

# ¿Cómo la cultura moldea la evolución humana?

Una introducción a la teoría de la herencia dual de Robert Boyd y Peter Richerson

Sergio Morales Inga<sup>1</sup>

La evolución humana es un campo científico muy discutido. Diversas teorías hacen de su literatura muy diversa y compleja. Al reescribir la ciencia de la evolución humana, una de esas propuestas se ha sumado al debate: la *teoría de la herencia dual*, formulada por Robert Boyd y Peter Richerson. Para los antropólogos, biólogos y psicólogos que la desarrollan la cultura no es un elemento accesorio, sino fundamental para la evolución de nuestra especie. Se trata de una teoría científica que reconoce el impacto de la cultura en la evolución humana. ¿Qué evidencias la respaldan?

## La cultura en la ciencia evolucionista

En la ciencia evolucionista, el concepto de cultura posee una historia de altibajos. En *On the origin of species*, Darwin mencionó el término cultura, aunque en su definición originaria para referirse al cultivo de plantas. Más directo fue Wallace, quien señaló que las facultades de la psicología humana no fueron moldeadas por selección natural. Aunque Wallace (1864) mencionó dicho mecanismo, propuso que “el ser humano, por la mera capacidad de vestirse y fabricar armas y herramientas, ha quitado a la naturaleza ese poder de cambiar la forma y estructura externa que ella ejerce sobre todos los demás animales” (p. 163). Resaltando los límites de la selección natural (Wallace, 1869, 1871, 1889), la obra wallaciana planteó que las habilidades intelectuales y sociales del ser humano se habían vuelto su principal fuerza evolutiva (Wallace, 1867).

En *The descent of man*, Darwin reafirmó la tesis wallaciana y destacó aspectos culturales como la fabricación de herramientas, el lenguaje, la religiosidad, la moralidad o la sociabilidad. Esto generó un debate sobre la presencia de la cultura en la obra darwiniana. En dicho trabajo, además, Darwin (1871a) consideró al ser humano un “animal social” pues, aunque los “instintos sociales” todavía impulsan su conducta, “sus acciones están determinadas en gran medida por los deseos y juicios expresos de sus semejantes” (p. 86). No obstante, pese a lo señalado por los padres de la selección natural, la cultura no fue del todo aprehendida.

A inicios del siglo XX, las hipótesis genocéntricas de la síntesis moderna relegaron la cultura. Solo Dobzhansky (1972), uno de sus artífices, destacó su

valor al considerarla “el método de adaptación más potente que ha surgido en la historia evolutiva del mundo viviente” (p. 422). La sociobiología también rescató la importancia adaptativa de la cultura, aunque la entendió como una consecuencia de la evolución humana, no como su causa. Tomando esta perspectiva, la psicología evolucionista sobreestimó la selección natural y subestimó el impacto de la cultura (Henrich, 2016; Mesoudi, 2011; Richerson & Boyd, 2001).

Recién en los años 90, la cultura fue reconocida como una forma de herencia en la evolución humana. Mientras la otrora síntesis moderna impulsaba la primacía de la selección natural y la evolución genética, la *síntesis extendida* propone una reciprocidad causal organismo-entorno donde los organismos causan sus entornos y estos son causados por ellos (Laland et al., 2015). Si de evolución humana hablamos, la cultura juega un rol clave. Actualmente, la cultura es reconocida como un agente del origen de nuestra especie (Tomlinson, 2018; Van den Bergh, 2018).

## La antropología y el estudio (evolucionista) de la cultura

La antropología es una de las primeras ciencias que comprendió el peso de la cultura en la evolución humana. Mediante diversos estudios etnográficos, los antropólogos demostraron que lo que permitía a los grupos humanos adaptarse a sus entornos no era su genética, sino su cultura. A mediados del siglo XIX, las obras de Spencer, Frazer o Morgan destacaron la importancia de la cultura en la evolución de las sociedades. Junto a ellos, Tylor (1871) elaboró la primera definición científica de cultura: “ese todo complejo que incluye conocimiento, creencia, arte, moral, derecho, costumbre y cualquier otra capacidad y hábitos adquiridos por el ser humano como miembro de la sociedad” (p. 1). Esta concepción influyó el desarrollo de la antropología.

Pese a ser calificado de antievolucionista, Boas fue uno de los primeros en considerar la cultura como factor determinante de las diferencias poblacionales. Los trabajos de Kroeber, Lowie, Mead, Benedict, Linton, Herskovits, la culturología de White o la ecología cultural de Steward analizaron el rol adaptativo de la cultura. Aunque el funcionalismo de

<sup>1</sup>.

Radcliffe-Brown pareciera contrario al evolucionismo, su obra partió de principios spencerianos que reconocieron el carácter adaptativo de las estructuras sociales. Asimismo, para Malinowski, la función de la cultura era satisfacer las necesidades del ser humano, entre ellas, adaptarlo a su entorno.

Otro antropólogo que explicitó la influencia de la cultura fue Montagu (1960), quien afirmó que todo estudioso de la conducta humana debe admitir que “el ser humano [...] es una criatura influenciada más prominentemente por su historia cultural que por su historia biológica ancestral o individual” (p. 487). En sus obras, Montagu (1968, 1972) analizó la función adaptativa de la cultura, discutió su impacto en la sociabilidad, la personalidad y la inteligencia humanas, y sostuvo que las diferencias entre poblaciones no son genéticas, sino culturales. Desde marcos teóricos diferentes, Service, Harris, Chagnon, Irons, Eckhardt y Stringer también reconocieron la importancia de la cultura. Actualmente, no hay libro de antropología que no destaque ello.

### ¿Qué es la teoría de la herencia dual?

Considerando los estudios de Campbell, según los cuales el cambio cultural sigue la lógica de la selección natural, Richerson & Boyd (1978) señalaron que para predecir el fenotipo de un organismo basta conocer su genotipo y entorno; en cambio, para predecir el fenotipo de un organismo cultural (como el ser humano) aparte de su genotipo y entorno, es necesario considerar su *cultura-tipo*, es decir, “el mensaje cultural que el organismo heredó de otros individuos de la misma especie” (p. 128). Desde aquí, la *teoría de la herencia dual* (THD) postula que la evolución de la conducta humana resulta de la interacción de dos sistemas de herencia: la herencia genética, primera y común a todas las especies, y la herencia cultural, segunda y propia de la especie humana.

