitación del comportamiento de sus padres antes de alcanzar dicha condición. En el caso contrario, evolucionan aquellos individuos que rompen el lazo al llegar a esta condición, lo cual nuevamente es de importancia para comprender el comportamiento de otras especies. Sin embargo, para que romper el lazo tenga sentido bajo esa condición es necesario que el valor de  $AI$  de la cría sea suficiente para subsistir de manera independiente. En este sentido, la cooperación evoluciona al menos hasta que la cría pueda vivir independientemente. Luego la cooperación puede superar esta frontera debido a que aquellos individuos cuyas crías devienen cooperadores y preservan el lazo indefinidamente, evolucionan frente a los que no lo hacen. De esta manera, hemos justificado la formación de los primeros tres individuos. No obstante, estos elementos permiten reducir

las condiciones para la evolución de cooperación encontradas a lo largo de este capítulo.

## 5.5. La potencialidad de los individuos

En la dinámica evolutiva utilizada a lo largo del capítulo, todas las conexiones tienen igual peso sobre el rendimiento de los individuos, de manera que el rendimiento considerado es el acumulado. Bajo esta condición y como ya hemos establecido, las heterogeneidades de grado introducen desigualdades en el rendimiento de los individuos que favorecen la evolución de cooperación. Sin embargo, las interacciones requieren recursos como el tiempo, que son finitos, y por lo tanto aumentar la conectividad no siempre asegura un aumento en la potencialidad de los individuos. Definimos la potencialidad  $p_i$  del individuo  $i$  como el rendimiento teórico efectivo máximo  $R_i^{eff}$  que un individuo puede obtener de su vecindario dividido por  $b$ . Por tanto, en los resultados previamente mostrados hemos considerado  $p_i = k_i$  asumiendo que cada individuo tiene recursos ilimitados que le permiten incrementar su potencialidad tanto como el tamaño del sistema lo permita. En el extremo opuesto, podemos considerar que los individuos utilizan todos sus recursos disponibles sin importar el número de conexiones que posean de manera que  $p_i = 1$  para todo  $k_i$ . En este caso, la potencialidad máxima es independiente de la conectividad de los individuos. Cuando se considera esta situación desaparecen los beneficios de las heterogeneidades de grado para la evolución de cooperación [74].

Sin embargo, es de esperar que el aumento de la conectividad incremente la potencialidad de los individuos de alguna manera. En particular, puede considerarse la existencia de una potencialidad máxima  $p = K$  determinada por aquellos recursos finitos necesarios para interactuar. Nosotros introducimos esto de la siguiente manera. Por un lado, si  $k_i \leq K$  entonces  $p_i = k_i$  y el rendimiento efectivo  $R_i^{eff}$  del individuo  $i$  es igual a  $R_i$ . Por otro lado, si  $k_i > K$  calculamos el rendimiento efectivo como  $R_i^{eff} = (R_i/k_i)K$ . En la figura 5.8 se muestra la fracción de cooperadores  $\bar{c}$  en función de  $K$  para diferentes valores de  $L$ . Se observa que el sistema exhibe una transición de fase de un estado no cooperativo a uno cooperativo para algún valor de la potencialidad máxima  $K_c$ . Es remarcable que el resultado es independiente del tamaño del sistema para todo  $N > N_c = N_0$ . Ade-

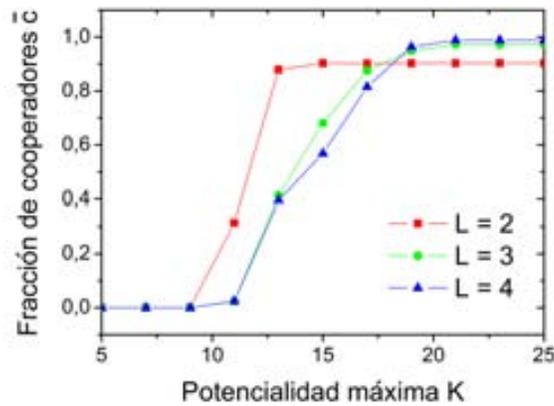


Figura 5.8: Potencialidad de los individuos. Fracción de cooperadores  $\bar{c}$  en función de la potencialidad máxima  $K$  para algunos valores de  $L$ . Los resultados fueron obtenidos considerando MA para la generación de la red. Hemos considerado  $r = 2.8$  y promediado los valores sobre 40 diferentes realizaciones.

más, observamos que el resultado no depende fuertemente del grado medio  $\bar{k}$ . Lo que ha sido comprobado hasta  $L = 32$ . Este resultado muestra que como consecuencia de considerar el crecimiento cooperativo del sistema no se requiere grandes desigualdades de rendimiento introducidas por las heterogeneidades de grado para formar un sistema altamente cooperativo. Este es un resultado sobresaliente ya que los hubs pierden gran parte de su importancia respecto a la que poseen cuando se consideran sistemas estáticos generados mediante MBA. En particular, su importancia no se diferencia significativamente de cualquier otro individuo del sistema. Además, si  $b$  y  $c$  están determinados por la productividad total del sistema, y teniendo en cuenta que ésta es independiente de la distribución de la riqueza, la introducción de una potencialidad máxima genera un incremento en  $r$  que no solo mejora la calidad de vida de los individuos con  $k < K$  sino que también mejora las condiciones para que la cooperación prevalezca en el sistema. De todas maneras, es importante notar que aún es necesario cierta desigualdad social entre los individuos para que la cooperación pueda evolucionar. No obstante, en este caso las desigualdades necesarias entre los recién llegados al sistema y los más conectados es varios órdenes de magnitud menor que las existentes en nuestra sociedad contemporánea. Además, una consecuencia importante de este resultado es la posibilidad de considerar

el envejecimiento y muerte de los individuos sin que esto modifique las conclusiones alcanzadas.

Por último, es posible llegar a conclusiones similares considerando los resultados de las figuras 5.2 y 5.5. En ellas se muestra que cuando  $N > N_c$ , el sistema resiste la incorporación de no-cooperadores para  $r > r_c$  y, por lo tanto, el sistema ha desarrollado las desigualdades de rendimiento necesarias para que la cooperación prevalezca en el tiempo. Cuando el sistema continúa creciendo a partir de  $N_c$ , las diferencias entre los rendimientos de los nuevos individuos y los más conectados del sistema aumenta. Sin embargo, esto no reduce las condiciones necesarias para que la cooperación perdure, ya que  $r_c \neq r_c(N)$ . Esta independencia muestra la existencia de  $K_c$ .

## 5.6. Conclusiones

En este capítulo hemos realizado un extenso estudio para determinar elementos generales de nuestra naturaleza que dan lugar a la evolución de sociedades humanas por selección natural. En este camino hemos detectado diversos elementos que actúan a diferentes escalas favoreciendo la formación de la sociedad. Cuando el sistema es pequeño, la cooperación tiene su origen en que la naturaleza finita de todo organismo vivo le exige reproducirse para evolucionar. Lo cual muestra, que el origen mismo de la cooperación en la naturaleza se encuentra en la reproducción, en lo que para nosotros es la esencia de la vida. Luego, la imposibilidad humana de subsistir tras su concepción sin la cooperación de su madre, junto a la imposibilidad de la madre de criar la descendencia sin la cooperación del padre, permiten extender la cooperación hasta que la progenie adquiere capacidades necesarias para subsistir de manera independiente. Sin embargo, la capacidad de aprendizaje humana permite a la progenie devenir en cooperador mediante la imitación del comportamiento de sus progenitores. Esto da lugar a que la cooperación pueda extenderse más allá de su carácter netamente reproductivo. De esta manera, siempre que los recursos y las posibilidad de cooperación lo permitan, la evolución del núcleo cooperativo familiar queda asegurada.

A partir de estas condiciones que aseguran la evolución de los primeros cooperadores

del sistema, éste puede continuar creciendo cooperativamente sin la necesidad de considerar la fragilidad del ser humano en sus primeras etapas de vida y, por lo tanto, dando lugar a la posibilidad de migraciones. En este caso, es necesario cierta desigualdad social entre los nuevos individuos y los preexistentes con los que interactúa para que el organismo social pueda evolucionar. Es interesante notar que parte de estas desigualdades se generan por la desigualdad estructural inherente del proceso de crecimiento cooperativo. No obstante, las desigualdades sociales necesarias son despreciables frente a las existentes en nuestra sociedad contemporánea, invitando a la reflexión. A medida que el organismo crece, desarrolla rápidamente estructuras topológicas macroscópicas, que dan lugar a nuevas posibilidades por las que superar las explotaciones que puedan ocasionar los nuevos individuos que se incorporan al sistema. Estos mecanismos trascienden la localidad de los individuos, pudiendo alcanzar magnitud global, donde el sistema como un todo actúa en favor de su subsistencia. Ésto es de enorme importancia porque muestra que el organismo social trasciende a sus partes, tomando control por fuera de la voluntad individual. En particular, estas estructuras macroscópicas vuelven a la sociedad resistente a cambios de comportamiento erróneos en los individuos (erróneos en sentido evolutivo y que son desfavorables para la cooperación) así como también le permiten subsistir a pesar de la existencia de individuos con aprendizaje lento o poco selectivo.

En este capítulo hemos dado explicación al origen evolutivo de nuestra sociedad contemporánea. No obstante, el modelo aún carece de elementos esenciales propios de la misma que, como la existencia del estado que moldea parte del ambiente en el que habitamos, condicionan nuestra realidad y, por lo tanto, deben ser tenidos en cuenta apropiadamente. Antes de incorporar estos elementos de considerable complejidad, es necesario comprender en profundidad elementos más simples, generales y que posiblemente existieron desde las primeras sociedades humanas. En particular, la modelización del presente capítulo solo permite explicar la evolución de sociedades hasta que en el seno de la misma surgen mutaciones simples, donde los individuos cambian de estrategia sin motivación aparente del entorno. Cuando éstas surgen en individuos cooperadores altamente conectados [71], el  $r_c$  necesario para superar las dificultades resulta demasiado grande para justificar la continuidad de la cooperación en el sistema. De esta

manera, los hubs del sistema nuevamente toman un gran protagonismo, de manera que su comportamiento dirige el destino del sistema. En el capítulo siguiente introducimos consideraciones en la forma en que los individuos actualizan su estrategia de manera que el sistema puede superar el surgimiento de mutaciones simples para un amplio rango de valores de  $P_m$ . En particular, mostramos que cuando todas las personas con las que interactuamos influyen sobre nuestro comportamiento, es suficiente para superar estos obstáculos. Cuando esto se considera, nuevamente los individuos de baja conectividad poseen considerable importancia en la dinámica del sistema.

## 5.7. Apéndice: Procedimiento para el cálculo de los valores de $\bar{c} = \bar{c}(r)$

Para los resultados que se muestran de sistemas estáticos, hemos considerado poblaciones de  $N = 10^4$  individuos. Inicialmente cada individuo adopta cooperación o no-cooperación con igual probabilidad. Luego, a menos que se indique otra cosa, las estrategias se actualizan de manera síncrona siguiendo la dinámica análoga del replicador para poblaciones finitas (Ver apéndice capítulo 3). Los valores reportados son obtenidos cuando el sistema alcanza el estado estacionario. Para ello dejamos evolucionar el sistema  $\Delta g = 10^4$  generaciones. Luego, estudiamos la evolución de la fracción de cooperadores  $c(g)$  de cada generación  $g$  durante ventanas temporales de  $\Delta g = 10^3$  generaciones mediante el cómputo del valor promedio de las fluctuaciones de  $c(g)$ . Cuando las fluctuaciones son menores o iguales que  $1/\sqrt{N}$  detenemos la simulación y calculamos  $\bar{c}$  de la realización como  $\bar{c} = \Sigma_g c(g)/(\Delta g N)$ . Los valores reportados han sido obtenidos promediando sobre 100 realizaciones correspondientes a 10 condiciones iniciales diferentes de estrategias para 10 redes diferentes.

Cuando consideramos el crecimiento del sistema, dejamos evolucionar el sistema hasta que alcanza una población de  $N = 10^4$  individuos. Luego detenemos el crecimiento y calculamos  $\bar{c}$  usando el mismo criterio de estabilidad que el usado para sistemas estáticos. Adoptamos este procedimiento por dos razones. Por un lado, porque permite realizar una correcta comparación de los resultados con aquellos obtenidos en sistemas estáticos debido a que ambos valores son obtenidos mediante el mismo procedimiento. Por otro lado, porque el sistema exhibe una transición de fase de un estado no-cooperativo a uno cooperativo para un  $r$  crítico  $r_c$ . A medida que  $r \rightarrow r_c$ , el nivel de cooperación dentro del sistema cambia cada vez más lentamente a medida que el sistema crece. Por lo tanto, para caracterizar apropiadamente la transición mientras el sistema crece es necesario alcanzar sistemas cada vez más grandes dificultando de esta manera la tarea. Sin embargo, ha sido chequeado que las conclusiones alcanzadas no son alteradas si  $\bar{c}$  se calcula mediante la aplicación de un criterio de estabilidad mientras el sistema crece. Los resultados mostrados son obtenidos promediando sobre 40 realizaciones.



