

Evolución de la especie humana: ¿odisea o tragedia?

Angel E. Spotorno

Programa de Genética Humana, ICBM, Facultad de Medicina, Universidad de Chile
Independencia 1027, Santiago, Chile, angelspotorno@gmail.com

Resumen

La historia evolutiva de *Homo sapiens* ha sido modelada por múltiples factores sucesivos, los que son aquí revisados en el marco de teorías biológicas clásicas y modernas. Incluye adaptaciones reproductivas, metabólicas, cognitivas y sociales, que le permitieron conquistar la Tierra, proliferar en dos saltos poblacionales y modificar dramáticamente los biomas del planeta a escalas sin precedentes; emerge así una nueva época, el Antropoceno. Para explicar las causas mayores de esta odisea, describiremos algunos rasgos humanos relevantes en el marco de la teoría sintética de la evolución, sus consecuencias, y el surgimiento de diversos procesos: la revolución cognitiva, el poblamiento global, la domesticación, la tragedia de los comunes y la evolución cultural. Esta última exige un nuevo marco teórico más inclusivo: la teoría de construcción de nicho en ecología y la teoría sintética extendida, recientemente propuestas; la evolución es considerada entonces como un proceso interactivo organismo-ambiente, que incluye tanto herencias genética como no genéticas (cultural, material y ecológica). Las nuevas teorías integradoras muestran actualmente que la causa más relevante en la evolución humana ha sido la construcción sociocultural de múltiples nichos, expresados en una diversidad de culturas.

Palabras clave: *Homo sapiens*, adaptación, reproducción, cognición, selección multinivel

Introducción

La especie humana, desde sus humildes orígenes en África hace unos 300.000 años, finalmente logró dominar toda la Tierra. Es la única especie que ha logrado esta hazaña. Sin embargo, casi todos nosotros no tenemos una comprensión clara de cuáles fueron las causas o factores que modelaron esta verdadera odisea, sin duda la más extraordinaria historia de vida sobre el planeta. Más importante todavía, tal comprensión se hace hoy aún más necesaria, cuando enfrentamos una probable tragedia por las dramáticas consecuencias de ese mismo crecimiento: extinción de especies, polución desatada, ecosistemas degradados, e incluso cambio climático global (Ellis, 2015). Por la magnitud y proyección de estas consecuencias, nuestro futuro como especie está ciertamente amenazado, junto al de la vida misma como hoy la conocemos.

Clásicamente, la evolución de *Homo sapiens* ha sido descrita comparando sus rasgos con los de especies relacionadas, y con sus fósiles y materiales asociados a lo largo del tiempo. La analizaremos en el marco conceptual de la “Teoría sintética de la Evolución” o “Síntesis evolutiva moderna”, elaborada en la primera mitad del siglo XX (Spotorno, 2014ab). En términos muy simples, el cambio en las frecuencias de los genes dentro de las poblaciones a través del tiempo se debe a la interacción de tres componentes esenciales (Wilson, 2015). Para generar una adaptación humana, será necesario que exista variabilidad en la población, por ejemplo individuos con mayor o menor capacidad para acumular grasas, debe existir una consecuencia en adecuación para esta variabilidad

(individuos con mayor capacidad de almacenamiento sobreviven a inviernos crudos), y además esta variación se debe heredar (individuos que sobreviven se reproducen más y sus descendientes aumentarán la proporción del rasgo en la población) (Cofré et al., 2014).

El foco son las variaciones genéticas adaptativas, seleccionadas por algún factor externo abiótico (por ej. clima) o biótico (por ej. reproducción, alimentación). A lo largo de esta revisión presentaremos algunos avances recientes, obtenidos a partir de este enfoque explicativo de la evolución de nuestra especie.

El dominio final del planeta fue logrado mucho después del origen. En efecto, durante los primeros 200.000 años, el *Homo sapiens* anatómicamente moderno permaneció sólo en algunos lugares de África, y aunque sus escasas poblaciones de cazadores-recolectores crecían lentamente, la evolución cultural de sus materiales e instrumentos se reducía al uso limitado del fuego y al tallado de piedras (Fig. 1).

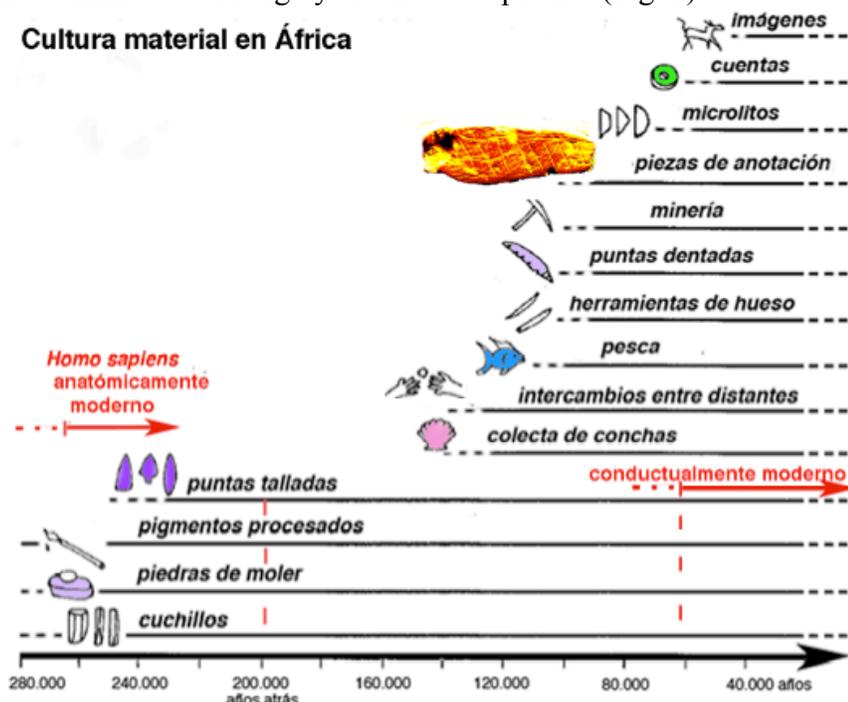


Figura 1. Artefactos y cultura material en África (modificado de: McBrearty y Brooks 2000)

Paulatinamente, a esta herencia cultural se fueron agregando innovaciones locales de colectas marinas, comercio, huesos, adornos, y finalmente símbolos y lenguajes; éstas eran transmitidas tanto de generación en generación (transmisión vertical) como entre cercanos (transmisiones horizontal y diagonal). Esta mayor diversidad cultural aumentó las habilidades cognitivas humanas y su plástica capacidad de modificar el ambiente, al punto que muchos hablan de la aparición de un *Homo sapiens* conductualmente moderno hace unos 60.000 años (Fig. 1); otros prefieren hablar de un “big-bang de la mente”, una revolución cognitiva que habría ocurrido hace unos 50.000 años.

En cualquier caso, poblaciones humanas salieron de África, proliferaron establemente en Asia desde hace unos 60.000 años, y después en el resto del mundo. Revisaremos algunos detalles causales de esta odisea inicial, y luego sus dramáticas consecuencias en las poblaciones humanas y ecosistemas naturales, en el marco de nuevas teorías más incluyentes.

Desarrollo

Origen y expansión

Los humanos anatómicamente modernos aparecieron en África hace unos 300.000 años, considerando ahora los fósiles de Jebel Irhoud, Marruecos, recientemente descritos (Hublin et al., 2017). Desde esos tiempos, *Homo sapiens* se desplazó de un lugar a otro, primero dentro de África durante 200.000 años y después a los cinco continentes; buscaban los variados alimentos y experiencias que demanda su costosa biología, en particular las exigencias de su enorme cerebro. Esta misma expansión le permitió desarrollar una trascendental revolución cognitiva hace unos 70.000 años, la que amplió aún más sus nichos ecológicos, definidos como las maneras de interactuar con su medio. Hace unos 10.000 años, varios grupos humanos descubren modos de producir esos alimentos, lo que les obliga a establecerse en lugares fijos y abandonar la vida nómada.

Esta primera parte estará enfocada en ese largo período de vida errante, que duró largos 290.000 años, cuando se seleccionaron muchos de los rasgos más característicos de nuestra especie, aquéllos que nos hicieron definitivamente *sapiens*.

Primero caracterizaremos nuestra reproducción, que es el parámetro fundamental en la evolución de cualquier especie. Veremos que la sustentación de nuestro gran cerebro seleccionó ciertas características de nuestro particular ciclo de vida, en la manera como nacemos, crecemos y nos reproducimos en los variados ambientes de la Edad del Hielo. Para sostener esta prolífica reproducción, el humano recién nacido presenta varias adaptaciones, incluyendo una gran demanda energética antes y después del nacimiento; así, acumula una gran cantidad de grasa corporal como reserva ante fluctuaciones externas. Estas sobredemandas imponen grandes exigencias a la madre antes y después del parto, las que tuvieron que ser cubiertas por padres y familiares protectores, y que derivaron en una intensa actividad innovadora y social (Lieberman, 2013).

Modos de vida y reproducción

“Vivir rápido, morir joven”, o “Vivir lento, morir anciano”. Estos dos modos de vida son los extremos que permiten la mejor adaptación de las especies a sus respectivos ambientes. El primero corresponde a las que viven en ambientes impredecibles en recursos; el segundo a las especies que sobreviven mejor en los ambientes predecibles de año en año.

