

Una revisión crítica sobre la hipótesis de los requerimientos cognitivos como limitaciones de la reciprocidad en los animales

Freidin, Esteban^a

^a Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semi-Árida (CERZOS), Centro Científico Tecnológico (CCT) CONICET Bahía Blanca. Bahía Blanca, Argentina.

Psicología Comparada y Cognición Animal

Resumen

La reciprocidad es una de las estrategias que pueden estabilizar la cooperación. Sin embargo, algunos autores sostienen que el altruismo recíproco es zoológicamente poco frecuente y que esto se debe a sus elevadas demandas cognitivas (e.g., control inhibitorio, bajo descuento temporal, seguimiento de la reputación). En esta revisión, se presenta la hipótesis de las limitaciones cognitivas sobre el despliegue de reciprocidad, y los principales argumentos y la evidencia empírica a favor y en contra de la misma son discutidos de manera crítica. Con este objetivo, describo estudios experimentales de habilidades cognitivas relevantes en animales no humanos, así como algunos estudios experimentales y de campo sobre altruismo recíproco en diversas especies. La conclusión es que la distribución de la reciprocidad en la naturaleza podría haber sido subestimada debido, en parte, a que los requerimientos cognitivos de la reciprocidad han sido sobreestimados.

Palabras claves:

Altruismo; Cooperación; Limitaciones Cognitivas; Reciprocidad.

Recibido el 11 de Febrero de 2013; Recibida la revisión el 21 de Marzo de 2013; Aceptado el 31 de Marzo de 2013.

Abstract

A critical review of the hypothesis that cognitive requirements constraint animal reciprocity: Reciprocity is one of the strategies that can stabilize cooperation. Nevertheless, some authors argue that reciprocal altruism is zoologically rare, and that this is a consequence of the high cognitive demands that it entails (e.g., inhibitory control, low temporal discounting, tracking of reputation). In this review, the hypothesis of the cognitive constraints on reciprocity is presented, and the main arguments and empirical evidence for and against it are critically discussed. With this aim in mind, I describe experimental studies of relevant cognitive abilities in nonhuman animals, and mention experimental and field evidence of reciprocal altruism in diverse species. The conclusion is that the distribution of reciprocity in nature could have been underestimated partly due to the fact that the cognitive requirements for reciprocity have been overestimated.

Key Words:

Altruism; Cognitive Constraints; Cooperation; Reciprocity.

1. Introducción

Debido al creciente reconocimiento de la cooperación a gran escala y entre no parientes como una característica distintiva de las sociedades humanas (e.g., ver Gintis et al., 2005), el estudio de los factores que han permitido la aparición y mantenimiento de rasgos cooperativos en diversas especies se ha vuelto un área de investigación interdisciplinaria muy activa en la última década (e.g., ver Fehr y Fischbacher, 2003; Gintis et al., 2005; Tomasello, 2009; West et al., 2007a). La cooperación se encuentra en la base de las grandes transiciones evolutivas (Maynard Smith y Szathmáry, 1995), por lo tanto, comprender tanto los

mecanismos próximos como las causas últimas (evolutivas) que están en la base de los comportamientos cooperativos promete arrojar luz no sólo sobre aquello que nos caracteriza como humanos, sino también acerca de la evolución de la vida en general.

Desde una perspectiva evolutiva, la cooperación ha sido típicamente vinculada al altruismo, según el cual el organismo cooperativo afronta un costo inicial que produce un beneficio a terceros (Hamilton, 1964; Nowak, 2006; Trivers, 1971; pero ver Tomasello, 2009 para una visión alternativa). Un ejemplo zoológico bien

* Enviar correspondencia a: Freidin, E.
E-mail: efreidin@criba.edu.ar

conocido involucra a algunos grupos de insectos sociales en los que se observan castas obreras en las que los individuos sacrifican su reproducción (e.g., ver Queller y Strassmann, 1998). Ejemplos en mamíferos que han sido interpretados como posibles casos de altruismo incluyen las llamadas de alarma de algunos roedores (Sherman, 1977) y monos (Cheney y Seyfarth, 1981), y por supuesto, muchos de los comportamientos humanos, desde compartir comida hasta sacrificarse por el grupo participando en conflictos agresivos contra grupos rivales (Bowles, 2008).

Si bien, hasta la década de 1960, era aceptado explicar la evolución de las conductas altruistas por su beneficio al grupo o a la especie, actualmente estos comportamientos buscan explicarse a partir de los beneficios netos que el organismo obtiene en su éxito reproductivo inclusivo (i.e., el incremento en la descendencia propia y la de sus parientes; Grafen, 2007; Hamilton, 1964). Esto implica que, en el caso del altruismo dirigido hacia no parientes, el costo inicial debe ser sobre-compensado por un beneficio futuro. La idea de altruismo recíproco de Robert Trivers (1971) aborda este problema. El altruismo recíproco implica que el altruista y el beneficiario del altruismo alternan sus roles de tal manera que a partir del intercambio de favores ambos obtienen un beneficio neto en el largo término.

La publicación de Trivers (1971) sobre la evolución del altruismo recíproco estimuló la realización de varios estudios empíricos y en las décadas siguientes se reportaron algunos casos de aparente reciprocidad en la naturaleza (e.g., Connor, 1995; Dugatkin, 1991; Wilkinson, 1984). En la primera década del siglo XXI, no obstante, se consolidó una reacción de escepticismo y crítica sobre las interpretaciones de la conducta animal en términos de reciprocidad, y se privilegiaron explicaciones de la cooperación vía parentesco, mutualismo o coerción (Clutton-Brock, 2009; Hammerstein, 2003; Stevens y Hauser, 2004; West et al. 2007a). En esta línea de pensamiento, algunos autores han propuesto que el altruismo recíproco jugaría un papel menor y de poca importancia fuera de las sociedades humanas, y han complementado esta postura con la hipótesis de que la reciprocidad implica habilidades cognitivas sofisticadas que son poco comunes en la naturaleza (Hammerstein, 2003; Hauser et al. 2009; Stevens et al., 2005; Stevens y Hauser, 2004, 2005).

El objetivo de este escrito es revisar de manera crítica los argumentos teóricos y la evidencia empírica en los que se basa la hipótesis de las limitaciones cognitivas sobre el despliegue de estrategias de

cooperación recíproca en animales. Dado que la literatura sobre reciprocidad es muy vasta, no pretendo abordarla de manera exhaustiva en este trabajo, sino que me sirvo de ejemplos específicos para apoyar o cuestionar los argumentos en discusión. El resto del escrito está organizado de la siguiente manera: en la sección denominada Altruismo recíproco, presento brevemente los requisitos principales que Trivers (1971) destacó como necesarios para que la reciprocidad establezca la cooperación; en la sección siguiente, introduzco la hipótesis de los requerimientos cognitivos de la reciprocidad de Stevens, Hauser y colaboradores; en la sección titulada Críticas al planteo de los requerimientos cognitivos como limitaciones de la reciprocidad, discuto la evidencia que se suele mencionar a favor de la hipótesis en cuestión y comento estudios adicionales acerca de habilidades socio-cognitivas relevantes para el desarrollo de reciprocidad en miembros de diversas especies; también en esta sección, presento nuevos estudios experimentales y de campo en los que se reportan casos de reciprocidad en animales no humanos; para finalizar, en la última sección, hago un breve cierre en donde proyecto el futuro cercano de los estudios de reciprocidad en animales.

1.1. *Altruismo recíproco*

En este escrito, sigo la definición de Hamilton (1964) del término altruismo: un comportamiento costoso para el individuo que implica un beneficio para terceros. Estos beneficios y costos refieren a las consecuencias, medidas o presumidas, sobre el éxito reproductivo inclusivo del organismo en cuestión. Por su parte, uso el término cooperación para referirme a intercambios entre dos o más organismos a partir de los cuales se benefician entre sí. Desde el punto de vista último, me refiero a conductas cooperativas cuando las mismas han evolucionado, al menos en parte, debido a este beneficio que generan (West et al., 2007a). Si bien existen disputas conceptuales en el área de los estudios evolutivos de la cooperación (e.g., ver West et al., 2007b; Wilson, 2008), estas se han centrado en la controversia respecto a la noción de selección de grupos que no trato en este artículo. Por lo demás, las definiciones que propongo arriba son estándares y no problemáticas o controversiales en el contexto del tema del presente trabajo.

Una de las preguntas cruciales que surgen a partir de este marco conceptual es cómo puede evolucionar una disposición que lleva a incurrir un costo que beneficia a terceros. Desde una perspectiva adaptacionista, la respuesta es que, eventualmente, el

individuo, a partir de su conducta altruista, debe obtener beneficios que superan los costos en el largo término (West et al., 2007a). El problema es descifrar cómo es que esto sucede. Dos de las respuestas fundamentales que los biólogos han dado a esta pregunta tienen que ver con la noción de selección de parentesco propuesta por William Hamilton (1964) y la noción de altruismo recíproco propuesta por Robert Trivers (1971). En este trabajo no profundizo sobre la noción de selección de parentesco ni sobre la evidencia a favor de la misma, sino que me focalizo en estudios sobre reciprocidad.

