

## Nociones erróneas sobre la evolución de la cooperación

(Stuart A. West et al.).

José Angel García Landa

*Vanity Fea* 12 sept. 2010

Resumo aquí un artículo de Stuart A. West, Claire El Mouden y Andy Gardner, "[16 Common Misconceptions about the Evolution of Cooperation in Humans](#)" (PDF). Comienza con un interesante resumen de la teoría evolucionista de la cooperación, comenta a continuación dieciséis nociones erróneas sobre cooperación, y termina con un énfasis interesante en la *reciprocidad* basada en la complejidad cognitiva, como característica distintiva de la cooperación humana.



Resaltaré frases interesantes, por ejemplo sobre la desconexión entre biología y ciencias sociales, en ambos sentidos:

"evolutionary biologists have generally remained unaware of many important developments in the social sciences, such as the vast theoretical literature on reciprocity (Binmore, 1998)."

La noción de *aptitud inclusiva*, base de una teoría de la cooperación en el marco de la genética evolucionista:

"Fisher (1930) realised that genes can spread not only through their impact on their own direct transmission (direct fitness), but also through their impact on the transmission of copies of the same allele in other individuals (indirect fitness; see also Darwin 1859, pp 257-259), but he explicitly chose to neglect the latter effects in his derivation of the fundamental theorem. Hamilton (Hamilton, 1964) incorporated indirect fitness effects into a genetical theory of social evolution, and showed that the characters favoured by natural selection are those which improve the individual's *inclusive fitness*, which is the sum of its direct and indirect fitness. Another way of thinking about this is that inclusive fitness represents the components of reproductive success of the actor and their social partners over which the actor has control"

—por ejemplo, la selección de parientes, pero esto puede extenderse en un sentido más amplio a la selección del grupo social, sean o no parientes. *(En ese fenómeno emergente, la evolución a nivel de grupo social, es donde me parece que parecen estrellarse muchos biólogos, que no comprenden el cambio de reglas del juego que se da cuando son los grupos y ya no los individuos directamente los que compiten entre sí. Por ejemplo):*

"Most ESS [Evolutionarily Stable Strategy] models assume that indirect fitness effects are unimportant and so individuals should behave so as to maximize their personal fitness".

En términos de sociobiología humana, por centrarnos en un caso cercano, esto quiere decir que los modelos "darwinistas-simplistas" que interpretan el comportamiento humano en términos de maximización reproductiva no tienen sentido. La competencia humana es competencia dentro de grupos, y entre grupos sociales, y las dinámicas para la apropiación de recursos y reproducción de las estructuras grupales son lo que llamamos *la historia, la antropología, la sociología*—y para entenderse adecuadamente se necesita una perspectiva multidisciplinar que no ignore, por ejemplo, a las disciplinas históricas, sociológicas y humanísticas. Una definición de comportamiento social:

"From an evolutionary point of view, a behaviour (or action) is social if it has fitness consequences for both the individual that performs that behaviour (the actor) and another individual (the recipient). Hamilton (Hamilton, 1964) classified social behaviours according to whether the consequences they entail for the actor and recipient are beneficial (increase personal fitness) or costly (decrease personal fitness) (...). A behaviour which is beneficial to the actor and costly to the recipient (+/-) is selfish, a behaviour which is beneficial to both the actor and the recipient (+/+) is mutually beneficial, a behaviour which is costly to the actor and beneficial to the recipient (-/+) is altruistic, and a behaviour which is costly to both the actor and the recipient (-/-) is spiteful (Hamilton, 1964; Hamilton, 1970; West et al., 2007b)."

El uso de lenguaje intencional, dicen, está justificado matemáticamente, por isomorfismo, es de suponer que aun en el caso de los seres a los que no