En efecto, cuando una especie no puede anticipar si existirán los alimentos suficientes para sustentar el crecimiento de su prole, la mejor estrategia de vida implica producir el máximo de crías lo más luego posible, aunque estén inmaduras. Si efectivamente el año resulta ser normal en lluvias y con abundantes alimentos, las crías y la madre podrán terminar su desarrollo. Incluso cuando el año es escaso en alimentos, unas pocas crías lograrán sobrevivir, y al año siguiente podrán recuperar rápidamente una población numerosa. La mayoría de las especies presenta esta estrategia; por ejemplo, especies de peces, aves y ratones: maduran muy rápido, muy jóvenes producen numerosas crías (10, 100, e incluso miles) aunque cada individuo en promedio no sobreviva mucho tiempo. Este modo de vida corresponde a la estrategia de maximizar r , la tasa de reproducción de una población, también llamado parámetro maltusiano.

“Vivir lento, morir anciano”. Cuando los recursos del ambiente permanecen estables durante años y pueden sustentar poblaciones permanentes, resulta más adecuado invertir la energía y materiales en unas pocas crías de lenta maduración, que sobrevivan más y sean más longevas. Por ejemplo, los chimpancés viven en los bosques tropicales permanentes, donde hay recursos estables y suficientes para una prole pequeña y de lenta maduración; así también los elefantes, que tienen una sola cría, muy bien cuidada, y que madura lentamente

durante muchos años. Este modo de vida corresponde a la estrategia de maximizar K , el número máximo de individuos que puede sostener un ambiente determinado, llamado también capacidad de carga, según los recursos disponibles en ese ambiente.

Homo sapiens evolucionó hasta lograr una historia de vida muy especial, que combina los dos modos de vida ya reseñados. Así, al comparar varios rasgos de su historia de vida con los de las especies más cercanas (Fig. 2), algunos claramente favorecen la estrategia r : tenemos crías con más frecuencia, y con un menor intervalo entre cría y cría. Por contraste, otros rasgos favorecen la estrategia K : postergación del momento del primer parto, lento desarrollo de las crías (implica prolongación de niñez y adolescencia, de la edad de menarquía y del inicio de la vida adulta), las que sobreviven más (por mayores cuidados de los padres, parientes y otros miembros del clan) y con una mayor longevidad. En resumen, “Vivir lento, reproducirse más, y morir más anciano”.

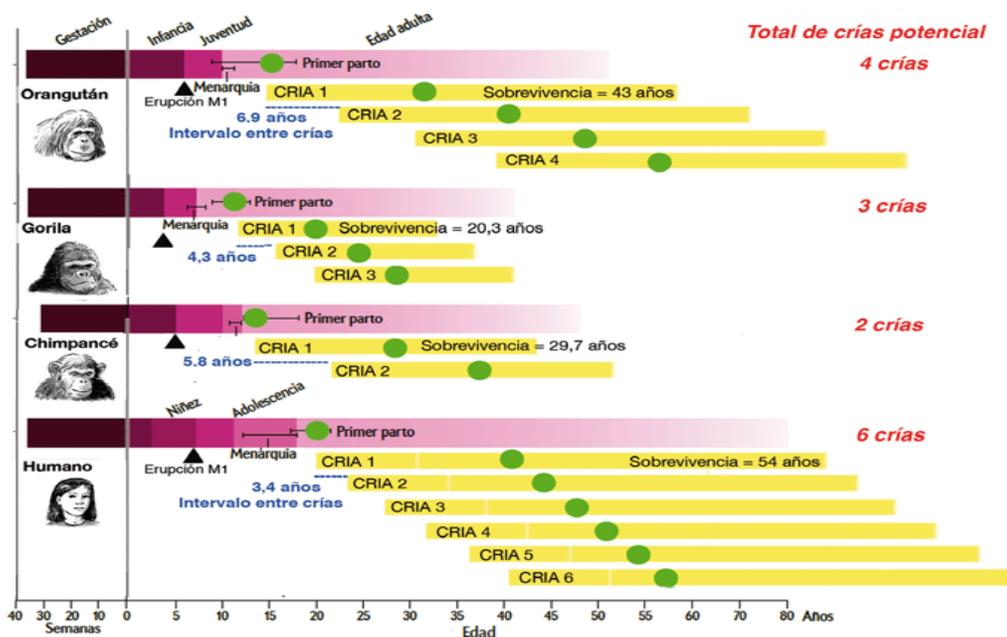


Figura 2. Reproducción de la especie humana, comparada con la de otras especies cercanas. Note en humano la postergación de la erupción del molar M1 y de otros eventos (mod. Mateos 2014)

Esta combinación de rasgos fue seleccionada como un conjunto de adaptaciones a la particular biología de nuestra especie en ambientes extremos y cambiantes. Así, la reproducción más frecuente y el exigente cuidado de las crías permiten recuperar rápidamente las pérdidas después de las hambrunas y los fríos extremos de la Edad del Hielo. Por otra parte, el lento crecimiento de las crías y su tardía reproducción permiten sostener la larga maduración y el aprendizaje social requeridos por su exigente y costoso cerebro. En efecto, el tejido cerebral no tiene reservas y no admite fallas de oxígeno y nutrientes; al cabo de sólo 2 segundos comienza la destrucción irreparable de neuronas (si Ud. no toma desayuno, no es raro que sufra un mareo a media mañana). Por otra parte, el volumen cerebral del bebé humano (350 cc) y su gasto de energía (entre 280 y 420 calorías por día) son enormes, consumiendo 20 a 25 % de toda la energía basal del cuerpo, teniendo sólo un 2% del peso corporal; además, deberá cuadruplicar su volumen en 6 o 7 años. Por comparación, el cerebro del neonato chimpancé tiene un volumen de 130 cc solamente, consumiendo unas escasas 100 a 120 calorías por día (Lieberman, 2013).

Bebé protegido y cooperación

Esas persistentes exigencias del bebé humano imponen una sostenida demanda energética, resuelta con adaptaciones adicionales. Una madre embarazada con un lactante de 3 años y otro de 7 años debe consumir unas 4.500 calorías por día para su propia mantención y la de sus crías. Este enorme gasto no puede cubrirlo por sí sola; requiere la cooperación y ayuda familiar y social para criar a cada hijo hasta adulto, lo que requerirá un total de 12 millones de calorías por individuo (el doble de lo que requiere un chimpancé).

Particularmente costoso para la madre es el tercer trimestre de embarazo, cuando debe alimentar a un feto que aumentará tres veces su volumen corporal, especialmente en grasa blanca subcutánea. El resultado es que el humano recién nacido está compuesto por un abultado 15% de grasa, lo que es excepcional entre los neonatos mamíferos, cuyos cuerpos tienen sólo 3% de grasa promedio. Esa grasa adicional, que fue originalmente interpretada como protección al frío, más bien actúa como una reserva de energía durante la primera edad, muy especialmente durante el primer año; y también otorga respaldo energético de emergencia frente a las frecuentes insuficiencias alimentarias externas.

La escasez de alimentos durante el embarazo parece haber activado la selección de genes “ahorradores”, que aseguran el uso eficiente y el mayor almacenamiento de la energía durante tiempos de abundancia. Esta hipótesis fue formulada por el norteamericano J. Neel en 1962 en sus estudios con nativos americanos. Más tarde surgió la hipótesis del “fenotipo ahorrador” del inglés D. Barker en 1992, que sostiene que la subnutrición intrauterina provocaría una reprogramación en la expresión génica que favorece al cerebro, efecto que incluso se traspasa epigenéticamente a la siguiente generación. En esta situación, estudios experimentales han demostrado claramente alteraciones en el páncreas, con una menor secreción de insulina, la sustancia que regula el azúcar circulante. Estas dos hipótesis originalmente protectoras, explicarían también algunas enfermedades actuales que se originan por el exceso de nutrientes en la dieta humana moderna.

Así, el metabolismo humano tiene una mayor capacidad para asegurar la costosa alimentación del cerebro infantil durante periódicas hambrunas, fríos o sequías extremas, o para enfermedades nutricionales o infecciosas en la niñez. Recientemente se ha medido la cantidad de grasa acumulada en madres humanas, la que resulta ser más abundante en comparación con la de especies relacionadas (Fig. 3 a la izquierda), normalizadas para un mismo peso (para controlar las diferencias de tamaños). Observe que el gasto diario de energía total también es mayor en humanos (Fig. 3 a la derecha).

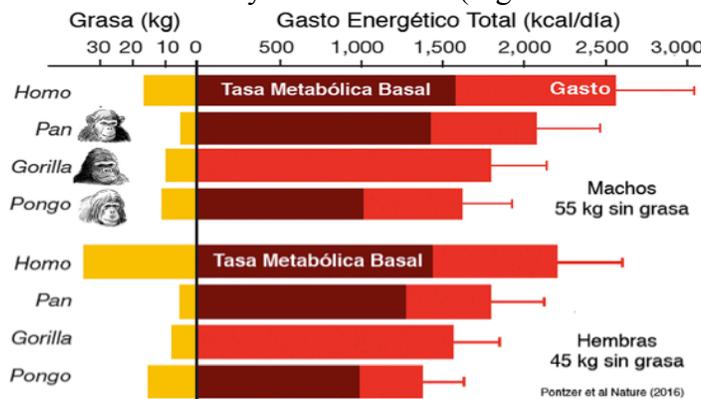


Figura 3. Cantidad normalizada de grasa corporal y gasto energético diario en machos y hembras primates (modificado de Pontzer et al., 2016).