Trivers planteó que la disposición a comportarse de manera altruista podría evolucionar y mantenerse si, a consecuencia del acto altruista, el individuo es reciprocado (i.e., recibe un beneficio que supera el costo inicial) por parte del anteriormente beneficiario (Trivers, 1971; ver también Nowak, 2006). Esta sucesión contingente de actos altruistas se denominó altruismo recíproco. Entre los aspectos distintivos del altruismo recíproco se encuentra el hecho de que la reciprocidad no es una consecuencia necesaria de la conducta altruista inicial, lo cual implica un riesgo para la estabilidad de la cooperación: si la reciprocidad no se materializa, el comportamiento altruista inicial resulta netamente costoso y contraseleccionado. Así es que aquellos elementos que aumentan la probabilidad de que la reciprocidad se efectivice contribuyen a que la cooperación vía reciprocidad pueda mantenerse de manera estable. El mismo Trivers (1971) reconoció que la cooperación condicional (i.e., que la conducta cooperativa sea dirigida sólo hacia otros individuos cooperadores) es un elemento necesario para que el beneficio de la reciprocidad se efectivice. Al contrario, si la cooperación es incondicional es susceptible de ser explotada por individuos no-cooperadores. Otro de los elementos que pueden incidir en la probabilidad de que la reciprocidad sea estable es el intercambio repetido entre individuos (Axelrod y Hamilton, 1981; Trivers, 1971). Los intercambios repetidos no sólo generan ocasiones para recibir el pago por los favores dados, sino que también representan una de las maneras de reconocer el carácter cooperativo de un individuo.

El rol que cumplen la cooperación condicional y los intercambios repetidos en la estabilización del altruismo recíproco puede ilustrarse a partir del Dilema del Prisionero (DP) y del DP iterado o de múltiples rondas (DPi). El DP ha sido una de las situaciones interactivas más utilizadas para modelar formalmente el conflicto entre los beneficios individuales y los colectivos que caracteriza los dilemas de la cooperación. En la figura 1, puede verse la matriz de pagos correspondientes a un DP de una sola ronda. Con

esta matriz de pagos se dice que no cooperar es la respuesta dominante pues es la opción asociada al pago egoísta más elevado, independientemente de si el otro coopera o no. En el DPi, los participantes deben decidir entre cooperar y no cooperar en cada ronda o instancia de iteración. Cuando las decisiones del otro participante en las rondas anteriores pueden considerarse al momento de tomar la decisión en la ronda actual, aparecen soluciones al dilema que se acercan a la noción de reciprocidad. Axelrod y Hamilton (1981) organizaron una competencia abierta en la que pusieron a competir a diversas estrategias (algoritmos) en el DPi y encontraron que la estrategia vencedora (la que obtuvo el mayor puntaje promedio a lo largo de las múltiples rondas de juego), la llamada Tit-for-Tat (TfT), justamente se basaba en reciprocitar la elección del otro en la ronda anterior (i.e., comenzar cooperando y luego imitar la última acción del otro participante).

		Participante B	
		Cooperar	No cooperar
Participante A	Cooperar	<i>R, R</i> 2, 2	<i>S, T</i> 0, 3
	No cooperar	<i>T, S</i> 3, 0	<i>P, P</i> 1, 1

Figura 1. Matriz de pagos correspondiente al Dilema del Prisionero. En las cuatro celdas grises están representados de manera general (a partir de las letras mayúsculas; $T > R > P > S$) y también con un ejemplo numérico los pagos que resultan de combinar las dos posibles respuestas de cada participante. Dentro de una celda, la letra o el número a la izquierda representa el pago del participante A, mientras que la letra o el número a la derecha representa el pago del participante B.

No sólo la reciprocidad es una respuesta ventajosa en un DPi entre algoritmos artificiales, sino que parece ser un mecanismo importante en las interacciones humanas. Estudios experimentales muestran que las personas son más cooperativas hacia aquellos que fueron cooperativos en interacciones previas (e.g., Fehr y Fischbacher, 2003), y tienden a reciprocitar los buenos y malos tratos recibidos (e.g., Abbink et al., 2000; Berg et al., 1995). De hecho, cuando se pone a personas a jugar al DPi, se ve que muchas utilizan estrategias similares al TfT u otras estrategias de cooperación condicional (e.g., Kümmerli et al., 2007). A su vez, estas habilidades que permiten a las personas mantener interacciones recíprocas, si bien se implementan de forma común y cotidiana, parecen depender del funcionamiento normal de áreas específicas del cerebro que son frágiles a deteriorarse como puede observarse, por ejemplo, en el trastorno psicopatológico de personalidad borderline (King-Casas et al., 2008).

Como muestra el estudio de King-Casas y colaboradores (2008), estos pacientes que se caracterizan por relaciones inestables e incapacidad de confiar en los demás no lograron sostener ni recuperar la cooperación en juegos de confianza que se basan en conductas de reciprocidad. De hecho, las diferencias en la confianza y reciprocidad de los pacientes borderline respecto a participantes controles pudo ser correlacionada con diferencias en la actividad en la ínsula anterior, un área del cerebro cuya actividad ha sido asociada a la detección de la violación de normas (ver King-Casas et al., 2008). Estos resultados son consistentes con el hallazgo de que la reciprocidad puede adquirir status normativo en las interacciones humanas (Bicchieri et al., 2011).

No obstante, más allá de la importancia que tiene la reciprocidad en las interacciones entre las personas, no hay acuerdo entre los investigadores respecto al rol que cumple la misma en las interacciones en otras especies animales (e.g., para leer dos opiniones en contraste ver Schino y Aureli, 2010a y Clutton-Brock, 2009). Si bien, la publicación pionera de Trivers (1971) estimuló la investigación de la reciprocidad en animales, en la década pasada se afianzó una reacción de escepticismo y crítica sobre las interpretaciones de las interacciones animales en términos de reciprocidad. Varios autores opinan que los ejemplos de reciprocidad en animales no humanos son controversiales y pueden ser interpretados de maneras alternativas, en especial como casos de cooperación entre parientes, mutualismo o incluso coerción (e.g., Clutton-Brock, 2009; Hammerstein, 2003; Stevens y Hauser, 2004). El consenso de los autores asociados a esta reacción es que la reciprocidad no juega un papel importante más allá de las sociedades humanas. En la próxima sección desarrollo la hipótesis que, en este contexto, Jeffrey Stevens, Mark Hauser y colaboradores han propuesto para explicar la aparente ausencia de conductas de reciprocidad en los animales no humanos.

1.2. *Hipótesis de los Requerimientos Cognitivos de la Reciprocidad*

En una serie de artículos de los últimos 10 años, Stevens, Hauser y colaboradores (Hauser et al., 2009; Stevens et al., 2005; Stevens y Hauser, 2004, 2005) han argumentado que el planteo de Trivers (1971) acerca de los requisitos necesarios para el mantenimiento estable de intercambios recíprocos (beneficios superiores a los costos, encuentros repetidos y detección de no cooperadores) está enfocado de manera demasiado estricta en las causas últimas que pueden haber moldeado la evolución de tales conductas, ignorando

posibles limitaciones impuestas por los mecanismos próximos necesarios para ejecutarlas (ver también Hammerstein, 2003). En especial, estos autores argumentan que un análisis de los requisitos cognitivos necesarios para la implementación de estrategias de cooperación recíproca lleva a concluir que los mismos no son menores.

Según Stevens, Hauser y colaboradores (Stevens et al., 2005; Stevens y Hauser, 2004, 2005), la demora entre el acto altruista inicial y la conducta recíproca que lo vuelve netamente ventajoso plantea diversos desafíos a la estabilidad de los intercambios cooperativos. Un primer desafío se relaciona con las demandas de memoria y la capacidad para atribuir reputación y hacer un seguimiento y actualización de la misma a partir de las experiencias directas e indirectas con los potenciales cooperadores. Estos autores enfatizan que las demandas de memoria que la reciprocidad implica no son triviales (e.g., Stevens y Hauser, 2004), y, de hecho, a medida que la demora entre encuentros es mayor y la cantidad de interactuantes aumenta, estas demandas se incrementan y los errores de atribución pueden aumentar, lo cual pone en riesgo la estabilidad de los intercambios (Stevens et al., 2011). Un segundo desafío es resistir la tentación de ir por el beneficio inmediato (explotar el altruismo del otro sin reciprocitar) en pos de elegir el beneficio mayor demorado (i.e., sostener una relación estable de reciprocidad y cooperación). Este segundo desafío implica cierto control inhibitorio por parte del potencial reciprocador además de un bajo descuento temporal de las recompensas (i.e., cómo cambia el valor subjetivo de un incentivo a medida que su presentación es demorada). Una tentación muy fuerte y/o un descuento abrupto de los beneficios futuros pueden llevar a tomar decisiones miopes, que no maximizan las ganancias en el largo término. La habilidad numérica es otro de los requerimientos que Stevens y Hauser (2004) mencionan en relación a la estabilidad de la reciprocidad. Si bien este requisito no está asociado a la demora entre las sucesivas rondas de reciprocidad, cierta capacidad numérica sería necesaria para llevar un registro de las deudas que uno tiene hacia otros y de las de otros con uno. Sin esa contabilidad minuciosa, opinan, el altruismo puede ser fácilmente explotado (Stevens y Hauser, 2004, 2005).