La THD se apoya sobre tres postulados. 1) La selección natural moldea el desarrollo de la herencia genética y la herencia cultural, siendo capaz de explicar cómo cambian las culturas. 2) Dado que los mecanismos de herencia genética y cultural son diferentes, la transmisión del genotipo y la cultura-tipo producen resultados diferentes. Finalmente, 3) al actuar sobre el genotipo, la selección natural aumenta la capacidad de crear cultura. Desde modelos matemáticos, la THD demuestra que “la esencia de la cultura es que constituye un segundo sistema de herencia suplementario” (Boyd & Richerson, 1980, p. 102). Este enunciado se apoya en la premisa antropológica de que buena parte de la conducta humana se adquiere culturalmente, no genéticamente.

Como ejemplo, Richerson & Boyd (1978) analizaron los sistemas de parentesco. Según la biología evolucionista, si un rasgo aumenta la aptitud de otros organismos pero disminuye la del organismo que lo porta, será seleccionado en contra (deseleccionado). Ningún rasgo puede exponer la sobrevivencia de su portador. No obstante, en el reino animal hay muchas conductas altruistas (como el cuidado de la

descendencia ajena o el engaño cooperativo) que aumentan la aptitud de otros organismos y disminuyen la del portador. Esta situación crea una paradoja porque un rasgo (conducta altruista) se mantiene pese a disminuir la aptitud de su portador. En su momento, la sociobiología propuso la *selección de parentesco* para resolver dicho acertijo.

Según Richerson & Boyd (1978), si aceptamos que la selección natural moldea la cultura, surge la misma paradoja para las conductas humanas: cualquier conducta que no aumente la aptitud cultural de un individuo debería deseleccionarse. No obstante, los seres humanos exponen muchas conductas altruistas. Según la THD, ello ocurre porque la conducta altruista está determinada por la cultura (normas de parentesco), no por la genética. La presencia de conductas que no aumentan la aptitud cultural del individuo no se explica por la selección natural actuando sobre la genética, sino sobre la cultura. Si la conducta humana estuviera genéticamente determinada, las conductas altruistas se explicarían por selección de parentesco (a mayor parentesco, mayor altruismo). No obstante, para Richerson & Boyd (1978), “tales predicciones están sistemáticamente equivocadas para el caso humano” (p. 148).

Para la THD, la evidencia antropológica revela que el altruismo humano es diverso al depender de los sistemas de parentesco (p. ej. si el sistema es patrilineal o matrilineal, el altruismo se dirigirá hacia ciertos parientes). Asimismo, muchos cambios en los sistemas de parentesco ocurrieron en pocas generaciones, por lo que no pueden ser resultado de la evolución genética. Al respecto, Richerson & Boyd (1978) plantearon como hipótesis que “ciertos patrones de cálculo de parentesco son ejemplos de rasgos en los que la cultura-tipo codifica la conducta en desacuerdo con el óptimo genético y que el fenotipo actual realizado puede estar en el óptimo cultural más que en el genético” (p. 149). Se trata de un altruismo moldeado culturalmente que podemos explicar si reconocemos la cultura como un segundo sistema de herencia –la tesis de la THD.

En *Culture and the evolutionary process*, Boyd y Richerson (1985) consolidaron una teoría darwiniana sobre la evolución de organismos culturales. Para esta teoría, cultura refiere a “la transmisión de una generación a la siguiente, vía enseñanza e imitación, de conocimiento, valores y otros factores que influyen la conducta” (Boyd & Richerson, 1985, p. 2). Mediante modelos matemáticos, la THD identifica las condiciones por las que la selección natural favorece las formas actuales de transmisión cultural. Su finalidad es comprender cómo la transmisión cultural entre individuos interactúa con las fuerzas del entorno hasta convertirse en los patrones culturales que caracterizan a las poblaciones.

### *Cultura, transmisión y aprendizaje*

Según Boyd & Richerson (1985), mientras *entorno* refiere a los procesos que afectan a una población pero son externos a ella (factores ecológicos, climáticos o geográficos), *cultura* remite a los rasgos de

una población, es decir, son internos a ella. Esto hace de la cultura un fenómeno poblacional. Este pensamiento poblacional permite determinar la influencia de la cultura en la conducta de una población, siendo “la clave para construir un relato causal de la evolución cultural” (Richerson & Boyd, 2005, p. 6). Con respecto a su origen, la THD sugiere que la cultura surgió como una adaptación a los cambios del Pleistoceno (Richerson & Boyd, 2000). La idea de que los seres humanos somos “masivamente culturales” (Richerson, 2017, p. 89) es un pilar de su teoría.

Refiriendo a los modelos matemáticos de Cavalli-Sforza y Feldman, la THD analiza las múltiples formas de transmisión cultural. En sus primeros trabajos, Boyd & Richerson (1976, 1980) definieron la transmisión cultural como la herencia de fenotipos vía imitación o aprendizaje, y la concibieron como un proceso análogo a la transmisión genética. En ello consiste la idea de una herencia dual. Para la THD, la transmisión cultural es clave pues “para comprender por qué la gente se comporta de la forma que lo hace en un entorno particular, debemos conocer la naturaleza de las habilidades, creencias, actitudes y valores que han adquirido de otros mediante herencia cultural” (Boyd & Richerson, 1994, p. 74).

Por admitir la relevancia de la transmisión cultural, la THD se apartó de la sociobiología y su concepción estrecha de cultura que no apreció su influencia en la evolución humana (Boyd & Richerson, 1980; Richerson & Boyd, 2001). Aquí la noción de aprendizaje adquiere importancia. Para Boyd y Richerson (1985), la herencia cultural es un “atajo” al aprendizaje individual. A diferencia de otras especies, el ser humano no aprende desde cero todo lo necesario para sobrevivir, sino una versión condensada (herencia cultural). Precisamente, la hipótesis del nicho cultural sugiere que nuestra adaptabilidad no es producto de nuestra inteligencia superior, sino de nuestra capacidad de aprender la información (herencia cultural) necesaria para sobrevivir (Boyd et al., 2011).

Según Henrich (2016), hay tres tipos de aprendizaje: individual (interactuar con el entorno), social (imitar conductas ajenas) y cultural, un tipo de aprendizaje social que requiere de modelos definidos por criterios de edad, sexo, etnicidad, prestigio o éxito. Estos modelos hacen que los seres humanos no aprendan de cualquiera, sino de individuos exitosos o prestigiosos. Aunque muchas especies exhiben formas complejas de imitación, los mecanismos psicológicos que permiten el aprendizaje cultural son únicos de nuestra especie (Henrich & McElreath, 2007; Tomasello et al., 1993). Al guiarse por criterios culturales, el aprendizaje cultural es socialmente diverso (Mesoudi et al., 2014), siendo lo que nos vuelve una especie cultural (Chudek et al., 2016).

