

COM ELS PROCESSOS DE LA MICROEVOLUCIÓ VAREN DONAR LLOC A LA HISTÒRIA

ROBERT BOYD¹ I PETER J. RICHEYSON²

¹ *Department of Anthropology. University of California, Los Angeles. EUA.*

² *Environmental Studies and Ecology. University of California, Davis. EUA.*

Durant l'última dècada, un gran nombre d'autors, nosaltres inclosos, han intentat de comprendre la variació cultural humana fent ús dels mètodes darwinians. El punt d'unió d'aquesta tasca és la idea que la cultura és un sistema d'herència: els individus varien quant a creences, valors i actituds, i aquestes variacions són transmeses als altres mitjançant l'ensenyament, la imitació i altres formes d'aprenentatge social. A fi d'entendre les variacions culturals, hem de tenir en compte els processos microevolutius que fan que el nombre d'algunes variants culturals augmenti i que el d'altres disminueixi.

Els sociòlegs presenten objeccions a aquesta manera d'enfocar la comprensió del canvi cultural. Són de la opinió que la cultura només es pot explicar des d'un punt de vista històric. Atès el fet que la història de qualsevol societat humana és una seqüència de successos únics i contingents, hom afirma que l'explicació de la història social humana ha de ser necessàriament interpretativa i particularista. Normalment, els fenòmens actuals s'expliquen millor en termes de contingències passades que no pas en termes de processos ahistòrics. De manera semblant a altres explicacons científiques (més que no pas

històriques) de cultures humanes, els models darwinians no expliquen la falta de correlació de les variacions del medi ambient i de la cultura, ni tampoc les tendències a llarg termini del canvi cultural.

En aquest assaig nosaltres defensem les teories darwinianes del canvi cultural en contra d'aquestes objeccions i suggerim la idea que diversos processos poden donar lloc a desenvolupaments evolutius divergents, tendències seculars i altres trets que poden generar seqüències històriques úniques per societats particulars. La teoria darwiniana és científica i històrica a la vegada. Processos similars actuen essencialment en el cas de l'evolució orgànica. La història de qualsevol llinatge en evolució és també una seqüència de successos únics i contingents. Sovint medis similars donen lloc a trajectòries evolutives diferents, fins i tot amb taxons inicials similars, i alguns llinatges mostren tendències d'una durada molt llarga. No obstant això, els trets històrics de l'evolució orgànica es poden entendre com el resultat d'uns quants processos microevolutius molt simples. Nosaltres cataloguem les classes de processos microevolutius que poden donar lloc a canvis històrics en evolucions orgàniques i culturals.

MODELS DARWINIANS D'EVOLUCIÓ CULTURAL

Durant les dues últimes dècades, un gran nombre d'experts han provat de comprendre els processos d'evolució cultural mitjançant termes darwinians. Els sociòlegs (Campbell, 1965, 1975; Cloack, 1975; Durham, 1976; Ruyle, 1973) mantenen que l'analogia entre la transmissió genètica i cultural és la millor base per a una teoria general de la cultura. Molts biòlegs han estudiat de quina manera el comportament transmès culturalment s'ajusta al marc del neo-darwinisme (Pulliam i Dunford, 1980; Lumsden i Wilson, 1981; Boyd i Richerson, 1985; Richerson i Boyd, 1989; Cavalli-Sforza i Feldman, 1983; Rogers, 1989). Altres biòlegs i psicòlegs han utilitzat les semblances formals entre la transmissió genètica i la cultural (Cavalli-Sforza i Feldman, 1973, 1981; Cloninger, i altres, 1979, Eaves, 1978) i altres.

La idea que unifica tota aquesta tasca és que la cultura constitueix un sistema d'herència. Una persona adquireix creences, actituds i valors a través de l'aprenentatge social, i aquestes *variants culturals* determinen el comportament de la persona juntament amb el seu genotip i el medi ambient. Així doncs, per tal de poder predir de quina manera actuarà la gent en un medi particular, hem de conèixer la naturalesa de les creences i actituds que ha heretat. A fi de portar-ho a terme, intentarem donar compte de tots els processos que afecten la variació cultural quan els individus adquireixen trets culturals, utilitzen la informació obtinguda com a guia del comportament i actuen de models per als altres. Quins processos augmenten o disminueixen la quantitat de gent en una societat que té idees pròpies sobre com comportar-se? D'aquesta manera intentem comprendre les analogies culturals de les forces de la selecció natural, la mutació i la deriva, les quals condueixen l'evolució genètica. Dividim aquestes forces en tres classes: forces casuales o aleatòries, selecció natural i les forces decisòries.

Forces casuales són les analogies culturals de la mutació i la deriva en la transmissió genètica. De manera intuïtiva, sembla probable que errors casuales, idiosincràsies individuals i la probabilitat de transmissió participin en l'aprenentatge social i de comportament. Per exemple, els lingüistes han registrat una gran quantitat de variació individual referent a la parla, de la qual segurament la major part és deguda a variació individual casual (Labov, 1972). De la mateixa manera, és molt probable que poblacions petites perdin facultats inusuals per accident, per exemple quan es produeix la mort prematura dels únics individus que les posseïen (Diamond, 1978).

La selecció natural pot actuar directament sobre la variació cultural. La selecció és un procés evolutiu molt general (Campbell, 1965). A Darwin li va ser possible formular una teoria molt clara sobre la selecció natural tot i l'absència d'una comprensió correcta de l'herència genètica, ja que és una força que opera en qualsevol sistema d'herència. Hi ha d'haver variació que es pugui heretar, les variants han d'afectar el fenotip i les diferències fenotípiques han d'afectar les possibilitats de l'individu de transmetre les variants de les quals són portadors. El fet que aquestes variants es transmetin per imitació, més que no pas per reproducció sexual o asexual, no afecta l'argument bàsic ni tampoc la possibilitat que la font de la variació no sigui l'atzar. A Darwin no li va representar cap mena de problema imaginar que la variació casual, la variació adquirida i la selecció natural actuaven juntes com a forces d'evolució orgànica. En el cas de l'evolució cultural opinem que tampoc. Pot molt ben ser, però, que les variacions de comportament que la selecció natural afavoreix depenguin de la forma de transmissió. Pot donar-se el fet que els comportaments que maximitzen el nombre de descendents no siguin els mateixos que maximitzen les influències culturals en les generacions futures.

Les forces decisòries es donen quan individus ingenus avaluen variants de comportament

alternatives i preferentment adopten unes variants en relació als altres. Individus ingenus que estan exposats a una varietat de models i n'imiten uns en preferència a d'altres. Anomenem aquesta força transmissió de preferència. Alternativament els individus poden modificar comportaments ja existents o inventar-ne de nous a través de l'aprenentatge individual. Si el comportament modificat es transmet, la força resultant s'assembla molt a la variació no casual i guiada de la transmissió clàssica lamarkiana.

Les forces decisòries són forces derivades (Campbell, 1965). Per adoptar decisions són necessàries normes, i en última instància les normes han de derivar-se de l'acció d'altres forces. Aquestes normes de decisió poden ser adquirides durant una fase anterior de transmissió cultural o poden ser trets transmesos genèticament que controlin la maquinària neurològica per a l'adquisició i retenció de trets culturals. L'última possibilitat és la base de diverses hipòtesis sobre l'evolució cultural (Alexander, 1979; Lumsden i Wilson, 1981). Aquests autors, entre d'altres, mantenen que el curs de l'evolució cultural ve determinat per la selecció natural que actua indirectament sobre la variació cultural a través de les forces decisòries.

De la mateixa manera que la selecció natural, les forces decisòries actuen per millorar l'adequació de la població al medi ambient. El criteri d'adequació depèn de la naturalesa de les normes de decisió de base. Això es pot comprovar més fàcilment quan els objectius de les normes de decisió estan més estretament relacionats amb l'adequació. Si s'adopten o es rebutgen pràctiques d'alimentació d'acord amb el seu rendiment d'energia per unitat de temps, llavors les pràctiques d'alimentació que utilitzi la població s'adaptaran als medis en procés de canvi, tant com si la selecció natural en fos responsable. Si l'adopció de pràctiques d'alimentació es veu fortament afectada per la consideració del prestigi, per exemple associat amb la caça masculina, llavors els patrons de comportament que en resultin en qualsevol medi poden ser diferents. No obstant això, encara hi

haurà models d'adequació per a medis diferents, però en aquest cas en el sentit que augmentarà el prestigi més que no pas les calories.