En síntesis, Stevens, Hauser y colaboradores afirman que la reciprocidad requiere habilidades sofisticadas de memoria, control de impulsos, bajo descuento temporal y numerosidad para sostenerse como estrategia cooperativa estable. Justamente, el escepticismo respecto a los reportes de reciprocidad en animales no humanos va de la mano con la idea de que

los requerimientos de la reciprocidad no son menores, por lo que se vuelve razonable pensar que pocas especies los habrían costeado. Así es que estos autores no sólo plantean que la cognición puede actuar como una limitación próxima en el despliegue de cooperación vía reciprocidad, sino que proponen que los requerimientos cognitivos de la reciprocidad habrían actuado como limitaciones en la evolución del altruismo recíproco (Stevens et al., 2005; Stevens y Hauser, 2004, 2005).

1.3. *Limitaciones cognitivas en animales no humanos*

En complemento a la hipótesis de los requerimientos cognitivos de la reciprocidad, Stevens, Hauser y colaboradores argumentan que los animales no humanos suelen presentar desempeños pobres en los dominios cognitivos necesarios para que el altruismo recíproco sea estable. En sus trabajos, discuten aparentes limitaciones en las habilidades numéricas y mnemónicas de los animales (Stevens y Hauser, 2004, 2005), pero uno de los puntos en los que más fuertemente se basan es el del descuento temporal de las recompensas y su rol en el despliegue de reciprocidad.

Algunos estudios en humanos muestran que las diferencias individuales en el nivel de descuento temporal de las recompensas correlaciona con los niveles de cooperación que muestran los participantes en juegos experimentales de cooperación como el DP (Harris y Madden, 2002) y el Dilema de los Bienes Comunes (Curry, Price y Price, 2008). También hay datos experimentales en otros animales que vinculan la impulsividad con la capacidad de cooperación recíproca de los sujetos (e.g., Stephens et al., 2002, 2006). El argumento de Stevens y Hauser (2004) es que los animales son típicamente más impulsivos que las personas, y para demostrar ello compararon estudios de toma de decisiones temporales en humanos, ratas y palomas en tareas en las que los participantes podían elegir entre una recompensa mayor demorada y una recompensa menor inmediata (Stevens et al., 2005; Stevens y Hauser, 2004). A partir del desempeño en este tipo de tareas, los investigadores estimaron la tasa de descuento temporal y observaron que las ratas y las palomas presentaron tasas de descuento mucho más drásticas que las personas. Datos similares en monos apoyarían la conclusión de que los animales no humanos son más impulsivos y subvalúan las recompensas futuras en comparación a las personas, lo cual es consistente con la hipótesis de Stevens, Hauser y colaboradores (Stevens et al., 2005).

1.4. *Críticas al planteo de los requerimientos*

cognitivos como limitaciones de la reciprocidad

Si bien, en términos generales, parecen razonables los argumentos acerca del rol que cumplen la memoria, la atribución de reputación, el control inhibitorio, el descuento temporal de incentivos y la capacidad numérica en el despliegue de la cooperación recíproca, en esta sección, presento tres objeciones al planteo de Stevens, Hauser y colaboradores. Primero, cuestiono la evidencia sobre la que se basa el argumento de que las habilidades cognitivas de los animales no son suficientemente sofisticadas como para la cooperación recíproca. Segundo, cuestiono la hipótesis según la cual los requerimientos cognitivos de la reciprocidad actuaron como limitaciones a la evolución del altruismo recíproco. Y tercero, cuestiono la idea de que la reciprocidad sólo puede estabilizarse a partir del desarrollo de habilidades cognitivas sofisticadas.

1.5. *Limitaciones cognitivas como restricciones próximas y evolutivas*

En sus escritos sobre los requerimientos cognitivos de la reciprocidad, Stevens, Hauser y colaboradores hacen dos usos del término limitación (*constraint* del inglés). Por un lado, se refieren a un efecto limitante de los mecanismos próximos sobre las posibilidades de la conducta. Este uso queda ejemplificado en la siguiente frase de Stevens y Hauser (2004): "... *cognitive limitations such as temporal discounting, numerical discrimination and memory make reciprocity difficult for animals.*" ["... los limitantes cognitivos como el descuento temporal, la discriminación numérica y la memoria hacen que la reciprocidad sea difícil para los animales."] (p. 1). Por otro lado, hacen uso del término *limitación cognitiva* en un sentido último, evolutivo, como puede notarse en la siguiente oración extraída de Stevens et al. (2005): "*We propose that several types of cooperation, though theoretically possible and functionally adaptive, have not evolved in some animal species because of cognitive constraints.*" ["Proponemos que varios tipos de cooperación, si bien teóricamente posibles y funcionalmente adaptativos, no han evolucionado en algunas especies animales debido a limitaciones cognitivas."] (p. 1). A continuación analizo la justificación teórica y empírica de usar el significado próximo y el significado último de la idea de la existencia de limitaciones cognitivas sobre la reciprocidad.

1.6. *El funcionamiento cognitivo como limitación próxima*

En un sentido causal próximo, Stevens, Hauser y colaboradores proponen que la falta, en grado o esencia,

de cierta habilidad incapacita al organismo para desplegar la cooperación condicional necesaria para que la reciprocidad sea estable. Un bajo control inhibitorio o un elevado descuento temporal funcionarían como obstáculos a la reciprocación de un acto cooperativo. Una mala memoria y problemas con el seguimiento de la reputación de los interactuantes pueden llevar a dirigir la conducta altruista hacia los individuos equivocados.

En este apartado, mi crítica a Stevens, Hauser y colaboradores se basa en tres puntos: 1) si bien existe evidencia que apoya la hipótesis de que variaciones en el funcionamiento cognitivo pueden afectar los comportamientos cooperativos (tanto en personas como en otros animales), este tipo de evidencia, en sí misma, no dice nada respecto a por qué debería esperarse que la reciprocidad en las personas pueda sostenerse de manera más estable que en los animales; 2) la evidencia que se necesita para hacer esa última aseveración es comparada, no obstante, las comparaciones que Stevens, Hauser y colaboradores realizan de las tasas de descuento temporal entre personas, primates no humanos, ratas y palomas son cuestionables debido a importantes diferencias metodológicas entre estudios; y 3) varios experimentos en animales no humanos sugieren que algunas especies cuentan con sofisticadas habilidades socio-cognitivas relevantes para el despliegue de reciprocidad.

Un ejemplo que ilustra el mecanismo causal de la limitación cognitiva sobre la reciprocidad puede encontrarse en un estudio realizado con pinzones cebrado (*Taeniopygia guttata*) cuya memoria fue experimentalmente deteriorada antes de que participaran de un DPi (Larose y Dubois, 2011). En este experimento, los pinzones participaban de a pares (pero cada individuo estaba en una parte distinta de la jaula, separados por un tejido de alambre) en una tarea en la que cada animal tenía dos opciones de respuesta a partir de las que podía cooperar o no cooperar con el otro. Las aves, primero, fueron familiarizadas con el funcionamiento del aparato y con las variaciones de los pagos asociados a cada respuesta, y luego participaron en el DPi en dos tratamientos: con y sin implante de corticosterona. Según los antecedentes que mencionan los autores y los resultados de un experimento preliminar, la manipulación de esta hormona afecta negativamente la memoria de los pinzones. El hallazgo principal fue que los niveles de cooperación mutua decayeron estrepitosamente en el tratamiento con el implante de corticosterona, mientras que la cooperación recíproca se mantuvo elevada cuando el implante estaba vacío, sugiriendo que el deterioro de la memoria limitó

la capacidad cooperativa de los pinzones (Larose y Dubois, 2011). Este trabajo muestra que una manipulación experimental que afectaba negativamente la memoria de estas aves causó una baja en la proporción de sus elecciones cooperativas, lo cual es consistente con el planteo de Stevens, Hauser y colaboradores. Sin embargo, este tipo de evidencia también implica que estas aves son capaces de mantener niveles de cooperación elevados y estables cuando su memoria no es deteriorada experimentalmente. Es decir que estos datos, al mismo tiempo que muestran que la memoria puede ser importante para la reciprocidad, también sugieren que las habilidades mnemónicas naturales de estos animales podrían ser suficientes para sostener intercambios recíprocos.

