

# **CONCEPTOS DE LA BIOLOGÍA EVOLUTIVA PARA LAS CIENCIAS SOCIALES Y LAS HUMANIDADES**

---



Jorge Galindo y Maximiliano Martínez  
(Compiladores)



# Índice

## A

<b>Altruismo</b> .....	<b>3</b>
<b>Argumentos socavadores evolucionistas de la moral</b>	
Alejandro Mosqueda .....	12

## B

<b>Balance y perspectiva de futuro</b> .....	<b>18</b>
--	-----------

## C

<b>Causación descendente</b>	
José Ferreir y Jon Umerez .....	32
<b>Cognición corporeizada</b>	
Ximena González .....	42
<b>Competencia</b> .....	<b>52</b>
<b>COMPLEJIDAD</b>	
álvaro Moreno.....	59
<b>Cooperación</b> .....	<b>70</b>

## D

<b>Determinismo biológico</b>	
Antonio Diéguez .....	78

## E

<b>Ecosystem</b>	
Felipe Lima, Nei Nunes Neto .....	88
<b>El fenómeno de la canalización</b> .....	<b>21</b>
<b>Enactivismo</b> .....	<b>100</b>
<b>ESPECIACIÓN</b>	
José Luis Velázquez .....	117
<b>Eugenesia</b>	
Juan Manuel Rodríguez Caso .....	137
<b>Evolución</b>	
Andrés Moya .....	145
<b>Evolución cultural</b> .....	<b>152</b>
Paulo C Abrantes .....	152

## F

<b>Fitness / Aptitud</b>	
--------------------------	--

Santiago Ginnobili, Ariel Roffé.....	174
--------------------------------------	-----

## FUNCIÓN

Gustavo Caponi .....	187
----------------------	-----

## H

### Heterocronía

Federico Brown .....	195
----------------------	-----

### HOMOLOGÍA

Claudia Lorena García .....	207
-----------------------------	-----

## J

<b>Jerarquías taxonómicas y jerarquías de niveles de organización</b> .....	<b>232</b>
---	------------

## L

### La teoría de juegos evolucionistas

Bernando Bolaños .....	522
------------------------	-----

### Ley

Pablo Lorenzano .....	242
-----------------------	-----

### LINAJE

Gustavo Caponi .....	251
----------------------	-----

## M

### Mecanismo

Siobhan Guerrero .....	259
------------------------	-----

### Microevolución y macroevolución

Luis Eguiarte, Luis Felipe Eguiarte Souza, Valeria Souza .....	268
--	-----

## N

<b>Nicho ecológico</b> .....	<b>305</b>
------------------------------	------------

<b>Normatividad</b> .....	<b>318</b>
---------------------------	------------

## O

### Organismo

Maurizio Esposito .....	327
-------------------------	-----

## P

### Plasticidad fenotípica

Alma Piñeyro, Daniela Sosa .....355

### Pleistoceno de la mente

Jonatan Campos, Paola Hernández .....366

### Primates .....384

### Psicología Evolutiva

Gustavo Leal Toledo .....405

## R

### REDUCCIONISMO EN BIOLOGÍA

Sergio F. Martínez .....416

## S

### SELECCIÓN DE GRUPO

Irma Catherine Bernal Castro .....425

### SIMBIOSIS

Julie Peretó ..... 451

### Sistema Complejo

José Ferraira, Jon Umerez..... 461

### SOCIOBIOLOGÍA

Julio Muñoz Rubio ..... 469

### Sustainability

Felipe Lima, Nei Nunes Neto ..... 479

## T

### TELEOLOGÍA

Erica Torrens..... 490

### Teoría de la Mente

Fermín C Fulda..... 500

### Teoría de los Sistemas de Desarrollo

Vivette García ..... 509

## V

Variación ..... 530

## *Altruismo*

### *Introducción*

El concepto de altruismo y su contrario – egoísmo – se predica en biología tanto de rasgos morfológicos como de conductas, y ocasionalmente de los individuos que portan esos rasgos. Por extensión, podría predicarse de los genes que codifican los rasgos, como en “gen egoísta”. Nadie habla, en cambio, de genes altruistas. El interés de la biología en el altruismo proviene de su aparente carácter paradójico: la selección natural promueve la existencia de rasgos que aumentan el éxito reproductivo de sus portadores, pero el altruismo parece disminuir ese éxito. ¿Cómo puede entonces existir por selección natural? La existencia de rasgos o conductas altruistas es controversial y depende de cómo se entienda el concepto. En este artículo describo los hitos principales en su historia y defiendo que los rasgos o conductas altruistas sólo pueden evolucionar cuando se dirigen predominantemente a otros altruistas. El altruismo hacia los parientes cercanos es el caso más común: se presenta principalmente en los progenitores respecto de sus descendientes o entre los descendientes de un mismo progenitor o pareja de progenitores.