# Capítulo 6

## La influencia social

En el capítulo previo hemos mostrado condiciones generales de nuestra naturaleza que permiten justificar la formación de sociedades humanas siempre que se desprecien las mutaciones. Sin embargo, las mutaciones son fundamentales para comprender aquellos cambios que continuamente experimenta la vida y que no podemos explicar a partir de la información de la que disponemos. Aunque la naturaleza impredecible de éstas imposibilita considerar aquellas que pueden surgir en el futuro sin haberlo hecho en el pasado, podemos intentar modelar las que ya han ocurrido, y que pueden presentarse con frecuencia, buscando comprender como estas condicionan la evolución del sistema. Para el presente trabajo, que intenta comprender la evolución de cooperación entre organismos biológicos, aquellas mutaciones que derivan en actos no cooperativos resultan de especial interés. En este sentido, en el capítulo 2 mostramos que siempre es posible introducir mutaciones no-cooperativas que derivan en la extinción de la cooperación del sistema, independientemente del mecanismo por el que ésta ha evolucionado. No obstante, de igual manera que surgen mutaciones no-cooperativas dentro de organismos, éstos a su vez pueden evolucionar desarrollando mecanismos por los que superar las dificultades sin que las mutaciones terminen con su vida. En particular, algunos cánceres o enfermedades que en el pasado hubiesen matado a su portador, en la actualidad pueden superarse satisfactoriamente gracias a técnicas propias de la medicina moderna. De igual manera, en nuestra sociedad, las leyes evolucionan buscando evitar nuevas formas de corrupción o demás actos no cooperativos que surgen continuamente. Evidentemente, las posibles mutaciones relacionadas con la cooperación de los individuos que han tenido lugar en

sociedades humanas es enorme. En el presente trabajo nos limitamos a considerar mutaciones simples, que corresponden a cambios espontáneos de estrategia no motivados por el vecindario del mutante y visibles para aquellos individuos con los que interactúa, dejando las demás posibilidades para futuras investigaciones. En nuestra opinión, las mutaciones simples son de especial importancia ya que ocurren con frecuencia en nuestra cotidianidad, además de haber sido observadas en experimentos humanos [96]. Cuando estas mutaciones ocurren en los hubs de los sistemas cooperativos obtenidos en el capítulo anterior, la relación beneficio-coste necesaria para que el organismo social pueda mantener la cooperación es demasiado grande [71], de manera que una sola mutación simple es capaz de conducir al sistema hacia la muerte. De esta manera, la longevidad y tamaño que el sistema cooperativo puede alcanzar depende fuertemente de la tasa de mutación simple que presenten los individuos de la población. En este sentido, el tamaño poblacional y edad que exhibe nuestra sociedad contemporánea no pueden explicarse mediante los elementos considerados en la modelización del capítulo pasado y, por lo tanto, es necesario introducir nuevos elementos propios de nuestra naturaleza que permitan extender el alcance de la modelización al caso de mutaciones simples. En la historia humana pueden encontrarse diversos mecanismos que permiten sobreponerse a este tipo de dificultades. En este sentido, el castigo por parte del estado a actos no-cooperativos ha resultado ser un elemento de gran importancia. En este sentido, el ostracismo utilizado en la antigua Grecia supera esta dificultad simplemente excluyendo de la sociedad a aquellos individuos que no cooperan con las instituciones establecidas. Es interesante notar en este ejemplo, que el problema es superado mediante la eliminación de las conexiones  $C - D$ , de manera que el no-cooperador pierde completamente su capacidad de explotación. Esto muestra que la coevolución entre la estructura y las estrategias del sistema puede resultar de especial importancia en este tipo de problemática. En este sentido, ha sido mostrado [59] que la simple ruptura de los lazos  $D - D$  (dando lugar a la formación de nuevas conexiones para conservar el grado medio del sistema) es suficiente para superar el surgimiento de mutaciones simples en hubs. Cuando aparecen estos mutantes, el sistema inicialmente evoluciona reduciendo considerablemente la fracción de cooperadores, pudiendo alcanzar valores cercanos a la nulidad. Antes que la

cooperación se extinga se produce una profunda reestructuración del sistema mediante la ruptura y formación de lazos que permite, bajo ciertas condiciones, reestablecer la cooperación. Aunque este mecanismo puede superar este tipo de dificultades, tiene varias limitaciones que invitan a realizar nuevas consideraciones. Por un lado, solo permite superar las dificultades para bajas tasas de mutación. Por el otro, la profunda reestructuración que experimenta el sistema difícilmente tenga paralelo en nuestra sociedad. En este capítulo abordamos esta problemática principalmente considerando que el comportamiento de cualquier individuo es influenciado por el propio de aquellos con los que interactúa. Este simple elemento permite superar el surgimiento de mutaciones simples para un amplio rango de  $P_m$  y sin que la fracción de cooperadores presente fuertes oscilaciones, de manera que las invasiones no-cooperativas son de carácter local. Además, extendemos los resultados del capítulo pasado mostrando que la evolución del organismo social es aproximadamente independiente de los posibles parámetros del modelo. Por esto, concluimos que cuando el sistema se forma por un proceso de crecimiento mediante la incorporación de individuos con capacidad de aprendizaje influenciada socialmente por el comportamiento de aquellos con los que interactúan, es suficiente para justificar la evolución de un sistema altamente cooperativo de cualquier topología considerada y tamaño superior a  $N_c \approx 100$  cooperadores. Nuestra modelización, como ya mostramos en el capítulo anterior, permite justificar esta estructura inicial siempre que no hayan mutaciones simples. Cuando éstas surgen siendo el sistema pequeño, existe una probabilidad no despreciable de que el organismo muera. No obstante, esto no supone una limitación a nuestra modelización, ya que la multiplicidad de ocasiones en que grupos humanos encontraron regiones abundantes en recursos nos permite justificar esta estructura. Además, es posible introducir otras consideraciones, como una probabilidad de mutación que decrece con la relación genética entre individuos, que permiten justificar esta estructura cooperadora inicial.

## 6.1. Motivando las consideraciones desde la literatura

A través de la evolución del sistema, los individuos pueden cambiar su estrategia evaluando la información provista por el ambiente. Cuando el problema de la cooperación es considerado sobre redes complejas, cada individuo solo puede obtener información de su vecindario, formado por el individuo y sus vecinos. Dado que nuestra modelización asume que los individuos no utilizan la memoria, la información disponible de cada individuo se restringe a los rendimientos y estrategias de su vecindario en la última ronda. En la literatura, usualmente la actualización de estrategias se realiza mediante la consideración del rendimiento del jugador focal con el propio de un vecino, que puede ser el más exitoso o uno elegido aleatoriamente. De esta manera, los individuos con más de una conexión eligen su estrategia despreciando parte de la información disponible. Sin embargo, un aprendizaje basado en toda la información provista por el vecindario es más eficiente al tiempo que parece más realista. Tomando esto como motivación, recientemente ha sido propuesta una regla de actualización donde el individuo focal evalúa su estrategia comparando los rendimientos promedios que cada estrategia tiene en el vecindario [89]. Estudiando esta regla sobre redes regulares estáticas, mostraron un incremento en la supervivencia de los clústeres de cooperadores con respecto al propio obtenido cuando se considera una regla de actualización basada en la comparación de pares. Aunque el promedio del rendimiento de cada estrategia permite considerar a todos los rendimientos del vecindario simultáneamente, esta regla de actualización aún desprecia parte de la información disponible, ya que la abundancia de cada estrategia en el vecindario no es tomada en cuenta. En particular, en experimentos humanos recientes [97, 99] ha sido mostrado que el comportamiento de los individuos es afectado por la densidad que cada estrategia tiene en el vecindario y, por lo tanto, este elemento debe ser introducido para la correcta modelización humana. Afortunadamente esto ha sido recientemente introducido [90] a través de la actividad de aprendizaje de los individuos, considerando que ésta aumenta con el número de vecinos con estrategia diferente a la propia del individuo focal. En este trabajo, la abundancia de cada estrategia en el vecindario es definida como la sabiduría de la misma. Mediante estas consideraciones, ha

sido mostrado que la sabiduría del vecindario aumenta la supervivencia de la cooperación sobre redes regulares estáticas. Ésto es debido a que la interfaz que separa diferentes dominios permanecen suaves y los no-cooperadores, por tanto, devienen incapaces de invadir eficientemente los clústeres de cooperadores.

En este capítulo presentamos una regla para la actualización de las estrategias que denominamos *actualización democrática ponderada*, donde toda la información provista por el vecindario de los individuos es tomada en cuenta simultáneamente. A diferencia de [90], definimos la sabiduría de cada individuo sobre el juego combinando su estrategia y rendimiento, en lugar de solo su estrategia. En este sentido, definimos la sabiduría de cada individuo como proporcional a su rendimiento. De esta manera, los individuos con un alto rendimiento son más sabios que aquellos con bajo. Entonces, la sabiduría del sistema esta heterogéneamente distribuida entre los individuos. Nosotros justificamos esta consideración por lo siguiente. Primero, desde la perspectiva del individuo focal, los vecinos con alto rendimiento parecen ser mejores jugadores que aquellos con uno bajo y, por lo tanto, son más confiables. En este sentido, el rendimiento de cada individuo puede ser interpretado como una medida de la reputación del individuo más allá de su estrategia. Segundo, desde una perspectiva estadística, cuando la conectividad del sistema es heterogénea el rendimiento de un individuo normalmente crece con el grado. En particular, en nuestro caso donde el sistema es siempre altamente cooperativo hasta su muerte, el rendimiento acumulado de los individuos resulta ser una buena medida de la cantidad de información del sistema a la que tienen acceso. Entonces, los individuos con un rendimiento alto tienen, en promedio, más información del sistema que los de bajo rendimiento y, por consiguiente, son más confiables. Nosotros consideramos que el comportamiento de los individuos es socialmente influenciado por la sabiduría de cada individuo en su vecindario. Cuando la sabiduría total del vecindario se encuentra dividida por la existencia de ambas estrategias, el individuo focal es influenciado por este conocimiento contradictorio en opuestas direcciones. Por tanto, la influencia social efectiva sobre el individuo queda definida por la diferencia entre las sabidurías totales de cada estrategia, en lugar de depender del valor absoluto de la estrategia opuesta, considerado a través de la actividad de aprendizaje de los individuos.

## 6.2. Actualización democrática ponderada

Como acabamos de establecer, consideramos que el comportamiento de cualquier individuo  $i$  es afectado por cada miembro de su vecindario  $I$  a través de la información provista por ellos, *i.e.* el rendimiento y estrategia de cada individuo del vecindario. Los individuos evalúan su estrategia considerando esta información de la siguiente manera. Primero, por simplicidad, dividimos el vecindario en dos conjuntos llamados  $O$  y  $S$ , donde  $O$  corresponde a los individuos con estrategia diferente que  $i$  y  $S$  los restantes. Luego, el individuo focal se encuentra motivado a cambiar su estrategia si se satisfacen las siguientes condiciones:

1. El conjunto  $O$  debe no estar vacío.
2. El rendimiento promedio  $\bar{R}_O = \sum_{l \in O} R_l / \sum_{l \in O} 1$  de  $O$  debe ser mayor que el rendimiento promedio  $\bar{R}_S = \sum_{l \in S} R_l / \sum_{l \in S} 1$  de  $S$ , esto es  $\bar{R}_O > \bar{R}_S$ .

Cuando estas condiciones se satisfacen, el individuo focal nota que hay un comportamiento diferente al propio que, en promedio, lo hace mejor. Cuando  $O$  y  $S$  tiene un número similar de elementos, las diferencias de rendimiento promedio  $\bar{R}_O - \bar{R}_S$  pueden ser una buena medida de cual estrategia es mejor. En la situación donde  $O$  ( $S$ ) tiene más elementos que  $S$  ( $O$ ), el rendimiento promedio  $\bar{R}_O$  ( $\bar{R}_S$ ) es estadísticamente más confiable que el otro. En este sentido, la abundancia de cada estrategia deviene en información importante a ser considerada. Nosotros introducimos esto considerando que la influencia social que cada individuo tiene sobre los demás es definida por su rendimiento. De esta manera, la presión social total de cada estrategia sobre el individuo focal es definida mediante el rendimiento acumulado  $R_O = \sum_{l \in O} R_l$  para la estrategia de  $O$  y  $R_S = \sum_{l \in S} R_l$  para la de  $S$ . Entonces, la influencia social efectiva se define por  $R_O - R_S$ . Por lo tanto, cuando  $R_O > R_S$  ( $R_O < R_S$ ) la influencia social favorece la estrategia del conjunto  $O$  ( $S$ ) y cuando  $R_O = R_S$  la presión social no tiene efecto sobre  $i$ .

En lo que sigue consideramos que un individuo motivado cambia su estrategia con una probabilidad  $w$  que crece con la influencia social efectiva  $R_O - R_S$ . Esto lo realizamos mediante la función de Fermi [92] de la siguiente manera:

$$w = \frac{1}{1 + e^{-\beta(R_O - R_S)}} , \quad (6.1)$$

donde  $\beta$  es la intensidad de la influencia social sobre el individuo focal. Cuando  $\beta \rightarrow 0$  la abundancia de cada estrategia es neutral y el individuo motivado  $i$  cambia su estrategia con probabilidad  $w \rightarrow 1/2$ . Cuando  $\beta \rightarrow \infty$  el jugador focal cambia de estrategia con  $w \rightarrow 1$  ( $w \rightarrow 0$ ) cuando  $R_O > R_S$  ( $R_O < R_S$ ) y, por lo tanto, la influencia del vecindario es determinante en el comportamiento de  $i$ . Es interesante notar que si  $\beta = 0$  o  $R_O = R_S$  el jugador focal motivado preserva o cambia su estrategia con igual probabilidad. Esta situación puede ser interpretada como si el individuo  $i$  confía en su última estrategia tanto como en la mejor estrategia promedio de su vecindario. Por consiguiente, el individuo focal valora más su propia información que la provista por un vecino. En contraste, cuando  $\beta \rightarrow \infty$  y  $R_O \neq R_S$ , el jugador focal considera de igual importancia la información de cada miembro de su vecindario.

Además, desde que  $w \neq 0$  para todo  $\beta$  y  $R_O - R_S$ , cualquier jugador motivado puede cambiar su estrategia incluso cuando  $R_O < R_S$ . Esto es importante porque permite a los individuos superar la influencia social tomando una estrategia opuesta a la que indica la sabiduría del grupo. En la regla definida previamente, la motivación del jugador focal a cambiar su estrategia ha sido definida de manera determinista. Sin embargo, esto puede ser generalizado mediante la consideración de una probabilidad de motivación  $m$  de cambiar estrategia que crece con  $\bar{R}_O - \bar{R}_S$ . En particular, esto puede nuevamente ser realizado mediante la función de Fermi definiendo  $m = 1/(1 + e^{-\alpha(\bar{R}_O - \bar{R}_S)})$ , donde  $\alpha$  es la intensidad de selección natural. De esta manera, cuando en un vecindario existen dos estrategias, la probabilidad de que el individuo focal cambie su estrategia está definida por  $R_{S \rightarrow O} = m \cdot w$ , donde la situación previa es recuperada para  $\alpha \rightarrow \infty$ . Cuando  $\beta = 0$ , la *actualización democrática ponderada* se reduce a la propuesta en [89].