### Normas, rituales y cooperación

Mientras la sociobiología apeló al altruismo recíproco y la selección de parentesco para explicar por qué diversas especies formaban grupos cooperativos, la THD postuló que tales mecanismos

eran insuficientes para el caso humano pues, mientras muchas especies cooperan entre parientes genéticos, el ser humano coopera entre poblaciones sin vínculo genético, formando ciudades, naciones o imperios (Boyd & Richerson, 1992, 2002, 2006). Esta cooperación a gran escala solo puede explicarse si aceptamos, como hace la THD, que las normas son elementos de la herencia cultural, transmisibles culturalmente y posibles de selección (Boyd & Richerson, 1985, 1994).

Si nuestra conducta fuera moldeada por selección natural, seríamos egoístas racionales y no podríamos explicar por qué cooperamos con otras poblaciones. En cambio, nuestra gran sociabilidad podría explicarse si aceptamos que las normas moldean nuestra conducta (Boyd et al., 2003; Boyd & Richerson, 1992, 2002; Fehr & Fischbacher, 2004; Gavrillets, 2020; Henrich, 2006; Henrich et al., 2004). Desde esta perspectiva, lo que explica nuestra intensa cooperación no es la selección natural de genes altruistas, sino la influencia de las normas en nuestra conducta (Apicella & Silk, 2019; Baum et al., 2012; Ensminger & Henrich, 2014; Fehr & Schurtenberger, 2018; Henrich & Henrich, 2007).

Otro mecanismo capaz de generar cooperación son los rituales. Apoyándose en evidencia antropológica, Boyd & Richerson (1985) señalaron que uno de los objetivos de la THD es analizar la función de los símbolos en la evolución humana. Asimismo, contra las hipótesis sociobiológicas basadas en la noción de aptitud inclusiva, aquella teoría sostiene que determinadas conductas rituales no son siempre adaptativas, ya que muchas de ellas arriesgan la integridad individual. Para la THD, los individuos realizan conductas rituales porque buscan aumentar su prestigio. Dicho mecanismo se llama transmisión cultural por sesgo indirecto (Boyd & Richerson, 1985).

Los estudios sobre ritualidad permiten comprender un fenómeno mayor: la religión. Considerando la influencia de la transmisión cultural, la THD estudia cómo ciertos grupos religiosos se encuentran mejor adaptados para expandirse (Ferretti & Adornetti, 2023; Gervais et al., 2011). Algunos mecanismos de evolución cultural de las religiones son la generación de conductas prosociales o *prosocialidad religiosa* (McNamara & Henrich, 2018; Norenzayan et al., 2016) o el diseño de complejos sistemas morales mediante la figura de grandes dioses (Lior, 2023; Norenzayan, 2013, 2014). Tanto las normas como los rituales y las religiones fomentan la cooperación humana.

Al permitirnos un éxito evolutivo sin precedentes, la THD postula que la cooperación es la clave de nuestra evolución (Henrich, 2016). El mecanismo responsable es la transmisión cultural por sesgo dependiente de la frecuencia, que explica cómo las conductas cooperativas en un grupo se vuelven más frecuentes (Boyd & Richerson, 1985). Desde aquí, Richerson & Boyd (1998) criticaron las hipótesis sociobiológicas y afirmaron que “la complejidad social humana se basa en principios muy diferentes de la ultrasocialidad de otras especies” (p. 71).

En efecto, mientras la mayoría de especies coopera entre parientes genéticos, los seres humanos cooperamos entre diversas poblaciones sin vínculo biológico. Por ello, la *hipótesis de los instintos sociales tribales* sugiere que la cooperación humana es única en su tipo (Richerson et al., 2003). Al estar moldeada por la cultura, la THD postula que la cooperación humana no es producto de la evolución genética, sino de la evolución cultural. Esta perspectiva muestra aplicaciones en campos como economía (Henrich et al., 2004), comportamiento organizacional (Cordes et al., 2008; Richerson et al., 2006) y política (Muthukrishna, 2020; Muthukrishna et al., 2017).

### Evolución cultural, ¿culturas animales? y cultura acumulativa

Aunque científicos, como Lewontin o Pinker, afirmen que la cultura no evoluciona, la THD defiende que la evolución cultural es análoga a la evolución genética. Esto sin desconocer sus profundas diferencias. Si bien ambos procesos pueden ocurrir por mutación, deriva o selección, la evolución cultural no es azarosa sino intencional (Mesoudi, 2011) y posee dinámicas propias, como la variación guiada con subclases como el sesgo directo, el sesgo dependiente de la frecuencia o el sesgo basado en modelos (Newson et al., 2007). Por ello, la THD las reconoce como dos sistemas diferentes (Mesoudi, 2007).

La pregunta por el carácter evolutivo de la cultura también influye en el estudio de las *culturas animales* (Laland & Galef, 2009). Al respecto, Boyd & Richerson (1985) postularon la hipótesis de la información costosa, para la cual el aprendizaje social emerge como un recurso clave cuando la información que un individuo necesita para sobrevivir es costosa de aprender (Henrich & McElreath, 2007). Dicha hipótesis no solo analiza el origen de la cultura, sino que además permite determinar si las formas de aprendizaje en determinadas especies son de carácter cultural.

Destacando que la herencia cultural resulta de cambios acumulativos de generaciones pasadas, Boyd & Richerson (1994) afirmaron que “porque la cultura es un sistema de herencia, el proceso evolutivo humano es diferente del de otros animales no-culturales” (p. 86). Aquí el criterio de demarcación no es la presencia del aprendizaje social, sino su carácter acumulativo: mientras el aprendizaje social en animales no se acumula, el aprendizaje social en humanos es acumulativo, por tanto, adaptativo (Henrich & McElreath, 2003; Tomasello et al., 1993). Por ello, la THD plantea que solo los seres humanos poseen cultura (Boyd & Richerson, 1995a).

La singularidad de la cultura humana se apoya en que las capacidades psicológicas necesarias para su creación solo están presentes en el ser humano (Boyd et al., 2011). Es decir, solo el ser humano posee una psicología apta para acumular cultura (Henrich & McElreath, 2003). Asimismo, las sociedades humanas poseen rasgos que permiten acumular cultura (el efecto *trinquete*) y diferenciarse de las culturas animales (Kempe et al., 2014; Mesoudi, 2011; Tennie et al., 2009). Para la THD, dicho efecto es el umbral que funda la

cultura acumulativa y explica nuestro éxito ecológico (Henrich, 2016).