Una solución para estos requerimientos es compartir la comida. Una madre chimpancé no recibe comida de los machos, ni comparte la suya con las crías mayores, y nunca con otros, familiares o no. Cazar de vez en cuando implica varios riesgos para una hembra humana, especialmente si está embarazada, y si debe cuidar otras crías pequeñas. Es posible inferir entonces que los orígenes del consumo de carne coincidieron con una división del trabajo: las hembras recolectaban vegetales, y los machos se dedicaron a cazar y recolectar animales. Un cazador actual puede conseguir 6.000 o más calorías diarias, lo que le permite compartir ese alimento con su familia, e incluso con otros miembros de la tribu en el caso de cazas mayores. Esto último no es un asunto de simple generosidad.

En efecto, la caza exitosa por naturaleza es difícil y ocasional, y con demasiada frecuencia el cazador volvía con las manos vacías. La familia podía entonces recurrir a las plantas y frutos recolectados, pero sólo por poco tiempo. En cambio, si el cazador comparte parte de su captura con otros del grupo, naturalmente puede esperar que esos otros compartan con él y su familia parte de su captura cuando a él le va mal, lo que sería una situación bastante frecuente (Lieberman, 2013). Adicionalmente, las presas más grandes requieren la organización de grupos, no sólo para la captura sino también para el eficaz procesamiento y transporte de la abundante carne obtenida. Las conductas de cooperación dentro de la familia inmediata, de los parientes y del grupo adquieren así un tremendo valor adaptativo, lo que asegura la tan necesaria provisión regular y constante de alimentos, especialmente en los ambientes estacionales e irregulares de las secas sabanas de África.

Por contraste, aquellos grupos donde predominaron las conductas egoístas de no compartir alimentos muy probablemente no lograron sobrevivir a los frecuentes y recurrentes períodos de sequía, muy características de las zonas templadas. De hecho, en casi todas las tribus paleolíticas actuales, en forma muy natural los cazadores exitosos comparten parte importante de sus capturas con los otros miembros del grupo; en muchas, la parte del cazador resulta habitualmente ser del mismo tamaño que las partes de los otros. Es así que la cooperación dentro del grupo con seguridad ha sido fundamental para la forma de vida cazadora-recolectora, desde hace más de dos millones de años hasta nuestros días.

En general, los patrones de conducta social que se repiten en distintas culturas actuales son llamadas conductas universales, y seguramente tienen alguna base genética. Por ejemplo, la sonrisa es un rasgo universal: en todas las culturas estudiadas ella provoca la extrema atención del otro, con una respuesta positiva que induce una sonrisa recíproca. Esos estudios señalan que se trata no sólo de aprendizaje, ya que los bebés sonríen a los pocos meses de edad. Resulta evidente el tremendo valor adaptativo de esta conducta social, que favorece claramente la sobrevivencia de la cría y su grupo a través del desarrollo de los apegos familiares. También se conoce la tendencia de los humanos a desarrollar simpatía por otros, e incluso a expresar conductas prosociales, definidas como “conductas voluntarias dirigidas a beneficiar a otros, o a la sociedad en general” (Wilson y Wilson 2009). Aquellos grupos que incorporaron estas conductas sociales universales sobrevivieron más que aquéllos que no lo hicieron, y por lo tanto persistieron más, en procesos de selección social que perduran hasta ahora.

En síntesis, la alta reproducción humana y las exigencias de las crías favorecieron conductas relacionales como la crianza y la cooperación intrafamiliar e intragrupal. Ellas se perfeccionaron a partir de conductas sociales previas, como la caza colectiva, el apareamiento y la recolección de alimentos, así como la defensa y ataques contra otros grupos. El trabajo cooperativo en equipo llega a ser una de las características claves de nuestra especie.

Selección intragrupo vs. intergrupo

En nuestros días se acepta que la selección actúa en todos los niveles de organización; es la llamada selección multinivel. Hasta fines del siglo XX, aunque autores como G. Williams admitían que la selección intergrupo era posible teóricamente, descartaban su acción en la realidad al postular que era muy débil como para superar a la competencia entre individuos (selección intragrupal). Amplios estudios teóricos y en distintas especies han confirmado la notable acción de la selección intergrupala en poblaciones multigrupos, la que favorece la evolución de rasgos como el altruismo y la cooperación, incluso cuando la selección natural entre los individuos dentro de un grupo también favorece la evolución de rasgos egoístas (Wilson et al., 2013).

Adaptabilidad e Innovaciones

La variedad de nuevos desafíos ambientales y de los propios requerimientos del crecimiento, proliferación y diferenciación, seleccionaron en *H. sapiens* una nueva ampliación de sus capacidades para soportar cambios y prosperar en ambientes nuevos. Es decir, mejoraron su adaptabilidad, la que le permitirá salir nuevamente desde África, y conquistar prácticamente todos los biomas del planeta.

Además de los cambios ya señalados, la enorme red neuronal y el largo aprendizaje individual y social de la herencia material, cultural y ecológica les permitió a los distintos grupos humanos introducir varias innovaciones conductuales, como lo atestigua el registro cultural africano de los primeros 200.000 años (Fig. 1). En algún momento de este período emerge un potente rasgo completamente inédito en el mundo natural: el pensamiento y el lenguaje simbólicos. Aunque la más antigua evidencia material de símbolos es de hace 100.000 años (tallados en una piedra ocre encontrada en la caverna Blombos en Sudáfrica, Fig. 1), es razonable suponer que este tipo de pensamiento y lenguaje simbólicos es algo más antiguo. También aparecen en este largo período varias herramientas de piedra más labradas que forman parte de estas culturas llamadas musterienses (Fig. 1).

Junto a la adaptabilidad, el otro rasgo clave en la evolución humana fue la transmisión y comunicación de maneras concretas de vivir y de sus significados, es decir, legar cultura a otros. De hecho, una de las definiciones modernas de cultura considera que es un sistema de significados, más o menos integrado; estos significados se van incorporando al individuo durante su largo aprendizaje, y también se heredan. Así, los sistemas culturales también evolucionan en el tiempo, y es posible establecer paralelos entre los diversos componentes de la evolución biológica y de la cultural (Tabla 1). Ahora estamos adaptados a la cultura (Pagel 2013).

Factor	Evolución Biológica	Evolución Cultural
Unidades de evolución	DNA, nucleótido, <i>gen</i> , cromosoma, genoma	lenguajes, ideas, reglas, creencias, herramientas, “ <i>memes</i> ”
Fuente de variación	mutación (error en copia)	innovación y/o error de copia
Transmisión	padres a hijos (vertical)	mecanismos varios (vertical, horizontal, diagonal)
Selección variantes	por selección natural	por selección cultural
Migración	flujo génico	"préstamo", copia, enseñanza
Deriva	lenta en grandes poblaciones, rápida en pequeñas	gran efecto por decisiones de personas "claves"

Tabla 1. Comparación entre componentes de la evolución biológica y la evolución cultural (Spotorno 1993).

Revolución cognitiva

Hace unos 70.000 años, se habría producido una verdadera revolución en nuestro cerebro, que modificó nuestras maneras de comprender, actuar e interactuar con otros humanos. Esta revolución cognitiva seguramente acompañó o ayudó a inducir la aparición del lenguaje verbal y simbólico, lo que aceleró aún más la evolución social y cultural de nuestra especie. La revolución cognitiva fue lo que permitió más tarde la salida exitosa desde África hacia todos los continentes habitables de la Tierra, aumentando nuestra diversidad y adaptación biológica y cultural. Nos transformamos así en la especie predominante en casi todos los ambientes terrestres. Otros prefieren hablar de un “big bang” de la mente, que es una interpretación a partir de la mayor diversidad de artefactos culturales asociados. Incluyó el desarrollo de portentosas habilidades cognitivas, como la capacidad de aprender, comprender y anticipar fenómenos complejos, memorizar gran cantidad de detalles, y establecer comunicaciones múltiples con su medio, en especial con los otros humanos. La noción de futuro ingresa por primera vez al mundo.

Esas habilidades cognitivas parecen no estar presentes antes de los 100.000 años, durante la primera salida documentada de nuestra especie desde África. Aunque estos primeros grupos eran anatómicamente modernos, sus encuentros con los neandertales del cercano Oriente no fueron exitosos, y aquéllos no lograron asentarse allí en forma permanente. Sus cerebros carecerían de alguna estructura o configuración interna propia de nuestro cerebro actual, seguramente algún cableado neuronal especial.

Primeras consecuencias de la revolución cognitiva

En los siguientes milenios, otros grupos humanos efectivamente lograron asentarse en el cercano Oriente y expandirse al resto del mundo. Inventaron así la lámpara de aceite, el arco y las flechas, los botes, las agujas de hueso, figuras y estatuillas de madera (Fig. 4 derecha), hueso y piedra, ornamentos, instrumentos musicales (Fig. 4 izquierda), y seguramente múltiples cantos, ritos y dialectos propios de cada región.