atribuimos intenciones conscientes y que sin embargo "buscan" sobrevivir. Ni los comportamientos altruistas ni los desechados tendrían cabida en la síntesis de Fisher, pero sí son explicables con la aptitud inclusiva de Hamilton. En los humanos, dicen los autores, "apparently spiteful behaviours are more likely to provide a direct benefit and hence be selfish". En cuanto a la *cooperación*, incluye todos los comportamientos altruistas y algunos de mutuo beneficio—pues en términos evolucionistas es cooperativo un comportamiento en cuanto que es seleccionado porque beneficia al receptor. El problema de por qué se seleccionan los comportamientos cooperativos va unido a la cuestión de cómo limitar mediante el castigo el problema del parasitismo en las sociedades cooperativas, los *free riders*. Es un problema que se ha ejemplificado con casos como el dilema del prisionero o como "la tragedia de los bienes comunes" (siempre malversados para beneficio propio). La paradoja de la cooperación requiere ser explicada, pues se da en todas las grandes transiciones evolucionistas hacia formas más complejas. Las soluciones propuestas, dicen los autores, se basan bien en la aptitud directa, o en la indirecta. La aptitud directa, señalan los autores, no significa que cada comportamiento individual resulta ser apto: sólo que lo es en términos estadísticos (y en esto se diferencia la perspectiva evolucionista de la teoría racional del juego). Hamilton desarrolló un modelo matemático para explicar la aptitud indirecta, es decir, comportamientos que favorecen la selección no de los propios descendientes sino de individuos genéticamente similares. Un mecanismo sería el favorecer a los parientes; otro se basaría en la dispersión limitada de la población. En cuanto al primero, es casi graciosa la frase de los autores sobre "There are a number of studies on potential mechanisms for kin discrimination in humans"—dada la obsesión humana con cuestiones de parentesco, y la enorme complejidad de las sociedades humanas a este respecto. La dispersión limitada se basa en la frecuencia de parientes en un grupo social poco móvil o poco disperso. Parece que, en la sociedad humana, fenómenos como la globalización o la urbanización tendrían consecuencias notables sobre este segundo mecanismo evolutivo. En cuanto a la aptitud directa de la cooperación, puede producirse espontáneamente (cuando al cooperar el animal mejora sus propias posibilidades de supervivencia y acceso a recursos) o por intervención de un mecanismo de control, que premie a los cooperadores o castigue a los no cooperadores. (Parece claro que Dios es un mecanismo de este estilo). Puede haber reciprocidad directa (ayudar a los que te ayudan) o indirecta (ayudar a los que ayudan a otros, y castigar o no ayudar a los que no ayudan a otros). Los autores dan referencias sobre la actuación de estos principios en la sociobiología humana—pero el comportamiento beneficioso recíproco no es significativo fuera de la sociedad humana, pues la complejidad cognitiva que requiere no se da en los animales.

Los aparentes ejemplos de reciprocidad animal pueden explicarse para los autores como resultado de beneficios colaterales. En cambio sí hay muchos ejemplos de castigo y control para obligar a la cooperación en sociedades animales. Esto parece llevar a una paradoja recursiva. Si el castigar es costoso, ¿por qué se selecciona? Podría surgir, a un segundo nivel, el parasitismo indirecto ya no de los parásitos, sino *de los que no castigan*, o de los que permiten comportamientos

asociales, por ahorrarse la energía de ponerles coto (ya lo harán otros). (*Se me ocurre el caso de los votantes que mantienen a las oligarquías políticas en su lugar*).

Hay diversas soluciones a la paradoja: una es que el castigo produce, aparte de sus costes, beneficios directos para el castigador, o para sus parientes directos, además de para la sociedad en general. Todos estos mecanismos interactúan de formas complejas, por otra parte; un comportamiento puede surgir por unas razones, pero mantenerse por otras, etc. Las nociones erróneas, según los autores se deben a:

1—Uso de otras nociones de altruismo, por ejemplo psicológico-motivacionales, no el "altruismo" definido en términos evolucionistas. Lo que lleva por ejemplo a confundir altruismo con interés propio, etc.

2—Creer que la selección de parientes y la reciprocidad son las teorías contrapuestas para explicar el altruismo. La reciprocidad *no es altruista*, insisten, pues produce aptitud directa.

3—Demasiado interés en el altruismo, cuando muchos comportamientos cooperativos mutuamente beneficiosos, no altruistas, son interesantes y muy significativos. El problema central de la sociobiología no es el altruismo, como dijo una vez Wilson, sino la *cooperación*.