Analizando la ciencia y la tecnología, la THD explora cómo la cultura acumulativa modifica las presiones de la selección natural y dirige la evolución genética de nuestra especie. Para Boyd et al. (2013), “la evolución cultural de la tecnología humana es similar a la evolución genética de artefactos adaptativos complejos en otras especies, como los nidos de aves y los nidos de termitas” (p. 120). Desde aquí, la THD explora tópicos como tratamientos médicos (Tanaka et al., 2009), complejidad tecnológica (Kline & Boyd, 2010), cambio tecnológico (Shennan, 2013), método científico (McCauley, 2013), innovación (Muthukrishna & Henrich, 2016), pseudociencia (Blancke et al., 2017), invención (Perry et al., 2021) y hasta prácticas adivinatorias (Hong & Henrich, 2021).

### De la selección natural a la selección de grupo cultural

La selección natural es el mecanismo principal, pero no único, de la evolución biológica. En el caso humano, dicho enunciado cobra mayor sentido. Por destacar la importancia de la cultura, la THD le otorga a la selección natural un rol secundario en la explicación de la conducta humana. Desde este enfoque, la THD sostiene que la selección natural no moldea conductas específicas, como la religiosidad o la competencia económica (como lo planteó la sociobiología), sino la capacidad de aprender tales conductas. En este modelo, la cultura adquiere relevancia ya no solo como mecanismo adaptativo (herencia cultural), sino especialmente como fuerza selectiva.

La llamada *selección cultural* implica que la fuerza que selecciona los rasgos que adaptarán al individuo o población a su entorno no es el entorno, sino la cultura. Esta noción, explorada en los trabajos de Montagu, Murdock, Dobzhansky o Cavalli-Sforza y Feldman, se basa en la hipótesis de que la herencia cultural alteró el impacto de la selección natural en la evolución humana. Aunque en principio las tesis darwinianas concibieron al organismo como un ente pasivo sometido a las fuerzas del entorno, diversos estudios recientes postulan que los organismos son agentes de su propia evolución (Laland & O'Brien, 2011). El caso más ejemplar es el ser humano.

Considerando tal evidencia, la THD defiende el carácter selectivo de la cultura al afirmar que “la cultura actúa como un entorno selectivo al que nuestros genes, en el largo plazo, se adaptarán” (Richerson & Boyd, 2001, p. 166). El impacto de la selección cultural sobre la selección natural se manifiesta en la génesis de las diferencias poblacionales, las cuales son culturales, no genéticas (Newson et al., 2007; Whitehead et al., 2002). Esto implica que la cultura dirija nuestra evolución genética (Henrich, 2016; Newson et al., 2007), siendo causa de la evolución humana (Richerson & Boyd, 2005).

Sobre esta base, la THD defiende un mecanismo más específico: la *selección de grupo cultural* (SGC). Aunque la selección de grupo fue y es muy discutida, forma parte de la teoría. Asimismo, la selección

multinivel –la idea de que la selección opera en distintos niveles– es parte de la síntesis extendida. Al respecto, la THD defiende el carácter multinivel de la evolución porque postula que la selección ocurre en niveles individual, parental y grupal (Richerson & Boyd, 2005). En efecto, al generar el cambio en grupos, comunidades, ciudades o naciones, la evolución cultural posee un carácter multinivel (Richerson, 2017). Admitiendo la influencia de la cultura, la THD introdujo la SGC, una versión antropológica de la selección de grupo.

La SGC explica cómo la cultura moldea la evolución de las poblaciones humanas para comprender cómo mantienen sus diferencias pese a sus constantes intercambios. Considerando la selección de grupo y la transmisión cultural, Boyd y Richerson (1982, 1985) postularon que la SGC aumenta la frecuencia de conductas cooperativas en un grupo, lo que permite su sobrevivencia frente a otros grupos menos cooperativos. Aquí, la competencia es clave, pues la SGC se vuelve relevante cuando hay grupos (políticos, económicos o religiosos) compitiendo. Por ello, la THD plantea que la SGC es esencial para explicar la evolución de la cooperación humana (Richerson et al., 2016).

Así como la selección natural deja rastros de diseño adaptativo (adaptaciones) en los organismos, la SGC deja muestras de diseño funcional en los grupos –p. ej. dialectos, sistemas de normas o religiones (Richerson et al., 2016). De hecho, las instituciones se consideran rasgos de nivel grupal por su capacidad de moldear la conducta de las poblaciones humanas (Richerson et al., 2016). Desde esta perspectiva, la cooperación humana no sería una adaptación genética moldeada por selección natural, sino una adaptación cultural moldeada por SGC (Boyd & Richerson, 2006; Francois et al., 2018; Henrich, 2004; Henrich & Henrich, 2006; Richerson et al., 2016).

Una de las aplicaciones más relevantes de la SGC está en el origen del lenguaje. Lejos de las hipótesis innatista de Chomsky y adaptacionista de Pinker, estudios que refieren a la THD sugieren que el lenguaje es moldeado por el cerebro, no al revés (Christiansen & Chater, 2008). Al transmitirse por generaciones, los lenguajes deben adaptarse al aprendizaje humano, un proceso esencialmente cultural (Chater & Christiansen, 2010). Asimismo, por fomentar la cooperación, el lenguaje constituye un motor de la evolución cultural (Richerson et al., 2003; Richerson & Boyd, 1999, 2010). Actualmente, la tesis de la evolución cultural del lenguaje está bien reconocida (Everett, 2012; Richerson & Boyd, 2010; Sterelny, 2016; Tamariz & Kirby, 2016).

### Coevolución gen-cultura y adaptaciones culturales

Aunque Dawkins, Cavalli-Sforza y Feldman, Lumsden y Wilson, Durham o Tooby y Cosmides hayan reconocido la interacción entre genética y cultura, la THD se distingue por ser realmente coevolutiva –es decir, por demostrar matemáticamente no solo que la genética moldea la cultura, sino además que la cultura

moldea la genética. En principio, la THD empleó el concepto de coevolución para explicar la diversidad de poblaciones humanas (Boyd & Richerson, 1981; Richerson & Boyd, 1984). En su obra central, Boyd & Richerson (1985) demostraron que las conductas socialmente aprendidas forman un pozo de rasgos culturales que coevoluciona con el pozo de rasgos genéticos. Hoy, la idea de coevolución gen-cultura se haya establecida como un rasgo fundamental de la evolución humana (Henrich, 2016; Richerson, 2017).