QUÈ FA QUE EL CANVI SIGUI HISTÒRIC?

Sovint es diu que les explicacions científiques i històriques són de menes diferents. Existeixen dues versions importants d'aquesta afirmació (Ingold, 1985). Alguns autors (per exemple Collingwood, 1946) mantenen que la història és únicament humana perquè conté una percepció conscient del passat. Aquest punt de vista implica uns temes força allunyats dels que nosaltres hem decidit tractar en aquest estudi. Nosaltres ens concentrarem en la segona teoria important (per exemple Trigger, 1978) que manté la idea que la història implica trajectòries úniques, contingents, que van des del passat fins al futur i que estan fortament influenciades per successos accidentals, imprevisibles. El resultat de tot això és que els fenòmens històrics s'han d'explicar en gran part en termes del passat i de contingències passades. Per exemple, el capitalisme potser va sorgir a Europa enlloc de la Xina a causa de la inexistència d'un imperi unificat a l'oest (McNeill, 1980), i els marsupials dominen la fauna australiana com a resultat de la isolació respecte als altres continents, on els mamífers placentaris van proliferar. Per altra banda, es diu que per a les explicacions científiques són necessàries lleis aplicables universalment. En biologia evolutiva i antropologia, aquestes lleis sovint prenen la forma d'explicacions funcionals, en les quals només el coneixement de les circumstàncies actuals és necessari per explicar els fenòmens. Per exemple, l'horticultura de tallar i cremar s'associa als medis de selva tropical perquè és una tecnologia de subsistència eficient en aquest tipus de medis (Conklin, 1969).

S'ha dit, potser igual de sovint, que aquesta dicotomia és falsa. Eldredge (1989) ens proporciona un exemple particularment clar i poderós d'una objecció corrent. Tots els ens

materials tenen propietats que canvien al llarg del temps. Fins i tot els ens simples, com ara les molècules, es caracteritzen per la seva posició, importància, càrrega, etc. Si poguéssim seguir una molècula d'aigua concreta, podríem veure com aquestes propietats canvien al llarg del temps; la molècula d'aigua té la seva història. Tot i això, tothom està d'acord en què es pot aconseguir una teoria científica de l'aigua satisfactòria. Les explicacions històriques, diu Eldredge, són només explicacions científiques aplicades a sistemes que canvien al llarg del temps. Ens confon el fet que els químics acostumen a estudiar les propietats generals d'un gran nombre de molècules d'aigua.

Aquest raonament dóna massa explicacions. No tots els canvis són història en el sentit que els biòlegs i els sociòlegs orientats històricament pretenen que ho sigui. Imaginem, per exemple, les oscil·lacions depredador-presa al laboratori (Hassell, 1978). Sota unes condicions favorables el nombre de depredadors i de preses oscil·la al llarg del temps i aquests canvis es poden descriure mitjançant lleis simples. Les oscil·lacions depredador-presa són històriques? Segons el punt de vista d'Eldredge ho són: totes dues poblacions tenen una història, força avorrida, però història al cap i a la fi. Tanmateix, un sistema depredador-presa d'aquesta mena no genera trajectòries úniques i contingents. Quan el sistema ha tornat a la normalitat, una oscil·lació és exactament com l'anterior, i a causa d'algunes classes d'interaccions el període i l'amplitud de les oscil·lacions no són contingents en les condicions inicials. No són històriques en el sentit d'«una maleïda cosa darrere una altra» (Elton, 1967).

Així doncs, què fa que el canvi sigui històric? Creiem que els dos requeriments que segueixen comprenen molt del que s'entén per història. Aquests dos requeriments suposen un repte més interessant i seriós a l'hora de reconciliar-los amb un intent d'explicació científica. Imaginem un sistema com una societat o una població que canvia al llarg del temps tant sota la influència de dinàmiques internes com de xocs exogenis. En

aquest cas proposem que les pautes de canvi són històriques si les trajectòries no són estacionàries respecte a les escales temporals d'interès. La història és més que el simple canvi... és un canvi que no es torna a produir mai més. En escales temporals prou llargues, les oscil·lacions depredador-presa esdevenen estacionàries, en el sentit que la probabilitat de trobar el sistema en un estat particular determinat és constant. De manera semblant, les fluctuacions accidentals d'un dia per l'altre en la meteorologia no constitueixen un canvi històric si centrem l'interès en evolució orgànica perquè en escales temporals tan llargues hi haurà uns determinats dies de pluja, uns determinats dies de sol, etc. Si considerem un període de temps adequat, podem construir una teoria científica dels processos estacionaris, mitjançant un estudi estadístic més que no pas un d'estrictament determinista. En el cas de trajectòries històriques no estacionàries, una societat o un llinatge biòtic, acostuma a esdevenir gradualment cada vegada més diferent a mesura que va passant el temps. És impossible basar una explicació en un significat a llarg termini sobre el qual l'ens històric fluctua d'una forma almenys previsible estadísticament, perquè el significat calculat sobre trajectòries de dades segueix canviant considerablement. Una de les conseqüències estadístiques més característiques de processos no estacionaris és que la varietat que produeixen creix amb el temps enlloc de convergir en un valor finit a mesura que passa el temps.

Condicions inicials similars poden donar lloc a trajectòries diferents qualitativament. La casualitat pot influenciar fortament el canvi històric. Això implica que la dinàmica del sistema hagi de dependre de la trajectòria; les poblacions o societats que comencen en camins diferents divergiran fins i tot en medis similars. Per això, la proliferació d'al·lells afavorits en una gran població no és històric. Un cop l'al·lel esdevé prou comú, primer augmentarà exponencialment i després lentament, asimptòticament aproximant-se a la fixació. Ni petits canvis a les freqüències inicials, ni al volum de

la població ni tan sols en la relació de dominància comportaran canvis qualitatius en aquest model. En medis separats però similars, les poblacions convergiran en l'al·lel afavorit. Exemples de convergència en medis similars són comuns; observeu la similitud general entre els arbres de selves tropicals i molts dels comportaments dels conreadors de tallar i cremar que viuen en elles arreu del món. Per una altra banda, també es produeixen casos de manca de convergència curiosos; observeu la gran quantitat de característiques úniques de les plantes, animals i cultures humanes d' Austràlia.

És important saber distingir entre simples trajectòries i el veritable canvi històric: és fàcil veure com els processos evolutius, com ara la selecció natural, donen lloc a canvis simples i regulars, com per exemple l'extensió de l'al·lel afavorit o la pràctica de la subsistència. No obstant això, és difícil veure com processos d'aquesta mena donen lloc a trajectòries úniques i contingents. Els científics presenten l'estudi d'estats estables i de convergència en situacions similars com a una evidència de l'actuació de les lleis naturals. Així doncs, sembla natural arribar a la conclusió que l'estacionament o la convergència són evidència de processos que no es poden subsumir en les concepcions estàndard de la ciència. Nosaltres pensem que les coses no són tan simples. Hi ha moltes raons per pensar que processos científics completament ordinaris (ordinaris en el sentit que són el resultat de causes materials i s'expliquen senzillament mitjançant mètodes convencionals) generen regularment història en el sentit que la definien els criteris anteriors.

COM DONEN LLOC A LA HISTÒRIA ELS PROCESSOS ADAPTATIUS?