4—Otro error: explicar el problema último de la cooperación a base de soluciones a problemas inmediatos: la confusión entre *causas próximas* y *causas últimas*. Según [el comentario de E. Blair Bolles](#),<sup>1</sup> "Proximate causes tell how something is done while ultimate causes tell why." Por ejemplo, en la evolución del lenguaje, la causa última es la necesidad de adaptación a la vida en la sabana; las próximas pueden ser los usos sociales de las vocalizaciones. Para West et al., "A clear example of the confusion that may be caused by conflating ultimate and proximate factors is provided by work on *strong reciprocity*, which is defined proximately, but then given as a solution to an ultimate problem". Por ejemplo, en lo referente a la cooperación, "Claiming that cooperation is favoured because individuals have a predisposition to cooperate, and punish those that do not, is circular, as it does not explain why individuals should have a predisposition to cooperate and punish in the first place." Según los autores, "Similar mixing up of proximate and ultimate factors occur in the literature on the evolution of language (Scott-Phillips, 2007) , the group selection literature (Smuts, 1999) and at the interface of the primate and human literature (de Waal, 2008)."

5—Es un error creer que la selección de parientes requiere el *reconocimiento de parientes*. También está, como hemos dicho, el principio de la *limitación de la dispersión*.

---

<sup>1</sup> E.B. Bolles, "Summer Notes".

6—Otro error sobre la selección de parientes—creer que sólo los parientes cercanos tienen alta relación genética. En grupos pequeños o poco móviles no es así. Dawkins lo explica claramente, y fue el propio Hamilton quien desarrolló un modelo complejo "providing the regression definition of relatedness that is at the centre of modern social evolution theory", más allá de las matemáticas del parentesco simple. Los biólogos actuales usan la definición estadística de parentesco desarrollada por Queller y Goodnight (1989).

7—"*Misconception 7: Inclusive fitness only applies to interactions between relatives, and greenbeard genes can explain cooperation in humans*". Primero, la aptitud inclusiva es un mecanismo evolutivo general, no limitado a comportamientos sociales. Segundo, ya hemos dicho que los no parientes directos pueden tener alta proporción de relación genética. La idea de genes "de barba verde" (por ejemplo, un gen que hiciese que a sus portadores les saliese barba verde), es decir, genes que llevasen a comportamiento social preferente con otros individuos iguales es un experimento mental muy concreto, no un mecanismo relevante en la cooperación animal ni humana. Es un error asociar la cooperación humana a cuestiones observables y transmisibles por un gen concreto.

8—(mal numerada, "9" en el PDF). *Confusión al creer que las barbas verdes son un tipo de señalización costosa*. "the greenbeard mechanism involves a trait and a tag being encoded by the same gene, or tightly linked genes (i.e. genetic linkage prevents lying). In contrast, costly (or honest) signalling is the idea that signalling can be evolutionary stable if the signal is costly and cannot be faked (i.e. lying is too costly)".

9—(La auténtica confusión 9 y las cuatro siguientes se refieren a cuestiones de selección grupal). Para empezar, *es un error creer que la idea de selección grupal sea una teoría unificada con un sentido único* (se usa de modo variable y ambiguo). La vieja teoría, *que se seleccionan evolutivamente comportamientos buenos para el grupo*, no se sostiene con la evidencia excepto en el caso de grupos de clones o grupos sin competición interna. "It is this old form of group selection that leads people to the false conclusion that individuals behave for the good of the population or species or ecosystem, or that human societies can be viewed as superorganisms in the same way as certain social insect colonies". En contraste, la nueva teoría de selección grupal de D. S. Wilson propone que hay "multiple levels of selection, which can vary in their importance, and showed that cooperation could be favoured if the benefits at the group level (between-group) outweighed the benefits at the individual level (within-group)". Y aquí viene una observación importante de los autores: "The key point here is that this new group selection (multi-level selection) is just a different way of looking at the dynamics by which inclusive fitness is maximized. They are mathematically identical". Serían dos maneras distintas de decir lo mismo. Una tercera (y hasta cuarta) acepción de selección en grupo es más reciente, *newer group selection*, a saber: "that a key factor favouring cooperation is direct competition between groups, and this is referred to as group selection" (3ª acepción, no distinta para los autores del



principio de aptitud inclusiva). Para otros, significa (4ª) "that the group is the selection environment for human evolution at the individual level, which is analogous but not exactly equivalent to newer group selection." Aún distinta es la acepción que aplica este mismo principio a la selección de rasgos culturales, no de comportamientos genéticamente codificados. En este caso tampoco los autores ven justificación "formal" para hablar de selección de grupo, al no verse por qué habrían de surgir evolutivamente adaptaciones a nivel de grupo (*—en cuanto a mí, no veo por qué no lo ven... un grupo desde luego está más adaptado a su medio si puede competir favorablemente con otros grupos gracias a la adopción de determinados comportamientos culturales—pongamos la fabricación de armas*). En resumen, las acepciones o variedades de selección de grupo son, "Specifically, that: (1) selection produces traits that maximize group fitness (old), (2) selection acts at multiple levels (new), or (3) competition occurs between groups (newer). The various forms of cultural group selection could be either subsumed under newer, or form a new category (*even newer*) or categories" —todo lo cual lleva a los autores a declarar que la idea de selección de grupo es confusa y a veces oscurece el papel de otros mecanismos selectivos.