Como todo concepto revolucionario, la coevolución es muy discutida. Curiosamente, el debate al respecto no tiene que ver con si los genes evolucionan, sino con si la cultura puede hacerlo. Por ejemplo, para la psicología evolucionista la cultura no evoluciona en términos darwinianos. A fines de los 90, Buss (1999) sostuvo que “la cultura no es un agente causal autónomo en competencia con la biología por el poder explicativo” (p. 407). Veinte años después, Buss (2019) reiteró dicha idea con las mismas palabras. No obstante, las evidencias presentadas por la THD demuestran sin mayor duda que el cambio cultural obedece los principios de la selección natural.

Una vez que estas útiles habilidades y prácticas comenzaron a acumularse y mejorar a lo largo de generaciones, la selección natural tuvo que favorecer a los individuos que eran mejores aprendices culturales, que podían aprovechar y utilizar de manera más eficaz el cuerpo cada vez mayor de información adaptativa disponible. Los productos recién producidos de esta evolución cultural, como el fuego, la cocina, las herramientas de corte, la ropa, los lenguajes gestuales simples, las lanzas y los contenedores de agua, se convirtieron en las fuentes de las principales presiones selectivas que moldearon genéticamente nuestras mentes y cuerpos. Esta interacción entre cultura y genes, o lo que llamaré coevolución gen-cultura, condujo a nuestra especie por un camino evolutivo novedoso que no se observa en otras partes de la naturaleza, haciéndonos muy diferentes de otras especies –un nuevo tipo de animal. (Henrich, 2016, p. 3)

Aunque la idea de que la cultura es el principal mecanismo adaptativo humano es bien conocida, la THD le da mayor importancia al postular la existencia de adaptaciones culturales. Incluso si determinados rasgos tienen una base genética/biológica (como la tolerancia a la lactosa), estos no resultan de la selección natural, sino de la cultura. Así, la THD postula que las instituciones sociales y la tecnología son adaptaciones culturales porque evolucionan culturalmente, no genéticamente (Henrich & McElreath, 2007). Hoy, la existencia de tales mecanismos se respalda en sólida evidencia etnográfica y forma las bases de la THD (Boyd, 2018; Boyd et al., 2011; Boyd & Richerson, 1981, 1983, 1995; Henrich & Henrich, 2010; Richerson, 2017; Richerson & Boyd, 2000).

Por otro lado, la THD también analiza cómo la cultura moldea *maladaptaciones*, es decir, conductas que no incrementan la aptitud ni el éxito reproductivo. De hecho, reconocer el carácter maladaptativo de ciertas conductas es un aspecto clave de la THD (Chudek et al., 2016; Mesoudi, 2011; Richerson, 2017; Richerson & Boyd, 2005). A diferencia de la hipótesis del *gran error*, que ve tales conductas como errores genéticos, la THD sugiere que “gran parte de la maladaptación humana es un subproducto inevitable de la adaptación cultural acumulativa” (Richerson & Boyd, 2005, p. 150). Esto significa que las conductas maladaptativas también son consecuencia de la cultura.

La inclusión de la cultura hace que la THD rivalice con propuestas adaptacionistas como la psicología evolucionista: mientras esta afirma que la selección natural moldea las adaptaciones psicológicas (módulos) que generan la conducta, la THD demuestra cómo cultura moldea las adaptaciones y maladaptaciones que forman la conducta. Mientras primera defiende la existencia de múltiples mecanismos de dominio específico, la THD destaca la capacidad de crear cultura como un mecanismo de dominio general. Desde esta perspectiva, la THD estudia cómo la cultura moldea la psicología humana (Henrich, 2016, 2020; Laland, 2017; Richerson & Boyd, 2005; Tomasello, 1999, 2006).

Asimismo, la THD objeta que nuestra mente siga adaptada al Pleistoceno (tesis de la psicología evolucionista), pues los seres humanos hemos sido más exitosos durante el Holoceno (Henrich, 2016; Richerson & Boyd, 2005). La aplicación de la THD al estudio de la mente –llamada psicología evolucionista cultural– concibe la psicología como una ciencia histórica (Atari & Henrich, 2022; Muthukrishna et al., 2021) y formula hipótesis sobre el cerebro (Muthukrishna et al., 2018) y la inteligencia (Herrmann et al., 2007), mientras discrepa con la genética conductual (Uchiyama et al., 2021).

### ¿Biología o cultura?

Reconocer la coevolución gen-cultura permite que la THD postule que la cultura no solo es causa de nuestra conducta, sino también causa de nuestra evolución (Henrich, 2016; Richerson, 2017; Richerson & Boyd, 2001, 2005). Como tal, la cultura no es solo un conjunto de tradiciones, sino el “codirector de la evolución humana” (Laland, 2017, p. 209). Desde esta perspectiva, Henrich (2016) sostuvo que lejos de los viejos modelos unilineales donde los genes determinan la psicología y la conducta [Figura 1], la THD sugiere que estas son moldeadas por la coevolución entre genes y cultura [Figura 2].

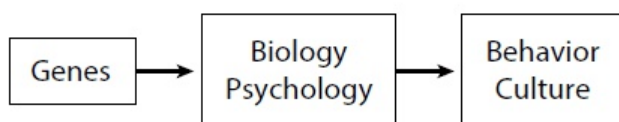


Figura 1. Viejos modelos evolucionistas (Henrich, 2016).



Figura 2. Modelo evolucionista actual. Elaboración propia.

En este nuevo modelo los genes no determinan la biología y la psicología ni estas causan la conducta y la cultura, sino que los genes y la cultura coevolucionan y moldean nuestra biología, conducta y psicología. Es un sutil reordenamiento de términos donde la biología (otrora matriz de todo lo humano) se divorcia de lo genético y es resultado de presiones culturales. Lo que antes fue causa, ahora es consecuencia. Desde aquí, Henrich (2016) afirmó que “la fuerza central que impulsa la evolución genética humana durante cientos de miles de años, o más, ha sido la evolución cultural” (p. 316).