### 6.3. Sistemas cooperativos sin mutaciones

Para realizar un análisis claro del modelo, comenzamos explorando el caso donde la probabilidad de mutación simple  $P_m = 0$ . Al igual que en el capítulo anterior, buscamos

el  $r_c$  necesario para mantener un estable y alto nivel de cooperación cuando el sistema crece a partir de una estructura de  $N_i$  cooperadores mediante la incorporación de nuevos cooperadores. A través del capítulo consideramos  $N_i = 1000$  para asegurar el desarrollo adecuado de las propiedades topológicas macroscópicas de la red bajo consideración. Esta estructura inicial puede justificarse extendiendo los resultados del capítulo anterior. En la figura 6.1 se muestra la fracción de cooperadores  $\bar{c}$  en función del cociente beneficio-coste  $r$  para diferentes valores de los parámetros del modelo  $L$ ,  $\beta$  y  $n$ . Además, se muestran resultados considerando tres diferentes mecanismos de crecimiento, estos son MA, MBA y MCA. Los resultados han sido obtenidos promediando sobre 100 realizaciones diferentes donde el sistema crece hasta  $N = 10^4$  individuos. La fracción de cooperadores  $\bar{c}$  de cada realización es obtenida promediando el nivel de cooperación alcanzado por el sistema tras cada generación cuando  $N > 9 \times 10^3$ .

En la figura 6.1a se presentan resultados obtenidos para los tres mecanismos de crecimiento considerados. En todos los casos se observa una transición de fase de un estado no-cooperativo a uno altamente cooperativo para algún  $r_c$ . Al comparar los resultados obtenidos con MCA y MA se observa, como es de esperar, que  $r_c$  decrece cuando las heterogeneidades de grado aumentan. Además, comparando MA con MBA, nuevamente se observa que las condiciones para la evolución de la cooperación se ven favorecidas cuando se considera la existencia de individuos con menos que  $L$  conexiones. También, es remarcable que MCA presenta un valor de  $r_c$  menor que el propio de MBA, incluso cuando MCA es considerablemente menos heterogéneo que MBA. Este sobresaliente resultado sin precedente en la literatura muestra nuevamente la gran importancia que tiene considerar la existencia de individuos con menos que  $L$  conexiones en la formación de sistemas cooperativos. No obstante, es destacable que independientemente del mecanismo de crecimiento considerado,  $r_c$  es cercano al mínimo teórico  $r_c = 1$ . Por lo tanto, la formación del sistema cooperativo es robusta a las diferentes formas de crecimiento consideradas.

En la figura 6.1b exploramos la dependencia de  $r_c$  con el grado promedio  $\bar{k} \simeq 2L$ . Se observa que  $r_c$  decrece aproximándose al mínimo teórico  $r_c = 1$  cuando  $\bar{k}$  crece. Como comentamos en el capítulo anterior, al ser el sistema altamente cooperativo el

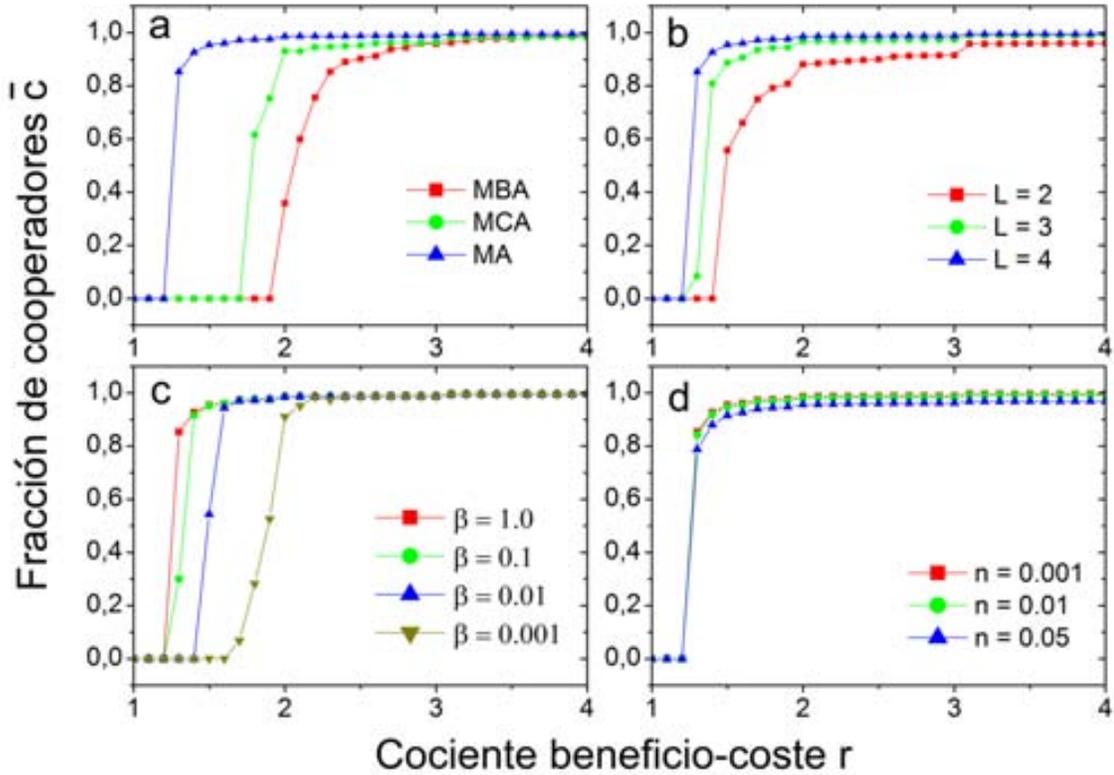


Figura 6.1: El modelo sin mutaciones. La fracción de cooperadores en función de la relación beneficio-coste para diferentes mecanismos de crecimiento y parámetros del modelo. a) El modelo sobre diferentes mecanismos de crecimiento. b) La influencia del grado promedio  $\bar{k} \simeq 2L$ . c) La dependencia con la intensidad de presión social  $\beta$ . d) Explorando el modelo sobre diferentes valores de  $n$ . Los parámetros no especificados en cada figura corresponden a  $L = 4$ ,  $\beta = 1.0$ ,  $n = 0.001$  usando MA como mecanismo de crecimiento.

rendimiento de los individuos es aproximadamente proporcional a su grado. Además, teniendo en cuenta que los cooperadores habitan los nodos con mayor conectividad del sistema y los no-cooperadores los menos conectados, la diferencia de rendimientos promedio entre cooperadores y no-cooperadores crece con  $L$  y, por lo tanto,  $r_c$  decrece con  $\bar{k}$ . Sin embargo, para todo  $L$  el sistema presenta un bajo  $r_c$ . Además, se observan otras transiciones que incrementan ligeramente la fracción de cooperadores dentro del sistema. En particular, estas transiciones son claras en  $r = 2$  y  $r = 3$  para  $L = 2$ , y

también en  $r = 2$  para  $L = 3$ . Como ya hemos mostrado, cuando un no-cooperador posee una sola conexión con un cooperador que posee  $k$  conexiones cooperativas, al ser  $r > (k + 1)/(k - 1)$  el cooperador posee un mayor rendimiento que el no-cooperador y, por tanto, la cooperación es favorecida por la selección natural. Los casos  $k = 2$  y  $k = 3$  corresponden a la transición  $r = 3$  y  $r = 2$  respectivamente. Cuando el grado promedio del sistema crece, la probabilidad de que un no-cooperador esté conectado con un cooperador de pocas conexiones decrece y, por consiguiente, estas transiciones se hacen menos evidentes.

En la figura 6.1c se muestran resultados para diferentes valores de la intensidad de influencia social  $\beta$ . Como se observa, el valor crítico  $r_c$  decrece cuando  $\beta$  aumenta. De esta manera, mostramos que la influencia social tiene un efecto positivo sobre la evolución de la cooperación cuando  $P_m = 0$ . Sin embargo, se observa un valor de  $r_c$  cercano al mínimo teórico para todo  $\beta$  considerado. Además,  $r_c$  se aproxima al mostrado en el capítulo previo cuando  $\beta \rightarrow 0$ . Esto tiene importancia porque muestra que el modelo es robusto al cambio en la regla de actualización de las estrategias, de una basada en la comparación de rendimiento entre pares de individuos a una que compara los promedios de rendimiento de cada estrategia. Asimismo, dado que  $\beta$  no modifica considerablemente  $r_c$ , concluimos que la influencia social tiene importancia pero no determinante en la formación de sistemas cooperativos sin mutaciones. Por otro lado, en la figura 6.1d se muestran resultados para diferentes valores de  $n$ . Como se observa,  $r_c$  es independiente de  $n$  para  $n \leq 0.05$ . No obstante, al aumentar  $n$  se observa una reducción en  $\bar{c}$ . Esto es esperable considerando que  $n$  determina el número de nuevos no-cooperadores que ingresan al sistema entre dos generaciones. Finalmente, es importante notar que la estructura inicial de  $N_i$  cooperadores puede justificarse extendiendo los resultados del capítulo previo, ya que como hemos mostrado largamente en esta sección, las condiciones para la formación de sistemas cooperativos sólo mejoran cuando se introduce la influencia social.

En esta sección hemos extendido los resultados del capítulo pasado justificando ampliamente la formación de sistemas altamente cooperativos de individuos imitadores de cualquier tamaño y topología cuando se desprecian las mutaciones. Es de gran importancia notar que si bien el valor de  $r_c$  presenta cierta dependencia con los parámetros del

modelo, ésta es despreciable en lo que respecta a nuestras conclusiones. De igual manera, tanto el tipo de interacción considerada (ya sea entre pares o grupales como en [15]), como el mecanismo de crecimiento de la red, o la regla de actualización considerada y la forma en que se acumula el rendimiento de los individuos, no condicionan nuestras conclusiones. Por lo tanto, éstas solo dependen de las hipótesis de nuestra modelización que esencialmente se reducen al crecimiento altamente cooperativo del sistema de individuos con capacidad de aprendizaje. Dado que estos elementos son generales de toda sociedad humana conocida, proponemos nuestra modelización como una explicación universal del origen evolutivo de las mismas.

## 6.4. El organismo social superando no-cooperadores mediante influencia social

En la sección anterior mostramos que el  $r_c$  necesario para que la cooperación pueda evolucionar cuando  $P_m = 0$  es cercano al mínimo teórico siempre que se cumplan las hipótesis de nuestra modelización. En esta sección extendemos estos resultados al caso donde  $P_m > 0$ . Dado que el impacto de mutantes no-cooperadores sobre el sistema es sensible al área de la red donde aparecen, es importante explorar el surgimiento de mutantes considerando muchas generaciones para cubrir un gran número de posibles configuraciones de no-cooperadores en el sistema. Para esto y por simplicidad para el cálculo numérico, abordamos el problema teniendo en cuenta el surgimiento de mutantes entre generaciones pero sin la incorporación de nuevos individuos. De esta manera, estudiamos la evolución del sistema cuando surgen mutantes en un sistema completamente cooperativo de tamaño fijo  $N$  como condición inicial. Consideramos esta manera de explotar el modelo porque permite considerar eficientemente muchas generaciones ya que de otra manera el tamaño del sistema necesario se hace muy grande y, por lo tanto, es computacionalmente ineficiente. Además, este procedimiento ayuda a centrar la atención sobre el efecto de los mutantes, ya que éstos son la única fuente de no-cooperadores. Sin embargo, se obtienen resultados equivalentes cuando se consideran ambas fuentes de

no-cooperadores siempre que  $N_i \geq 1000$ . Luego, extendemos los resultados a sistemas menores que  $N = 1000$  para mostrar que el modelo permite a la cooperación evolucionar para condiciones bajas para todo  $N$ . Los resultados fueron obtenidos promediando sobre 100 diferentes realizaciones en sistemas de  $N = 10^4$  individuos. La fracción de cooperadores en cada realización ha sido obtenida promediando el nivel de cooperación sobre  $10^3$  generaciones tras un transitorio de  $10^4$  generaciones.