Comencem per les dues respostes més directes a aquesta pregunta. En primer lloc, podria ser que la major part del canvi evolutiu fos casual. Una gran part del canvi a l'evolució orgànica pot ser el resultat de mutacions i deriva,

i molts dels canvis de l'evolució cultural pot ser que siguin el resultat de processos anàlegs casuais i afuncionals. El fet que la deriva sigui un procés molt lent explicaria les tendències evolutives a llarg termini. Que fos casual, és a dir, a l'atzar, permetria a poblacions en medis similars divergir les unes de les altres. Sembla probable que una part d'aquesta variació en tots dos casos sí que té lloc sota la influència de forces no adaptatives... per exemple, una gran part del genoma eucariòtic no sembla que tingui expressió i canvia sota la influència de la deriva i les mutacions (Futuyma, 1986). De manera similar, el caràcter arbitrari de la variació simbòlica suggereix que els processos no adaptatius poden ser importants pel que fa al canvi lingüístic i a aspectes similars de la cultura. En ambdós casos, poblacions aïllades divergeixen a un ritme mitjà aproximadament constant. Tot i això, per entendre per què una espècie determinada es caracteritza per una seqüència de DNA determinada o per què certa gent utilitza una paraula determinada per mare, s'ha d'estudiar la seqüència de successos històrics que han portat a aquest estat.

També pot donar-se que el canvi històric sigui generat per factors ambientals exògens. Les tendències d'evolució a llarg termini podrien ser el resultat del seguiment acurat d'un medi en procés de canvi lent. Per exemple, al llarg dels últims cent milions d'anys s'ha produït un augment a llarg termini en el grau de defensa de nombrosos invertebrats marins que habiten els substrats rocosos, i un augment paral·lel del volum i la força dels òrgans que permeten l'alimentació dels seus depredadors (Vermeij, 1987; Jackson, 1988). És probable que aquestes tendències biòtiques hagin estat provocades per canvis ambientals a llarg termini durant aquest període, com, per exemple, l'augment del contingut d'oxigen a l'atmosfera (Holland, 1984). De la mateixa manera, els humans van començar ara fa 17.000 anys un canvi gradual des de la cacera major migratòria a una recol·lecció més intensiva laboralment, un espectre més ampli i sedentari; finalment va desenvolupar l'agricultura ara fa uns 7.000 anys.

Molts autors (Reed, 1977) han insinuat que la transició del clima glacial a l'interglacial que va tenir lloc als voltants del mateix període és el responsable d'aquest canvi.

De la mateixa manera, les diferències entre poblacions de medis semblants poden tenir la causa d'aquestes diferències en el fet que els medis són totalment diferents en algun aspecte subtil però important. Per exemple, Westoby (1989) manté que alguns dels trets més poc usuals de la biota australiana són el resultat de la predominància a tot el territori d'aquesta plataforma continental relativament sense alteracions de sòls humits i empobrits. Potser el fet que l'agricultura no s'arribés a desenvolupar o no tingués lloc la seva difusió a l'Àustràlia aborigen, tot i les condicions favorables i la presència de conreadors a l'altra banda de l'estret de Torres, també reflecteix l'existència de sòls pobres.

És més difícil entendre com els processos adaptatius com ara la selecció natural mateixa poden donar lloc a trajectòries històriques. Hi ha dos obstacles. En primer lloc, els processos adaptatius, tant orgànics com culturals, sembla que operen en unes escales a curt termini si les comparem amb les escales de temps que es coneixen mitjançant la informació que proporcionen els fòssils, l'arqueologia o la història. Tant la teoria com la pràctica suggereixen que la selecció natural pot comportar un canvi molt més ràpid que qualsevol altre que es pugui observar en un fòssil (Levinton, 1988). Per exemple, els grans llacs africans han estat el focus d'espectaculars radiacions adaptatives de peixos que han resultat en centenars de formes molt divergents provinents només de pocs avantpassats de llacs més grans (Lowe-McConnell, 1975).

Les escales de temps màximes per aquestes radiacions, configurades per l'edat del llac i sense tenir en compte que es poder haver assecat durant el pleistocè, són només d'uns quants milions d'anys. La radiació del llac Victòria (prop de 200 espècies endèmiques) sembla que només ha necessitat uns quants centenars de

milers d'anys. El canvi cultural adaptatiu provocat per les forces decisòries també pot ser molt ràpid, tal com ho demostra la difusió d'innovacions (Rogers, 1983). No és evident d'immediat de quina manera els processos d'escales de temps curtes d'aquesta mena poden donar lloc a canvis a més llarg termini de la naturalesa que s'observa en la informació arqueològica i fòssil, si no és que el ritme del canvi sigui regulat pel canvi ambiental. Si hi ha absència de canvi ambiental continu, sembla força probable que els processos adaptatius assoleixin l'equilibri en un ordre relativament limitat de temps.

En segon lloc, no és evident el perquè els processos adaptatius han de ser susceptibles a les condicions inicials. En antropologia, l'opinió que això no és cert sosté moltes crítiques antropològiques al funcionalisme. Per exemple, Hallpike (1986) presenta una varietat de dades que demostren que gent que viu en medis semblants sovint s'organitzen de manera diferent socialment, i que hi ha cultures que tot i viure en medis totalment diferents conserven organitzacions socials semblants. Pel fet que els patrons funcionalistes propugnen una relació d'un a un entre medi i organització social, Hallpike manté que aquestes dades falsifiquen el punt de vista funcional. Els biòlegs generalment tenen més en compte el fet que la resposta d'una població a la selecció depèn de forces filogenètiques i de desenvolupament i per tant les trajectòries evolutives depenen, almenys fins a un cert punt, del camí. No obstant això, la falta de convergència sovint s'utilitza per afirmar la manca d'importància de la selecció natural.

Nosaltres opinem que la dependència del camí i del canvi a llarg termini és probable que sigui conseqüència de processos adaptius anàlegs a la selecció natural independentment de la naturalesa dels processos de transmissió (genètics o culturals) i dels detalls del desenvolupament. Comencem per un cas simple d'evolució genètica. Imaginem una gran població d'organismes en la qual el fenotip individual pot

ser representat com a un nombre de caràcters quantitius. Assumim que no hi ha limitacions en l'evolució a causa de les propietats del sistema genètic mateix. S'assumeix que un model amb aquesta propietat té una distribució gaussiana (normal) de valors per cada caràcter, que no hi ha correlacions genètiques entre caràcters, que no existeixen interaccions genotip-medi i que la mutació manté una quantitat constant de variació hereditària per a cada caràcter. A més a més, assumim que l'adequació de cada individu depèn només del seu fenotip particular, no de la freqüència d'altres fenotips o de la densitat de població, i que no hi ha canvi ambiental. Amb aquests supòsits es pot demostrar que el canvi en el vector de valors mitjans per a cada caràcter és funció del logaritme d'adaptació mitjana (Lande, 1979). En altres paraules, el fenotip mitjà de la població canvia en la direcció que fa que l'adequació mitjana de la població es maximitzi. És la mena de situació que fa que la selecció i processos semblants en el sistema cultural hagin d'adaptar-se de manera directa, tal com descriuen els llibres de text bàsics.