10—Es erróneo, también, creer que la selección de grupo puede cubrir más casos que el principio de la aptitud inclusiva. La acepción (2), la relevante, y también la (3), coinciden con el principio de la aptitud inclusiva. West et al. señalan diversas confusiones en David Sloan Wilson y otros sociobiólogos culturales, en el uso que se hace de estos principios.

11—Igualmente erróneo, creer que la aptitud inclusiva o la selección de parientes son clases o subconjuntos de la *selección de grupo*. Y más allá, lo cierto es (dicen) que no hay selección de grupo que no se pueda explicar como selección de parientes.

12—Otro error: *que la selección de grupo conduzca a adaptaciones de grupo*. Wynne-Edwards y otros tratan a los grupos como a superorganismos, individuos adaptativos, como si las adaptaciones se transmitiesen de modo similar a nivel de grupo y a nivel de individuo. Esto lo cuestionan West et al., pues no funciona en los modelos formales si hay competencia *dentro* de los propios grupos. En suma, que proponen el modelo de selección de la aptitud individual inclusiva como el más capaz. (*Yo tengo cierta tendencia a cometer este "error", creo, de entender que hay distintos niveles a los que opera la selección natural. Me pregunto si a nivel de la competición avanzada entre grupos culturales puede mantenerse lo mismo*).

"Whilst inherently attractive, it is highly misleading to portray multi-level selection as a means to unify the economic and social sciences by suggesting that our self-regarding preferences (broadly matching the predictions of classical rational choice theory) are explained by biological individualist selection whilst population-level (principally cultural) evolutionary processes explain why we have pro-social preferences".

*(Aunque yo diría que la interacción entre los dos principios existe, precisamente—lo que no se da es una división de tareas tan simplista como ésta que dicen los autores).*

13—La idea de que existe algún prejuicio contra la selección de grupo es errónea. Es sólo que se presta a más confusión que el modelo de aptitud inclusiva.

14—La teoría de la reciprocidad fuerte supone que (entre los humanos) hay una predisposición a ayudar a otros y a castigar a los que no ayudan. Bien, pues según West et al., también esta teoría lleva a múltiples errores sobre el origen de la cooperación. El 14, creer que la cooperación humana en juegos económicos simples requiere esta reciprocidad fuerte como elemento novedoso desde el punto de vista evolutivo. Puede explicarse perfectamente con las explicaciones generales evolutivas de la cooperación, como son la selección de próximos y la reciprocidad (ordinaria). Experimentos sobre cooperación económica más complejos y con más variables no refuerzan la cooperación fuerte, sino que sugieren más bien que "los individuos tienen tendencia a evitar tanto la deserción sistemática como la cooperación plena". Se dice que el propio contexto de los experimentos de laboratorio es artificial e interfiere con el comportamiento económico real de los humanos, que es imperfecto, y curiosamente el resultado de las imperfecciones parece favorecer una tendencia hacia una *mayor* cooperación—pero este mismo dato podría estar distorsionado por lo deseable que es alcanzar una prueba objetiva de él. Sea como sea, la teoría de la evolución no presupone agentes que actúan ventajosamente de modo infalible en cualquier situación.

15—Es erróneo creer que los modelos teóricos de la *reciprocidad fuerte* explican cosas que no puedan explicar los modelos basados en el principio más general la *aptitud inclusiva*. (Lo que vendría a reforzar la tesis evolucionista estándar de que los humanos no somos un caso tan especial, entiendo). Los resultados estadísticos analizados por los autores muestran cómo un comportamiento puede ser altruista o mutuamente benéfico según el tamaño del grupo. Grupos reducidos hacen que la cooperación y el castigo resulten más directamente beneficiosos, porque el actor tiene una participación mayor en ambos. Los razonamientos puramente verbales no matematizados sobre estas cuestiones solían ser erróneos y mezclaban la cooperación con otros tipos de fuerzas selectivas.