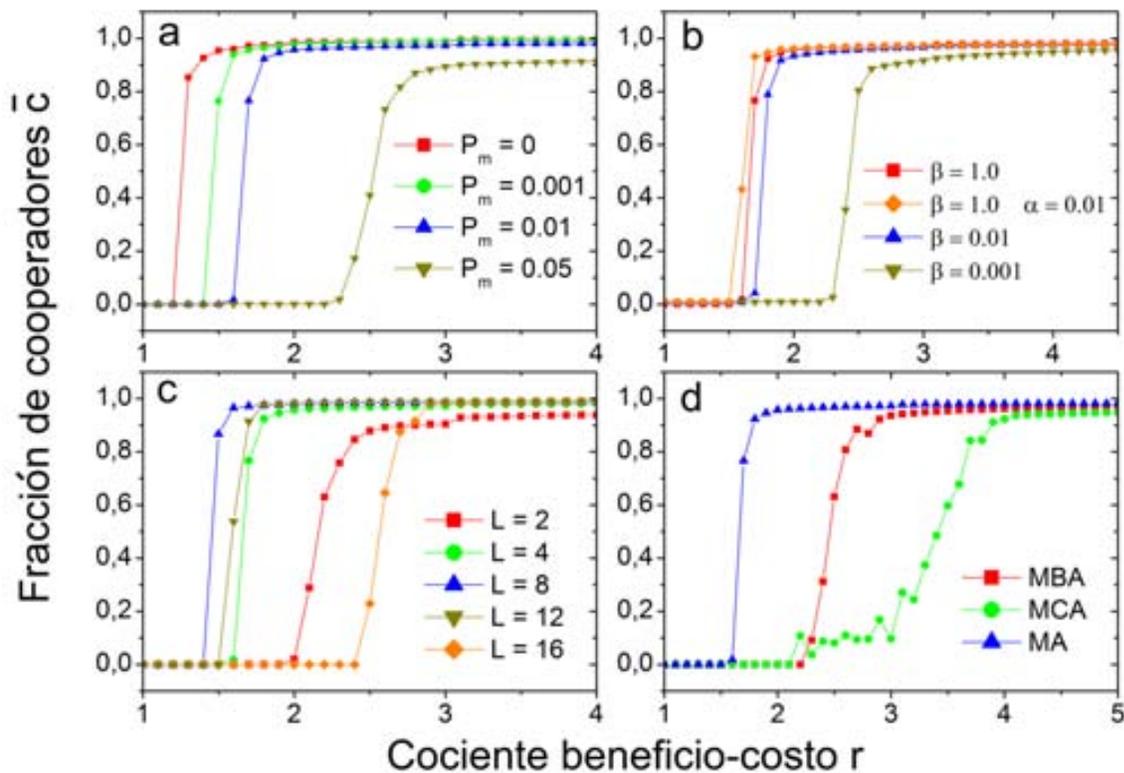


Figura 6.2: El organismo social superando mutantes no-cooperadores. La fracción de cooperadores como función del cociente beneficio-coste para diferentes valores de la probabilidad de mutación y parámetros del modelo. a) El modelo para diferentes valores de la probabilidad de mutación  $P_m$ . b) La dependencia con la intensidad de influencia social  $\beta$  y la intensidad de selección natural  $\alpha$ . c) El efecto del grado promedio  $\bar{k} \simeq 2L$ . d) El modelo sobre diferentes mecanismos de crecimiento. Los parámetros no especificados corresponden a  $L = 4$ ,  $\beta = 1.0$ ,  $P_m = 0.01$  considerando MA en la formación del sistema.

En la figura 6.2 se muestra la fracción de cooperadores en el sistema en función de  $r$  para los tres mecanismos de crecimiento considerados y varios valores de los parámetros del modelo  $L$ ,  $\beta$ ,  $n$  y  $P_m$ . En la figura 6.2a nuevamente se observa una transición de fase de un estado no-cooperativo a uno cooperativo para algún  $r_c$  crítico. En particular, se observa un incremento de  $r_c$  con  $P_m$ . Sin embargo, el sistema presenta un bajo  $r_c$  incluso para la gran tasa de mutación  $P_m = 0.05$ . De esta manera, mostramos que la influencia social permite al sistema cooperativo superar la aparición de mutantes no-cooperadores. Es importante notar que para algún valor de  $P_m > 0.05$ , como es de esperar, el sistema no puede alcanzar un alto y estable valor de cooperación independientemente del valor de  $r$  considerado. Por otro lado, en la figura 6.2b se muestran resultados del modelo para diferentes valores de la intensidad de influencia social  $\beta$ . Observamos que  $r_c$  no es fuertemente dependiente de  $\beta$  cuando  $\beta > 0.01$ , pero crece rápido para  $\beta < 0.01$ . Hemos corroborado que para  $\beta = 0$  no es posible alcanzar un valor alto y estable de cooperación independientemente de  $r$ . No obstante, la cooperación evoluciona para valores cercanos al mínimo teórico de  $r_c$  para todo  $\beta$  considerado. Por lo tanto, la influencia social es un fuerte mecanismo para preservar la cooperación en el sistema cuando surgen mutaciones. Además, como se observa en 6.2b para  $\beta = 1$  y  $\alpha = 0.01$ , el modelo no depende fuertemente de  $\alpha$  y, por tanto, el sistema es robusto a la intensidad de selección natural y a errores en las decisiones de los individuos.

En la figura 6.2c se muestra el comportamiento de  $\bar{c}(r)$  para diferentes valores de  $L$ . Sorprendentemente el modelo presenta un valor óptimo  $\bar{k}$  donde  $r_c$  es mínimo. Éste es un resultado interesante que podría servir para comprender porque las redes actuales han evolucionado hacia el grado medio observado. Sería interesante desarrollar un modelo para la generación de redes donde el grado medio del sistema es determinado mediante una dinámica coevolutiva en lugar de ser externamente introducido. Sin embargo, el sistema presenta un bajo  $r_c$  para todo  $\bar{k}$  considerado y, por lo tanto, concluimos que el modelo es robusto respecto de  $\bar{k}$ . Además, en la figura 6.2d se muestran resultados para los tres mecanismos de crecimiento MCA, MBA y MA. Se observa que  $r_c$  es bajo independientemente del mecanismo de crecimiento subyacente considerado y, por consiguiente, el modelo es robusto para esta consideración. Además, es remarcable que MA

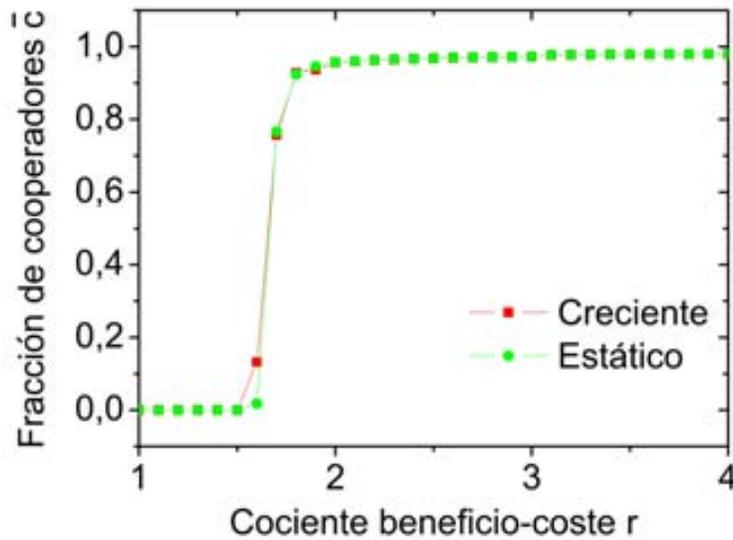


Figura 6.3: Equivalencia entre sistemas crecientes y aquellos altamente cooperadores ya formados. En ambos casos hemos considerado MA  $P_m = 0.01$ ,  $L = 4$  y  $\beta = 1$ . Para el caso de crecimiento elegimos  $n = 0.001$  y un tamaño final  $N = 10^4$ . En el caso estático tomamos  $N = 10^4$ .

e incluso MCA presentan un valor de  $r_c$  menor al propio de MBA. De esta manera, se muestra que la existencia de individuos con menos de  $L$  conexiones también es de gran importancia para superar el surgimiento de mutantes no-cooperadores. Esta característica es generalmente despreciada en modelos basados en agentes. No obstante, al igual que para el problema cooperativo también podría tener importantes implicaciones en otros campos. Con este resultado esperamos motivar futuras investigaciones que consideren MA como el esqueleto del sistema. Por otro lado, se observa para los resultados de MCA una transición de fase más suave que la obtenida con MA. En particular, la región donde  $\bar{c}$  alcanza valores intermedios corresponden a la situación donde algunas realizaciones alcanzan un alto nivel de cooperación y otras cerca de cero. Esto es un resultado de importancia que muestra que la esperanza de vida del sistema crece con  $r$ . Por esto, se esperan transiciones más suaves a medida que se consideran un mayor número de generaciones en la obtención de los resultados. Además, considerando los resultados de MCA y MA, se observa una mayor esperanza de vida así como también un menor  $r_c$

cuando las heterogeneidades de grado del sistema aumentan. De todas maneras, los resultados mostrados consideran un gran número de generaciones y realizaciones. De esta manera, los sistemas cooperativos formados por el modelo presentan gran esperanza de vida. Por otro lado, por completitud y como es de esperar, hemos comprobado que la cooperación se extingue tras algunas generaciones en sistemas bien mezclados para todo  $r$  considerado. De esta manera, la estructura del sistema es una característica fundamental para la evolución de la cooperación. Sin embargo, incluso para un crecimiento aleatorio la cooperación puede evolucionar. Finalmente, en la figura 6.3, etiquetado como creciente, se muestran los resultados obtenidos al considerar el proceso de crecimiento simultáneamente con el surgimiento de mutantes. Además, denotado como estático, se muestran resultados análogos sin considerar el crecimiento del sistema. Como se observa, ambos son casi equivalentes y, por consiguiente, las conclusiones previas pueden extenderse al caso donde el crecimiento es simultáneamente considerado al surgimiento de no-cooperadores.

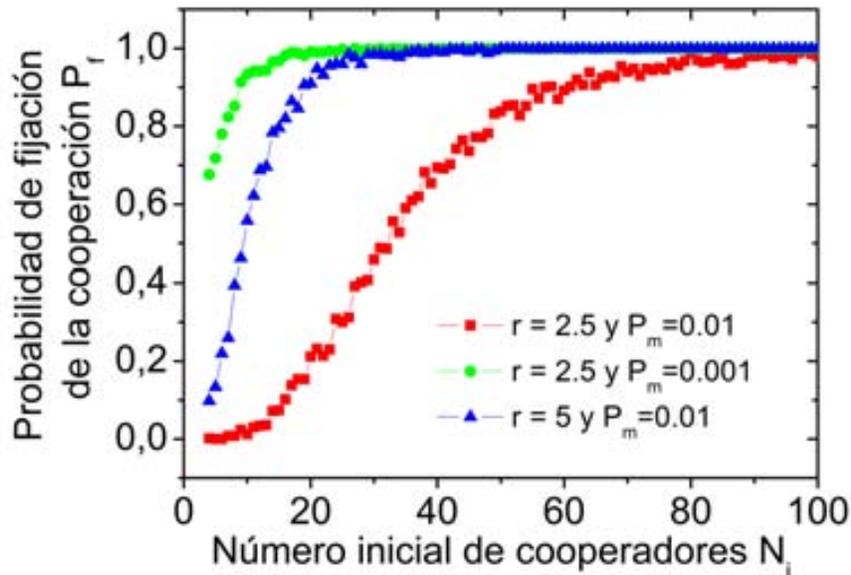


Figura 6.4: La semilla cooperadora. Probabilidad de fijación de la cooperación. Los parámetros del modelo no especificados corresponden a  $n = 0.01$ ,  $L = 4$  y  $\beta = 1$  considerando MA.

Hemos mostrado que la influencia social permite a un sistema altamente cooperativo resistir al surgimiento de mutantes para todos los parámetros considerados cuando  $N \geq 10^3$ . Para generalizar estos resultados a sistemas más pequeños consideramos la probabilidad de fijación de la cooperación  $P_f(N_i)$  definida en el capítulo anterior. Como se observa en la figura 6.4,  $P_f$  crece rápidamente alcanzando el valor 1 para algún tamaño del sistema  $N_c \leq 100$ . A partir de este valor, la *semilla cooperadora* (SC) está lista de manera que la cooperación en el sistema es estable. Sin embargo, las inestabilidades de la cooperación son introducidas por los mutantes, y no así por los nuevos individuos como ya hemos mostrado. Además, observamos que el sistema mínimo es reducido cuando  $r$  crece. De esta manera,  $r_c$  decrece rápidamente con  $N$  cuando el sistema es pequeño pero, tan pronto como las propiedades topológicas macroscópicas del sistema están bien desarrolladas,  $r_c$  deviene independiente del tamaño del sistema. Es interesante notar que la existencia de la SC es esperada considerando que el sistema comienza a crecer a partir de un sistema completamente conectado, que no puede resistir el surgimiento de mutantes no cooperativos. Por esto, el sistema necesita desarrollar desigualdades de rendimiento a partir de las de grado para asegurar la estabilidad de la cooperación. No obstante, si tenemos en cuenta la figura 6.2d, que  $r_c \neq r_c(N)$  a partir de algún tamaño del sistema y los resultados del capítulo anterior, es de esperar la existencia de desigualdades mínimas donde la cooperación queda asegurada para un valor  $r_c$  cercano al mínimo teórico, lo cual es interesante en la búsqueda de una sociedad más igualitaria. Evidentemente, la importancia de esta temática requiere un análisis más detallado. Sin embargo, por razones de tiempo, dejamos estas exploraciones para futuras investigaciones. Por otro lado, observamos que el tamaño  $N_c$  de la CS decrece con  $P_m$  para  $n$  fijo. No obstante, si  $P_m$  y  $n$  no están fijos, hemos comprobado que  $N_c$  crece con  $P_m/n$ . De esta manera, mostramos que combinando el crecimiento cooperativo del sistema, la influencia social e individuos con capacidades de aprendizaje podemos justificar la evolución de sistemas cooperativos siempre que  $N > N_c$ . Cuando el sistema es pequeño, la cooperación deviene inestable pero con alta probabilidad de alcanzar el tamaño crítico  $N_c$ . Además, el valor de  $N_c$  puede reducirse teniendo en cuenta la adaptabilidad intrínseca de los individuos o que  $P_m$  decrece con el parentesco genético entre individuos.