En aquest model, la trajectòria evolutiva de la població dependrà completament de la forma de l'adequació mitjana com a funció de fenotip mitjà. Si la topografia adaptativa té un màxim únic, llavors tota població desenvoluparà el mateix fenotip mitjà d'equilibri, independentment de la seva posició de partida, i un cop assolida, serà mantinguda per la selecció estabilitzadora. Per altra banda, si hi ha més d'un màxim local, és possible que es donin diferents resultats d'equilibri segons la condició inicial. Com més gran sigui el nombre de màxims locals, més dependran del camí les trajectòries resultants. (fig. 1)

Malauradament, no sabem com són les topografies adaptatives i, tal com Lande (1986) assenyalava, és molt difícil determinar la seva forma empíricament. Sovint, en textos evolutius es descriu una topografia adaptativa com a una superfície amb un petit nombre de màxims locals. No obstant això, si els problemes de disseny

evolutius són semblants als d'enginyeria, aquesta descripció ens confon. L'experiència amb els problemes de disseny que es donen en enginyeria suggereix que les veritables topografies adaptatives sovint seran molt complexes, amb estribacions llargues, múltiples punts d'ensellament i molts òptims locals... més semblant al mapa topogràfic d'una veritable serralada de muntanyes que no pas a les superfícies suaus representades als textos. El problema del disseny per computadora que tracten Kirkpatrick *et al.* (1983) n'és un exemple excel·lent. Els ordinadors es componen d'un gran nombre de circuits interconnectats cadascun amb una funció lògica. Atès que la mida dels xips és limitada, els circuits han de repartir-se en diferents xips. Pel fet que els senyals entre xips viatgen més lentament i requereixen més energia que els senyals dintre d'un mateix xip, els dissenyadors volen distribuir els circuits entre els xips per tal de minimitzar el nombre de connexions entre ells. Fins i tot per un nombre moderat de circuits, hi ha una quantitat astronòmica de solucions al problema. Kirkpatrick *et al.* (1983) presenten un exemple en el qual els 5.000 circuits que integren el microprocessador IBM 370 s'havien de dividir en dos xips. Hi havia unes 10 elevat a 1.503 solucions. Aquest problema de disseny té dues propietats qualitatives:

1. Té un gran nombre d'òptims locals. És a dir, hi ha un gran nombre d'arranjaments de circuits que tenen la propietat que qualsevol canvi d'arranjament incrementa el nombre de connexions entre xips. Això significa que qualsevol procés de recerca (com ara el nostre model d'evolució genètica) que simplement puja cims adaptatius pot acabar en qualsevol de les moltes configuracions. Per exemple, pel problema de disseny de l'IBM 370, diversos recorreguts d'un simple algoritme agregatiu produeixen entre 677 i 730 connexions.

2. Hi ha un nombre més petit, però encara prou significatiu, d'arranjaments que s'acosten més a la quantitat d'interconnexions. És a dir, hi ha molts dissenys qualitativament diferents que

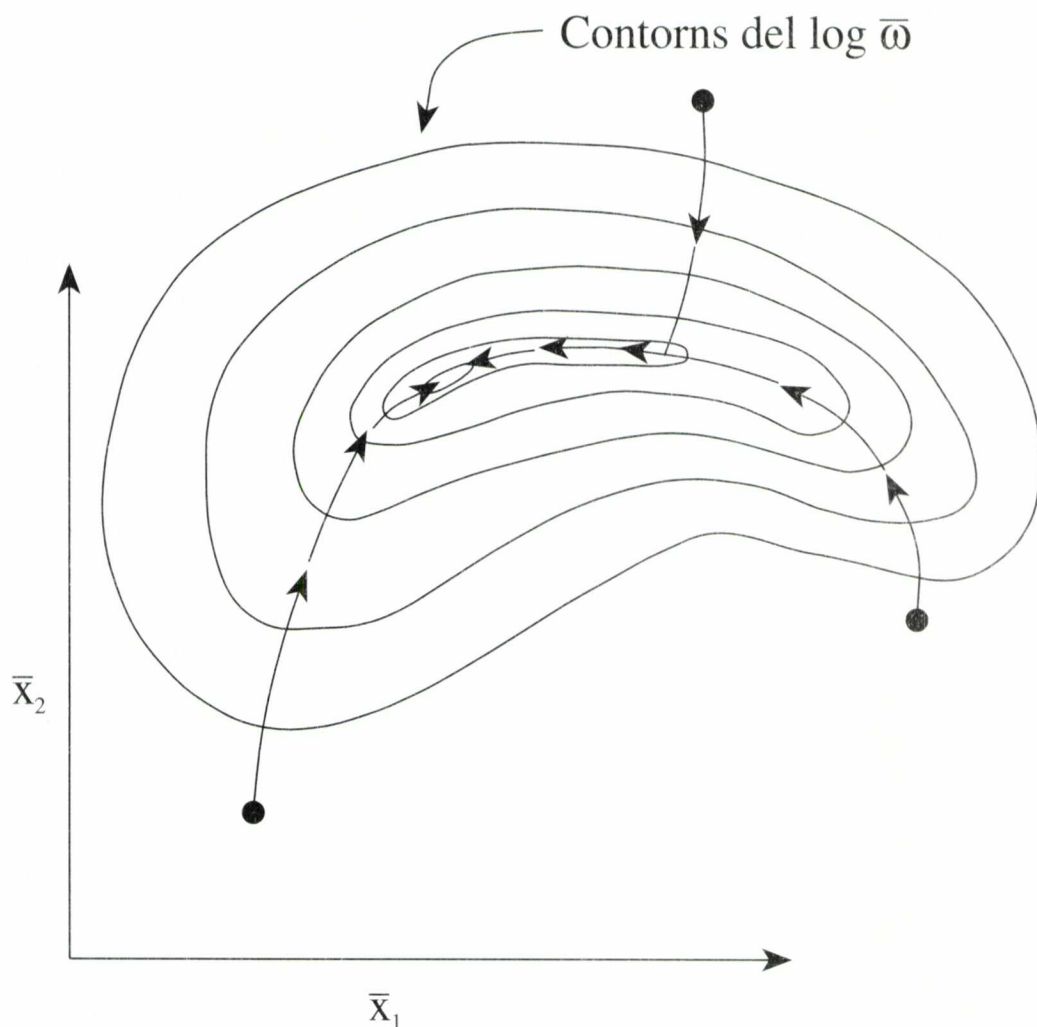


FIGURA 1. Topografia adaptativa simple, unimodal.

s'acosten al millor rendiment.

En l'exemple numèric que hem tractat anteriorment hi per l'ordre de l'arrel quadrada de 5.000, aproximadament 70 arranjaments d'aquesta mena. Kirkpatrick i altres (1983) demostren que dos altres problemes del disseny per computadora, l'arranjament dels circuits a les targetes de circuits i el recorregut de cables entre els xips, tenen característiques semblants.

Aquests tres problemes en informàtica tenen òbviamment problemes anàlegs en biologia, com la localització de funcions als òrgans, la distribució dels òrgans pel cos i les connexions de les xarxes nerviosa i circulatoria, i que és probable que generin topografies adaptatives complexes. A més a més, tal com sap tothom que hagi treballat en solucions numèriques de problemes d'optimització del món real, aquests

resultats són força típics. Citem de la introducció d'un llibre de text recent sobre optimització: «... molts problemes de disseny normals, des de preses fins a neveres, tenen molts òptims locals i també òptims falsos que fan que els esquemes d'optimització convencionals (en el sentit de pujades iteratives) siguin arriscats (Wilde, 1978)». Així doncs, si l'analogia és correcta, petites diferències en les condicions inicials poden generar poblacions de trajectòries evolutives diferents que acabin amb fenotips d'equilibri qualitativament diferents.

És important veure que aquesta propietat no depèn de l'existència de limitacions genètiques o de desenvolupament. Almenys, tal com ho defineixen Maynard Smith i altres (1985) no hi ha limitacions genètiques o de desenvolupament en aquest model.

Es pot aconseguir tota mena de combinacions de fenotips i no hi ha influències pel que fa a la producció de variació genètica. La dependència del camí és resultat del fet que els diferents caràcters interactuen d'una manera complexa per generar adequació, i que la direcció de la selecció natural depèn de la forma de la topografia local.

La dependència del camí també pot ser el resultat de l'acció de processos funcionals en un sistema cultural d'herència. Per exemple, les forces decisòries sorgeixen quan la gent modifica culturalment les creences adquirides en un intent d'assolir un objectiu determinat. Si gent de la mateixa cultura comparteixen el mateix objectiu, el procés donarà lloc a una dinàmica molt similar a la de la selecció natural; l'índex de canvi en la distribució de creences d'una població dependrà de la quantitat de variació cultural i, fent una analogia amb la topografia adaptativa, l'adequació és substituïda segons el grau en què les creences alternatives puguin satisfer l'objectiu. Els detalls de la transmissió i els processos selectius no són crucials, sempre i quan els processos que comporten canvis puguin representar-se com l'escalada en una topografia complexa.