Un estudio en personas realizados por Stevens y colaboradores (2011) ilustra un punto complementario: las capacidades de memoria de las personas no necesariamente son suficientes para sostener la reciprocidad. La tarea experimental consistía en que los participantes asociaran fotos de la cara de hombres con información acerca de si esa persona había cooperado o no en el último ensayo en que esa foto (esa cara) había sido vista. Los resultados mostraron que los errores de memoria fueron mayores cuando se incrementó, de 5 a 10 ó 15, la cantidad de fotos que los participantes debían registrar. A partir de estos datos y simulaciones de modelos de reciprocidad, los autores concluyeron que las tasas de errores mostradas por sus participantes eran excesivas para que la cooperación recíproca pudiese sostenerse de manera estable (Stevens et al., 2011). Claro que estas conclusiones dependen de asumir que a medida que la carga cognitiva aumenta la cooperación decae, lo cual no es necesariamente cierto a la luz de experimentos recientes que muestran que las personas son espontáneamente cooperativas, cooperan más cuando menos tiempo tienen para tomar su decisión y sólo se vuelven más egoístas cuando se toman más tiempo para pensar (Rand et al., 2012). Este último resultado sugiere la presencia de mecanismos motivacionales que ayudan a sostener la cooperación, y va de la mano de estudios en animales no humanos (ver más adelante la subsección titulada *Reciprocidad en los animales*) y trabajos teóricos (e.g., Vukov et al., 2011) en los que se estima que la reciprocidad puede mantenerse a partir de mecanismos cognitivamente menos demandantes.

En la subsección sobre las *Limitaciones cognitivas en animales no humanos*, destacué que Stevens, Hauser y colaboradores mencionan la aparente impulsividad y elevado descuento temporal de los animales en comparación a las personas como un punto importante

de apoyo a su hipótesis de las limitaciones cognitivas. Mi preocupación respecto a la evidencia que Stevens y Hauser (2004; Stevens et al., 2005) discuten para sacar sus conclusiones comparadas es que existen importantes discrepancias metodológicas entre los estudios en animales no humanos y los estudios en personas que consideran. Estas diferencias, argumento, hacen que los resultados no sean directamente comparables. En los estudios con animales no humanos, las recompensas generalmente involucran distintas cantidades de reforzadores primarios, como comida o agua, que los sujetos experimentales (parcialmente privados del reforzador) pueden obtener en períodos que difieren en segundos o como mucho minutos (e.g., Mazur, 1987; Rachlin et al., 1991). En contraste, en los estudios con humanos, los participantes (típicamente, estudiantes universitarios) suelen optar entre distintas cantidades de dinero (a veces hipotéticas; e.g., Rachlin et al., 1991) que pueden obtener en períodos de tiempo que van desde días hasta semanas y meses (e.g., Frederick et al., 2002 para una revisión). De hecho, se ha visto que las personas son más impulsivas cuando sus preferencias temporales son medidas con reforzadores primarios, como la comida, en comparación al uso de reforzadores secundarios, como el dinero (Rosati et al., 2007). Es más, cuando se tomó el cuidado de realizar procedimientos similares en personas y primates no humanos que tenían que elegir entre una cantidad pequeña de comida provista de manera inmediata y una cantidad mayor sujeta a demora, se encontraron tasas de descuento mayores (i.e., mayor impulsividad) en las personas que en los chimpancés (Rosati et al., 2007).

Otra de las habilidades que estarían en la base de la cooperación recíproca es la de poder discriminar a los individuos cooperadores de los no cooperadores para cooperar selectivamente con los primeros y evitar dirigir comportamientos altruistas hacia los segundos. En el caso de las personas, hay evidencia de que contamos con una capacidad aguda para detectar tramposos e individuos no cooperadores (ver Cosmides y Tooby, 2005 para una revisión). A pesar de que Stevens, Hauser y colaboradores sostienen que los animales presentarían severas limitaciones en la atribución y seguimiento de la reputación, varios estudios en la última década muestran este tipo de habilidades en peces (Bshary y Grutter, 2006), aves (e.g., Krams et al., 2008) y mamíferos (e.g., Kunder et al., 2010; Melis et al., 2006; Sabbatini et al., 2012). Un caso particularmente interesante es el de los perros domésticos (*Canis familiaris*) pues los mismos suelen vivir en íntimo contacto con las personas y, de acuerdo a la evidencia arqueológica, han atravesado al menos

los últimos 15.000 años de su evolución en ambientes sociales humanos (Savolainen, 2007). Dado que somos una especie tan cooperativa no es extraño que los perros hayan desarrollado habilidades para sacar el mayor provecho de esto. Efectivamente, varios estudios experimentales muestran que los perros no sólo recuerdan y prefieren a quienes han sido colaborativos con ellos en interacciones directas (personas que les señalan donde encontrar comida versus personas que no; Petter et al., 2009), sino que también forman preferencias por personas a quienes han visto interactuar de forma cooperativa con terceros (Kunder et al., 2010; Marshal-Pescini et al., 2011). En el experimento de Kunder y colaboradores, los perros miraban una escena en la que dos personas (los dadores) interactuaban con otra que hacía el rol de pedigüño. El dador *cooperativo* daba comida al pedigüño y dejaba que este se la quedase, mientras que el dador *no cooperativo* daba comida al pedigüño pero inmediatamente se la sacaba. El resultado fue que, luego de observar la escena, los perros preferían acercarse al dador cooperativo más que al dador no cooperativo (Kunder et al., 2010). Aún más, la habilidad de los perros de atribuir reputación de manera indirecta parece ser más sofisticada todavía. En un estudio realizado por Freidin, Putrino, D’Orazio y Bentosela (enviado), los perros miraban una escena en la que un pedigüño interactuaba sucesivamente con dos dadores. En este experimento, ambos dadores ejecutaban las mismas conductas: daban comida al pedigüño cuando éste se acercaba a pedir. No obstante, la manipulación experimental consistía en que el pedigüño reaccionaba diferencialmente a uno y otro dador. En un caso, cuando el dador le daba la comida, el pedigüño decía “¡Que rico!” y comía mientras permanecía orientado hacia el dador. En el otro caso, cuando el dador le daba comida, el pedigüño decía “¡Que feo!”, volvía a dejar la comida en el plato y se ponía de espaldas al dador. Luego de observar las interacciones entre el pedigüño y los dadores, el pedigüño dejaba la sala y el perro era soltado, pudiendo acercarse a uno u otro dador. Los resultados indicaron que los perros desarrollaron una preferencia por el dador asociado a la reacción de satisfacción del pedigüño, a pesar de que el comportamiento de ambos dadores era el mismo y de que el pedigüño estaba ausente en el momento en que el perro realizaba la elección (Freidin et al., enviado).

Para terminar este apartado saco dos conclusiones de los argumentos y la evidencia discutidos. Por un lado, los datos experimentales de estudios con personas y otros animales parecen respaldar el planteo de

Stevens, Hauser y colaboradores respecto a los requerimientos cognitivos de la reciprocidad en un sentido causal próximo. Si la cooperación ha de mantenerse entre pares, cualquiera limitación en el recuerdo de los interactuantes y los favores intercambiados, así como en la disposición a hacer sacrificios para lograr beneficios en el largo plazo, puede afectar la estabilidad de la relación. No obstante, como discuto en la subsección titulada *Reciprocidad en los animales*, esto es especialmente cierto respecto a lo que Brosnan y de Waal (2002) denominan reciprocidad calculada, pero no tanto cuando la reciprocidad se basa en la formación de vínculos emocionales e intercambios que se balancean en el largo término. Por otro lado, concluyo que la hipótesis que sostiene que la reciprocidad en los animales no humanos es infrecuente debido a limitaciones cognitivas no cuenta con una base de evidencias sólida. La comparación del desempeño de animales no humanos con el de humanos respecto a las habilidades relevantes para el altruismo recíproco no arroja resultados consistentes, y de hecho, a veces, son opuestos a lo que Stevens, Hauser y colaboradores predicen (e.g., ver Rosati et al., 2007). Incluso, algunos animales muestran habilidades muy sofisticadas y relevantes para la reciprocidad. Si bien la demostración de estas habilidades en sí misma no indica que dichos organismos necesariamente desplieguen conductas de reciprocidad como parte de su repertorio natural, tampoco parece parsimonioso pensar que sus capacidades cognitivas estén limitándolos. Este panorama nos deja con dos posibilidades: o bien, el altruismo recíproco es zoológicamente raro por razones distintas a las que se proponen en la hipótesis de la limitación cognitiva (e.g., en la siguiente subsección menciono el posible rol de las variables ecológicas y el estilo de vida de la especie), o bien, las instancias de reciprocidad en la naturaleza han sido subestimadas.