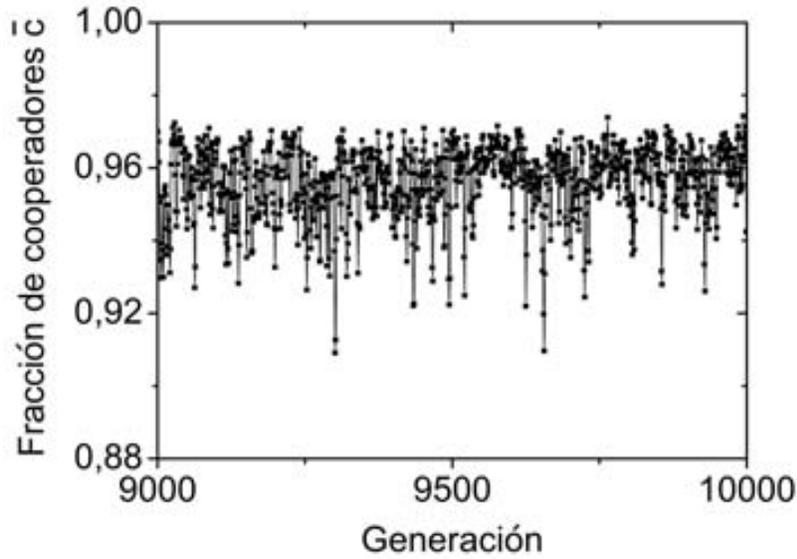


Figura 6.5: La fracción de cooperadores en una sola realización en función de las generaciones del sistema. Los resultados han sido obtenidos para  $L = 4$ ,  $\beta = 1.0$  y  $r = 2.0$  considerando MA.

Ahora, para comprender mejor el mecanismo subyacente a través del cual la influencia social permite superar el surgimiento de mutantes no-cooperadores, en la figura 6.5 se muestra la fracción de cooperadores en función de las generaciones de una sola realización del modelo. Se observa que  $\bar{c}$  exhibe algunas oscilaciones irregulares alrededor del valor promedio  $\bar{c} \simeq 0.96$ . Éstas son producidas por el surgimiento de mutantes no-cooperadores suficientemente fuertes para propagar su estrategia dentro del sistema por imitación. Tras la aparición de estos mutantes la fracción de cooperadores decrece, pero el sistema es capaz de superar estas invasiones restaurando el nivel de cooperación. Es interesante notar que las invasiones de la no-cooperación son de corto alcance debido a que el sistema siempre presenta un alto nivel de cooperación. Incrementando  $L$ , las invasiones son de mayor profundidad. Ésto podría ser de particular importancia para desarrollar el modelo de redes previamente sugerido, donde el grado medio del sistema queda determinado por dinámicas coevolutivas. Por otro lado, las invasiones son de corta duración debido a que el nivel de cooperación es reestablecido tras pocas generaciones. En particular, hemos corroborado que el alcance de las invasiones depende del grado del mutante no-cooperador así como también del número de mutantes no-cooperadores que

aparecen en el sistema entre generaciones. En este sentido, las invasiones más profundas observadas son producidas por el surgimiento de varios mutantes no cooperativos altamente conectados. También, si muchos individuos fuertemente conectados mutan simultáneamente no cooperando, el sistema puede morir para valores de  $r > r_c$ . Sin embargo, esto ocurre con una probabilidad  $P_d$  muy baja como se espera de los resultados previos donde hemos considerado una gran cantidad de generaciones. No obstante, la muerte del organismo está asegurada ya que  $P_d \neq 0$  y, como ya establecimos previamente, es esencial para el organismo adquirir capacidad reproductiva para evolucionar más allá de su muerte.

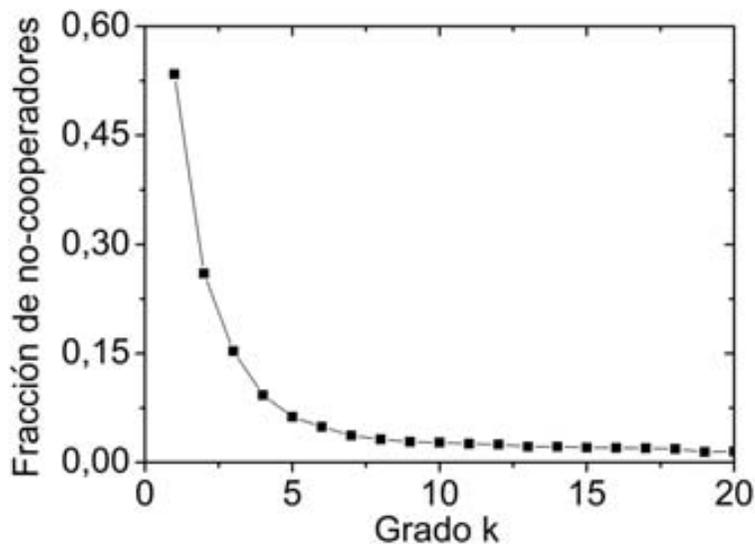


Figura 6.6: Fracción de no-cooperadores en función del grado  $k$ . Los resultados han sido obtenidos para  $L = 4$ ,  $\beta = 1.0$ ,  $r = 2.0$ ,  $P_m = 0.01$  considerando MA.

En la figura 6.6 se muestra la fracción de no-cooperadores en función del grado de los nodos. Estos resultados han sido obtenidos promediando  $9 \times 10^3$  generaciones tras un transitorio de  $10^3$  actualizaciones del sistema y 10 redes diferentes. Como podemos ver, la fracción de no cooperadores decrece rápido con el grado de los individuos aproximándose a 0,01, que corresponde al valor de  $P_m$  considerado. De esta manera y nuevamente, los no-cooperadores habitan preferentemente nodos poco conectados, mientras que los cooperadores ocupan las partes más conectadas del sistema. Teniendo en cuenta que los

resultados han sido obtenidos sin considerar la incorporación los nuevos individuos, concluimos que las invasiones producidas por el surgimiento de no cooperadores se propagan preferentemente hacia nodos con baja conectividad cuando se considera la influencia social. Así, para el sistema cooperativo es importante la existencia de individuos con bajo grado, ya que permite reducir la capacidad de explotación de la no-cooperación dentro del sistema. Por lo tanto, este comportamiento del modelo explica porque MA y MCA presentan  $r_c$  menor que MBA. Por otro lado, para entender como la influencia social permite superar el surgimiento de mutantes no-cooperadores, analizamos el mecanismo mediante el cual un mutante no-cooperador nuevamente deviene cooperador mediante la influencia social en un sistema heterogéneo y altamente cooperador. En particular, para explorar las peores condiciones posibles, consideramos el caso donde el individuo con mayor conectividad muta a no-cooperador en un sistema completamente cooperador. Cuando esto ocurre, el mutante incrementa su rendimiento ya que todos sus vecinos son cooperadores. Sin embargo, en la próxima ronda sus vecinos poseen una nueva posibilidad previamente inexistente, ahora pueden imitar la estrategia del mutante. Dado que éste es el mejor conectado,  $\bar{P}_O > \bar{P}_S$  en los vecindarios de sus vecinos y, por tanto, todos son jugadores motivados. En este punto, es importante notar que los rendimientos acumulados  $P_S^j$  y  $P_O^j$  de un vecino  $j$  del mutante pueden expresarse como  $P_S^j = (k_j - 1)\bar{P}_S^j$  y  $P_O^j = \bar{P}_O^j$  respectivamente en la primera generación tras la mutación. Por esto, es de esperar que  $P_O^j - P_S^j$  sea menor en promedio para vecinos altamente conectados que para los menos conectados. Por lo tanto, la probabilidad de que un vecino cambie de estrategia decrece con su grado. Considerando  $\beta \rightarrow \infty$  y  $r$  suficientemente alto, los vecinos de bajas conexiones adoptan la no-cooperación por imitación, mientras que los que tienen muchas conexiones preservan cooperación como estrategia. En esta situación, el mutante reduce su rendimiento en la próxima generación ya que tiene muchos nuevos vecinos no-cooperadores. Además, su rendimiento promedio  $\bar{P}_S$  se reduce debido a que sus vecinos no-cooperadores están pobremente conectados al sistema. No obstante,  $\bar{P}_O$  del mutante crece ya que todos sus vecinos cooperadores son los de mayor conectividad del vecindario del mutante. Entonces, el mutante es un individuo motivado ya que en su vecindario  $\bar{P}_O > \bar{P}_S$  si  $r$  es suficientemente alto. Por consiguiente, en la próxima generación el mu-

tante vuelve a ser cooperador. De esta manera, tras el surgimiento de un mutante en un sistema completamente cooperador, la no-cooperación se propaga preferentemente hacia los nodos menos conectados del sistema. Luego, los individuos menos conectados no-cooperadores vuelven a cooperar por la imitación de sus vecinos cooperadores que presentan suficiente conectividad.

A través de este capítulo hemos ampliamente mostrado que la influencia social permite superar el surgimiento de mutantes no-cooperadores en sistemas estructurados altamente cooperativos. Sin embargo, es natural preguntarse como depende este resultado de las diferentes formas en que la influencia social puede introducirse. Con la intención de mostrar la gran robustez de este resultado, en el apéndice de este capítulo mostramos resultados obtenidos considerando la actividad de aprendizaje [90] para calcular la probabilidad  $w$ . Además, hemos considerado otras formas de combinar la información del vecindario del individuo, como tomar  $w = (P_O - P_S)/(P_O + P_S)$  cuando  $P_O - P_S > 0$  o nula si  $P_O - P_S \leq 0$ , llegando a conclusiones equivalentes a las alcanzadas en este capítulo. Sin embargo, dada la gran cantidad de diferentes formas en que la información del vecindario puede ser tenida en cuenta, consideramos de importancia realizar futuras investigaciones teóricas que exploren esta posibilidad con mayor detalle. En particular, sería de gran interés estudiar la mejor forma de combinar la información disponible en busca de la regla de aprendizaje que asegure el mayor éxito posible.

## 6.5. El modelo en experimentos con humanos

Consideramos de gran interés realizar experimentos humanos teniendo en cuenta el proceso de crecimiento cooperativo del sistema, ya que hemos largamente mostrado que supone un ambiente favorable para la evolución de cooperación independientemente de la regla de actualización, del mecanismo de crecimiento y de los parámetros del modelo considerados. Para este tipo de experiencia es particularmente importante el considerar la *semilla cooperadora* dada la gran mutación inicial reportada en experimentos humanos [96]. Además, es de gran interés para comprobar si los humanos nos comportamos de manera similar a lo establecido por la *actualización democrática ponderada*. En este sen-

tido, un paso importante hacia el desarrollo de un modelo teórico de la sociedad humana es comprender como la información entregada por el vecindario afecta el comportamiento humano. Tomando esto como motivación, han sido realizados varios experimentos con humanos [96–98]. En [96] ha sido mostrado que la mutación de estrategia es superior a la habitualmente considerada en la literatura. En particular, ha sido reportada una tasa de mutación grande al inicio de la dinámica que decae exponencialmente a través de las generaciones. Por otro lado, en [97] se ha mostrado que los individuos no siguen la famosa regla de la imitación del mejor [37] así como también que el comportamiento de los individuos se ve afectado por la fracción de cooperadores en el vecindario. Además, en [98] ha sido mostrado que las heterogeneidades de grado no promueven la cooperación cuando el rendimiento de los individuos es normalizado por el grado de cada individuo, es decir que la potencialidad máxima es  $K = 1$ . Cuando estas conclusiones se tienen en cuenta, un gran número de predicciones teóricas, que son sensibles a la regla de actualización considerada, dejan de ser válidas en el caso humano [46, 47]. Sin embargo, las condiciones experimentales consideradas en estos trabajos son muy diferentes a la vida cotidiana humana y, por lo tanto, los resultados obtenidos aún no pueden ser concluyentes. En particular, los experimentos han sido realizados teniendo en cuenta el rendimiento normalizado de los individuos en lugar de considerar algún tipo de acumulación con la conectividad de los individuos. De esta manera, sería interesante considerar esta característica en futuros experimentos con humanos, ya que como hemos mostrado previamente, se presenta en nuestra sociedad contemporánea y pasada por la naturaleza heterogénea de la conectividad de la red subyacente.

## 6.6. Conclusiones

En este capítulo hemos presentado una regla de actualización que denominamos *actualización democrática ponderada* donde toda la información disponible del vecindario del individuo focal es tenida en cuenta. En particular, hemos considerado que el comportamiento de cualquier individuo afecta el de aquellos con los que interactúa de manera proporcional a su rendimiento. Cuando en el vecindario existen cooperadores y

no-cooperadores, el individuo focal se encuentra contradictoriamente influenciado por la información disponible, de manera que la influencia social efectiva es la diferencia entre los rendimientos totales acumulados de cada estrategia en el vecindario. Considerando esta regla de actualización hemos explorado extensamente el modelo para un amplio rango de sus parámetros y varios mecanismos de crecimiento, mostrando en todos los casos la evolución de sistemas altamente cooperativos bajo condiciones cercanas a las mínimas teóricas (incluso cuando el sistema presenta una alta tasa de mutación simple). De esta manera concluimos que a partir de una estructura pequeña de cooperadores ampliamente justificada por nuestra modelización, el crecimiento cooperativo del sistema queda asegurado cuando los individuos presentan capacidad de aprendizaje socialmente influenciada. Por lo tanto, hemos presentado un modelo que a partir de preceptos generales de nuestra especie permite explicar ampliamente la evolución de sociedades humanas mientras éstas solo presenten mutaciones no-cooperativas simples.

Por otro lado, nuestra modelización tiene importantes implicaciones para futuras investigaciones. En particular permite asumir un sistema altamente cooperativo como condición inicial en modelos basados en agentes, lo cual nunca ha sido considerado. Hasta ahora, hemos tenido en cuenta que los individuos pueden imitar cooperación o no-cooperación. Sin embargo, pueden considerarse otras características humanas que se propagan dentro de la sociedad mediante procesos de imitación como, rumores, opiniones, pensamientos, ideologías, etc. En este sentido, sería de gran interés comprender como el éxito de los individuos, principalmente determinado por el sistema cooperativo subyacente, afecta la dinámica de propagación de este tipo de información. En especial, puede ser de importancia para comprender la evolución del conocimiento social-humano.