No queda clar si afegir-hi limitacions

genètiques incrementaria o disminuiria el potencial de dependència del camí. Es pot afegir un tipus de limitació genètica si permetem correlacions genètiques entre els caràcters (Lande 1986). D'aquest supòsit es dedueix que alguns mutants són més probables que d'altres. Sempre que hi hagi alguna variació genètica a cada dimensió, el vector de mitjanes fenotípiques pujarà cap al cim, però no necessàriament en la direcció més directa. La població arribarà a l'equilibri en un dels cims locals, encara que potser aquest no sigui el cim que la població hagués assolit si no hi haguessin hagut correlacions genètiques (Lande, 1979, 1986). De manera més general, la majoria d'arquitectures genètiques no s'ajusten als supòsits d'aquest model (Turnelli i Barton, comunicació personal), i els tractaments analítics de dos models locals suggereixen que la dinàmica resultant de la combinació de llinatge i de selecció pot crear molts equilibris estables localment, fins i tot quan la funció d'adequació és unimodal (Karin i Feldman, 1970), i suggereix que afegir més realisme genètic incrementaria el potencial de dependència del camí. Per altra banda, els informàtics (Holland, 1975; Brady, 1985) han descobert que els algorismes d'optimització configurats molt estretament en selecció multilocal no és tan probable que queden estancats en òptims locals com els simples algorismes iteratius d'anar pujant.

La situació en el cas de l'evolució cultural és semblant, però no tan ben estudiada. Per una altra banda, molts antropòlegs remarquen la rica estructura dels sistemes d'herència cultural. Si considerem que aquesta estructura existeix, la dependència del camí és probable que sigui important. També Bandura (1977), un estudiós pioner dels processos d'aprenentatge social, manté que hi ha relativament poca estructuració complexa del comportament après socialment. Potser una estructura complexa és més important en el cas d'aspectes simbòlics de la cultura, però la variació simbòlica només la poden limitar una mica les consideracions funcionals (Cohen, 1974). Si seguim el punt de vista de Cohen, seria

d'esperar que només haguéssim d'utilitzar explicacions històriques purament contingents per a aspectes com ara la variació lingüística, mentre que les simples explicacions funcionals seran suficients en el cas de fenòmens econòmics, polítics i d'organització social.

Poden donar-se tendències seculares a llarg termini en l'evolució si hi ha algun procés que faci que les poblacions canviïn d'un cim a l'altre, si aquest procés actua en una escala temporal més llarga que els processos adaptatius com ara la selecció natural. Fins ara hem assumit que les poblacions eren grans i que el medi no canviava. Amb aquests supòsits, les poblacions sovint assoliran ràpidament un cim adaptatiu i hi romandran indefinidament. No expressaran la classe de canvi a llarg termini que nosaltres requeríem perquè el canvi fos històric. Wright (per exemple, 1977) va mantenir durant molt de temps que la variació dins la població juga un paper important a l'hora de fer que les poblacions passin d'un cim a l'altre, i en aquest cas, la competència entre poblacions afavoria la que es trobés al cim més alt. Els canvis casuais en la freqüència de gens a les poblacions petites podria portar al creuament ocasional de valls adaptatives i el moviment als cims més alts. Recentment, força autors han considerat models matemàtics d'aquest procés (Barton i Charlesworth, 1984; Newman i altres, 1985; Lande, 1986; Crow i altres, 1990). Aquests estudis suggereixen que la probabilitat que un cim es desviï en qualsevol moment d'un període és baixa. Tot i això, quan es produeix un canvi, té lloc molt ràpidament. Si aquesta idea és correcta, el canvi hauria de generar un model a llarg termini en el qual les poblacions vagarien amb parades a la zona alta de la topografia adaptativa d'un cim a l'altre. També és inversemblant el fet que els medis siguin constants tant en l'espai com en el temps. Atès que els medis canvien, la forma de la topografia adaptativa canviarà i farà que sorgeixin cims, se separin o desapareguin, o que apareguin serralades temporals que connecten un cim més baix amb un altre de més alt. Així doncs, les poblacions aniran ocasionalment d'un

cim a l'altre. Sempre que aquests fets no siguin gaire comuns, el canvi ambiental portarà canvis a llarg termini. Aquest canvi pot semblar gradual si hi ha moltes petites valls per creuar o més aviat sobtat (puntual) si n'hi ha unes quantes de grosses.

Afegir realisme social o ecològic segurament augmenta el potencial d'equilibri estable múltiple. Al model simple que hem tractat anteriorment, l'adequació individual depenia només del fenotip. Quan hi ha interaccions socials o ecològiques entre individus d'una població, l'adequació individual dependrà de la composició de la població en conjunt. Si aquest és el cas, la dinàmica evolutiva ja no es pot representar com una topografia adaptativa invariable. No obstant això, encara es pot caracteritzar per un equilibri estable múltiple. A més a més, el fet que molts models simples de dependència de freqüència tinguin aquesta característica, suggereix que la dependència de freqüència normalment pot incrementar el potencial de canvi històric dependent del camí.

Els models d'evolució de normes ens proporcionen un exemple interessant de com la dependència de la freqüència pot multiplicar el nombre d'equilibris estables. Hirshleifer i Rasmussen han analitzat recentment un model en el qual un grup d'individus interactuen durant un període de temps. En cada interacció els individus primer tenen l'oportunitat de cooperar i d'aquesta manera produir un benefici per al grup en conjunt, pagant-ho una mica ells mateixos. Llavors tenen l'ocasió de castigar els defectors sense perjudici envers ells mateixos.

Demostren que les estratègies que cooperen, castiguen els que no cooperen i les que no castiguen són estables en el sentit teòric atrevit. Això no obstant, també demostren que les estratègies de càstig d'aquesta classe poden estabilitzar qualsevol comportament: cooperació, no cooperació, portar mitjons blancs o qualsevol altra cosa. Nosaltres (Boyd i Richerson, en preparació) hem demostrat que es poden aplicar les mateixes conclusions a un model evolutiu fins i tot quan el càstig té un preu.

Aquesta classe de normes socials poden establir virtualment qualsevol mena de comportament sempre que el cost d'adequació del comportament sigui petit comparat amb el cost de ser castigat.

De manera més general, la coordinació és un aspecte important de les diferents classes d'interacció social. En un primer joc de coordinació no importa quina estratègia es fa servir, sempre i quan l'estratègia sigui usual localment. Conduir pel carril de l'esquerra en comptes del de la dreta n'és un exemple. Aquesta característica, que comparteixen molts sistemes simbòlics i de comunicació, porta clarament a un equilibri múltiple. En moltes altres classes usuals d'interacció social, elements de coordinació i de conflicte es barregen. En aquesta mena de jocs, els individus es troben en una posició millor si utilitzen la mateixa estratègia, però per alguns individus són millor unes estratègies i per altres individus unes altres. Sempre que l'aspecte de coordinació d'aquestes interaccions sigui prou fort, existirà equilibri múltiple estable.

Les interaccions entre poblacions i societats (o elements dintre les societats com, per exemple, les classes) poden donar lloc a equilibri múltiple estable. Els models de la coevolució de múltiples poblacions tenen moltes característiques iguals com ara la freqüència i la selecció dependent de la densitat entre poblacions, encara que la teoria està molt menys desenvolupada (Slatkin i Maynard Smith, 1979). L'evolució d'una població o d'una societat depèn de les característiques de les altres que interactuen amb ella, i són probables molts sistemes diferents de poblacions que interactuen. Per exemple, Cody (1974) va notar que ocells en competència a Califòrnia se substitueixen de manera gradual, horitzontal i altitudinal, però a Xile ho fan longitudinalment. Atesos els medis força semblants d'aquests dos llocs, hauríem de pensar que tots dos sistemes de substitució per competència són estables i que el fet que es doni l'un o l'altre és degut als accidents de la història. De manera semblant, Insko i altres (1983) van

estudiar l'evolució de l'estratificació social al laboratori. Van demostrar que les élites es podien donar en tots dos casos, un amb condicions experimentals que imitaven les relacions de comerç escollides lliurement i un que imitava la conquesta. Les élites gaudeixen de la mateixa bona posició en tots dos casos i mentre controlin la situació, no tenen cap motiu per canviar les disposicions socials. Sembla probable que la diversitat de formes polítiques de societats complexes podrien ser el resultat de molts arranjaments de relacions entre grups d'interès que són localment estables.