Figura 4. Artefactos culturales más antiguos, con su respectiva datación (varias fuentes)

Esta diversidad cultural demuestra la presencia de complejas conductas culturales y sociales que requieren habilidades cognitivas superiores, incluyendo lenguajes simbólicos,

tecnologías, artes, costumbres y religiones. En especial, aparece también la capacidad para simbolizar ideas más allá del mundo de los hechos reales, y a través de creencias psicológicas, imaginar ideas espirituales trascendentes que permiten interpretar y dar significado a los hechos corrientes de la vida humana. Por ejemplo, el hombre o mujer león de la Fig. 4 representa materialmente una creencia plasmada en madera, tal vez un espíritu protector del clan al que pertenece su tallador, tal vez formando parte de un poderoso mito explicativo respecto del origen del clan.

Creencias de este tipo son artefactos o constructos culturales que también serán seleccionados y heredados cuando otorgan alguna fuerza o ventaja psicológica o social a los individuos que los asumen (López y Spotorno, 2007). Por lo tanto, ellos se van incorporando al estilo de vida de cada grupo, aumentando su cohesión interna frente a otros grupos, disminuyendo los conflictos internos, y permitiendo el desarrollo de una exitosa cultura local (Wilson, 2005). Tales creencias se pueden difundir a otros grupos cercanos, creando nuevas relaciones entre ellos, las que posibilitan un aumento en el número de individuos que compone un grupo funcional (Tabla 2), o en el número de nuevos grupos.

<i>Nueva capacidad cognitiva</i>	<i>Consecuencias más generales</i>
Transmitir mayor cantidad de información respecto del mundo exterior	Planificar y ejecutar acciones complejas , (cazar presas mayores y protegerse de predadores)
Transmitir mayor cantidad de información acerca de las relaciones sociales dentro y fuera del grupo	Grupos mayores y más cohesivos , los que más tarde pueden llegar a tener más de 150 individuos (número de Dunbar)
Transmitir información sobre cosas que factualmente no existen pero que se aceptan (espíritus tribales, sociedades anónimas, derechos y deberes)	Cooperación con muchos extraños, e innovación rápida del comportamiento

Tabla 2. Consecuencias mayores de la revolución cognitiva (modificado de Gluckman et al., 2009).

La capacidad de elaborar pensamientos simbólicos, y la de transmitir mucha información a otros y a lo largo de generaciones, son formas de cooperación que permiten acumular conocimientos e información a escalas sin precedentes. Al parecer, la tendencia a la cooperación entre humanos tiene un origen más remoto (Wilson, 2015), pero la revolución cognitiva potenció sus efectos al permitir la existencia de abundante herencia material y cultural. Esto alteró definitivamente las características de los grupos humanos, y en particular produjo mayor acción de la selección entre los distintos grupos. La especie humana se transformó así en una especie ultrasocial, donde la selección intergrupos fue capaz de sobrepasar la selección intragrupal (habitualmente individualista).

Otras consecuencias: salida de África

La especie humana prolifera por todo el continente africano durante los primeros 200.000 años de existencia, pero algunas poblaciones comenzaron a migrar hace unos 80.000 años hacia el Cercano Oriente, y desde allí a todos los continentes (Fig. 5). Diversos datos culturales y moleculares documentan consistentemente esta llegada a cada uno de los continentes. Son pequeñas bandas nómades de unos 25 a 30 individuos, que portan apenas

una muestra pequeña del acervo genético ancestral y que migran con los artefactos culturales del momento, en busca de nuevos recursos y un nuevo comienzo.

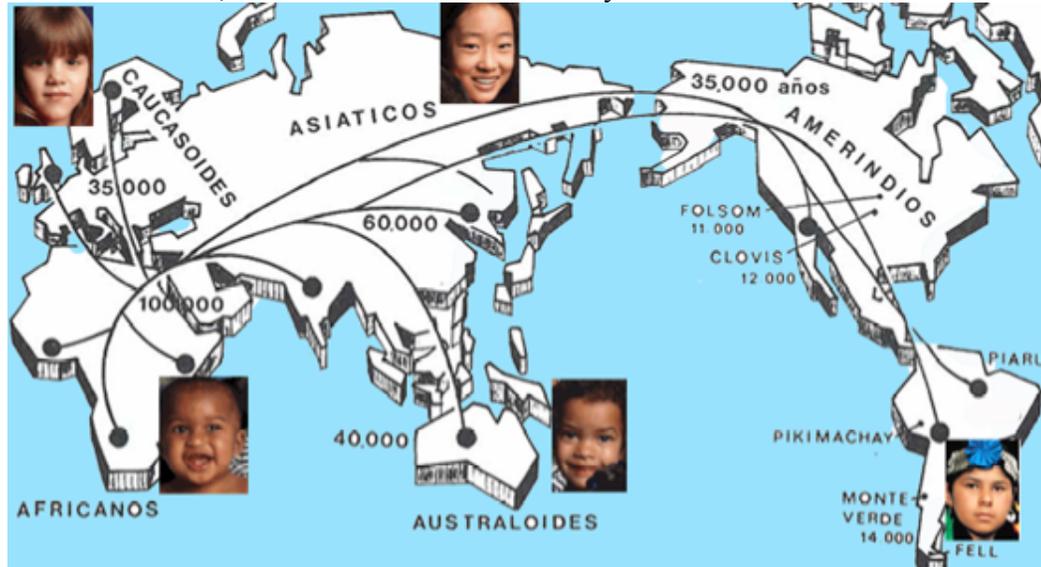


Fig. 5. Primeras migraciones humanas desde África; números indican datación en años (modificado de Spotorno 1991).

En cada continente, los grupos humanos se fueron diversificando en forma independiente, buscando los mejores ambientes, conociendo y explotando los recursos locales y desplegando su creatividad bajo múltiples formas. Aunque los diversos grupos continentales tuvieron ocasionales contactos, las distancias geográficas los mantuvieron físicamente aislados durante milenios, perpetuando así sus diferencias incluso hasta nuestros días. Por tanto, los grupos humanos en cada continente fueron acumulando diferencias genéticas y culturales que los van distinguiendo unos de otros, y que es posible visualizar hoy en sus descendientes actuales.

Adaptaciones genéticas locales.

Veamos un ejemplo concreto de adaptación genética, en este caso al arsénico en Sudamérica, a través de una Tabla de las 4 Áreas (Fig. 6); este recurso didáctico permite resumir e interpretar ordenadamente una serie de datos, procesos y causas diversas que documentan adecuadamente cualquier adaptación (ver Spotorno, 2014a y 2014b para otros ejemplos), y eventualmente guían la comprensión del que estudia el rasgo.

Primero, se considera el ambiente (Fig. 6.2 abajo), y después los efectos del arsénico en humanos (Fig. 6.1 arriba). Se aprecia allí que los ríos del Norte de Chile y Argentina presentan altas concentraciones de arsénico, las que son muy superiores a la aceptada por norma legal, que en Chile es de 10 ug por litro de agua. Esta norma se estableció porque el arsénico es tóxico, y su consumo crónico produce varios efectos dañinos para la salud (Fig. 6.1 arriba); entre otros, produce cáncer, disminución de la fertilidad, e incluso la muerte.

Segundo, esos efectos dañinos se producen en las personas porque normalmente no pueden eliminar mucho del arsénico por medio de la orina, proceso en el que participa la enzima As3MT. Esta proteína está codificada por el respectivo gen que se ubica en el cromosoma 10 humano (Fig. 6.1 arriba en el cromosoma 10 A). Sin embargo,

recientemente científicos suecos (Schlebusch et al., 2015) descubrieron que un grupo importante de mujeres amerindias de la localidad de San Antonio de los Cobres (Norte de Argentina) tenía la notable capacidad de aumentar la cantidad de arsénico eliminado a través de la orina (Fig. 6.3 arriba, cromosoma 10 B). Este rasgo tan favorable estaba determinado por una serie de mutaciones únicas en el ADN vecino al gen *As3MT* (Fig. 6.3 arriba, en el cromosoma 10 B); así, estas secuencias reguladoras hoy otorgan protección adaptativa al elevado arsénico del agua local. En cambio, la población de origen español o europeo recientemente llegada a la misma localidad raramente presenta estas secuencias protectoras; lo mismo ocurre en otras poblaciones humanas.