1.7. Los elevados requerimientos cognitivos de la reciprocidad como limitación evolutiva

De acuerdo a este uso del término *limitación*, Stevens, Hauser y colaboradores parecen asumir que el hecho de que ciertas especies no hayan evolucionado habilidades cognitivas sofisticadas habría actuado como una “barrera” a la posibilidad de que las mismas evolucionen altruismo recíproco. El problema que observo aquí es que hay una visión alternativa de la causalidad evolutiva que no ha sido considerada. Esta visión alternativa involucra la posibilidad de que ciertos organismos no hayan evolucionado comportamientos de altruismo recíproco, no por una limitación cognitiva, sino por circunstancias ecológicas, de organización

social o de un estilo de vida particular. Las características cognitivas de una especie bien podrían ser una consecuencia, y no una causa, de la trayectoria evolutiva de su vida social.

La hipótesis de la inteligencia social, una influyente hipótesis acerca de la inteligencia animal (Holekamp, 2007), plantea justamente que las habilidades socio-cognitivas más sofisticadas de los primates han resultado de presiones selectivas relacionadas a la complejidad de los vínculos sociales que estructuran la trama de sus intercambios cotidianos (Byrne y Whiten 1988; Dunbar, 1998). Algunos autores han realizado extensiones de esta hipótesis para explicar las aparentes diferencias en habilidades cognitivas en otros taxones (e.g., ver Emery, 2006). La noción de inteligencia social asume una causalidad evolutiva que es relevante para la discusión de la evolución del altruismo recíproco, y que necesita ser adecuadamente evaluada en contraste a la propuesta de Stevens, Hauser y colaboradores, aunque dicha evaluación exceda las posibilidades de este trabajo. Resulta curioso que Stevens y Hauser no discutan esta posibilidad a pesar de que ellos mismos han realizado experimentos donde muestran la asociación entre diferencias en las habilidades cognitivas de especies cercanamente emparentadas y diferencias en aspectos de su ecología o estilo de vida (Stevens et al., 2005).

Otra fuente de dudas respecto al uso de la noción de limitaciones cognitivas como restricción evolutiva viene del comportamiento de animales que muestran capacidades cognitivas que lucen extraordinarias pero cuyo funcionamiento sofisticado cobra pleno sentido cuando es contrastado con las circunstancias ecológicas o el estilo de vida particular de la especie en cuestión (e.g., ver Emery, 2006; Hare y Tomasello, 2005; Shettleworth, 2003). Un ejemplo relevante son los cascanueces de Clark (*Nucifraga columbiana*), una especie de ave que recurre a esconder comida en multiplicidad de lugares para acceder a alimento en épocas de escasez. En un experimento para evaluar las capacidades mnemónicas de los cascanueces en el laboratorio, los sujetos contaban con 69 lugares distintos en los que podían esconder entre 18 y 25 ítems de comida en una sesión (Balda y Kamil, 1992). Estas aves llegaron a responder por sobre el nivel del azar en la recuperación de ítems escondidos hasta 10 meses antes de la prueba. Esta extraordinaria memoria es consistente con las demandas del estilo de vida de esta especie, pues se ha observado en la naturaleza que los cascanueces de Clark llegan a esconder miles de semillas de pino que dispersan en multiplicidad de lugares en el verano para recién recuperarlas en el

invierno, varios meses más tarde (ver Shettleworth, 2010, p. 230). Además, estudios comparados de especies de aves filogenéticamente emparentadas que tienen o no el hábito de esconder comida mostraron que la capacidad de memoria espacial de las aves que tienen este hábito era superior a la de especies que no (ver Shettleworth, 2003 para una revisión). Incluso, se ha visto que el tamaño relativo del hipocampo, una estructura del cerebro asociada a la memoria espacial, es superior en especies que esconden y recuperan comida respecto a especies emparentadas que no lo hacen (Krebs et al., 1989).

En síntesis, la postura de Stevens, Hauser y colaboradores es que la aparente asociación entre capacidades cognitivas poco sofisticadas y la falta de casos concretos de reciprocidad en animales no humanos sugiere que la cognición actuó como “cuello de botella” en la evolución de la cooperación recíproca. Es importante remarcar que aún si esa asociación fuese de hecho demostrada, no indicaría la dirección de la causalidad evolutiva. Es más, la evidencia que mencioné en este apartado apunta hacia una interpretación de la causalidad evolutiva justamente en sentido contrario, más en consonancia con la hipótesis de la inteligencia social. La conclusión es que, en contraste a la idea del funcionamiento cognitivo como limitación evolutiva, los ejemplos del desempeño cognitivo de diversas aves, perros, primates no humanos y otras especies sugieren cierta adaptabilidad de la cognición a las demandas ecológicas en la historia evolutiva de una especie.

1.8. *Reciprocidad en los animales*

Luego de la publicación pionera de Trivers (1971) sobre altruismo recíproco comenzaron a aparecer reportes de casos de reciprocidad en la naturaleza. Uno de los ejemplos clásicos es el estudio de Gerald Wilkinson (1984) sobre los murciélagos vampiros (*Desmodus rotundus*). Wilkinson observó que después de una noche de forrajeo, algunos murciélagos volvían a sus árboles sin haber podido obtener sangre. Curiosamente vio que otros individuos que habían tenido mayor éxito regurgitaban sangre para “convidar” a los menos exitosos de esa noche. No es difícil imaginar la gran asimetría que podría haber entre el pequeño costo de ceder comida para un murciélago bien alimentado y el gran beneficio que podía implicar ese alimento para un murciélago en malas condiciones. A su vez, el lugar donde dormían estos animales era relativamente estable, es decir, que los mismos individuos se encontraban allí cada día. En esta especie, parecían cumplirse dos de las condiciones que Trivers

(1971) había propuesto para que el altruismo recíproco fuera estable: asimetría entre costos y beneficios y encuentros repetidos. Así fue que Wilkinson (1984) interpretó este comportamiento dádivo como una posible situación de reciprocidad directa: hoy por mí, mañana por ti.

El caso de aparente altruismo recíproco en los murciélagos vampiros pasó de ser un ejemplo clásico de reciprocidad a ser un ejemplo clásico de las dificultades que implica demostrar casos de reciprocidad en la naturaleza (Clutton-Brock, 2009; Stevens y Hauser, 2004). La interpretación de Wilkinson fue criticada principalmente porque no tuvo en cuenta el grado de parentesco entre los individuos que compartían alimento. De hecho, se ha estimado que alrededor del 90% de las regurgitaciones de sangre en estos murciélagos se dan entre individuos con alto grado de parentesco, con lo cual la explicación por selección de parentesco ha sido favorecida por sobre la interpretación de reciprocidad (Clutton-Brock, 2009; Hammerstein 2003; Hauser et al., 2009). Además del parentesco, Clutton-Brock (2009) detalla varias alternativas que es necesario descartar antes de interpretar el comportamiento animal como un caso de reciprocidad. Una de ellas es el mutualismo, es decir, aquellos casos en los que la cooperación no implica un acto altruista inicial (un acto costoso), sino que los organismos al coordinarse obtienen un beneficio mayor que si no lo hacen. Otras alternativas a la reciprocidad también pueden ser la coerción o incluso un tipo de manipulación que se ha denominado pseudo-reciprocidad en la que un organismo ajusta su conducta para explotar el patrón de acción de otro en su favor, sin perjudicar a quien lo ejecuta en primer lugar (Clutton-Brock, 2009).

Más allá de la rigurosidad del planteo de Clutton-Brock, algunos autores opinan que el escepticismo respecto a las interpretaciones en términos de reciprocidad parece, en cierto punto, injustificado (Cheney, 2011; Schino y Aureli, 2010a; Wheatcroft y Krams, 2009). Por un lado, se suelen exigir pruebas y controles mucho más estrictos para aceptar una hipótesis de altruismo recíproco que de mutualismo o selección de parentesco (Schino y Aureli, 2010a). Esto en parte se debe a que se asume que el parentesco es un factor con mayor incidencia que la reciprocidad en la cooperación animal (Clutton-Brock, 2009; Hammerstein, 2003; Stevens y Hauser, 2004). Sin embargo, esto no siempre es así. Por ejemplo, en un reciente meta-análisis sobre los determinantes del acicalamiento mutuo en primates no humanos, Schino y Aureli (2010b) encontraron que la reciprocidad directa parece jugar un rol más importante que el parentesco en