Les interaccions socials o ecològiques també poden donar lloc a processos dinàmics que són susceptibles a les condicions inicials i que no tenen equilibri estable. Per exemple, Lande (1981) va analitzar un model de selecció sexual en el qual les femelles hereten la preferència per la parella que es basa en un caràcter limitat sexualment als mascles de manera hereditària. Si el caràcter del mascle i les preferències de la femella es correlacionen prou genèticament, l'elecció de la femella pot crear un procés descontrolat que faci que s'incrementi o disminueixi indefinidament el caràcter masculí i la preferència femenina, encara que existeixi una selecció estabilitzadora pel que fa al caràcter femení. La selecció no pot afavorir les variants femenines que escullen mascles més aptes (en el sentit normal d'aptes) perquè la majoria de femelles trien mascles amb un caràcter exagerat. Els fills sensibles de la femella estaran en desavantatge en quant a l'aparellament. La direcció que pren l'evolució depèn dels detalls de les condicions inicials. Nosaltres (Boyd i Richerson, 1985, 1987; Richerson i Boyd, 1989) defensem que processos semblants poden sorgir en l'evolució cultural quan els individus estan predisposats a imitar alguns individus d'acord amb les característiques heretables culturalment. L'ús del prestigi com a paràmetre de qui s'ha d'imitar té la mateixa dinàmica inestable potencialment que la selecció sexual de tria de la parella i fins i tot l'observació empírica casual suggereix que els sistemes de prestigi sí que

segueixen trajectòries històriques diferents.

Potser les pautes de canvi més clarament històriques es donen quan la interacció social o ecològica comporta dinàmiques caòtiques. Per exemple, Day i Walter (1989) han analitzat un model interessantíssim d'evolució social en el qual el creixement de la població comporta una reducció de la productivitat, l'estratificació social i el canvi final d'una tecnologia de subsistència a una altra de més productiva. Les classes de trajectòria del volum de les poblacions que poden resultar, es descriuen a la figura 2. La població creix, és limitada pels límits de recursos i, finalment, es produeix el canvi tecnològic que permet que la població torni a créixer. L'única diferència entre les parts *a* i *b* és només una petita diferència en el volum de la població inicial. No obstant això, aquesta diferència aparentment insignificant fa que se segueixin trajectòries qualitativament diferents: una societat evidencia tres estadis evolutius separats i la segona només dos.

CONCLUSIÓ

En l'estudi que presentem, les explicacions científiques i històriques no són alternatives. Camins contingents i divergents de l'evolució i les tendències seculares a llarg termini poden ser el resultat de processos que difereixen només una mica dels que produeixen convergència ràpida ahistòrica amb l'equilibri universal. Una generació anterior de científics va haver d'abandonar la distinció entre les explicacions científiques mecàniques, deterministes i les lleis merament estadístiques (recordeu com Einstein es queixava del fet que Déu no jugués a daus amb l'Univers). De manera semblant, les explicacions històriques no es poden distingir de les altres classes d'explicacions científiques a menys que alguns models (i, presumiblement, els fenòmens que els acompanyen) generin trajectòries que s'ajustin a la nostra definició d'històric. Els processos generats de la història que hem examinat aquí no depenen de forces exòtiques o

de causes immaterials; simples fets mundans són suficients. En els processos històrics també existeixen complexitats motivadores, però es poden tractar amb totes les eines de mètodes científics convencionals. De la mateixa manera, la preocupació tradicional de l'historiador de disseccionar críticament les contingències que contribueixen a cada camí històric únic també s'accepta bé. Les anàlisis científiques orientades als processos, haurien d'ajudar-nos a entendre com les poblacions i les societats canvien. En aquest terreny, *ciència sense història* deixaria molts fenòmens interessants sense resposta, mentre que la *història sense ciència* produeix només simple narració.

Els models darwinians d'evolució orgànica i cultural poden fer sorgir patrons històrics de canvi mitjançant un gran nombre de mecanismes diferents. Hem dit que el canvi històric es distingeix per dos atributs: sistemes semblants inicialment que tendeixen a divergir, i canvi que té lloc a llarg termini. Els models evolutius, inclosos aquells que assumeixen que la selecció o els processos culturals anàlegs incrementen l'adequació de cada generació, generen de seguida equilibri estable múltiple. Les poblacions que tenen condicions inicials semblants poden desenvolupar equilibris separats. La deriva genètica casual i els processos culturals anàlegs juntament amb el canvi ambiental poden arribar a fer que les poblacions passin d'un equilibri a un altre. És possible que el canvi de cims tingui lloc a un ritme prou lent perquè pugui explicar canvis seculares a llarg termini.

Molts antropòlegs es concentren en l'explicació de les diferències entre les societats humanes. Si l'explicació d'aquesta variació és principalment històrica, és raonable que es preguntin quin sentit tenen els models darwinians de canvi si les explicacions històriques o contextuals són molt més correctes. La nostra resposta seria aquesta: en primer lloc, la premissa és incorrecta. Les convergències genuïnes són corrents, i explicar-les requereix una mica de teoria basada en processos normals de canvi cultural. Potser l'exemple cultural més especta-