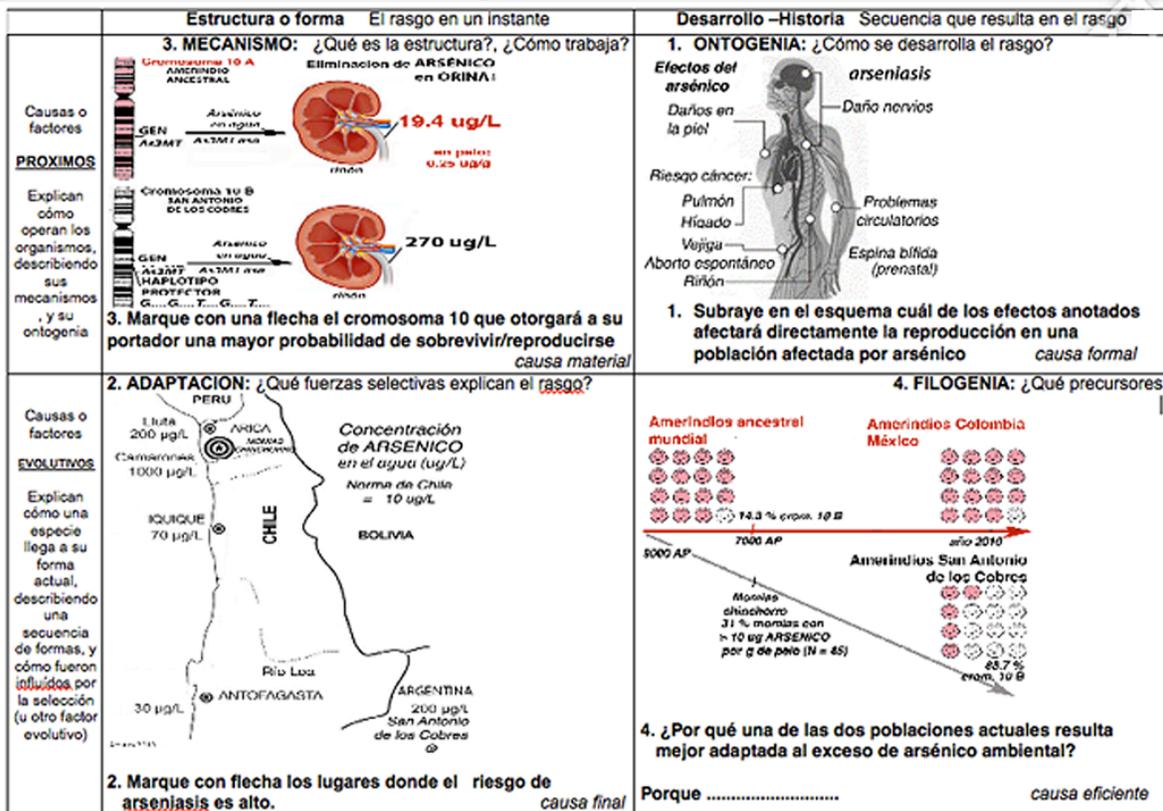


Fig. 6. Adaptación genética al arsénico en Sudamérica a través de una Tabla de las 4 Áreas causales: 1. Ontogenia, 2. Adaptación, 3. Mecanismo, 4. Filogenia. (Modificado como material didáctico para el alumno)

Finalmente, la alta presencia de arsénico ha sido documentada en otras poblaciones amerindias de la zona. En efecto, el antropólogo chileno B. Arriaza encontró altos niveles de arsénico en el pelo de momias chinchorro de Arica, que son las más antiguas del mundo. Considerando también que las primeras momias con frecuencia eran de pequeña edad, formuló la hipótesis de que esa toxina jugó un papel al iniciarse la costumbre de momificar a los chinchorros hace 7000 años atrás (el arsénico también hoy es usado en preservantes y plaguicidas). Es razonable postular entonces que las poblaciones ancestrales de esta zona inicialmente presentaban alta mortalidad al arsénico, ya que las variantes protectoras serían muy poco frecuentes (Fig. 6.4 abajo a la derecha). Pero en cada generación estas pocas personas podían eliminar más la toxina (cromosoma 10 B en Fig. 6.4 abajo), sufrirían menos mortalidad y dejarían más descendientes que las normales. Este proceso de selección

con el tiempo fue aumentando la frecuencia de las personas protegidas, hasta llegar a sus niveles actuales (Fig. 6.4 abajo, a la derecha) Este proceso no ocurrió en otras poblaciones amerindias emparentadas que viven en zonas con ríos bajos en arsénico (por ejemplo, las de Lima, Perú, o las de Colombia y México). En resumen, las mutaciones cercanas al gen As3MT forman parte de una adaptación genética al arsénico, la primera en ser documentada para una toxina en humanos. Es muy probable que lo mismo haya ocurrido en otras poblaciones del Norte de Chile.

Es importante aclarar que las mutaciones protectoras no fueron inducidas por el arsénico. En efecto, usualmente las mutaciones ocurren al azar, no tienen un propósito, y simplemente entran a formar parte de la habitual diversidad genética de toda población. Sin embargo, el proceso de selección produce la difusión y multiplicación de aquella mutación que a veces resulta ser favorable, pero que ya estaba presente en la población antes del factor selectivo. La mutación es azarosa en su origen, pero la selección natural es precisamente un mecanismo no azaroso, que va modificando la composición de las poblaciones en una dirección particular, y que está determinada por las condiciones particulares de la vida de los individuos, usualmente del medio ambiente.

Diversidad continental

Las modernas poblaciones humanas de diferentes lugares del mundo (al centro de la Fig. 6) muestran hoy pequeñas diferencias genéticas (a la izquierda) que las agrupan continentalmente. Por otra parte, sus respectivas lenguas y dialectos (a la derecha de la Fig. 6) también las agrupan por geografía. Es posible apreciar entonces cierta concordancia entre los grupos genéticos y los grupos lingüísticos; esto se explica porque ambos rasgos se heredan, se recombinan y se perpetúan a través del tiempo y la geografía.

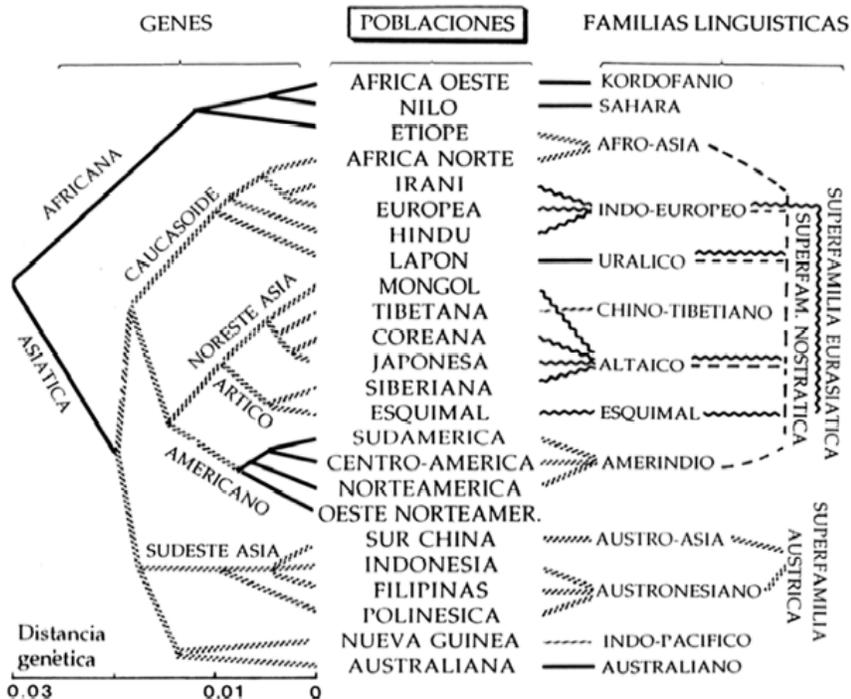


Fig. 7. Filogenia de poblaciones humanas actuales basada en distancias genéticas (izquierda) y sus respectivos lenguajes nativos (derecha). (Modificado de Spotorno 1991).

Finalmente, también existe una clara concordancia de los grupos genéticos humanos con las “razas” de antiguas clasificaciones de las poblaciones humanas, las que estaban basadas en rasgos externos como la morfología y el color de la piel. Por ejemplo, la antigua clasificación del francés Valois distinguía cinco grandes “troncos raciales” humanos: negroides (o africanos), asiáticos (u orientales), caucasoides (o blancos), americanos, y australianos; he agregado estos nombres en algunas ramas de los grupos genéticos para apreciar estas concordancias gruesas entre diversidad genética y diversidad cultural (lenguajes). En todo caso, esta diversidad genética **entre** poblaciones alcanza hoy la misma magnitud que la diversidad genética acumulada **dentro** de las poblaciones, por lo que no hay fundamento importante para distinguir drásticamente los antiguos grupos geográficos.

Poblamiento de Sudamérica

Las poblaciones humanas colonizaron finalmente Sudamérica hace unos 14.000 años (Fig. 4). Unos 1.000 cazadores recolectores asiáticos ingresaron por el norte y ocuparon rápidamente todo este último continente habitable, como lo atestiguan sus restos arqueológicos más antiguos (Fig. 7 arriba). Durante los siguientes milenios, multiplicaron sus asentamientos, especialmente costeros, siguiendo aquí una dinámica de dos fases.