En este esquema, la cultura toma el lugar de los genes como principal agente explicativo de la evolución de la conducta humana. Así, la THD provee un marco que vincula ciencias biológicas y sociales (Richerson, 1977) y rechaza las tesis de *todo es genética* o *todo es cultura* al demostrar que las conductas aprendidas vía transmisión cultural horizontal pueden imitar con fidelidad cualquier influencia genética (Boyd & Richerson, 1981). Como tales, los modelos de la THD proponen “un entrelazamiento de genes y cultura en procesos recíprocos de causa-y-efecto que no son bien captados por la tradicional dicotomía *nature-nurture*” (Richerson & Boyd, 1992, p. 43).

No obstante, aunque defienda una postura coevolucionista, la THD reconoce la primacía de la cultura al postular una “coevolución gen-cultura liderada culturalmente” (Richerson et al., 2016). Por favorecer las condiciones que permiten a la selección natural moldear genes prosociales (Boyd & Richerson, 2010; Henrich, 2004; Henrich & Henrich, 2006; Richerson & Boyd, 1998), la THD concibe la cultura como “el principal impulsor de la evolución genética de nuestra especie” (Henrich, 2016, p. 57). Por ello, la THD reconoce al ser humano como una *especie cultural* (Boyd, 2018; Chudek et al., 2016; Henrich, 2016; Mesoudi, 2011). Sí, somos animales, pero animales culturales.

### Hacia una teoría general de la conducta humana

Para Boyd & Silk (2018), desarrollar una teoría evolucionista no implica afirmar que la conducta está genéticamente determinada, sino reconocer que “el aprendizaje y la cultura juegan roles cruciales en la conducta humana”. Gracias a sus modelos e hipótesis, la THD conforma una teoría general que enfatiza en la cultura, analiza procesos históricos, explica conductas maladaptativas, se apoya en evidencia etnográfica y experimental, considera la diversidad poblacional, integra los dominios genético y cultural, desarrolla modelos matemáticos, posee carácter predictivo, muestra gran aplicabilidad, es interdisciplinaria y consolida una teoría sintética.

Considerando que sus hipótesis han generado una revolución dentro del campo que invita a reescribir la teoría darwiniana clásica, la THD también desarrolla un enfoque propio sobre la evolución humana donde la cultura es fundamental (Boyd & Silk, 2018; Newson & Richerson, 2021). Y es que estudiar nuestra conducta sin considerar aquel todo complejo genera grandes limitaciones. Para Henrich (2016), “tratar de comprender la evolución de la anatomía, fisiología y psicología humanas sin considerar la coevolución gen-cultura sería como estudiar la evolución de los peces sin considerar el hecho de que estos viven y evolucionan bajo el agua” (p. 317).

## Referencias bibliográficas

- Apicella, C., & Silk, J. (2019). The evolution of human cooperation. *Current Biology*, 29, R425-R473.
- Atari, M., & Henrich, J. (2022). *Historical psychology*. <https://psyarxiv.com/m8b9g/>
- Baum, W., Paciotti, B., Richerson, P., Lubell, M., & McElreath, R. (2012). Cooperation due to cultural norms, not individual reputation. *Behavioural Processes*, 91(1), 90-93.
- Blancke, S., Boudry, M., & Pigliucci, M. (2017). Why do irrational beliefs mimic science? The cultural evolution of pseudoscience. *Theoria*, 83(1), 78-97.
- Boyd, R. (2018). *A different kind of animal: How culture transformed our species*. Princeton University Press.
- Boyd, R., Gintis, H., Bowles, S., & Richerson, P. (2003). The evolution of altruistic punishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(6), 3531-3535.
- Boyd, R., Richerson, P., & Henrich, J. (2011). The cultural niche: Why social learning is essential for human adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 10918-10925.
- Boyd, R., Richerson, P., & Henrich, J. (2013). The cultural evolution of technology. En P. Richerson & M. Christiansen (Eds.), *Cultural evolution* (pp. 119-142). MIT Press.
- Boyd, R., & Richerson, P. (1976). A simple dual inheritance model of the conflict between social and biological evolution. *Zygon*, 11(3), 254-262.
- Boyd, R., & Richerson, P. (1980). Sociobiology, culture and economic theory. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 1(2), 97-121.
- Boyd, R., & Richerson, P. (1981). Culture, biology and the evolution of variation between human groups. En M. Collins, I. Wainer, & T. Bremner (Eds.), *Science and the question of human equality* (pp. 99-152). AAAS.
- Boyd, R., & Richerson, P. (1982). Cultural transmission and the evolution of cooperative behavior. *Human Ecology*, 10(3), 325-351.
- Boyd, R., & Richerson, P. (1983). Why culture is adaptive? *Quarterly Review of Biology*, 58(2), 209-214.
- Boyd, R., & Richerson, P. (1985). *Culture and the evolutionary process*. University of Chicago Press.
- Boyd, R., & Richerson, P. (1992). Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups. *Ethology and Sociobiology*, 13(3), 171-195.
- Boyd, R., & Richerson, P. (1994). The evolution of norms: An anthropological view. *Journal of Institutional and Theoretical Economics*, 150(1), 72-87.
- Boyd, R., & Richerson, P. (1995). Why culture is common, but cultural evolution is rare. *Proceedings of the British Academy*, 88, 77-93.
- Boyd, R., & Richerson, P. (2002). Group beneficial norms can spread rapidly in a structured population. *Journal of Theoretical Biology*, 215(3), 287-296.
- Boyd, R., & Richerson, P. (2006). Solving the puzzle of human cooperation. En S. Levinson & P. Jaisson (Eds.), *Evolution and culture* (pp. 105-132). MIT Press.
- Boyd, R., & Richerson, P. (2010). Transmission coupling mechanisms: Cultural group selection. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365(1559), 3787-3795.
- Boyd, R., Richerson, P., & Henrich, J. (2011). The cultural niche: Why social learning is essential for human adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 10918-10925.
- Boyd, R., & Silk, J. (2018). *How humans evolved*. Norton & Company.
- Buss, D. (1999). *Evolutionary psychology*. Allyn Bacon.
- Buss, D. (2019). *Evolutionary psychology*. Routledge.
- Chater, N., & Christiansen, M. (2010). Language evolution as cultural evolution: How language is shaped by the brain. *WIREs Cognitive Science*, 1, 623-628.
- Chudek, M., Muthukrishna, M., & Henrich, J. (2016). Cultural evolution. En D. Buss (Ed.), *The handbook of evolutionary psychology*, Volume 2 Integrations (pp. 749-769). Wiley.
- Christiansen, M., & Chater, N. (2008). Language as shaped by the brain. *Behavioral and Brain Sciences*, 31, 489-558.
- Cordes, C., Richerson, P., McElreath, R., & Strimling, P. (2008). A naturalistic approach to the theory of the firm: The role of cooperation and cultural evolution. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 68, 125-139.
- Dobzhansky, T. (1972). Genetics and the diversity of behavior. *American Psychologist*, 27(6), 523-530.
- Ensminger, J., & Henrich, J. (Eds.). (2014). *Experimenting with social norms: Fairness and punishment in cross-cultural perspective*. Russell Sage Foundation.