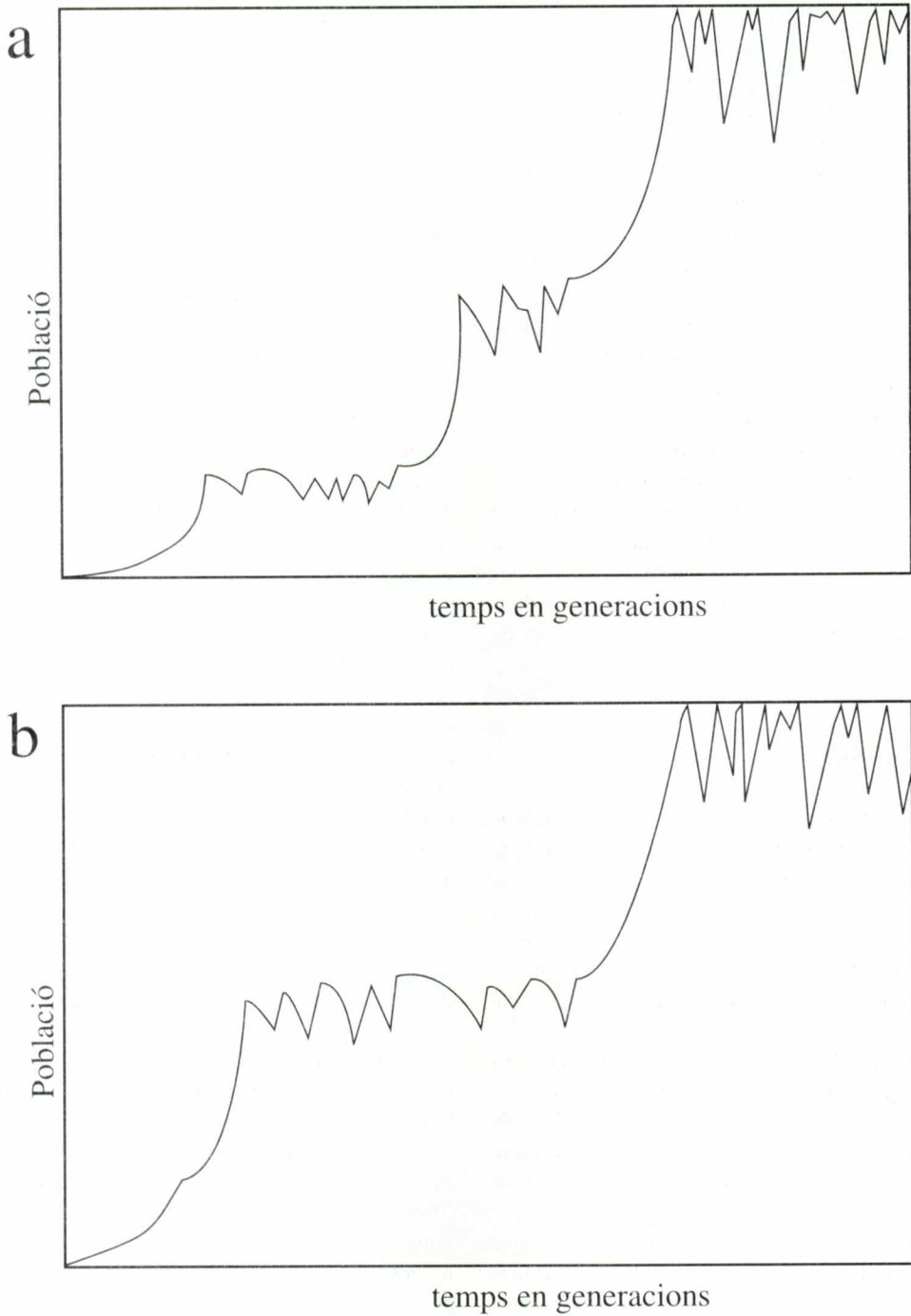


FIGURA 2. Ambdues parts mostres les trajectòries del creixement de població generat pel mateix model d'evolució social de dues poblacions de volum inicial lleugerament diferent. A la part *a*, la societat atravesa tres fases diferents de creixement mentre que a la part *b* només n'atravessa dues.

cular és la convergència de l'organització social en societats estratificades a nivell estatal. Quan Cortés va arribar a la vall de Mèxic el 1519, la societat asteca era molt semblant a la seva en aspectes molt importants: existien papers familiars, noblesa hereditària, sacerdots, guerrers, artesans, pagesos, etc. La burocràcia s'organitzava jeràrquicament. Aquesta convergència és remarcable pel fet que els estats espanyol i asteca van evolucionar independentment d'un mateix avantpassat caçador i recol·lector que tenia almenys 12.000 anys (Wenke, 1980).

En segon lloc, els models darwinians poden establir prediccions útils. Ens poden dir per què algunes formes de comportament o d'organització social no s'observen mai. Per exemple, sembla que un mercat lliure d'infants aportaria molts avantatges. Des del punt de vista individual permetria ajustar fàcilment el volum de les famílies, la composició d'edat, la proporció entre sexes, etc., i des del punt de vista social, la divisió del treball permetria un millor ús dels recursos humans. La teoria socio-biològica de selecció de parentiu explica per què no hi ha societats organitzades d'aquesta manera. Si prenem la majoria de contextos desenvolupats històricament com ens els donen, els arguments darwinians es converteixen en heurístics molt poderosos. Això s'observa més clarament per l'evolució genètica. Per exemple, l'haplodiploidia, una teoria basada directament en el resultat esperat de l'equilibri de la selecció natural, pot donar sorprenents i molt profitosos models de prediccions del comportament social dels insectes socials. Per exemple, qui havia pensat en associar la proporció de sexes entre els individus reproductors i l'esclavització a les espècies de formigues? En els últims temps, idees semblants han estat molt útils a l'hora d'aplicar-les a l'estudi del comportament humà. Per exemple, Hill, Kaplan i els seus col·legues (revisat a Hill i Kaplan, 1988) han utilitzat la teoria de l'ecologia del comportament per relacionar els termes d'alimentació, preferència masculina i la cura de nens entre els caçadors-

recol·lectors d'Ache, i Borgerhoff-Mulder (1988) ha explicat la variació del preu de la núvia en termes de paràmetres que prediuen el futur de l'adequació de les femelles. Finalment, és molt útil conèixer que fins i tot els models darwinians més funcionals poden donar lloc a canvi històric. Brandon (1990) manté que les «explicacions del possible perquè» són útils en ciència. Amb això vol dir que explicacions que ens descriuen de quina manera un caràcter pot haver evolucionat són útils fins i tot si no podem determinar si aquestes explicacions són certes o no. Els models teòrics de genètica de població en proporcionen un bon exemple: Els models de selecció de parentiu de Hamilton mostren com la selecció natural podria donar lloc a comportaments autosacrificatius. No obstant això, normalment no sabem si un cas particular d'altruisme s'ha donat com a resultat de selecció de parentiu. La falta d'explicacions del possible perquè ens faria dubtar d'altres aspectes del nostre coneixement sobre la selecció conforma el comportament. Entendre com probables processos adaptatius que donen lloc al canvi històric, és útil per raons anàlogues. Existeix evidència considerable del fet que la gent tria el que ha de creure i el que ha de valorar influïda per la bona disposició material, l'*status* social, etc. (per exemple, Boyd i Richerson, 1985). Aquesta opinió té una història venerable en antropologia (per exemple, Barth, 1981; Harris, 1979), i juga un paper important en economia; alguns historiadors l'assumeixen plenament a l'hora d'explicar seqüències particulars d'alguns successos. L'estudi darwinian per entendre tant el canvi cultural com el genètic té com a objectiu explicar els processos que canvien la freqüència de variants hereditàries a la població. Diu que els canvis a llarg termini són el resultat de processos que es produeixen en la vida diària dels individus. Les persones portadores d'unes variants viuen, d'altres, que en són portadors d'altres, es moren; unes variants s'escampen més fàcilment mitjançant l'a-prenentatge social que d'altres, etc. Els models darwinians són mecanismes per deduir les conseqüències a llarg termini d'aquests

processos. Si creiem que el canvi cultural de models es veu afectat per les conseqüències de la tria individual, llavors es dedueix que hi haurà un procés que actuarà a l'hora de modificar la distribució de la variació cultural en una població d'una manera molt semblant a com la selecció natural canvia la variació genètica. El fet que els processos funcionals, com la selecció natural, sempre portin a la història, permet donar suport a aquesta idea sense haver de cercar diferències ambientals externes per explicar les diferències entre societats humanes aparentment similars.