## 6.7. Apéndice: Considerando la abundancia de estrategias mediante la actividad de aprendizaje

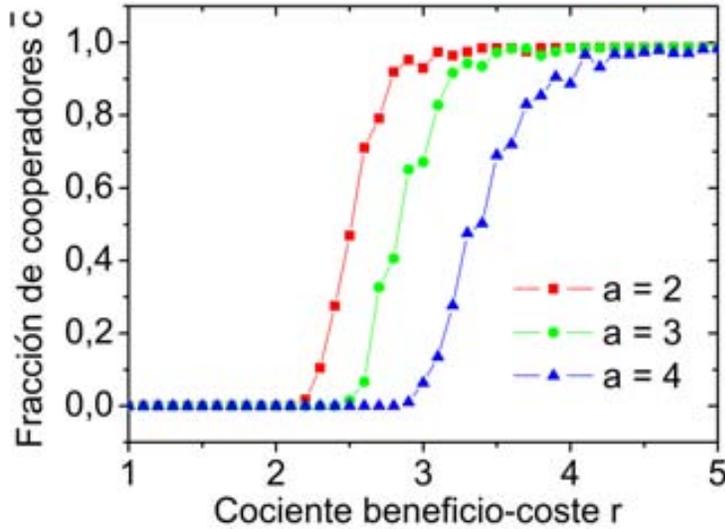


Figura 6.7: Considerando la abundancia de estrategias mediante la actividad de aprendizaje de los individuos. Fracción de cooperadores en función del cociente beneficio-coste para diferentes valores de  $a$ . Los resultados han sido obtenidos para  $L = 4$ ,  $r = 2.0$  y  $P_m = 0.01$  considerando MA.

Como comentamos en la introducción, recientemente ha sido introducida [90] una nueva regla de actualización donde se considera que la abundancia de cada estrategia en el vecindario de los individuos es información que no puede despreciarse. Teniendo esto en cuenta, definieron  $w$  mediante la actividad de aprendizaje  $L_i = (\sum_{l \in O} 1/k_i)^a$  del individuo  $i$  de manera que  $w = L_i$ , donde  $a$  determina la intensidad con la que la abundancia de las estrategias afecta el comportamiento de los individuos. Por otro lado, el grado  $k_i$  del jugador focal  $i$  asegura una normalización adecuada de la probabilidad  $w$ . En este apéndice estudiamos de qué forma los resultados del presente capítulo se modifican cuando el comportamiento de los individuos es afectado por la abundancia de cada estrategia a través de la actividad de aprendizaje  $L_i$ , en lugar de la influencia social efectiva  $P_O - P_S$ . En la figura 6.7 mostramos la fracción de cooperadores en función de

$r$  para diferentes valores de  $a$ . Estos resultados han sido obtenidos siguiendo el mismo procedimiento que para los correspondientes de la figura 6.2. Como se observa, el sistema exhibe una transición de fase de un estado no-cooperativo a uno cooperativo para un bajo  $r_c$  que crece con  $a$ . No obstante, hemos corroborado que para  $a = 1$  el sistema no es capaz de superar el surgimiento de mutantes para los valores de  $r$  mostrados. En este caso particular hemos observado  $r_c > 10$  y que  $\bar{c}$  evoluciona presentando fuertes oscilaciones. De esta manera, es de esperar un valor óptimo de  $a \approx 2$  donde  $r_c$  es mínimo. Sin embargo,  $r_c$  es mayor que el propio observado teniendo en cuenta la influencia social efectiva. Además, observamos que las transiciones son más suaves que las mostradas previamente en este capítulo. En particular, la región donde  $\bar{c}$  alcanza valores intermedios corresponde al caso donde algunas realizaciones finalizan con un alto nivel de cooperación y otras cercano a cero. Además, para  $r > r_c$  observamos algunas irregularidades donde la fracción promedio de cooperación decrece ligeramente para algún valor de  $r$ . Éstas son producidas por la existencia de algunas realizaciones donde el sistema cooperativo muere antes de las  $10^4$  generaciones consideradas. Así, concluimos que la actividad de aprendizaje permite al sistema cooperativo superar el surgimiento de no-cooperadores, pero presentando un mayor  $r_c$  y una menor esperanza de vida que los observados mediante la influencia social efectiva.

Para comprender mejor por qué la influencia social mejora las condiciones necesarias para la evolución de cooperación respecto a las propias de considerar la actividad de aprendizaje, en la figura 6.8 mostramos en escala log-log la fracción de no-cooperadores en función del grado de los nodos. Además, mostramos resultados análogos obtenidos considerando la influencia social para realizar una clara comparación. Los resultados han sido obtenidos de igual manera que los mostrados en la figura 6.6. En ambos casos observamos que los no-cooperadores habitan preferentemente los nodos menos conectados. Sin embargo, la fracción de no-cooperadores es mayor para el caso de la actividad de aprendizaje que la propia de considerar la influencia social efectiva para los nodos que presentan mayor conectividad. De esta manera, con la actividad de aprendizaje el sistema tiene una mayor propensión a tener no-cooperadores fuertes y, por lo tanto, las condiciones necesarias para la evolución de cooperación son más exigentes que las ne-

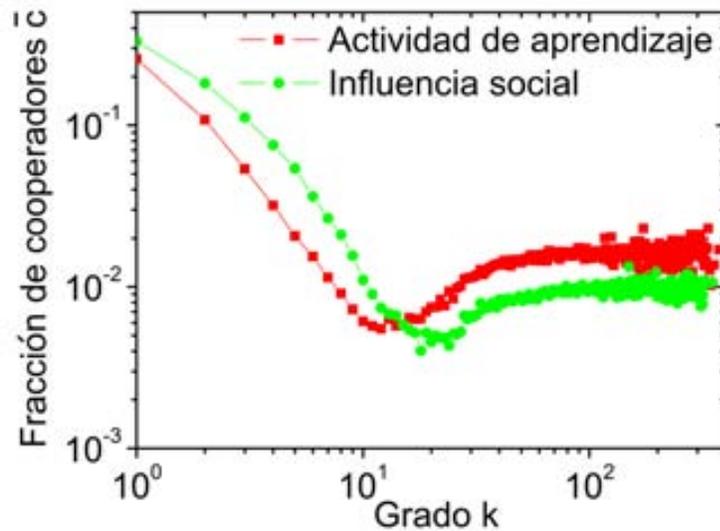


Figura 6.8: Comparación entre la actividad de aprendizaje y la influencia social. Fracción de cooperadores en función del grado de los individuos. Los resultados han sido obtenidos para  $L = 4$ ,  $r = 4.0$  y  $P_m = 0.01$  usando MA para la generación de la red. Para el caso con influencia social hemos considerado  $\beta = 1$ .

cesarias cuando se considera la influencia social. No obstante, aunque hemos mostrado que la influencia social es mejor que la actividad de aprendizaje para la evolución de la cooperación, en este apéndice también extendemos la importancia que tiene considerar que la abundancia de las estrategias en el vecindario de los individuos afecta su comportamiento.



## Capítulo 7

# Recapitulación, conclusiones y perspectivas

Explicar la naturaleza conectando causalmente los elementos que ésta nos exhibe es uno de los mayores anhelos de la humanidad. Afortunadamente, la capacidad de aprendizaje en combinación con la creatividad y razón del ser humano, permiten expandir nuestro saber formulando teorías que a partir de pocos preceptos explican un creciente número de hechos empíricos. Sin embargo, el continuo aumento de los elementos naturales que conocemos, tarde o temprano, dejan al descubierto la imperfección inherente de nuestras formulaciones mediante el surgimiento de hechos en contradicción con las posibilidades de nuestras teorías, evidenciando que su veracidad es a lo sumo parcial. En el milenarísimo camino del ser humano en la búsqueda de verdad, muchas y diversas teorías populares sobre la naturaleza que habitamos han cambiado profundamente, como haber pasado de una tierra plana a una esférica, de un modelo planetario geocéntrico a uno heliocéntrico o de una mecánica determinista a una probabilística. En igual sentido, nuestro entender sobre la evolución de las especies ha sufrido cambios de enorme profundidad. Al comienzo, el saber popular indicaba que las especies son inmutables. Posteriormente, surgieron evidencias empíricas que dejaron al descubierto que las especies se transforman en el tiempo hacia nuevas posibilidades previamente inexistentes. De esta manera, surgió la necesidad de proponer nuevos caminos que permitieran comprender esta naturaleza que se evidenciaba. En este camino y tras profundas discusiones sobre diferentes propuestas, la selección natural fue la que mostró mayor potencialidad para explicar, a partir

de simple preceptos, las diversas formas y comportamientos que exhibe la vida. De esta manera fue adquiriendo popularidad en el ámbito académico hasta que en la actualidad es considerada como el principal mecanismo por el que la vida ha evolucionado a partir del primer organismo reproductor que haya existido en la tierra. Desde que la selección natural fue concebida, se considera que actúa sobre poblaciones que saturan el medio que habitan. Bajo esta condición, aquellos individuos que sobreexplotan eficazmente los recursos del ambiente a costa de los demás, evolucionan conduciendo a las poblaciones específicas hacia la tragedia de los comunes y la lucha por la supervivencia, hecho que el propio Darwin definió como indiscutible [3]. No obstante, en cada organismo vivo conocido se observa que sus partes, también orgánicas y vivas, cooperan entre sí buscando el bien común por sobre el individual. ¿De que manera este hecho puede ser compatible con el egoísmo al que conduce la selección natural en medios saturados de individuos? ¿Cómo ha podido la cooperación evolucionar alcanzando la abundancia que exhibe en la actualidad? Más aún, si la vida siempre exhibe cooperación, ¿cómo ha podido la vida misma evolucionar? Responder a estos interrogantes es esencial para la correcta comprensión de la naturaleza de la vida. Afortunadamente, parte de estos cuestionamientos presentan larga data en el mundo científico. En la actualidad, esta problemática histórica posee diversas modelizaciones, que introduciendo elementos frecuentes en la naturaleza de la vida, permiten explicar la evolución indefinida de cooperación. Estos modelos asumen que las posibilidades a las que puede evolucionar el sistema son estadísticamente predecibles a partir de la información disponible en la condición inicial considerada. Sin embargo, en muchas ocasiones la vida se transforma mediante el surgimiento de elementos previamente inexistentes e impredecibles a partir de la información disponible. Teniendo esto en cuenta, hemos mostrado introduciendo elementos propios de la vida conocida como células cancerígenas o estafadores, que las formulaciones tradicionales de la literatura solo permiten comprender la evolución temporal de cooperación y, por lo tanto, la problemática vuelve a mostrar su núcleo dilemático que amenaza con la no evolución de la vida. Con la intención de superar esta dificultad y dar una respuesta general al problema de la cooperación, hemos presentado nuestra interpretación de la cooperación en la naturaleza. En ésta, el conjunto de individuos que coopera representa

la primer aproximación de un organismo vivo, más complejo que sus partes. De esta manera, el núcleo del problema de la cooperación se transforma en evidencia a favor de que todo organismo vivo está condenado a la muerte, ya que la cooperación de la que depende su vida deja en algún momento de existir. La evolución del sistema cooperativo más allá de su muerte, depende de que el mismo se reproduzca antes que esto ocurra y, por lo tanto, la reproducción es la solución al problema de la cooperación. Cuando un sistema cooperativo se reproduce antes de morir, el núcleo del problema de la cooperación es superado ya que la pérdida de la cooperación por la muerte es compensada por el sistema cooperativo que supone su descendencia. Aunque la reproducción es solución general del problema de la cooperación, ésta no permite comprender el proceso por el que la cooperación surge y persiste temporalmente y, por lo tanto, el estudio de estos procesos es de enorme interés. En este sentido, resulta importante notar que los sistemas cooperativos no surgen espontáneamente desarrollados sino que se forman mediante un proceso en el que la población de partes orgánicas del sistema crece en el tiempo hasta que la misma alcanza la edad adulta, caracterizada por un número de individuos aproximadamente constante. A lo largo de este proceso la población del sistema se encuentra por debajo del máximo de individuos que puede contener el medio, de manera que la tragedia de los comunes no es posible y, por lo tanto, bajo condiciones donde la cooperación ha mostrado poder evolucionar. De esta manera, consideramos de importancia para la correcta comprensión de la naturaleza de la vida romper con la concepción tradicional donde las poblaciones solo evolucionan saturando el medio, ampliando la teoría de la evolución por selección natural a poblaciones que se desarrollan en medios abundantes de recursos, donde la lucha por la supervivencia no es condición necesaria.