explicar la distribución y frecuencia de estas conductas. Por otra parte, algunas reinterpretaciones de reportes de reciprocidad resultan poco parsimoniosas. Tal es el caso, por ejemplo, del estudio de Krams y colaboradores (2008) sobre el comportamiento del papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), una especie de ave paseriforme, cuyos miembros muestran conductas de cooperación entre vecinos para ahuyentar a potenciales predadores que se acercan al nido (*anti-predador mobbing* en inglés). A partir de manipular experimentalmente la ayuda proveniente de un vecino y otro, Krams y colaboradores observaron que la probabilidad de que estas aves cooperasen con su vecino aumentaba cuando el vecino había cooperado con ellas en el pasado respecto a cuando no, lo cual luce como un caso de reciprocidad directa (Krams et al., 2008). Russell y Wright (2009), no obstante, intentaron forzar una interpretación de esos resultados en términos de mutualismo. Según estos autores, el hecho de que estas aves contribuyan a ahuyentar al predador cuando este está cerca del nido del vecino cooperativo no requiere de ningún tipo de reciprocidad, sino que los individuos podrían estar respondiendo simplemente a costos y beneficios egoístas. Y entonces ¿por qué cooperan con el vecino cooperativo pero no con el no cooperativo? Según Russell y Wright podría ser que el hecho de que uno de los vecinos contribuyó a ahuyentar al predador en el pasado mientras que el otro vecino no lo hizo podría llevar a que los individuos anticipasen costos y beneficios egoístas diferenciales en ir ayudar a uno y otro vecino: con uno se exponen a ahuyentar al predador solo, mientras que con el otro, al hacerlo de manera conjunta, afrontan costos menores y mayor probabilidad de éxito (Clutton-Brock, 2009; Russell y Wright, 2009). Sin embargo, Krams y colaboradores (2008) reportan un tercer experimento cuyos resultados hacen lucir a la explicación de Russell y Wright en términos de mutualismo como demasiado forzada, mientras que la explicación vía reciprocidad parece más simple y adecuada. En este tercer experimento, cuando el predador (un modelo disecado) se encontraba cerca del nido de la pareja A, la pareja B no pudo ayudar porque el experimentador los tenía retenidos. Luego, cuando el predador estaba cerca del nido de la pareja B, se observó que la pareja A no cooperó. La pareja C que había visto ambas situaciones, sin embargo, sí se sumó a ahuyentar al predador junto con la pareja B en el segundo caso. Si la interpretación de Russell y Wright fuera correcta se hubiese esperado que la pareja C hubiese tenido el mismo comportamiento que la pareja A, pues ambas tenían la misma información respecto a cómo había actuado (o no) la pareja B en el pasado. Es

más, si fuera que la pareja A no cooperó debido a que anticipaba que la pareja B no contribuiría a ahuyentar al predador, se esperaría que la pareja A hubiese reaccionado al hecho de que, al momento de la prueba, la pareja B estaba intentando ahuyentar al predador. Sin embargo, el dato de que la pareja A no se haya sumado a ahuyentar al predador cerca del nido de la pareja B se explica más parsimoniosamente por reciprocidad directa negativa: no me ayudaste, entonces no te ayudo (Wheatcroft y Krams, 2009).

El estudio de Krams y colaboradores no es un caso aislado sino uno de varios estudios recientes que reportan experimentos controlados y observaciones de campo en los que los resultados favorecen interpretaciones en términos de reciprocidad (e.g., Berghänel et al., 2011; Cheney et al., 2010; Dufour et al., 2008; Fraser y Bugnyar, 2012; Majolo et al., 2012; Rutte y Taborsky, 2008; St-Pierre et al., 2009; Viana et al., 2010; Sabbatini et al., 2012). Incluso, en algunos casos, la reciprocidad que se observa parece basarse en los requerimientos cognitivos que plantean Stevens, Hauser y colaboradores, como la memoria de las interacciones pasadas y la superación de la tentación de obtener el beneficio inmediato. Por ejemplo, Viana y colaboradores (2010) pusieron a ratas (*Rattus norvegicus*) a jugar a un DPI en un laberinto en T doble en donde los sujetos podían elegir entre el brazo derecho y el izquierdo, y al mismo tiempo observar la elección del compañero. A partir de manipular la elección del oponente “títere”, los investigadores variaban la estrategia del mismo a lo largo de las rondas (TfT versus pseudo-azar). También manipularon la *tentación por no cooperar* al presentar tratamientos que variaban respecto a la diferencia de pagos que los sujetos recibían cuando el compañero cooperaba y ellos no versus cuando los dos cooperaban. Los resultados mostraron que la cooperación de las ratas fue contingente a la estrategia que enfrentaron, cooperando más ante la estrategia de reciprocidad que ante la estrategia azarosa, en especial cuando la tentación por no cooperar era baja y los animales no estaban privados de alimento (el hambre presumiblemente los vuelve más impulsivos; Viana et al., 2010). Otro ejemplo proviene de un experimento de campo con monos babuinos (*Papio hamadryas ursinus*) en el que los investigadores manipularon las llamadas de reclutamiento que estos animales realizan en situaciones agonísticas a partir de la emisión controlada de grabaciones (Cheney et al., 2010). Los investigadores observaron que los babuinos hembras respondían más en dirección al parlante y acercándose al individuo correspondiente cuando las llamadas reproducidas

correspondían a un individuo no emparentado que recientemente había sido un compañero de acicalamiento. Otros controles sugieren que los babuinos no estaban respondiendo en función de cualquier tipo de interacción previa, pues vieron que respondían cualitativamente distinto cuando el sonido correspondía a un individuo con quien habían tenido una interacción agresiva (Cheney et al., 2010).

El sesgo en contra de la interpretación del comportamiento animal en términos de reciprocidad parece haber sido reforzado, al menos en parte, por la misma hipótesis de los requerimientos cognitivos de la reciprocidad de Stevens, Hauser y colaboradores. Sin embargo, como vengo discutiendo a lo largo de este trabajo, esta hipótesis no se asienta en terreno firme. Más allá de los estudios que muestran conductas de reciprocidad sofisticadas en animales no humanos, varios autores critican otro punto del planteo: el supuesto de que la reciprocidad necesariamente se basa en habilidades cognitivas demandantes (Cheney, 2011; de Waal, 2008; Schino y Aureli, 2009, 2010a). Según Schino y Aureli (2010a), en este aspecto, Stevens, Hauser y colaboradores confunden el nivel de análisis de los procesos evolutivos con el de los mecanismos próximos pues, si bien es esperable que una conducta persista evolutivamente en función de los costos y beneficios que implica en términos de éxito reproductivo inclusivo, no es necesario que el organismo lidie con los mismos anticipándolos cognitivamente. Por ejemplo, la hembra del pavo real se aparea con el pavo con la cola más grande y colorida no porque anticipe que eso aumentará su éxito reproductivo, sino porque se siente atraída sexualmente hacia machos con ese tipo de rasgo. El mecanismo próximo es la atracción sexual. El mecanismo último es que al aparearse con el macho más atractivo, sus hijos serán más atractivos y podrán acceder a mayor cantidad de hembras, así afectando su éxito reproductivo inclusivo de manera favorable en relación a una hembra sin esa preferencia. El mismo razonamiento puede aplicarse a situaciones de cooperación vía reciprocidad, como se sugiere en la hipótesis del registro o mediación emocional (*emotional book-keeping* en inglés; Schino y Aureli, 2009; esta idea es similar a la propuesta de reciprocidad actitudinal de Brosnan y de Waal, 2002).

A partir de la hipótesis de la mediación emocional, Schino y Aureli (2009) proponen que los organismos pueden sostener relaciones de reciprocidad en el largo término a partir de la formación de vínculos emocionales que se generan en interacciones repetidas (Cheney, 2011; Schino y Aureli, 2009). Según estos autores, hay conductas pro-sociales que en ciertas

circunstancias pueden representar un bajo costo para el actor (e.g., acicalamiento, apoyo agonístico, tolerancia, compartir comida) y que podrían haber evolucionado por reportar beneficios en el contexto de la selección de compañeros (*partner choice* en inglés) con quienes entablar vínculos de cooperación duraderos (Schino y Aureli, 2009). Esta hipótesis incluye los ingredientes que reconoció Trivers (1971) para la evolución del altruismo recíproco (asimetría entre costos y beneficios, interacciones repetidas y cooperación condicional) pero el mecanismo próximo a partir del que son implementados no requiere sofisticación cognitiva. A diferencia del planteo de Stevens, Hauser y colaboradores, estos ingredientes podrían cumplirse a partir de un mecanismo de registro o mediación emocional, similar, incluso tal vez homólogo en algunas especies de primates, a cómo se desarrollan los vínculos de amistad en las personas (de Waal, 2008). De acuerdo a este mecanismo de reciprocidad vía mediación emocional, no sería necesario que las conductas altruistas sean reciprocadas en el corto término, como tradicionalmente se ha considerado en relación a la evolución del altruismo recíproco. Esto es consistente con evidencia de campo que muestra, en diversas especies, que los intercambios recíprocos se balancean en períodos de tiempo prolongados como, por ejemplo, en el apoyo agonístico en cuervos (*Corvus corax*) (Fraser y Brugnyar, 2012), en la defensa cooperativa de nidos vecinos en los carboneros comunes (*Parus major*) (Grabowska-Zhang et al., 2012) o en el acicalamiento mutuo en macacos (*Macaca fascicularis*) (Majolo et al., 2012). Tampoco sería necesario llevar una contabilidad minuciosa de los favores dados y recibidos. La disposición emocional hacia un determinado individuo simplemente podría ir fluctuando en función de los intercambios positivos y negativos con el mismo (Schino y Aureli, 2009).