- Everett, D. (2012). *Language: The cultural tool*. Pantheon Books.
- Fehr, E., & Fischbacher, U. (2004). Social norms and human cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(4), 185-190.
- Fehr, E., & Schurtenberger, I. (2018). Normative foundations of human cooperation. *Nature Human Behaviour*, 2, 458-468.
- Ferretti, F., & Adornetti, I. (2023). Dual inheritance theory. En Y. Lior & J. Lane (Eds.), *Routledge handbook of evolutionary approaches to religion* (pp. 243-260). Routledge.
- Francois, P., Fujiwara, T., & van Ypersele, T. (2018). The origins of human prosociality: Cultural group selection in the workplace and the laboratory. *Science Advances*, 4(9), eaat2201.
- Gavrilets, S. (2020). The dynamics of injunctive social norms. *Evolutionary Human Sciences*, 2, e60.
- Gervais, W., Willard, A., Norenzayan, A., & Henrich, J. (2011). The cultural transmission of faith: Why innate intuitions are necessary, but insufficient, to explain religious belief. *Religion*, 41(3), 389-410.
- Henrich, J. (2004). Cultural group selection, coevolutionary processes and large-scale cooperation. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 53(2), 3-35.
- Henrich, J. (2006). Cooperation, punishment, and the evolution of human institutions. *Science*, 312(5770), 60-61.
- Henrich, J. (2016). *The secret of our success: How culture is driving human evolution, domesticating our species, and making us smarter*. Princeton University Press.
- Henrich, J. (2020). *The WEIRDest people in the world*. Farrar, Straus & Giroux.
- Henrich, J., Boyd, R., Bowles, S., Camerer, C., Fehr, E., & Gintis, H. (Eds.). (2004). *Foundations of human sociality*. Oxford University Press.
- Henrich, J., & Henrich, N. (2006). Culture, evolution and the puzzle of human cooperation. *Cognitive Systems Research*, 7, 220-245.
- Henrich, J., & Henrich, N. (2010). The evolution of cultural adaptations: Fijian food taboos protect against dangerous marine toxins. *Proceedings of the Royal Society B*, 277(1701), 3715-3724.
- Henrich, J., & McElreath, R. (2003). The evolution of cultural evolution. *Evolutionary Anthropology*, 12(3), 123-135.
- Henrich, J., & McElreath, R. (2007). *Dual-inheritance theory: The evolution of human cultural capacities and cultural evolution*. En R. Dunbar & L. Barrett (Eds.), *Oxford handbook of evolutionary psychology* (pp. 555-570). Oxford University Press.
- Henrich, N., & Henrich, J. (2007). *Why humans cooperate: A cultural and evolutionary explanation*. Oxford University Press.
- Herrmann, E., Call, J., Hernandez-Lloreda, M., Hare, B., & Tomasello, M. (2007). Humans have evolved specialized skills of social cognition: The cultural intelligence hypothesis. *Science*, 317(5843), 1360-1366.
- Hong, Z., & Henrich, J. (2021). The cultural evolution of epistemic practices: The case of divination. *Human Nature*, 32, 622-651.
- Kempe, M., Lycett, S., & Mesoudi, A. (2014). From cultural traditions to cumulative culture: Parameterizing the differences between human and nonhuman culture. *Journal of Theoretical Biology*, 359, 29-36.
- Kline, M., & Boyd, R. (2010). Population size predicts technological complexity in Oceania. *Proceedings of the Royal Society B*, 277(1693), 2559-2564.
- Laland, K. (2017). *Darwin's unfinished symphony: How culture made the human mind*. Princeton University Press.
- Laland, K., Uller, T., Feldman, M., Sterelny, K., Müller, G., Moczek, A., Jablonka, E., & Odling-Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis: Its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B*, 282(1813), 20151019.
- Laland, K., & Galef, B. (Eds.). (2009). *The question of animal culture*. Harvard University Press.
- Laland, K., & O'Brien, M. (2011). Cultural niche construction: An introduction. *Biological Theory*, 6, 191-202.
- Lior, Y. (2023). Big gods theory. En Y. Lior & J. Lane (Eds.), *Routledge handbook of evolutionary approaches to religion* (pp. 298-316). Routledge.
- McCauley, R. (2013). Scientific method as cultural innovation. En P. Richerson & M. Christiansen (Eds.), *Cultural evolution* (pp. 175-190). MIT Press.
- McNamara, R., & Henrich, J. (2018). Jesus vs. the ancestors: How specific religious beliefs shape prosociality on Yasawa Island, Fiji. *Religion, Brain & Behavior*, 8(2), 185-204.
- Mesoudi, A. (2007). Biological and cultural evolution: Similar but different. *Biological Theory*, 2(2), 119-123.
- Mesoudi, A. (2011). *Cultural evolution*. University of Chicago Press.
- Mesoudi, A., Chang, L., Murray, K., & Lu, H. (2014). Higher frequency of social learning in China than in the West shows cultural variation in the dynamics of cultural evolution. *Proceedings of the Royal Society B*, 282(1798), 20142209.
- Montagu, A. (1960). *An introduction to physical anthropology*. Charles C. Thomas.
- Montagu, A. (Ed.). (1968). *Culture: Man's adaptive dimension*. Oxford University Press.
- Montagu, A. (Ed.). (1972). *Culture and the evolution of man*. Oxford University Press.
- Muthukrishna, M. (2020). Cultural evolutionary public policy. *Nature Human Behaviour*, 4, 12-13.
- Muthukrishna, M., Doebeli, M., Chudek, M., & Henrich, J. (2018). The cultural brain hypothesis: How culture drives brain expansion, sociality, and life history. *PLoS Computational Biology*, 14(11), e1006504.
- Muthukrishna, M., Francois, P., Pourahmadi, S., & Henrich, J. (2017). Corrupting cooperation and how anti-corruption strategies may backfire. *Nature Human Behaviour*, 1(7), art.0138.
- Muthukrishna, M., Henrich, J., & Slingerland, E. (2021). Psychology as a historical science. *Annual Review of Psychology*, 72, 27.1-27.33.
- Muthukrishna, M., & Henrich, J. (2016). Innovation in the collective brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371(1690), art.20150192.