### *Historia*

Darwin nunca utilizó el término altruismo, pero en el caso de los humanos y de los insectos eusociales – hormigas y algunas especies de abejas – habló de

“sacrificio” para referirse al gesto de perder la vida en defensa del propio grupo (Darwin 1871). En los humanos es necesario distinguir entre el altruismo biológico y el psicológico (sección siguiente). En esta sección nos referimos sólo al altruismo biológico.

Wynne-Edwards sostuvo que un organismo individual puede evolucionar rasgos biológicamente altruistas por efecto de la competencia entre grupos. Por ejemplo, los individuos pueden evolucionar un mecanismo hormonal para limitar su camada (el número de crías en un solo alumbramiento) cuando perciben que la densidad poblacional es alta y presagia una inminente escasez de alimentos. Este rasgo beneficia al grupo que ocupa su mismo hábitat, pues los grupos en donde ese rasgo predomina sobreviven a la escasez, mientras que los grupos sin individuos altruistas depredan su entorno y se extinguen (esto supone que los grupos están aislados unos de otros; no puede haber “flujo genético” entre ellos). La existencia del rasgo se explica, según Wynne-Edwards, por el beneficio que aporta al grupo, aunque perjudique reproductivamente al individuo. George Williams y John Maynard Smith sostuvieron que esa interpretación es equivocada. Esos rasgos se seleccionan por el beneficio al individuo en especies con cuidado parental: ningún organismo que tiene que cuidar a sus crías puede alimentar una camada grande en tiempos de escasez. La limitación está en su propio interés, pues los progenitores que no limitan su propia reproducción se exponen a perder todas sus crías.

Sin embargo, la re-interpretación egoísta, que funciona bien respecto de la limitación de la camada, no resulta plausible con otras conductas. Una de ellas es

el auto-sacrificio de las abejas obreras que pierden la vida al picar a los predadores que atacan la colmena. Hamilton (1964) sostuvo que ese sacrificio altruista puede explicarse por el parentesco: los genes que co-determinan esa conducta tienen una alta probabilidad de estar presentes en los individuos beneficiados por ella, pues en este caso se trata de parientes cercanos. La conducta altruista ayuda a la propagación de las copias de esos mismos genes en los parientes beneficiados según una sencilla ecuación: el número de parientes beneficiados multiplicado por su coeficiente de parentesco con el altruista deber ser mayor al número de copias perdidas de esos mismos genes cuando el altruista muere. En el caso de las abejas que se auto-sacrifican, se pierde sólo una copia del gen, pues las obreras no dejan descendencia. Es cierto que ocasionalmente ponen huevos sin fecundar que se desarrollarían en individuos machos, pero esos huevos son usualmente destruidos por sus mismas hermanas, que ejercen así una función policiva en favor de los hijos machos de la reina madre. El gen, entendido como tipo, i.e., como el mismo en cada una de sus copias, ayuda a su propia propagación al programar al individuo a sacrificarse por sus parientes fértiles, en este caso la reina madre. A través de los descendientes de la reina el gen del altruismo se sigue propagando.

### *Análisis*

El concepto de altruismo biológico se debe distinguir del concepto de altruismo psicológico. Ambos se pueden predicar de conductas, pero sólo el primero se

puede predicar también de rasgos morfológicos. El altruismo biológico se caracteriza por sus efectos: aumenta el éxito reproductivo de terceros a un costo para el éxito reproductivo del portador del rasgo o conducta altruista. El altruismo biológico no asume ni connota nada respecto de los mecanismos subyacentes a la conducta; en especial, no implica que el organismo sea capaz de tener estados mentales con contenido proposicional, por ejemplo, deseos o intenciones. El altruismo psicológico, en cambio, se caracteriza por la naturaleza de las intenciones que causan la conducta: la intención debe estar dirigida al bienestar material o psicológico de otra persona, y ese bienestar debe quererse como fin, no como mero medio para el propio bienestar. En suma, se habla de altruismo psicológico cuando un organismo tiene la intención de beneficiar a otro individuo y esa intención no está subordinada a una intención egoísta del agente buscando su propio bienestar.

En la sección anterior vimos que la reducción de la camada reproductiva, si bien a primera vista parece biológicamente altruista por disminuir el éxito reproductivo del portador, se puede leer como un rasgo biológicamente egoísta al permitir un cuidado más efectivo de sus crías. Tomemos otro ejemplo: las llamadas de alerta en las aves. Un grupo de aves de distintas especies forrajea en un claro del bosque. Un individuo avista un ave de rapiña a punto de detectar al grupo y lanza una llamada de alerta. El grupo se eleva de inmediato en desbandada, buscando refugio en los árboles. La interpretación inicial de los etólogos decía que el ave emisora de la alerta llama la atención sobre sí y se expone más al peligro que los

otros miembros del grupo, siendo por tanto altruista. Alternativamente, Charnov y Krebs (1975) argumentaron que el ave emisora provoca la desbandada y se ubica estratégicamente, poniendo al grupo receptor de la alerta entre ella y el ave de presa. En esta interpretación, la llamada de alerta es un rasgo que manipula a los receptores y da al emisor un beneficio mayor.