Error 16 y último.... No es cierto que sean compatibles las afirmaciones sobre reciprocidad fuerte que se hacen, con los experimentos que supuestamente las sostienen. "La reciprocidad fuerte es un mecanismo de proximidad, no una solución al problema de por qué los humanos cooperan en último término", dicen. Y critican a Gintis et al. 2008 por presuponer que la reciprocidad fuerte podría actuar originalmente como una estrategia evolutiva activa.

*(Yo no veo tan claro que sea una postura incoherente, la de asumir un papel especial de la cooperación fuerte en la sociedad humana en concreto, una vez se tiene en cuenta el desarrollo interactivo, o más bien la implicación inextricable, de*

*esta cooperación fuerte con fenómenos sin precedente como el lenguaje. Se me viene a la cabeza el Principio de Cooperación de Grice...).*<sup>2</sup>

Y pasamos a tratar más específicamente la evolución cultural. (West et al., por cierto, consideran que sólo hay cultura entre humanos: algo que muchos evolucionistas cuestionan. Empezando por ejemplo por [Robin Dunbar en La Odisea de la Humanidad](#),<sup>3</sup> o siguiendo por [Michael Tomasello, Why We Cooperate](#)<sup>4</sup>— sin pretender por ello cuestionar la obviedad de que haya elementos específicos de las culturas humanas frente a las culturas animales. Quizá parte del problema sea el grado de abstracción en el que se definen estos fenómenos "específicos").

A menudo se da por hecho que la cultura favorece el desarrollo de la cooperación: "One reason for this is that cultural traits can be transmitted horizontally within groups, which could lead to cultural relatedness  $r$  being higher than genetic  $r$ "; pero ahora Lehmann et al. lo cuestionan; la transmisión cultural puede también llevar a seleccionar comportamientos dañinos, y no está claro que sea más favorable a unos que a otros. Habrá que estar más atentos a la especificidad de casos concretos.

Concluye el artículo con dos cuestiones: ¿Por qué cooperan los humanos? ¿Son especiales? (la segunda cuestión parece respondida de antemano con esa presuposición de que sólo los humanos tienen cultura. Ahora bien, habrá que definir qué modalidades de cooperación sin precedentes ni equivalentes requiere la cultura (humana)). La cooperación entre humanos pudo surgir simplemente por los beneficios evolutivos directos (mayor éxito de los grupos cooperativos) o indirectos (selección parental), y por una sinergia entre ambos. No se puede determinar la importancia relativa de unos y otros, por falta de datos de composición y comportamiento sobre los grupos originales. En cuanto a si la cooperación humana es única, habría que afinar más la pregunta y presuponer menos. Hay diversos organismos más altruistas que los humanos, por ejemplo (ya desde el nivel de amebas y bacterias). Incluso entre los vertebrados hay especies más sistemáticamente altruistas que los humanos. "In contrast, in humans, direct fitness benefits are often likely to play a greater role, and cooperation is more likely to be mutually beneficial than altruistic." También hay especies no humanas en las que se da cooperación entre individuos no emparentados. Y hasta entre especies (los mutualismos)—a esa cooperación se debe también el origen de los eucariotas, por simbiosis. Ni somos únicos los humanos en obligar a la cooperación mediante castigos; los hay muy variados en muchas especies.

*(En muchos casos, pues, habrá que conformarse con la "thick description" de los fenómenos humanos, únicos en su complejidad, pero hechos de ingredientes que,*

---

<sup>2</sup> H.P. Grice, "Logic and Conversation."

<sup>3</sup> Robin I.M. Dunbar, *The Human Story*. Ver mi artículo "Jerárquica mente: Niveles de intencionalidad y lectura mental", <http://vanityfea.blogspot.com/2010/08/niveles-de-intencionalidad-y-lectura.html>

<sup>4</sup> Tomasello (2009). Ver al respecto mi artículo "Con quién cooperamos", <http://vanityfea.blogspot.com/2010/05/con-quien-cooperamos.html>



*uno a uno y definidos de modo abstracto, pueden encontrarse en su mayoría al menos en muchas otras especies. Mayormente son diferencias de grado y no de clase, lo que junto con Darwin encuentran los autores entre nuestra especie y los demás animales).*

Lo que sí ven West et al. especial en los humanos son los factores de proximidad, la manera en que con sus capacidades cognitivas pueden evaluar en detalle los costos y ventajas de la cooperación en cada contexto. La flexibilidad de comportamiento que esto permite, en suma. Es un ajuste fino del comportamiento cooperativo, que va unido a rasgos peculiares no encontrados en otras especies, por ejemplo la importancia de **la reciprocidad** entre los humanos, que no parece darse en las demás especies (obsérvese que no decimos ni *el altruismo* ni *la cooperación en general*).