En síntesis, no sólo empiezan a aparecer experimentos con mejores controles que muestran habilidades cognitivas sofisticadas en relación a la cooperación recíproca en animales no humanos, sino que han aparecido hipótesis y evidencia que sugieren que el altruismo recíproco también puede haber evolucionado a partir de mecanismos cognitivamente menos demandantes que los que plantean Stevens, Hauser y colaboradores. En conclusión, los requerimientos cognitivos de la reciprocidad parecen haber sido sobreestimados, al mismo tiempo que la frecuencia de la reciprocidad en los animales parece haber sido subestimada por los autores que conforman la reacción escéptica de la cual la hipótesis de los limitantes cognitivos forma parte.

2. Cierre

Desde que Trivers publicó el artículo sobre la evolución del altruismo recíproco en 1971 ha fluctuado la apreciación del rol de la reciprocidad en la vida social de los animales, en especial por fuera de las sociedades humanas. En una primera etapa, la reacción a la propuesta de Trivers fue de buscar casos en la naturaleza que se ajustasen a las condiciones que podrían determinar la evolución y estabilización de la reciprocidad. Una segunda etapa, dentro de la cual concibo la hipótesis de los requerimientos cognitivos propuesta por Stevens, Hauser y colaboradores, fue, primero, de escepticismo respecto a los estudios de reciprocidad y al rol de la reciprocidad en las sociedades animales, y segundo, de una re-orientación desde el estudio de las causas últimas a la investigación de los mecanismos próximos de la reciprocidad. Aquí propongo que actualmente estamos atravesando una tercera etapa en donde se puede observar que el escepticismo dio lugar a estudios más controlados cuyos resultados han permitido tomar una actitud más optimista respecto a la importancia de la reciprocidad en la naturaleza. A su vez, en esta tercera etapa se ha mantenido la inercia que viene de la etapa más crítica a partir de la que se reconoce la importancia de complementar una perspectiva evolutiva con el estudio de los mecanismos próximos, una tendencia que se ha afianzado en los estudios de ecología del comportamiento con los años.

En esta revisión mencioné estudios sobre la evolución de la reciprocidad, sobre la funcionalidad adaptativa de ciertas habilidades cognitivas relevantes y también sobre el funcionamiento mismo de esos mecanismos próximos, pero no me he referido en absoluto a los estudios de la ontogenia de la reciprocidad y la cooperación. Si bien las consideraciones más detalladas en relación a estos estudios quedarán para otro trabajo, el estudio del desarrollo puede decir mucho acerca de la evolución de la reciprocidad. Michael Tomasello (2009), por ejemplo, es uno de los investigadores cuyos estudios apuntan en este sentido. Sus hipótesis buscan relacionar la secuencia del desarrollo de las motivaciones pro-sociales en los niños con la evolución de esas tendencias en nuestra especie y especies filogenéticamente cercanas como los chimpancés (e.g., Tomasello y Vaish, 2013). Al igual que la hipótesis de la reciprocidad vía mediación emocional, los trabajos de Tomasello y colaboradores sobre la ontogenia de la cooperación apuntan en dirección a la posibilidad de que la selección natural haya actuado sobre los

mecanismos motivacionales más que sobre el desarrollo de una cognición sofisticada. Es factible que este giro hacia el estudio del rol de los factores emocionales en la cooperación se siga profundizando, pero también es probable que la capacidad de este camino de producir insight vaya cediendo. En este sentido, y para finalizar, me animo a especular que el estudio de la co-evolución de los mecanismos motivacionales y cognitivos podría representar una nueva ola de progreso en la comprensión de la cooperación en la naturaleza.

Referencias

- Abbink, K., Irlenbusch, B., & Renner, R. (2000). The moonlighting game: An experimental study on reciprocity and retribution. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 42, 265–277.
- Axelrod, R. & Hamilton, W. D. (1981). The Evolution of Cooperation. *Science*, 211, 4489, 1390-1396.
- Balda, R. P., and A. C. Kamil. (1992). Long-term spatial memory in Clark's nutcracker, *Nucifraga columbiana*. *Animal Behaviour*, 44, 761–769.
- Berg, J., Dickhaut, J., & McCabe, K. (1995). Trust, reciprocity, and social history. *Games and Economic Behavior*, 10, 122–142.
- Berghänel, A., Ostner, J., Schröder, U. & Schülke, O. (2011). Social bonds predict future cooperation in male Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Animal Behaviour*, 81, 1109-1116.
- Bicchieri, C., Xiao, E. & Muldoon, R. (2011). Trustworthiness is a social norm, but trusting is not. *Politics, Philosophy & Economics*, 10, 2, 170-187.
- Bowles, S. (2008). Conflict: Altruism's midwife. *Nature*, 456, 326-327.
- Brosnan, S. & de Waal, F. B. M. (2002). A proximate perspective on reciprocal altruism. *Human Nature*, 13, 1, 129-152.
- Bshary, R. & Grutter, A. S. (2006). Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism. *Nature*, 441, 978-975.
- Byrne, R. & Whiten, A. (Eds) (1988). *Machiavellian Intelligence*. Oxford: Oxford University Press.
- Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M. (1981). Selective forces affecting the predator alarm calls of vervet monkeys. *Behaviour*, 76, 1, 25–61.
- Cheney, D. L. (2011). Extent and limits of cooperation in animals. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 108, 10902-10909.
- Cheney, D. L., Moscovice, L. R., Heesen, M., Mundry, R. & Seyfarth, R. M. (2010). Contingent cooperation between wild female baboons. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 107, 9562-9566.
- Clutton-Brock, T. (2009). Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, 426, 51-57.
- Connor, R. C. (1995). Impala allogrooming and the parceling model of reciprocity. *Animal Behavior*, 49, 528–530.
- Cosmides, L. & Tooby, J. (2005). Neurocognitive adaptations

- designed for social exchange. En *Evolutionary Psychology Handbook*, D. M. Buss (Ed.). (cap. 20, pp. 584-627). New York: Wiley.
- Curry, O. S., Price, M. E. & Price, J. G. (2008). Patience is a virtue: Cooperative people have lower discount rates. *Personality and Individual Differences*, 44, 778-783. doi:10.1016/j.paid.2007.09.023
- de Waal, F. B. M. (2008). Putting the altruism back into altruism: The evolution of empathy. *Annual Review of Psychology*, 59, 279-300. doi: 10.1146/annurev.psych.59.103006.093625
- Dufour, V., Pelé, M., Neumann, M., Thierry, B. & Call, J. (2008). Calculated reciprocity after all: computation behind token transfers in orang-utans. *Biology Letters*, 5, 172-175. doi:10.1098/rsbl.2008.0644
- Dugatkin, L. A. (1991). Dynamics of the Tit-for-Tat strategy during predator inspection in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29, 127-132.
- Dunbar, R. (1998). The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, 6, 5, 178-190. doi: 10.1002/(SICI)1520-6505(1998)6:5<178::AID-EVAN5>3.0.CO;2-8
- Emery, N. J. (2006). Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 361, 23-43. doi: 10.1098/rstb.2005.1736
- Fehr, E. & Fischbacher, U. (2003). The nature of human altruism. *Nature*, 425, 785-791.
- Fraser, O. N. & Bugnyar, T. (2012). Reciprocity of agonistic support in ravens. *Animal Behaviour*, 83, 171-177.
- Frederick, S., Loewenstein, G. & O'Donoghue, T. (2002). Time discounting and time preference: A critical review. *Journal of Economic Literature*, 40, 351-401.
- Freidin, E., Putrino, N., D'Orazio, M. & Bentosela, M. (enviado). Dogs discriminate positive and negative reactions in third party interactions and use them to make reputation-like inferences.
- Gintis, H., Bowles, S., Boyd, R., & Fehr, E. (2005). Moral Sentiments and Material Interests: Origins, Evidence, and Consequences. En *Moral Sentiments and Material Interests: The foundations of cooperation in economic life*, Gintis, H., Bowles, S., Boyd, R., and Fehr, E. (Eds.), cap. 1 (pp. 3-40). Cambridge, Massachusetts, London, England: The MIT Press.
- Grabowska-Zhang, A. M., Sheldon, B. C. & Hinde, C. A. (2012). Long-term familiarity promotes joining in neighbour nest defence. *Biology Letters*, 8, 4, 544-546. doi: 10.1098/rsbl.2012.0183
- Grafen, A. (2007). The formal Darwinism project: a mid-term report. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 4, 1243-1254.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behavior, I & II. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-52.
- Hammerstein, P. (2003). Why is reciprocity so rare in social animals? A protestant appeal. En *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*, P. Hammerstein (Ed.) (cap. 5, pp. 83-93). Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.
- Hare, B. & Tomasello, M. (2005). Human-like social skills in dogs? *Trends in Cognitive Sciences*, 9, 9, 439-444. doi:10.1016/j.tics.2005.07.003
- Harris, A. C. & Madden, G. J. (2002). Delay discounting and performance on the prisoner's dilemma game. *Psychological Record*, 52, 429-440.
- Hauser, M., McAuliffe, K. & Blake, P. R. (2009). Evolving the ingredients for reciprocity and spite. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364, 3255-3266. doi: 10.1098/rstb.2009.0116
- Holekamp, K. E. (2007). Questioning the social intelligence hypothesis. *Trends in Cognitive Sciences*, 11, 2, 65-69. doi: 10.1016/j.tics.2006.11.003
- King-Casas, B., Sharp, C., Lomax-Bream, L., Lohrenz, T., Fonagy, P. & Montague, P. R. (2008). The rupture and repair of cooperation in borderline personality disorder. *Science*, 321, 806-810. doi: 10.1126/science.1156902
- Krams, I., Krama, T., Igaune, K. & Mänd, R. (2008). Experimental evidence of reciprocal altruism in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 62, 599-605. doi: 10.1007/s00265-007-0484-1
- Krebs, J. R., Sherry, D. F., Healy, S. D., Perry, H. & Vaccarino, A. L. (1989). Hippocampal specialization of food-storing birds. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 86, 1388-1392.
- Kümmerli, R., Colliard, C., Fiechter, N., Petitpierre, B., Russier, F. & Keller, L. (2007). Human cooperation in social dilemmas: comparing the Snowdrift game with the Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 2965-2970. doi: 10.1098/rspb.2007.0793
- Kunder, S. M. A., De Los Reyes, A., Royer, E., Molina, S., Monnier, B., German, R. & Coshun, A. (2010). Reputation-like inference in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition*, 14, 291-302. doi: 10.1007/s10071-010-0362-5
- Larose, K. & Dubois, F. (2011). Constraints on the evolution of reciprocity: An experimental test with zebra finches. *Ethology*, 117, 115-123. doi: 10.1111/j.1439-0310.2010.01850.x
- Majolo, B., Schino, G. & Aureli, F. (2012). The relative prevalence of direct, indirect and generalized reciprocity in macaque grooming exchanges. *Animal Behaviour*, 83, 763-771. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.12.026
- Marshall-Pescini, S., Passalacqua, C., Ferrario, A., Valsecchi, P. & Prato-Previde, E. (2011). Social Eavesdropping in the domestic dog. *Animal Behaviour*, 81, 1177-1183. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.02.029
- Maynard Smith, J. & Szathmáry, E. (1995). *The major transitions in evolution*. Oxford: W. H. Freeman.
- Mazur, J.E. (1987). An adjusting procedure for studying delayed reinforcement. En *Quantitative Analyses of Behavior: The Effect of Delay and of Intervening Events on Reinforcement Value*, M. L. Commons et al. (Eds.), (Vol. 5, pp. 55-73). Lawrence Erlbaum.
- Melis, A. P., Hare, B. & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science*, 311, 1297-1300.
- Nowak, M. (2006). Five rules for the evolution of