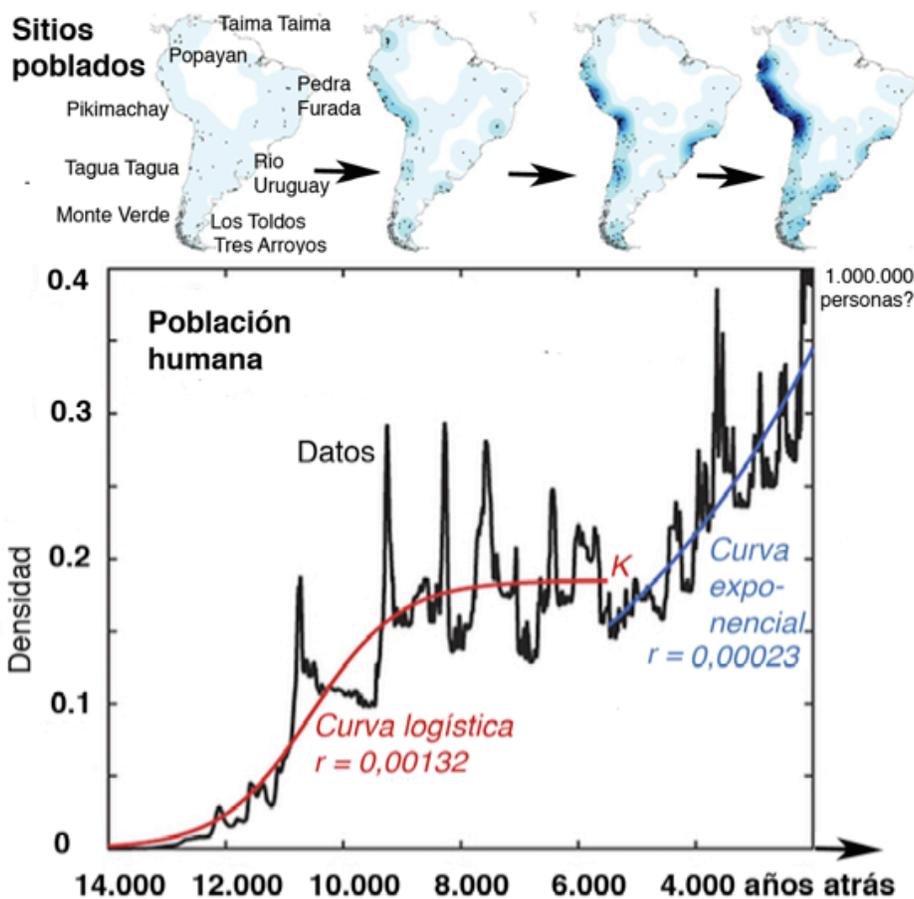


Fig. 8. Dinámica poblacional de Sudamérica basada en el modelamiento de sitios arqueológicos fechados. Los primeros sitios poblados se señalan arriba a la izquierda. Datos originales de densidad poblacional (línea en negro) (modificado de Goldberg et al. 2016).

La dinámica de las poblaciones humanas en Sudamérica se infiere abajo de la Fig. 8, siguiendo dos modelos clásicos de crecimiento poblacional (Goldberg et al. 2016). La primera fase comienza con un rápido crecimiento durante los primeros 4.000 años (14.000 a 10.000), que se estabiliza a nivel K durante los siguientes 4.000 (10.000 a 6.000) (curva logística en rojo, Fig. 8 abajo izquierda), Esta curva de crecimiento demográfico es la misma que se observa en muchas poblaciones que empiezan a colonizar un nuevo territorio favorable; en Ecología corresponde a la clásica II Ley de Malthus. Como vimos al comienzo, el valor K es el número máximo de individuos que puede soportar un ambiente de acuerdo a los recursos disponibles. Es el tope poblacional o capacidad de carga en condiciones más bien naturales.

Una segunda fase ocurre en los siguientes 4.000 años (6.000 a 2.000). Las poblaciones humanas sudamericanas entraron en una nueva y rápida expansión poblacional por sobre K (curva exponencial en azul, Fig. 8 a la derecha); en Ecología corresponde a la clásica I Ley de Malthus. Esta curva exponencial de crecimiento ha sido observada también en el poblamiento humano de otros continentes; sorprendentemente, continúa incluso hasta hoy. Usualmente estuvo asociada con el comienzo y expansión de prácticas agrícolas y domesticación de animales (Spotorno et. al. 2009), lo que se realizó independientemente en varios continentes, ensanchando la amplitud del nicho alimentario humano muy por encima de K.

En síntesis, las innovaciones culturales en la agricultura, y el subsecuente sedentarismo y crecimiento exponencial de las poblaciones humanas en distintos continentes subrayan el tremendo valor adaptativo de la evolución cultural. En volumen y valor nutritivo, en esencia nuestra especie ha solucionado el problema alimentario, aunque permanece todavía el problema de su inadecuada distribución. Para muchos, esta Revolución Agrícola marca el término de la prehistoria y el comienzo de la historia del *Homo sapiens* moderno durante los últimos milenios (Fig. 9).

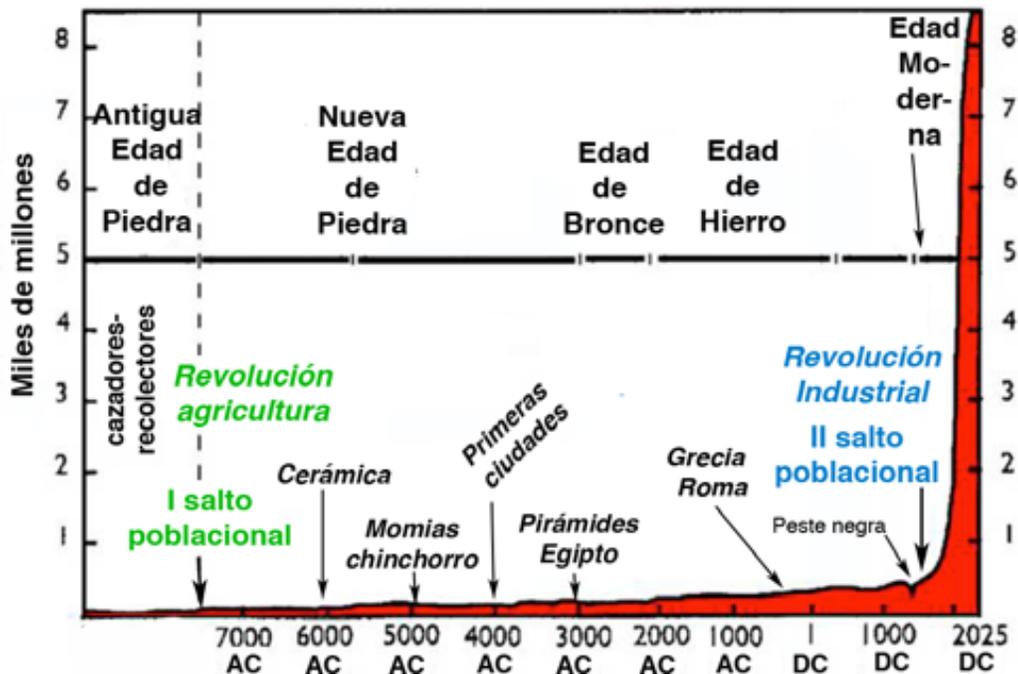


Figura 9. Poblaciones humanas recientes y algunos acontecimientos históricos.

Segundo salto poblacional

La población humana siguió creciendo hasta fines del siglo XVIII, cuando proliferaron las nuevas máquinas que reemplazan al trabajo humano, y principalmente alimentadas con combustibles fósiles (Fig. 9). Esta Revolución Industrial introdujo nuevas técnicas masivas de cultivo, así como una amplia producción de alimentos industriales. Nuevamente la dieta de muchas poblaciones humanas se fue modificando, de acuerdo con las variadas ofertas de la naciente industria alimentaria, las que actúan como nuevas fuerzas de selección.

Las grandes ciudades siguieron creciendo, especialmente con las persistentes migraciones desde el campo durante el siglo XX. El aumento del número de contactos y del grado de hacinamiento de personas y sus animales también favoreció la difusión de enfermedades contagiosas. De hecho, casi el 70% de todas las actuales enfermedades contagiosas tienen un origen zoonótico, es decir se producen por derrame desde animales hacia humanos (por ej. la Peste Negra, ver Fig. 9). Este segundo salto poblacional modernamente incluye la aplicación creciente de medidas higiénicas y polución, tales como la cloración de las aguas, el uso de jabones y más tarde, el uso de antibióticos y de otros productos industriales.

Por otra parte, a pesar de las grandes ciudades, muchos grupos humanos funcionales a lo largo de las épocas se han estabilizado en alrededor de 150 individuos, el llamado número Dunbar. Este número parece ser el que optimiza las interacciones sociales intragrupo en forma natural (Tabla 3), sobre la base del conocimiento y la confianza mutuas, aquéllas que permiten un mejor funcionamiento del grupo respectivo y su persistencia en el tiempo.

<i>Agrupación</i>	<i>Tamaño</i>
Cazadores recolectores (promedio de 213 clanes)	165 personas
Sociedades tribales (promedio de 9 comunidades)	148
Villas neolíticas (Oriente Medio, 7500-6500 AP)	150-200
Centuria del Ejército Romano (2000 AP)	120-130
Villa inglesa promedio (año 1086)	150
Villa inglesa promedio (siglo XVIII)	160
Compañía militar (10 ejércitos en II Guerra Mundial)	180
Congregación de iglesias (recomendado 1974)	200
Lista de tarjetas de Navidad (promedio de 43)	154
Redes sociales modernas	134

Tabla 3. Tamaño de diversos grupos sociales humanos funcionales (modificado de Gluckman et al., 2009).

La Tragedia de los Comunes

El aumento persistente de las poblaciones humanas introdujo tremendas consecuencias, las que pueden ser entendidas a través del modelo que ha sido llamado la Tragedia de los Comunes (Hardin, 1968). El biólogo norteamericano Hardin lo explica con el siguiente ejemplo. Considere una pradera que es usada por un grupo de pastores. Cada uno tiene cierto número de animales que comen allí. Los pastores observan que hay pastos de sobra, y cada uno va aumentando el número de animales de su rebaño. Sin embargo, llega un momento en que la capacidad de la pradera es insuficiente para sostener tantos

animales, todos los pastos desaparecen, y todos los animales mueren por el agotamiento o sobreexplotación del recurso común, la pradera. Dadas estas condiciones, la tragedia de los recursos comunes se desencadena al parecer inexorablemente.