BIBLIOGRAFIA

- ALEXANDER, R. D. (1979). *Darwinism and Human Affairs*. Seattle. University of Washington Press.
- BANDURA A. (1977). *Social Learning Theory*. Englewood Cliffs, N. J.: Prentice Hall.
- BARTH, F. (1981). *Process and Form in Social Life*. London, Routledge) Keegan Paul.
- BARTON, N. H.; B. CHARLESWORTH (1984). «Genetic revolutions, founder effects, and speciation». *Annual Review of Ecology and Systematics*, núm. 15, pàg. 133-164.
- BORGERHOFF-MULDER, M. (1988). «Kipsigis bridewealth payments». *Human Reproductive Behavior: A Darwinian Perspective*. (L. Betzig i P. Turke, eds.) pàg. 65-82. Cambridge: Cambridge University Press.
- BOYD, R.; RICHESON, P. J. (1985). *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press.
- (1987). «The evolution of ethnic markers». *Cultural Anthropology*, núm. 2, pàg. 65-79.
- BRADY, R. M. (1985). «Optimization strategies gleaned from biological evolution». *Nature*, núm. 317, pàg. 804-806.
- BRANDON, R. (1990). *Adaptation and Environment*. Princeton: Princeton University Press.
- CAMPBELL, D. T. (1965). «Variation and selective retention in sociocultural evolution». *Social Change in Developing Areas: A Reinterpretation of Evolutionary Theory*. (H. R. Barringer, G. I. Blanksten, i R. W. Mack, eds.), pàg. 19-49. Cambridge: Schenkman.
- (1975). «On the convicts between biological and social evolution and between psychology and moral tradition». *American Psychologist*, núm. 30, pàg. 1103-1126.
- CAVALLI-SFORZA, L. L.; M. W. FELDMAN (1973). «Models for cultural inheritance. I. Group mean and within group variation». *Theoretical Population Biology*, núm. 4, pàg. 42-55.
- (1981). *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*. Princeton: Princeton University Press.
- (1983). «Cultural versus genetic adaptation». *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA*, núm. 90, pàg. 4993-4996.
- CLOAK, F. T., JR. (1975). «Is a cultural ethology possible?». *Human Ecology*, núm. 3, pàg. 161-182.
- CLONINGER, C. R.; J. RICE; T. REICH (1979). «Multifactorial inheritance with cultural transmission and assortative mating. II. A general model of combined polygenic and cultural inheritance». *American Journal of Human Genetics*, núm. 31, pàg. 176-198.
- CODY, M. L. (1974). *Competition and the Structure of Bird Communities*. Princeton: Princeton University Press.
- COHEN, A. (1974). *Two Dimensional Man: An Essay on the Anthropology of Power and Symbolism in Complex Society*. Berkeley: University of California Press.
- COLLINGWOOD, R. G. (1946). *The Idea of History*. Oxford: Clarendon.
- CONKLIN, H. C. (1969). «An ethnoecological approach to shifting agriculture». *Environment and Cultural Behavior* (A. P. Vayda. ed.) Garden City, Nova York: Natural History Press.
- CROW, J. F.; ENGELS, W. R.; DENNISTON, C. (1992). «Phase three of Wright's shifting balance theory». *Evolution*, núm. 44, pàg. 233-247.
- DAY, R. H.; X. WALTER (1989). «Economic growth in the very long run: On the multiple phase interaction of population, technology, and social infrastructure». *Economic Complexity: Chaos, Sunspots, Bubbles, and Nonlinearity*. (W. A. Barnett, J. Geweke, and K. Schell, eds.) Cambridge: Cambridge University Press.
- DIAMOND, J. (1978). «The Tasmanians: Longest isolation, simplest technology». *Nature*, núm. 273, pàg. 185-186.
- DURHAM, W. H. (1976). «The adaptative significance of cultural behavior». *Human Ecology*, núm. 4, pàg. 89-121.
- (1978). «Toward a coevolutionary view of human biology and culture». *The Sociobiology Debate*. (A. Caplan, ed.), pàg. 428-448. Nova York: Harper) Row.
- EAVES, L. J.; A. LAST; P. A. YOUNG; N. G. MARTIN (1978). «Model fitting approaches to the analysis of human behavior». *Heredity*, núm. 41, pàg. 249-320.
- ELDRIDGE, N. (1989). *Macroevolutionary dynamics*. Nova York: McGraw-Hill.
- ELTON, G. R. (1967). *The Practice of History*.
- FUTUYMA, D. J. (1986). *Evolutionary Biology*. 2nd. Sunderland, MA: Ed. Sinauer.
- HALLPIKE, C. R. (1986). *Principles of Social Evolution*. Oxford, Clarendon.
- HARRIS, M. (1979). *Cultural Materialism: The Struggle for a Science of Culture*. Nova York: Random House.

- HASSELL, M. P. (1978). *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems*. Princeton: Princeton University Press.
- HILL, K.; H. KAPLAN (1988). «Tradeoffs in male and female reproductive strategies among the Ache». *Human Reproductive Behavior: A Darwinian Perspective*. (L. Betzig and P. Turke, eds.) pàg. 277-306. Cambridge: Cambridge University Press.
- HIRSHLEIFER, D.; E. RASMUSSEN. «Cooperation in a repeated prisoners dilemma with ostracism». *Journal of Conflict Resolution*.
- HOLLAND, J. H. (1975). *Adaptation in Natural and Artificial Systems*. Ann Arbor, University of Michigan Press.
- HOLLAND, H. D. (1984). *The Chemical Evolution of the Atmosphere and Oceans*. Princeton: Princeton University Press.
- INGOLD, T. (1985). *Evolution and Social Life*. Cambridge: Cambridge University Press.
- INSKO, C. A.; R. GILMORE; S. DRENAN; A. LIPSITZ; D. MOEHLE; J. THIBAUT (1983). «Trade versus expropriation in open groups: A comparison of two types of social power». *Journal of Personality and Social Psychology*, núm. 44, pàg. 977-999.
- JACKSON, J. B. C. (1988). «Does ecology matter?». *Paleobiology*, núm. 14, pàg. 307-312.
- KARLIN, S.; M. W. FELDMAN (1970). «Linkage and selection: Two-locus symmetric viability model». *Theoretical Population Biology*, núm. 1, pàg. 39-71.
- KIRKPATRICK, S.; C. D. GELATT; M. P. VECCHI (1983). «Optimization by simulated annealing». *Science*, núm. 220, pàg. 671-680.
- LABOV, W. (1972). *Sociolinguistic Patterns*. Philadelphia: University of Pennsylvania Press.
- LANDE, R. (1979). «Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry». *Evolution*, núm. 33, pàg. 402-416.
- (1981). «Models of speciation by sexual selection on polygenic traits». *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, núm. 78, pàg. 3721-3725.
- (1986). The dynamics of peak shifts and the pattern of morphological evolution». *Paleobiology*, núm. 12, pàg. 343-354.
- LEVINTON, J. (1988). *Genetics, Paleontology, and Macroevolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- LOWE-McCONNELL, R. H. (1975). *Fish Communities in Tropical Freshwaters*. London: Longmann.
- LUMSDEN, C. J.; E. O. WILSON (1981). *Genes, Mind and Culture*. Cambridge: Harvard University Press.
- MAYNARD SMITH, J.; R. BURIAN; S. KAUFFMAN; P. ALBRECH; J. CAMPBELL; B. GOODWIN; R. LANDE; D. RAUP; L. WOLPERT (1985). «Developmental constraints and evolution». *Quarterly Review of Biology*, núm. 60, pàg. 265-287.
- MCNEILL, W. H. (1980). *The Human Condition: An Ecological and Historical View*. Princeton: Princeton University Press.
- NEWMAN, C. M.; J. E. COHEN; C. KIPNIS (1985). «Neodarwinian evolution implies punctuated equilibria». *Nature*, núm. 315, pàg. 400-401.
- PULLIAM, H. R.; C. DUNFORD (1980). *Programmed to Learn: An Essay on the Evolution of Culture*. Nova York: Columbia University Press.
- REED, C. A. (1977). «Origins of agriculture: discussion and some conclusions». *Origins of Agriculture*, (C. A. Reed ed.) Hague, Mouton.
- RICHESON, P. J.; R. BOYD (1989). «The role of evolved predispositions in cultural evolution: Or human sociobiology meets Pascal's Wager». *Ethology and Sociobiology*, núm. 10, pàg. 195-219.
- (1989). «A Darwinian theory for the evolution of symbolic cultural traits». *The Relevance of Culture*, (M. Freilich ed.), pp. 124-147, S. Hadley MA.
- ROGERS, A. R. (1989). «Does biology constrain culture?». *American Anthropologist*, núm. 90, pàg. 819-831.
- ROGERS, E. M. (1983). *The Diffusion of Innovations*. 3rd. Nova York, Ed. The Free Press.
- RUYLE, E. E. (1973). «Genetic and cultural pools: some suggestions for a unified theory of biocultural evolution». *Human Ecology*, núm. 1, pàg. 201-215.
- SLATKIN, M.; J. MAYNARD SMITH (1979). «Models of coevolution». *Quarterly Review of Biology*, núm. 54, pàg. 233-263.
- STEWART, J. H. (1955). *Theory of Culture Change: the methodology of multilinear evolution*. Urbana: University of Illinois Press.
- TRIGGER, B. (1978). *Time and Traditions*. Edinburg: Edinburgh University Press.
- VERMEIJ, G. J. (1987). *Evolution and Escalation: an ecological history of life*. Princeton: Princeton University Press.
- WILDE, D. J. (1978). *Globally Optimal Design*. Nova York: John Wiley & Sons.
- WENKE, R. (1980). *Patterns in Prehistory*. Oxford: Oxford University Press.
- WRIGHT, S. (1977). *The Evolution and Genetics of Populations*, Vol. 3. Experimental Results and Evolutionary Deductions. Chicago: University of Chicago Press.
- WESTOBY, M. (1989). «Australia's high lizard density: A new hypothesis». *Trends in Ecology and Evolution*, núm. 4, pàg. 38.