- Newson, L., Richerson, P., & Boyd, R. (2007). Cultural evolution and the shaping of cultural diversity. En S. Kitayama & D. Cohen (Eds.), *Handbook of cultural psychology* (pp. 454-476). Guilford Press.
- Newson, L., & Richerson, P. (2021). *A story of us: A new look at human evolution*. Oxford University Press.
- Norenzayan, A. (2013). *Big gods: How religion transformed cooperation and conflict*. Princeton University Press.
- Norenzayan, A. (2014). Does religion make people moral? *Behaviour*, 151(2-3), 365-384.
- Norenzayan, A., Shariff, A., Gervais, W., Willard, A., McNamara, R., Slingerland, E., & Henrich, J. (2016). The cultural evolution of prosocial religions. *Behavioral and Brain Sciences*, 39, e1.
- Perry, S., Carter, A., Smolla, M., Akçay, E., Nöbel, S., Foster, J., & Healy, S. (2021). Not by transmission alone: The role of invention in cultural evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 376, 20200049.
- Richerson, P. (1977). Ecology and human ecology: A comparison of theories in the biological and social sciences. *American Ethnologist*, 4(1), 1-26.
- Richerson, P. (2017). Cultural evolution and gene-culture coevolution. *Evolutionary Studies in Imaginative Culture*, 1(1), 89-92.
- Richerson, P., Baldini, R., Bell, A., Demps, K., Frost, K., Hillis, V., Mathew, S., Newton, E., Naar, N., Newson, L., Ross, C., Smaldino, P., Waring, T., & Zefferman, M. (2016). Cultural group selection plays an essential role in explaining human cooperation: A sketch of the evidence. *Behavioral and Brain Sciences*, 39, e30.
- Richerson, P., Boyd, R., & Henrich, J. (2003). Cultural evolution of human cooperation. En P. Hammerstein (Ed.), *Genetic and cultural evolution of cooperation* (pp. 357-388). MIT Press.
- Richerson, P., Collins, D., & Genet, R. (2006). Why managers need an evolutionary theory of organizations. *Strategic Organization*, 4(2), 201-211.
- Richerson, P., & Boyd, R. (1978). A dual inheritance model of the human evolutionary process I: Basic postulates and simple model. *Journal of Social and Biological Structures*, 1(2), 127-154.
- Richerson, P., & Boyd, R. (1984). Natural selection and culture. *BioScience*, 34(7), 430-434.
- Richerson, P., & Boyd, R. (1992). *Darwinian models of culture: Toward replacing the nature/nurture dichotomy*. *World Futures*, 34, 43-57.
- Richerson, P., & Boyd, R. (1998). The evolution of human ultra-sociality. En I. Eibl-Eibesfeldt & F. K. Salter (Eds.), *Indoctrinability, warfare and ideology: Evolutionary perspectives* (pp. 71-95). Berghahn Books.
- Richerson, P., & Boyd, R. (1999). Complex societies: The evolutionary origins of a crude superorganism. *Human Nature*, 10(3), 253-289.
- Richerson, P., & Boyd, R. (2000). Built for speed: Pleistocene climate variation and the origin of human culture. En F. Tonneau & N. Thompson (Eds.), *Perspectives in ethology. Volume 13: Evolution, culture, and behavior* (pp. 1-45). Springer.
- Richerson, P., & Boyd, R. (2001). Culture is part of human biology. Why the superorganic concept serves the human sciences badly. En S. Maasen & M. Winterhager (Eds.), *Science studies* (pp. 147-177). Transcript.
- Richerson, P., & Boyd, R. (2005). *Not by genes alone: How culture transformed human evolution*. University of Chicago Press.
- Richerson, P., & Boyd, R. (2010). Why possibly language evolved. *Biolinguistics*, 4(2-3), 289-306.
- Shennan, S. (2013). Long-term trajectories of technological change. En P. Richerson & M. Christiansen (Eds.), *Cultural evolution* (pp. 143-155). MIT Press.
- Sterelny, K. (2016). Cumulative cultural evolution and the origins of language. *Biological Theory*, 11, 173-186.
- Tamariz, M., & Kirby, S. (2016). The cultural evolution of language. *Current Opinion in Psychology*, 8, 37-43.
- Tanaka, M., Kendal, J., & Laland, K. (2009). From traditional medicine to witchcraft: Why medical treatments are not always efficacious. *PLOS One*, 4(4), e5192.
- Tennie, C., Call, J., & Tomasello, M. (2009). Ratcheting up the ratchet: On the evolution of cumulative culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364(1528), 2405-2415.
- Tomasello, M. (1999). *The cultural origins of human cognition*. Harvard University Press.
- Tomasello, M. (2006). Uniquely human cognition is a product of human culture. En S. Levinson & P. Jaisson (Eds.), *Evolution and culture* (pp. 203-217). MIT Press.
- Tomasello, M., Kruger, A., & Ratner, H. (1993). Cultural learning. *Behavioral and Brain Sciences*, 16(3), 495-511.
- Tomlinson, G. (2018). *Culture and the course of human evolution*. University of Chicago Press.
- Tylor, E. (1871). *Primitive culture*. Vol. I. John Murray.
- Uchiyama, R., Spicer, R., & Muthukrishna, M. (2021). The cultural evolution of genetic heritability. *Behavioral and Brain Sciences*, 45, e15.
- Van den Bergh, J. (2018). *Human evolution beyond biology and culture*. Cambridge University Press.
- Wallace, A. (1858). On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London*, 3, 53-62.
- Wallace, A. (1864). The origin of human races and the antiquity of man deduced from the theory of "natural selection". *Journal of the Anthropological Society of London*, 2, 157-187.
- Wallace, A. (1867). On natural selection applied to anthropology. *Anthropological Review*, 5(16), 103-105.
- Wallace, A. (1869). Sir Charles Lyell on geological climates and the origin of species [Reseña de Principles of geology (décima edición) y Elements of geology (sexta edición) de Sir Charles Lyell. *Quarterly Review*, 126, 359-394.
- Wallace, A. (1871). The limits of natural selection as applied to man. En *Contributions to the theory of natural selection* (pp. 332-372). Macmillan.
- Wallace, A. (1889). *Darwinism*. Macmillan.
- Whitehead, H., Richerson, P., & Boyd, R. (2002). Cultural selection and genetic diversity in humans. *Selection*, 3, 115-125.