- cooperation. *Science*, 314, 1560-1563.
- Petter, M., Musolino, E., Roberts, W. & Cole M. (2009). Can dogs (*Canis familiaris*) detect human deception? *Behavioural Processes*, 82, 109-118.
- Queller, D. C. & Strassmann, J. E. (1998). Kin selection and social insects. *BioScience*, 48, 3, 165-175.
- Rachlin, H., Raineri, A. & Cross, D. (1991). Subjective probability and delay. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 55, 233-244.
- Rand, D. G., Greene, J. D. & Nowak, M. A. (2012). Spontaneous giving and calculated greed. *Nature*, 489, 427-430. doi:10.1038/nature11467
- Rosati, A. G., Stevens, J. R., Hare, B. & Hauser, M. (2007). The evolutionary origins of human patience: Temporal preferences in chimpanzees, bonobos, and human adults. *Current Biology*, 17, 1663-1668. doi: 10.1016/j.cub.2007.08.033
- Russell, A. F. & Wright, J. (2009). Avian mobbing: byproduct mutualism not reciprocal altruism. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 1, 3-5.
- Rutte, C. & Taborsky, M. (2008). The influence of social experience on cooperative behaviour of rats (*Rattus norvegicus*): direct vs generalised reciprocity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 499-505. doi: 10.1007/s00265-007-0474-3
- Sabbatini, G., De Bortoli Vizioli, A., Visalberghi, E. & Schino, G. (2012). Food transfers in capuchin monkeys: an experiment on partner choice. *Biology Letters*, 8, 757-759. doi: 10.1098/rsbl.2012.0534
- Savolainen, P. (2007). Domestication of dogs. En *The Behavioral Biology of Dogs*, P. Jensen (Ed.), cap. 2 (pp. 21-37), Wallingford, UK: CAB International.
- Schino, G. & Aureli, F. (2009). Reciprocal altruism in primates: Partner choice, cognition, and emotions. *Advances in the Study of Behavior*, 39, 45-69. doi: 10.1016/S0065-3454(09)39002-6
- Schino, G. & Aureli, F. (2010a) A few misunderstandings about reciprocal altruism. *Communicative & Integrative Biology*, 3, 6, 561-563. doi: 10.4161/cib.3.6.12977
- Schino, G. & Aureli, F. (2010b). The relative roles of kinship and reciprocity in explaining primate altruism. *Ecology Letters*, 13, 45-50. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01396.x
- Sherman, P.W. (1977). Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science*, 197, 1246-53.
- Shettleworth, S. J. (2003). Memory and hippocampal specialization in food-storing birds: Challenges for research on comparative Cognition. *Behavior, Brain and Evolution*, 62, 108-116. doi: 10.1159/000072441
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, Evolution, and Behavior*. Second Edition. Oxford: Oxford University Press.
- Stephens, D. W., McLinn, C. M. & Stevens, J. R. (2002). Discounting and reciprocity in an iterated prisoner's dilemma. *Science*, 298, 2216-2218.
- Stephens, D. W., McLinn, C. M. & Stevens, J. R. (2006). Effects of temporal clumping and payoff accumulation on impulsiveness and cooperation. *Behavioural Processes*, 71, 29-40. doi: 10.1016/j.beproc.2005.09.003
- Stevens, J. R., Cushman, F. A. & Hauser, M. D. (2005). Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 499-518. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.113004.083814
- Stevens, J. R. & Hauser, M. (2004). Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 2, 60-65. doi:10.1016/j.tics.2003.12.003
- Stevens, J. R. & Hauser, M. (2005). Cooperative brains: psychological constraints on the evolution of altruism. En *From Monkey Brain to Human Brain*, S. Dehaene, J. R. Duhamel, G. Rizolatti & M. Hauser (Eds.) (pp. 159-187). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Stevens, J. R., Rosati, A. G., Ross, K. R. & Hauser, M. (2005). Will travel for food: Spatial discounting in two new world monkeys. *Current Biology*, 15, 1855-1860. doi: 10.1016/j.cub.2005.09.016
- Stevens, J. R., Volstorff, J., Schooler, L. J. & Rieskamp, J. (2011). Forgetting constrains the emergence of cooperative decision strategies. *Frontiers in Psychology*, 1, 1-12. doi: 10.3389/fpsyg.2010.00235
- St-Pierre, A., Larose, K. & Dubois, F. (2009). Long-term social bonds promote cooperation in the iterated. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 4223-4228. doi: 10.1098/rspb.2009.1156
- Tomasello, M. (2009). *Why we cooperate*. The MIT Press: Cambridge, Mass. London, England.
- Tomasello, M. & Vaish, A. (2013). Origins of human cooperation and morality. *Annual Review of Psychology*, 64, 4.1-4.25. doi: 10.1146/annurev-psych-113011-143812
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46, 35-57.
- Viana, D. S., Gordo, I., Sucena, E. & Moita, M. A. P. (2010). Cognitive and motivational requirements for the emergence of cooperation in a rat social game. *PLoS ONE*, 5, 1, e8483, 1-9. doi: 10.1371/journal.pone.0008483
- Vukov, J., Santos, F. C. & Pacheco, J. M. (2011). Incipient cognition solves the spatial reciprocity conundrum of cooperation. *PLoS ONE*, 6, 3, e17939, 1-5. doi: 10.1371/journal.pone.0017939
- West, S. A., Griffin, A. S. & Gardner, A. (2007a). Evolutionary explanations for cooperation. *Current Biology*, 17, 16, R661-R672.
- West, S. A., Griffin, A. S. & Gardner, A. (2007b). Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 415-432. doi:10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x
- Wheatcroft, D. J. & Krams, I. (2009). Response to Russell and Wright: avian mobbing. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 1, 5-6.

- Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal food-sharing in the vampire bat. *Nature*, 308, 181-184.
- Wilson, D. S. (2008). Social semantics: toward a genuine pluralism in the study of social behaviour. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 368-373. doi: 10.1111/j.1420-9101.2007.01396.x