"Importantly, this fine-tuning of behaviour can be done in response to both previous experience (learning) and observations of others (social learning). Furthermore, this has allowed the extreme division of labour that is observed in human societies."

También tienen los humanos más variedad de mecanismos, y más complejos, para controlar la cooperación: leyes, contratos, justicia, comercio, normas... Todos permiten asegurar la cooperación en contextos donde si no prosperarían las trampas. (*También prosperan, también... ya se sabe, hecha la ley, hecha la trampa*). Pero en suma,

"humans are special because our cognitive abilities mean we are particularly efficient enforcers, which has expanded the range of situations in which cooperation can be favoured."

Y de ahí el desarrollo de sociedades complejas. Con todo lo dicho, parece que es una irresponsabilidad evolutiva, y un comportamiento antisocial, dejar que los tramposos se salgan con la suya. ¿No?

[Language, Mind-reading and Cooperation](#)

—oOo—

## Referencias y enlaces

- Bolles, Edmund Blair. "Summer Notes." *Babel's Dawn* 22 agosto 2010.  
[https://www.babelsdawn.com/babels\\_dawn/2010/08/summer-notes.html](https://www.babelsdawn.com/babels_dawn/2010/08/summer-notes.html)  
2024
- Dunbar, Robin I.M. *The Human Story: A New History of Mankind's Evolution*.  
Londres: Faber and Faber, 2004.
- \_\_\_\_\_. *La odisea de la humanidad: Una nueva historia de la evolución del hombre*.  
Trad. Natalia Fernández Matienzo. (Drakontos). Barcelona: Crítica, 2007.
- García Landa, José Angel. "Language, Mind-reading and Cooperation." *Vanity Fea* 7  
sept. 2009.  
<http://vanityfea.blogspot.com/2009/09/language-mind-reading-and-cooperation.html>  
2009
- \_\_\_\_\_. "Con quién cooperamos." In García Landa, *Vanity Fea* 7 mayo 2010.  
<http://vanityfea.blogspot.com/2010/05/con-quien-cooperamos.html>  
2010
- \_\_\_\_\_. "Jerárquica mente (Niveles de intencionalidad y lectura mental)." *Vanity Fea*  
28 agosto 2010.  
<http://vanityfea.blogspot.com/2010/08/niveles-de-intencionalidad-y-lectura.html>  
2010
- \_\_\_\_\_. "Nociones erróneas sobre la evolución de la cooperación." In García Landa,  
*Vanity Fea* 12 sept. 2010. (Stuart A. West et al.).  
<http://vanityfea.blogspot.com/2010/09/nociones-erroneas-sobre-la-evolucion-de.html>  
2010
- Grice, H. Paul. "Logic and Conversation." 1967. En *Speech Acts*. Ed. P. Cole y J. L.  
Morgan. (Syntax and Semantics, 3). Nueva York: Academic Press, 1975. 41-  
58.
- Tomasello, Michael. *Why We Cooperate*. Based on the 2008 Tanner Lectures on  
Human Values at Stanford. Cambridge (MA) y Londres: MIT Press-Boston  
Review Books, 2009.
- West, Stuart A., Claire El Mouden y Andy Gardner. "16 Common Misconceptions  
about the Evolution of Cooperation in Humans." PDF en red:  
[http://www.pdfdownload.org/pdf2html/view\\_online.php?url=http%3A%2F%2Fwww.zoo.ox.ac.uk%2Fgroup%2Fgardner%2Fpublications%2FWestElMoudenGardner\\_2010.pdf](http://www.pdfdownload.org/pdf2html/view_online.php?url=http%3A%2F%2Fwww.zoo.ox.ac.uk%2Fgroup%2Fgardner%2Fpublications%2FWestElMoudenGardner_2010.pdf)  
2010

(Las referencias citadas por West et al. pueden consultarse en su artículo).

—oOo—