De hecho, esto es lo que ha ocurrido y sigue ocurriendo actualmente en muchos lugares de la Tierra. Por ejemplo, consideremos solamente los ambientes terrestres: tres cuartos de la biosfera natural original, como bosques, pastizales y praderas, han sido transformados en biomas degradados o seminaturales de cultivos, pueblos y ciudades (Ellis, 2015). El planeta también sostiene hoy una población humana de más de 7.000 millones, la que sigue creciendo exponencialmente (Fig. 9), sobrepasando en muchos lugares los límites de la autosustentación.

Aunque Hardin propuso su modelo pensando en las limitaciones del alimentar a la población humana, su modelo también se aplica a otros recursos comunes, como el agua, el aire y los océanos. Incluye los efectos de la contaminación por sustancias (por autos, fábricas, insecticidas, desechos), el agotamiento de los recursos no renovables (bosques, peces, petróleo), y en general, toda situación donde el que explota el recurso sólo busca su propio beneficio y no se hace cargo del bien común. De hecho, gran parte de la economía se ha basado en la creencia predominante de que los individuos tienden a maximizar el beneficio propio sin considerar el beneficio del grupo, lo que llevaría a la Tragedia de los Comunes. Sin embargo, la tragedia puede ser evitada, y lo ha sido varias veces.

Manejo sustentable de los recursos comunes

La solución a la Tragedia de los Comunes es introducir restricciones al acceso y explotación de esos recursos comunes. Pero esto es difícil de realizar, como lo describe el mismo Hardin: *“Cada nueva restricción en el uso de los recursos comunes implica restringir la libertad personal de alguien. Las restricciones impuestas en un pasado distante son aceptadas porque ningún contemporáneo se queja por su pérdida. Es a las recientemente propuestas a las que nos oponemos vigorosamente; los gritos de “derechos” y de “libertad” llenan el aire. ¿Pero qué significa libertad? Cuando los hombres mutuamente acordaron instaurar leyes contra los robos, la humanidad se volvió más libre, no menos. Los individuos encerrados en la lógica de los recursos comunes son libres únicamente para traer la ruina universal; una vez que ven la necesidad de coerción mutua, quedan libres para perseguir nuevas metas...”*. Incluso el mismo Hardin declaró más tarde que él debería haber titulado su propuesta original como “la Tragedia de los Comunes sin regulación”.

De hecho, históricamente algunos grupos han logrado esta autoregulación en el uso de recursos comunes en forma independiente. A fines del siglo pasado, la economista sueca Elinor Ostrom y colegas (Wilson et al. 2013) revisaron las diversas regulaciones definidas independientemente por decenas de grupos en el mundo (en regadíos, pesquerías, pastoreo, y bosques); buscaban los factores compartidos en aquéllos que efectivamente tuvieron resultados positivos. Así, identificaron ocho principios que eran los requeridos para manejar recursos comunes en forma sustentable. Cuando faltaba alguno de ellos, aparecían resultados negativos, y los sistemas colapsaban.

Principios requeridos para el éxito de un grupo (Wilson et al., 2013, 2014)

- 1. Identidad de grupo.*** Los miembros de los grupos exitosos tienen un fuerte sentido de identidad de grupo, y conocen sus derechos y deberes de membresía, así como los límites del recurso que manejan.
- 2. Costos y beneficios proporcionales.*** En los grupos exitosos se espera que todos hagan

su parte, y los que más hacen reciben el reconocimiento apropiado. Los líderes reciben privilegios precisamente porque tienen más responsabilidades, de las que deben dar debida cuenta.

3. **Toma de decisiones por consenso.** *A la gente no le gusta ser manejada desde afuera, pero trabajará duro para implementar una decisión de consenso. Además, las mejores decisiones a menudo requieren el conocimiento de circunstancias locales, que nosotros manejamos y ellos no, lo que hace al consenso doblemente importante.*
4. **Monitoreo.** *Aunque la mayoría de los miembros de un grupo tiene buenas intenciones, siempre existe la tentación de recibir una parte mayor de los beneficios y de contribuir menos de lo que corresponde. Aún más, algunos miembros tratarán de engañar al sistema. Si las faltas y transgresiones son indetectables, la tarea del grupo no prosperará.*
5. **Sanciones graduales.** *Recordatorios gentiles y amistosos usualmente son suficientes para mantener a los miembros por camino recto, pero debe existir la capacidad de aplicar sanciones más fuertes, como castigos o exclusiones si continúan las trasgresiones.*
6. **Solución de conflictos rápida y justa.** *Cuando surgen conflictos, deben resolverse rápidamente, y de una forma que las partes consideren justa. Esto significa una audiencia, en la que miembros respetados del grupo, que se supone son imparciales, toman una justa decisión.*
7. **Autonomía local.** *Cuando un grupo está dentro de una sociedad más grande, el grupo debe tener suficiente autoridad para crear su propia organización social y tomar sus propias decisiones, como se detalla en los puntos 1 al 6.*
8. **Gobierno policéntrico.** *Cuando un grupo está dentro de una sociedad más grande, las relaciones dentro del grupo, y entre el grupo y entidades de mayor nivel (como agencias reguladoras municipales y estatales) deben reflejar los mismos principios esbozados arriba para grupos sencillos.*

Puede observarse que estos principios regulan los diversos conflictos que frecuentemente surgen entre niveles de organización. Empíricamente, su eficacia ha sido demostrada en varios otros grupos estudiados, y esta importante contribución de Ostrom le valió el otorgamiento del Premio Nobel de Economía 2009. Además, estos principios han sido generalizados en dos aspectos: concuerdan con la dinámica evolutiva de cooperación en muchas especies exitosas, incluyendo la historia evolutiva de nuestra especie; y también son relevantes para cualquier situación donde las personas deben cooperar y coordinarse para lograr objetivos comunes (Wilson et al., 2013). Se han reportado también casos bien estudiados de esta última extensión en las áreas de educación y de vecindarios urbanos.

Nueva época: el Antropoceno

La especie humana ha devenido en múltiples y diversas sociedades humanas, las que están cambiando el planeta a escalas sin precedentes. Somos ahora la “mayor fuerza de la naturaleza” (Palumbi 2001), la que está modificando drásticamente la Tierra durante esta reciente época del tiempo geológico: el Antropoceno. Las causas que explican esta nueva época están más allá de las actuales leyes de la biología, la química y la física. Recientemente se ha formulado una nueva teoría eco-evolutiva para explicar esas múltiples capacidades humanas para transformar la Tierra: la construcción del nicho sociocultural (Ellis 2015).

Al centro de esta nueva teoría está la evolución cultural. Aquí, la selección natural actúa sobre los individuos, grupos sociales y sociedades simultáneamente, causando cambios conductuales que se heredan y prolongan a lo largo de generaciones (selección multinivel). La nueva teoría comienza por reconocer que todas las especies cambian en algún grado sus ambientes (teoría de construcción de nicho), introduciendo ambientes alterados en nuevas herencias ecológicas (ver Fig. 10). La evolución es entonces un proceso de dos vías: los organismos no sólo se adaptan a ambientes que no pueden alterar, sino que también alteran sus ambientes, para los que pueden requerir adaptaciones adicionales.