Uno de los intereses centrales en la búsqueda de mecanismos para la evolución de la cooperación, recae en comprender el lugar que tiene nuestra sociedad en la naturaleza desde una perspectiva biológica. En este sentido, diversos elementos como la reputación de los individuos, la repetición de los encuentros entre partes, el surgimiento de individuos destructivos, la plasticidad de la red de interacciones o el conocimiento de la identidad de aquellos con los que se interactúa han mostrado ser de importancia, explicando actos cooperativos propios de nuestra sociedad contemporánea. Sin embargo,

estos asumen condiciones particulares que no permiten comprender la evolución de sociedades humanas a partir de elementos generales de las mismas, como individuos con capacidad de aprendizaje. Poco antes del tercer milenio se descubrió que las estructuras sociales de interacción macroscópicas presentan ciertas características topológicas universales como un alto clúster, una baja longitud media y considerables heterogeneidades de conectividad. Teniendo esto en cuenta, junto con la evidencia teórica de que las limitaciones espaciales pueden favorecer a la cooperación, se desarrollaron gran cantidad de investigaciones buscando comprender como estas topologías condicionan la evolución de la cooperación entre individuos con capacidad de imitación, donde las reproducciones de estrategias son interpretadas en términos culturales. Aunque ha sido mostrado que estas estructuras sociales de interacción generalmente favorecen la evolución de cooperación, las mismas son insuficientes para comprender el origen evolutivo de sociedades humanas ya que la naturaleza macroscópica de estas topologías imponen un mínimo poblacional a partir de la cual son efectivas. Además, estas investigaciones presentan otra limitación ya que solo permiten comprender la evolución de la cooperación para un restringido conjunto de estructuras de interacción. No obstante, en estos trabajos se asumen condiciones iniciales inexistentes en toda sociedad humana que haya existido. Por un lado, no consideran al sistema como un organismo cuya vida depende de la cooperación de sus partes ya que suponen una elevada fracción de no-cooperación como condición inicial. Por otro lado, consideran sistemas espontáneamente creados cuyas poblaciones saturan el medio, en lugar de considerar el proceso de crecimiento que toda sociedad humana ha experimentado. Teniendo en cuenta esto hemos presentado un modelo que permite considerar la evolución de las estrategias simultáneamente que el sistema crece. Mediante este y otros elementos generales de nuestra naturaleza hemos mostrado condiciones mínimas que permiten comprender la evolución de sistemas altamente cooperativos de cualquier tamaño y topología, siempre que no existan mutaciones en el comportamiento cooperativo de los individuos. En particular, la naturaleza sexual de nuestra especie impone la necesidad de cooperación entre los primeros dos individuos del sistema para reproducirse, mostrando que la reproducción es el origen de la cooperación. Luego, la debilidad orgánica de la progenie respecto a sus progenitores obliga a los mismos a cooperar entre

sí y con su descendencia hasta que pueda desarrollarse independientemente de sus padres. Sin embargo, la capacidad de aprendizaje de los seres humanos (y su creatividad) permite extender el alcance de la cooperación más allá de la finalidad reproductiva, ya que la prole puede aprender del comportamiento de sus padres a cooperar con ellos. De esta manera queda justificada la evolución de la estructura cooperativa familiar. A partir de ésta, donde los individuos reciben beneficios cooperativos de varios miembros del sistema, éste puede continuar creciendo cooperativamente sin la necesidad de considerar la fragilidad del ser humano en las primeras etapas de su vida, de manera que el sistema cooperativo es resistente a migraciones. Esto es posible debido a la existencia de desigualdades sociales entre los nuevos individuos y los existentes, que permiten a la cooperación ser la mejor estrategia cuando los individuos consideran la información disponible, a pesar de las posibles explotaciones no-cooperativas que puedan realizar los nuevos individuos. En particular, hemos mostrado asumiendo interacciones de libre mercado, que las heterogeneidades estructurales inherentes del proceso de crecimiento del sistema aseguran las desigualdades sociales necesarias para el crecimiento cooperativo del sistema. Sin embargo, es de gran importancia notar que las desigualdades sociales necesarias para la evolución de sociedades humanas han mostrado ser profundamente inferiores a las que se observan en la actualidad en economías de libre mercado, lo cual invita a la reflexión. Por otro lado, es importante notar que a medida que el sistema crece se desarrollan propiedades topológicas macroscópicas que dan lugar a nuevos mecanismos por los que las sociedades pueden superar posibles actos no-cooperativos realizados por nuevos individuos. A diferencia de los mecanismos recién expuestos, necesarios cuando el sistema es pequeño, este nuevo mecanismo trasciende la localidad de los individuos pudiendo alcanzar magnitud global donde el sistema como un solo ente responde en favor de su subsistencia. Esto es de gran importancia ya que muestra que a medida que la sociedad crece adquiere voluntad que trasciende a la propia de sus partes. En particular, estas estructuras macroscópicas permiten a la sociedad ser resistente a cambios de comportamiento erróneos, así como también a individuos con aprendizaje poco selectivo. De esta manera damos una respuesta completa al origen evolutivo de la sociedad humana. No obstante, esta modelización aún carece de muchos elementos propios de nuestra so-

ciudad contemporánea, como el estado, que deben ser tenidos en cuenta para el correcto desarrollo de un modelo biofísico de nuestra sociedad. Nosotros hemos considerado que el siguiente paso a tener en cuenta en esta búsqueda es considerar el surgimiento de mutaciones simples, definidas como el cambio espontáneo de estrategia. Cuando éstas se introducen en la modelización, las condiciones necesarias para que el sistema cooperativo pueda superar las dificultades son muy grandes considerando las reglas de actualización existentes en la literatura. Tomando esto como motivación, hemos presentado una nueva regla de actualización que denominamos *actualización democrática ponderada* donde el comportamiento de cualquier individuo afecta el de aquellos con los que interactúa de manera proporcional a su éxito. Mediante esta regla de actualización hemos explorado extensamente el modelo para un amplio rango de los parámetros y varios mecanismos de crecimientos mostrando, en todos los casos, condiciones cercanas a las mínimas teóricas que aseguran la evolución de sistemas altamente cooperativos, incluso para elevadas tasas de mutaciones simples. De esta manera, hemos superado mediante elementos generales de nuestra especie las dos dificultades encontradas cuando se considera el problema de la cooperación en poblaciones estructuradas, siempre que las mutaciones sean simples. En particular, los elementos principales que hemos utilizado para explicar la evolución de sistemas altamente cooperativos tras los primeros cooperadores son los siguientes:

1. Los individuos tienen capacidad de aprendizaje.
2. La sociedad se forma mediante un proceso de crecimiento.
3. El comportamiento de los individuos es socialmente influenciado por el propio de aquellos con los que interactúa.

Estos tres simples y generales elementos han mostrado ser suficientes para explicar la evolución de la cooperación independientemente de los parámetros y mecanismos de crecimiento considerados, de manera que nuestras conclusiones solo dependen de nuestras hipótesis. Por lo tanto, proponemos nuestra modelización como respuesta al origen evolutivo de la sociedad humana así como también de sus primeros estadios.

## 7.1. Perspectivas

Por delante queda un amplio e inmediato camino a seguir en la búsqueda de una explicación satisfactoria de la evolución de nuestra sociedad actual. En este sentido, resulta de gran interés una investigación reciente [100] donde se muestra que las guerras han sido un fuerte motor evolutivo en el desarrollo de sociedades complejas a partir de las primeras sociedades humanas. De esta manera, nuestra modelización permite explicar la evolución de estas sociedades primitivas que expandieron su cooperatividad (y por lo tanto su complejidad) mediante guerras, lo cual implica que la selección natural actuó entre sociedades. Sin embargo, la cooperación interna de estas sociedades en expansión también puede justificarse a través de nuestra modelización. Mediante estas consideraciones podemos comprender la evolución de la humanidad, al menos en algunas partes de la tierra, hasta aproximadamente 1500 años después de Cristo [100]. Sin embargo, en los últimos siglos han ocurrido procesos que no pueden explicarse mediante estas modelizaciones. En particular, nuestra sociedad actual se encuentra formada por la unión cooperativa (no necesariamente) de varias sociedades que evolucionaron por los procesos recién descritos y, por lo tanto, esta fusión cooperativa de sociedades debe ser explicada. En este sentido, especulamos que las dos guerras mundiales del siglo pasado pueden haber tenido especial importancia debido a la formación de alianzas y el resultado de las contiendas. Aunque de esta manera podemos explicar la evolución de la sociedad humana desde una perspectiva amplia, nuestra descripción aún carece de muchos elementos propios tanto de sociedades pasadas como de la contemporánea. En particular, éstas no evolucionan habitando una sola red de interacciones, sino que los individuos pertenecen a múltiples redes cada una caracterizada por algún tipo específico de interacción social como puede ser laboral, genética, de amistad, etc. De esta manera, es necesario extender nuestra modelización mostrando la evolución de redes cooperativas múltiples. Es interesante notar que la multiplicidad de redes ha mostrado favorecer a la cooperación [77] y, por lo tanto, es de esperar que nuestra modelización pueda extenderse sin dificultad. Aunque aún queda mucho trabajo por hacer, nosotros hemos realizado comprobaciones que confirman esta especulación. Además, la multiplicidad de la red puede ser de espe-

cial importancia en la comprensión de cómo diferentes sociedades se fusionan a través de una red cooperativa común. Por otro lado, a lo largo del trabajo hemos dejado abiertas diversas líneas de investigación que muestran la fertilidad de este terreno que recién comienza a ser explorado. Consideramos que extender el estudio de la selección natural como mecanismo evolutivo a medios abundantes en recursos, ya sea por el crecimiento del sistema o por la expansión territorial de la vida, presenta gran importancia tanto para la comprensión de la evolución de la cooperación como para la rápida formación de nuevas especies. Luego, es imprescindible profundizar en las implicaciones filosóficas de nuestra interpretación de la cooperación en la naturaleza, ya que consideramos que la misma supone un cambio de paradigma significativo en nuestra concepción del lugar que ocupamos en la naturaleza, tanto a nivel individual como social. Además, creemos de gran importancia profundizar la extensión que realizamos de la selección de parentesco a una de identidad. En particular, puede ser de importancia en la comprensión de nuestra historia desde una perspectiva biológica. Por último, es de especial importancia desarrollar en detalle el estudio de las desigualdades sociales originadas por las heterogeneidades estructurales inherentes de los sistemas sociales, ya que pueden ser de enorme importancia tanto para la comprensión de nuestra naturaleza como en la búsqueda de una sociedad más justa e igualitaria que la contemporánea.

# Bibliografía

- [1] J.B. Lamarck, *Philosophie zoologique*. Paris, (1809).
- [2] P. Kropotkin, *Mutual Aid: A Factor of Evolution*. London, (1902).
- [3] C. Darwin, *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London, (1859).
- [4] T.R. Malthus, *An essay on the principle of population*. London, (1789).
- [5] G. Hardin, *The tragedy of the commons*, Science **162**, 1243 (1968).
- [6] E.O. Wilson, *Sociobiology*. (Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 1975).
- [7] J. Maynard-Smith, E. Szathmáry, *The major transitions in evolution*. (Oxford Univ. Press, Freeman, Oxford, 1995).
- [8] R.E. Michod, *Darwinian dynamics: Evolutionary transitions in fitness and individuality*. (Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, 1999).
- [9] R. Trivers, *The evolution of reciprocal altruism*, Q. Rev. Biol. **46**, 35 (1971).
- [10] P. Kollock, *Social dilemmas: the anatomy of cooperation*, Annu. Rev. Sociol. **24**, 183 (1998).
- [11] J. von Neumann, O. Morgenstern, *The theory of games and economic behavior*. (Princeton University Press, Princeton, United States, 1947).

- [12] J.W. Widbulla, *Evolutionary game theory* (Cambridge University Press, Cambridge, England, 1995).
- [13] J. Hofbauer and K. Sigmund, *Evolutionary games and population dynamics*. (Cambridge University Press, Cambridge, England, 1998).
- [14] H. Gintis, *Game theory evolving*, (Princeton University, Princeton, NJ, 2000).
- [15] F.C. Santos, M.D. Santos, and J.M. Pacheco, *Social diversity promotes the emergence of cooperation in public goods games*, *Nature* **454**, 212 (2008).
- [16] M. Perc, J. Gómez-Gardeñes, A. Szolnoki, L.M. Floria, and Y. Moreno, *Evolutionary dynamics of group interactions on structured populations: a review*, *J. R. Soc. Interface* **10**, 20120997 (2013).
- [17] M.A. Nowak, *Five rules for the evolution of cooperation*, *Science* **314**, 1560 (2006).
- [18] S.A. West, A.S. Griffin, and A. Gardner, *Evolutionary explanations for cooperation*, *Curr. Biol.* **17**, R661 (2007).
- [19] W.D. Hamilton, *The genetical evolution of social behavior, I & II*, *J. Theor. Biol.* **7**, 1 (1964).
- [20] A. Grafen, *Do animals really recognise kin?*, *Anim. Behav.* **39**, 42 (1990).
- [21] S.A. West, A.S. Griffin, and A. Gardner, *Sixteen common misconceptions about the evolution of cooperation in humans*, *Curr. Biol.* **17**, R661 (2011).
- [22] P. Abbot, J. Abe, J. Alcock, S. Alizon, J.A.C. Alpedrinha, M. Andersson, J.-B. Andre, M. van Baalen, F. Balloux, S. Balshine, N. Barton, L.W. Beukeboom, J.M. Biernaskie, T. Bilde, G. Borgia, M. Breed, S. Brown, R. Bshary, A. Buckling, N.T. Burley, M.N. Burton-Chellew, M.A. Cant, M. Chapuisat, E.L. Charnov, T. Clutton-Brock, A. Cockburn, B.J. Cole, N. Colegrave, L. Cosmides, I.D. Couzin, J.A. Coyne, S. Creel, B. Crespi, R.L. Curry, S.R.X. Dall, T. Day, J.L. Dickinson, L.A. Dugatkin, C. El Mouden, S.T. Emlen, J. Evans, R. Ferriere, J. Field, S. Foitzik, K. Foster, W.A. Foster, C.W. Fox, J. Gadau, S. Gandon, A. Gardner, M.G.

- Gardner, T. Getty, M.A.D. Goodisman, A. Grafen, R. Grosberg, C.M. Grozinger, P.-H. Gouyon, D. Gwynne, P.H. Harvey, B.J. Hatchwell, J. Heinze, H. Helantera, K.R. Helms, K. Hill, N. Jiricny, R.A. Johnstone, A. Kacelnik, E.T. Kiers, H. Kokko, J. Komdeur, J. Korb, D. Kronauer, R. Kümmerli, L. Lehmann, T.A. Linksvayer, S. Lion, B. Lyon, J.A.R. Marshall, R. McElreath, Y. Michalakis, R.E. Michod, D. Mock, T. Monnin, R. Montgomerie, A.J. Moore, U.G. Mueller, R. Noë, S. Okasha, P. Pamilo, G.A. Parker, J.S. Pedersen, I. Pen, D. Pfennig, D.C. Queller, D.J. Rankin, S.E. Reece, H.K. Reeve, M. Reuter, G. Roberts, S.K.A. Robson, D. Roze, F. Rousset, O. Rueppell, J.L. Sachs, L. Santorelli, P. Schmid-Hempel, M.P. Schwarz, T. Scott-Phillips, J. Shellmann-Sherman, P.W. Sherman, D.M. Shuker, J. Smith, J.C. Spagna, B. Strassmann, A.V. Suarez, L. Sundström, M. Taborsky, P. Taylor, G. Thompson, J. Tooby, N.D. Tsutsui, K. Tsuji, S. Turillazzi, F. Úbeda, E.L. Vargo, B. Voelkl, T. Wenseleers, S.A. West, M.J. West-Eberhard, D.F. Westneat, D.C. Wiernasz, G. Wild, R. Wrangham, A.J. Young, D.W. Zeh, J.A. Zeh, and A. Zink, *Inclusive fitness theory and eusociality*, *Nature* **471**, E1 (2011).
- [23] M.A. Nowak, C.E. Tarnita, E.O. Wilson *The evolution of eusociality*, *Nature* **466**, 1057 (2010).
- [24] M.A. Nowak, *Evolving cooperation*, *J. Theor. Biol.* **299**, 1 (2012).
- [25] R. Dawking, *The selfish gene*, (Oxford Univ. Press, Oxford, Reino Unido, 1976).
- [26] R.L. Riolo, M.D. Cohen, and R. Axelrod, *Evolution of cooperation without reciprocity*, *Nature* **414**, 441 (2001).
- [27] J.A. Fletcher, and M. Doebeli. *A simple and general explanation for the evolution of altruism*, *Proc. R. Soc. B* **276**, 13 (2009).
- [28] N.N. Taleb, *The black swan: The impact of the highly improbable*, (Random House, Nueva York 2007).
- [29] R. Axelrod, W.D. Hamilton, *The evolution of cooperation*, *Science* **211**, 1390 (1981).