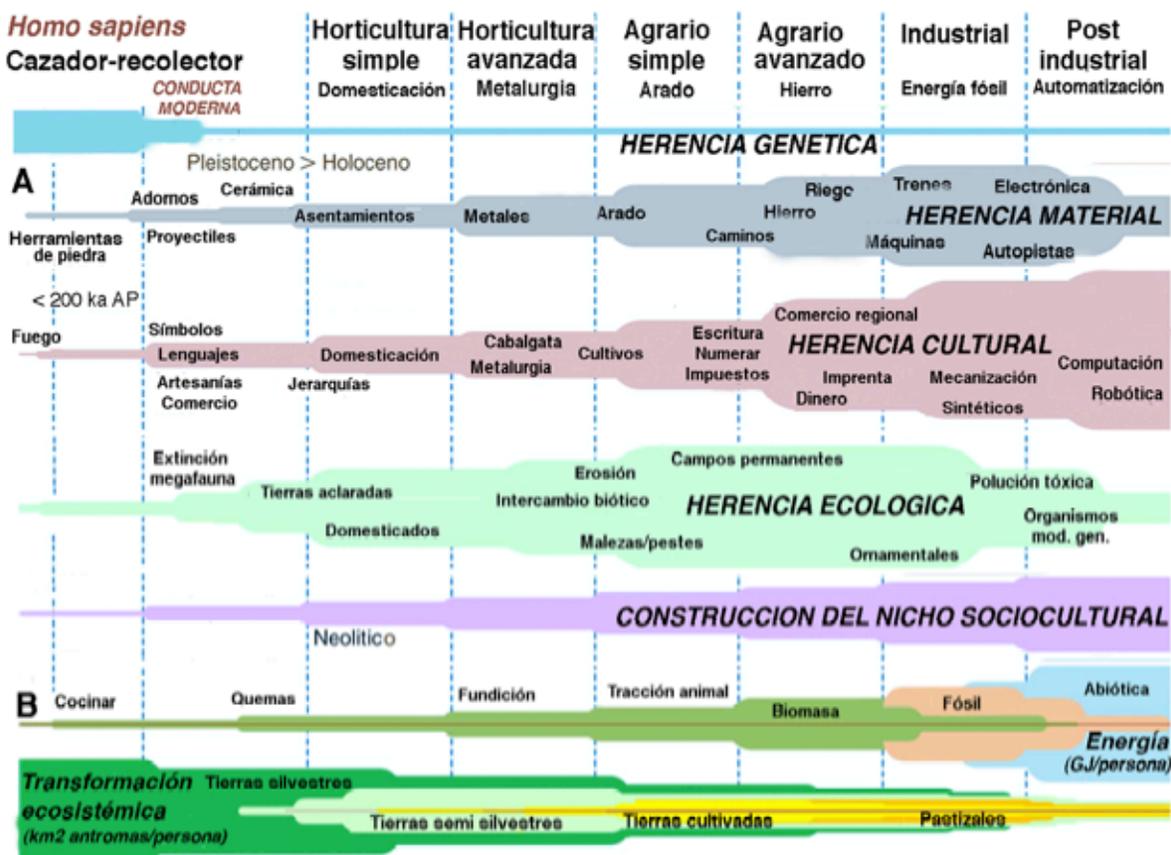


Figura 10. Modelo conceptual de cambios en la construcción del nicho sociocultural humano. **A.** Producción relativa de herencias genética, material, cultural y ecológica. **B.** Gasto relativo de energía per capita (Giga Joules por persona) y transformación ecosistémica per capita (en km cuadrados por persona) (Modificado de Ellis, 2013).

La proposición fundamental de la teoría de la construcción del nicho sociocultural es que dicha construcción es la causa principal de los cambios antrópicos a largo plazo en los patrones y procesos ecológicos de la Tierra. Por ejemplo, aunque la cantidad usada de energía por persona ha ido creciendo sustantivamente desde diversas fuentes (Fig.10B abajo), la superficie de ambientes antrópicos disponibles por persona ha ido disminuyendo al mismo tiempo (Fig.10B más abajo), ya que los sistemas modificados del planeta son limitados en extensión y el número de personas ha ido aumentando en forma exponencial.

La herencia cultural se define en ecología como los rasgos heredables transmitidos por medio de aprendizaje social. Al combinar herencias culturales con herencias ecológicas

y otras formas de herencias genéticas y no genéticas, se llega a una más incluyente Síntesis Evolutiva Extendida. Ésta es la versión más reciente y ampliada de las ideas fundacionales de Darwin (Laland et al. 2017), que aspira integrar y unificar conceptualmente no sólo a las ciencias biológicas, sino también a las ciencias sociales y humanas, que hasta ahora permanecían desintegradas, aisladas, y a veces en oposición (Wilson, 2015).

Más aún, estas nuevas teorías permiten formular nuevas preguntas relevantes e hipótesis plausibles, y ponerlas a prueba por medio de la verificación de predicciones precisas, o sea, el clásico método de la ciencia. Así, han aparecido nuevas disciplinas integradoras como la Evolución Aplicada (i.e. Medicina Evolucionaria, Spotorno, 2012), e incluso una naciente “ciencia del cambio intencional” centrada en la Evolución (Wilson et al., 2014), con fuerte respaldo teórico y empírico. Como vimos antes, en esta nueva disciplina se ha demostrado que la Tragedia de los Comunes no es inexorable, y ha podido ser evitada por la aplicación de regulaciones derivadas independientemente en varios grupos humanos.

Conclusión

La historia de *Homo sapiens* aquí resumida muestra gruesamente el desarrollo y crecimiento de esta especie ultrasocial que, como ninguna otra especie, construye y expande progresivamente centenares de nichos ecológicos, hasta hacerse global y modificar la mayor parte del planeta (Ellis 2015). Como educadores, en este tema muchas veces adoptamos ideas simples que recogen verdades parciales; por ejemplo, que nuestra especie es “la gran destructora del planeta”, la que ha “roto el balance de la naturaleza”, y que debemos volver a las condiciones del pasado para evitar la tragedia. Las nuevas teorías integradoras efectivamente muestran que la causa más relevante en la evolución humana ha sido la construcción sociocultural de múltiples nichos, expresados en una diversidad de culturas. En la evolución cultural, el factor más poderoso es el aprendizaje social; por lo tanto, deberemos enseñar que la evolución cultural, como toda evolución, no es un destino fatal con un final cerrado, sino un proceso dinámico y abierto, y cuyos resultados dependen de nuestras decisiones y acciones actuales.

Agradecimientos

Este trabajo fue elaborado durante la realización del Proyecto FONDECYT 1131029. Agradezco la generosa ayuda editorial de E. Lagos y del Dr. H. Cofré.

Bibliografía

- Cofré, H., Santibáñez, B., Jiménez, J. & Spotorno, A. (2014). Explicar la vida, o por qué todos deberíamos comprender la Teoría Evolutiva. In M. Méndez & J. Navarro (Eds.), *Introducción a la Biología Evolutiva* (pp. 11-28). Santiago, Chile: SOCEVOL ESEB.
- Ellis, E. C. (2015). Ecology in an anthropogenic biosphere. *Ecological Monographs* 85(3), 287-331.
- Gluckman, F., Beedle, A. & Dunbar, H. M. (2009). *Principles of Evolutionary Medicine*, Oxford University Press, New York. 296 pp.
- Goldberg, A., Mychajliw, A. & Hadley, E. (2016). Post-invasion demography of prehistoric humans in South America. *Nature* 532, 232-235.
- Hardin, G. (1968). The Tragedy of the Commons. *Science* 162, (3859), 1243-1248.

- Hublin, J. J. et al. (2017). New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature* 546, 289–292.
- Laland, K. N., Uller, T., Feldman, M. F. et al., (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B* 282, 1-14.
- Lieberman, D. (2013). *The story of the human body*. Pantheon Books. 460 pp.
- López, P. & Spotorno, A. (2007). *Evolución 8vo. Básico. Libro de Preparación de Clases*. Santiago, Chile: Ministerio de Educación, Chile, Universidad de Chile, Programa Educación en Ciencias basado en la Indagación (ECBI). Ed. Valente.
- Mateos, A. (2014). La receta humana de la crianza. *Investigación y Ciencia* 458, 66-73.
- McBrearty, S. & Brooks, A. S. (2000). The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of Human Evolution* 39, :453-563.
- Pagel, M. (2013). Adaptados a la Cultura. *Mente y Cerebro* 60, 22-26.
- Palumbi, S. R. (2001). Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science* 293, 1786-1790.
- Pontzer, H., Brown, M., Raichlen, D., et al., (2016). Metabolic acceleration and the evolution of human brain size and life history. *Nature* 533, 390-392.
- Schlebusch, C. M., Gattepaille, L. M., Engstrom, K., Vahter, M., Jakobsson, M., Broberg, K. (2015). Human Adaptation to Arsenic-Rich Environments. *Molecular Biology and Evolution* 32, 1544-1555.
- Spotorno, A. E. (1991). *Origen y evolución de la especie humana*. Santiago, Chile: Facultad de Medicina, Universidad de Chile.
- Spotorno, A. E. (1993). Evolución humana. In A. E. Spotorno & G. Hoecker (Eds.), *Elementos de Biología Celular y Genética* (2a. ed., pp. 354-366). Santiago, Chile: Facultad de Medicina, U. de Chile.
- Spotorno, A. E. (2012). Orígenes y conexiones de las leyes de la evolución según Darwin. In A. Veloso & A. E. Spotorno (Eds.), *Darwin y la evolución: avances en la Universidad de Chile* (pp. 21-42). Santiago, Chile: Ed. Universitaria.
- Spotorno, A. E. (2014a). Genética y Evolución. In S. Berrios (Ed.), *Genética Humana* (pp. 181-193). Santiago, Chile: Ed. Mediterráneo.
- Spotorno, A. (2014b). Evolución humana. In M. Méndez & J. Navarro (Eds.), *Introducción a la Biología Evolutiva* (pp. 251-259). Santiago, Chile: SOCEVOL, ESEB.
- Spotorno, A. E., Walker, L. I. & Marin, J. C. (2009). Origen, evolución y domesticación de los mamíferos chilenos. In A. Muñoz & J. Yañez (Eds.), *Mamíferos de Chile* (2nd. Edition, pp. 269-284). Valdivia, Chile: Ediciones CEA, Valdivia, Chile.
- Wilson, D. S. (2005). Evolution for everyone: How to increase acceptance of, interest in, and knowledge about evolution. *PLoS Biology* 3, 1001-1008.
- Wilson, D. S. (2015). *Evolución para todos*. Mexico: U. Veracruzana, 397 pp.
- Wilson, D. S. & Wilson, E. O. (2009). Evolución "por el bien del grupo". *Investigación y Ciencia* 308, 46-57.
- Wilson, D. S., Ostrom, E. & Cox, M. E. (2013). Generalizing the core design principles for the efficacy of groups. *Journal of Economic Behavior & Organization* 90, Supplement, Pages S21-S32.
- Wilson, D. S., Hayes, S., Biglan, A. & Embry, D. (2014). Evolving the future: toward a science of intentional change. *Behavioral and Brain Sciences* 37, 395–416.