- [30] M.A. Nowak and K. Sigmund, *Tit for tat in heterogenous populations*, Nature **355**, 250 (1992).
- [31] M.A. Nowak and K. Sigmund, *A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat*, Nature **364**, 56 (1993).
- [32] R. Axelrod, *The evolution of cooperation*, (Basic Books, New York, 1984).
- [33] M.A. Nowak and K. Sigmund, *Evolution of indirect reciprocity by image scoring*, Nature **393**, 573 (1998).
- [34] M.A. Nowak and K. Sigmund, *Evolution of indirect reciprocity*, Nature **437**, 1291 (2005).
- [35] T. Yamagishi, *The provision of a sanctioning system as a public good*, J. Pers. Soc. Psychol **51**, 110 (1986).
- [36] E. Fehr, S. Gaechter, *Altruistic punishment in humans*, Nature **415**, 137 (2002).
- [37] M.A. Nowak and R.M. May, *Evolutionary games and spatial chaos*, Nature **359**, 826 (1992).
- [38] C.P. Roca, J.A. Cuesta, A Sánchez, *Evolutionary game theory: Temporal and spatial effects beyond replicator dynamics*, Phys. Life Rev. **6**, 208 (2009).
- [39] G. Szabó, G. Fáth, *Evolutionary games on graphs*, Phys. Rep. **446**, 97 (2007).
- [40] C. Hauert, M. Doebeli, *Spatial structure often inhibits the evolution of cooperation in the snowdrift game*, Nature **428**, 643 (2004).
- [41] F. Fu, M.A. Nowak, C. Hauert, *Invasion and expansion of cooperators in lattice populations: Prisoner's dilemmas. snowdrift games*, J. Theor. Biol. **266**, 358 (2010).
- [42] A. Traulsen, M.A. Nowak, *Evolution of cooperation by multilevel selection*, Proc. Natl. Acad. Sci U.S.A. **103**, 10952 (2006).

- 
- [43] M. Newman, *The structure and function of complex networks*, SIAM Review **45**, 167 (2003).
- [44] S. Bocattelli, V. Latora, Y. Moreno, M. Chavez, D.U. Hwang, *Complex networks: Structure and dynamics*, Phys. Rep. **424**, 175 (2006).
- [45] M.E.J. Newman, *Networks: An introduction*, (Oxford University Press, Oxford, UK, 2010).
- [46] D.J. Watts, S.H. Strogatz, *Collective dynamics of small-World networks*, Nature **393**, 440 (1998).
- [47] A.L. Barabási, and R. Albert, *Emergence of scaling in random networks*, Science **286**, 509 (1999).
- [48] G. Abramson, and M. Kuperman, *Social games in a social network*, Phys. Rev. E **63**, 030901 (2001).
- [49] F.C. Santos, and J.M. Pacheco, *Scale-free networks provide a unifying framework for the emergence of cooperation*, Phys. Rev. Lett. **95**, 098104 (2005).
- [50] F.C. Santos, J.M. Pacheco, and T. Lenaerts, Proc. Natl. Acad. Sci. *Evolutionary dynamics of social dilemmas in structured heterogeneous populations*, **103**, 3490 (2006).
- [51] Y.-S. Chen, H. Lin, and C.-X. Wu, *Evolution of prisoner's dilemma strategies on scale-free networks*, Physica A **385**, 379 (2006).
- [52] H. Ohtsuki, C. Hauert, E. Lieberman, and M.A. Nowak, *A Simple Rule for the Evolution of Cooperation on Graphs and Social Networks*, Nature **441**, 502 (2006).
- [53] A. Pusch, S. Weber, and M. Porto, *Impact of topology on the dynamical organization of cooperation in the prisoner's dilemma game*, Phys. Rev. E **77**, 036120 (2008).
- [54] S. Assenza, J. Gómez-Gardeñes, and V. Latora, *Enhancement of cooperation in highly clustered scale-free networks*, Phys. Rev. E **78**, 017101 (2008).

- [55] X. Chen, F. Fu, and L. Wang, *Prisoner's dilemma on community networks*, Physica A **378**, 512 (2006).
- [56] L. Luthi, E. Pestelacci, and M. Tomassini, *Cooperation and community structure in social networks*, Physica A **387**, 955 (2008).
- [57] Z. Rong, X. Li, and X. Wang, *Roles of mixing patterns in cooperation on a scale-free networked game*, Phys. Rev. E **76**, 027101 (2007).
- [58] Y.-K. Liu, Z. Li, X.-J. Chen, and L. Wang, *Prisoner's dilemma game on two types of positively correlated networks*, Chin. Phys. Lett. **26**, 048902 (2009).
- [59] M.G. Zimmermann, V.M. Eguíluz, and M. San Miguel, *Cooperation, adaptation and the emergence of leadership*, Lect. Notes Econ. Math. **503**, 73 (2001).
- [60] M. Zimmerman, V.M. Eguíluz, M. San Miguel, *Coevolution of dynamical states and interactions in dynamic networks*, Phys. Rev. E **69**, 065102 (2004).
- [61] M. Zimmerman, and V.M. Eguíluz, *Cooperation, social networks, and the emergence of leadership in a prisoner's dilemma with adaptive local interactions*, Phys. Rev. E **72**, 056118 (2005).
- [62] J.M. Pacheco, A. Traulsen, and M.A. Nowak, *Coevolution of strategy and structure in complex networks with dynamical linking*, Phys. Rev. Lett. **97**, 258103 (2006).
- [63] F.C. Pacheco, J.M. Pacheco, T. Lenaerts, *Cooperation prevails when individuals adjust their social ties*, Plos Comp. Biol. **2**, 1284 (2006).
- [64] A. Szolnoki, and M. Perc, *Resolving social dilemmas on evolving random networks*, EPL **86**, 30007 (2009).
- [65] J. Poncela, J. Gómez-Gardeñes, L. Floría, A. Sánchez, and Y. Moreno, *Complex cooperative networks from evolutionary preferential attachment*, New J. of Phys **11**, 083031 (2009).
- [66] J. Poncela, J. Gómez-Gardeñes, A. Traulsen, and Y. Moreno, *Evolutionary game dynamics in a growing structured population*, New J. of Phys **11**, 083031 (2009).

- 
- [67] M. Perc and A. Szolnoki, *Coevolutionary games - A mini review*, Biosystems **99**, 109 (2010).
- [68] L. Wardil and J.K.L. da Silva, *Adoption of simultaneous different strategies against different opponents enhances cooperation*, EPL **86**, 38001 (2009).
- [69] L. Wardil and J.K.L. da Silva, *Distinguishing the opponents promotes cooperation in well-mixed populations*, Phys. Rev. E **81**, 036115 (2010).
- [70] L. Wardil and J.K.L. da Silva, *The evolution of cooperation in heterogeneous networks when opponents can be distinguished*, J. Phys. A: Math. Theor. **44**, 38001 (2011).
- [71] X. Chen, F. Fu, and L. Wang, *Influence of different initial distributions on robust cooperation in scale-free networks* Phys. Lett. A **372**, 1161 (2008).
- [72] C. Chuang, J.-Y. Jia, X.-J. Chen, R. Cong, and L. Wang, *Prisoner's dilemma game on clustered scale-free networks under different initial distributions* Chin. Phys. Lett. **26**, 080202 (2009).
- [73] N. Masuda, Proc R. Soc. B **274**, *Participation Costs Dismiss the Advantage of Heterogeneous Networks*, 1815 (2007).
- [74] A. Szolnoki, M. Perc, and Z. Danku, *Towards Effective Payoffs in the Prisoner's Dilemma Game on Scale-free Networks*, Physica A **387**, 2075 (2008).
- [75] J. Poncela, J. Gómez-Gardeñes, and Y. Moreno, *Cooperation in scale-free networks with limited associative capacities*, Phys. Rev. E **83**, 057101 (2011).
- [76] J. Poncela, J. Gómez-Gardeñes, L.M. Floría, Y. Moreno, and A. Sánchez *Cooperation scale-free networks despite the presence of defectors hubs*, EPL **88**, 38003 (2009).
- [77] J. Gómez-Gardeñes, I. Reinares, A. Arenas, and L. M. Floría, *Evolution of cooperation in multiplex networks*, Sci. Rep. **2**, 620 (2012).

- [78] E. Lieberman, C. Hauert, and M.A. Nowak, *Evolutionary Dynamics on Graphs*, Nature **433**, 312 (2005).
- [79] H. Ohtsuki, and M.A. Nowak, *The Replicator Equation on Graphs*, J. Theor. Biol. **243**, 86 (2006).
- [80] H. Ohtsuki, J.M. Pacheco, and M.A. Nowak, *Evolutionary graph theory: Breaking the symmetry between interaction and replacement*, J. Theor. Biol. **246**, 681 (2007).
- [81] F. Fu, L.-H. Liu, and L. Wang, *Evolutionary prisoner's dilemma game on Barabási-Albert scale-free networks*, Physica A **379**, 672 (2007).
- [82] P.D. Taylor, T. Day, and G. Wild, *Evolution of cooperation in a finite homogeneous graph*, Nature **447**, 469 (2007).
- [83] F. Fu, X Chen, L. Liu, and L. Wang, *Social dilemmas in an online social network: The structure and evolution of cooperation*, Phys. Lett. A **371**, 58 (2007).
- [84] J. Gómez-Gardeñes, M. Campillo, L.M Floría, and Y. Moreno, *Dynamical organization of cooperation in complex topologies*, Phys. Rev. Lett **98**, 108103 (2007).
- [85] Z. Wang, and M. Perc, *Aspiring to the fittest and promotion of cooperation in the prisoner's dilemma game*, Phys. Rev. E **82**, 021115 (2010).
- [86] J. Poncela, J. Gómez-Gardeñes, Y. Moreno, L.M. Floría, *Cooperation in the prisoner's dilemma game in random scale-free graphs*, Int. J. Bifurcat. Chaos **20**, 849 (2010).
- [87] C.P. Roca, J.A. Cuesta, and A. Sánchez, *Promotion of cooperation on networks? The myopic best response case*, Eur. Phys. J. B **71**, 587 (2009).
- [88] M. Brede, *Playing against the fittest: A simple strategy that promotes the emergence of cooperation*, EPL **94**, 30003 (2011).
- [89] X. Wang, M Perc, Y. Liu, X. Chen, and Long Wang, *Beyond pairwise strategy updating in the prisoner's dilemma game*, Sci. Rep. **2**, 740 (2012).

- 
- [90] A. Szolnoki, Z. Wang, and M. Perc, *Wisdom of groups promotes cooperation in evolutionary social dilemmas*, Sci. Rep. **2**, 576 (2012).
- [91] C.G. Lázaro, J.A. Cuesta, A. Sánchez, and Y. Moreno, *Human behavior in prisoner's dilemma experiments suppresses network reciprocity*, Sci. Rep. **2**, 325 (2012).
- [92] A. Traulsen, J. M. Pacheco, and M. A. Nowak, *Pairwise comparison and selection temperature in evolutionary game dynamics*, J. Theor. Biol. **246**, 522 (2007).
- [93] A. Antonioni, and M. Tomassini, *Cooperation on social networks and its robustness*, Adv. Complex Syst. **15**, 1250046 (2012).
- [94] E.O. Wilson, *La conquista social de la tierra*, (Random House Mondadori, Barcelona, 2012).
- [95] A. Arenas, J. Camacho, J.A. Cuesta, R. Requejo *The joker effect: Cooperation driven by destructive agents*, J. Theor. Biol. **279**, 113 (2012).
- [96] A. Traulsen, D. Semmann, R. D. Sommerfeld, H.-J. Krambeck, and M. Milinski, *Human strategy updating in evolutionary games* Proc. Natl. Acad. Sci. **16**, 2962 (2010).
- [97] J. Grujić, C. Fosco, L. Araujo, J.A. Cuesta, and A. Sánchez, *Social experiments in the mesoscale: Humans playing a spatial prisoner's dilemma*, PLoS One **5**, e13749 (2010).
- [98] D.G. Rand, S. Arbesman, and N.A. Christakis, *Dynamic social networks promote cooperation in experiments with humans* Proc. Natl. Acad. Sci. **108**, 19193 (2011).
- [99] C. Gracia-Lázaro, A. Ferrer, R. Gonzalo, A. Tarancón, J.A. Cuesta, A. Sánchez, and Y. Moreno, *Heterogeneous networks do not promote cooperation when humans play a prisoner's dilemma* Proc. Natl. Acad. Sci. **109**, 12922 (2012).
- [100] P. Turchin, T.E. Currie, E.A.L. Turner, and S. Gravilets, *War, Space, and the evolution of old world complex societies* Proc. Natl. Acad. Sci. Early Edition (2013).