Sin embargo, rasgos como la (casi total) esterilidad o el ataque suicida en los insectos eusociales no dejan campo a esas interpretaciones. Para entender su evolución por selección natural es imprescindible recurrir al parentesco del altruista con los individuos por los que se sacrifica. El gen que co-determina el rasgo se beneficia a sí mismo en cuanto tipo: el gen individual desaparece con el individuo altruista que da su vida, pero sus copias idénticas siguen vivas en otros individuos gracias a su sacrificio. El gen – como tipo– es entonces egoísta. Sin embargo, parece imposible negar que el individuo es genuinamente altruista en sentido biológico, pues realmente se sacrifica en el ataque suicida o renuncia a su propia reproducción en la esterilidad. Este individuo disminuye su éxito reproductivo y aumenta el éxito reproductivo de otros individuos.

Se puede argumentar, sin embargo, que predicar “altruismo” de las abejas en estos casos es un asunto de perspectiva. En todo rasgo altruista deben cumplirse dos condiciones. Ilustrémoslas nuevamente con el sacrificio de las abejas obreras al picar a los agresores. Esta conducta no promovería el éxito del gen que codifica el comportamiento suicida de sus portadores si no fuese porque: 1. los

beneficiados son parientes cercanos y portan el mismo gen con alta probabilidad; y 2. los beneficiados son muchos y aunque en las abejas solo una cuenta – la abeja reina –, ella deja miles o cientos de miles de descendientes y cualquiera de las larvas hembras puede convertirse en futura reina.

Siendo esto así, si enfocamos la atención no en el altruista individual que muere, sino en el individuo altruista como tipo, ya no es tan claro que el individuo altruista (el tipo) disminuya su éxito reproductivo por ser altruista. Otra forma de decirlo es que el individuo altruista promedio es más exitoso que el individuo egoísta promedio (Fletcher and Doebeli 2009). El sacrificio de algunas pocas abejas obreras puede salvar a su reina, además de a miles de otras obreras que la ayudan en su reproducción. Sólo unas pocas se sacrifican, y no están predeterminados de antemano, pues en la colmena todas las hembras tienen el gen para el sacrificio y sólo las circunstancias impredecibles (quiénes están más cerca del agresor) deciden quién o quiénes de los que portan ese gen terminan sacrificándose (Rosas 2010). Además, entre las hembras que se salvan en estado larvario, cualquiera puede ser una futura reina (todas tienen la dotación genética para serlo. La dieta que les proporcionen decide quien será). En resumen, no todo individuo que tiene el gen del altruismo termina sacrificándose; y cualquiera de las hembras en estado larvario salvadas por el sacrificio puede ser una futura reina. Así las cosas, cuando se cumplen las dos condiciones formuladas arriba, el individuo altruista, en promedio, no pierde por su altruismo.

Este razonamiento, sin embargo, no se presenta para cuestionar la legitimidad de predicar el término “altruismo” (biológico) de los organismos individuales que pierden su vida defendiendo a su grupo (familiar). El propósito del razonamiento anterior es quitarle el aire de paradoja al altruismo como rasgo que los organismos biológicos pueden tener por efecto de la selección natural. Así como la paradoja no existe respecto del gen, entendido como tipo y como idéntico en cada una de sus copias, tampoco existe en relación con el individuo altruista, entendido como tipo y definido por su rasgo o conducta altruista.

Un argumento similar puede aplicarse con más razón al concepto “altruismo recíproco”, inventado por Trivers (1971) para calificar a un tipo de altruismo que puede presentarse entre no-parientes, e incluso entre organismos de especies distintas (aunque este último fenómeno es distinto y se vino a llamar mutualismo). Trivers también quería evitar el aire de paradoja y dijo que su modelo pretendía “quitarle el altruismo al altruismo” para hacerlo compatible con la selección natural. El altruismo recíproco es un fenómeno raro en el mundo animal, debido a que el altruista recíproco está expuesto a la explotación (está en un dilema de prisioneros con su contraparte). Necesita portar rasgos complementarios que aseguren su asociación con otros altruistas. Trivers creyó inicialmente que el fenómeno que pretendía destapar con su concepto podía ser frecuente, pero las investigaciones de interacciones sociales que plausiblemente caería bajo el fenómeno sugieren que los rasgos complementarios que impedirían la explotación de los altruistas requieren de capacidades cognitivas que sólo se presentan en algunas especies como la humana. Entre ellas, Trivers mencionó la capacidad de detectar si los

actos de ayuda son manifestaciones de genuina generosidad y desinterés, o si más bien obedecen a un espíritu calculador y egoísta. Si esos rasgos complementarios están conjugados con el altruismo, el altruista asegura que sus gestos altruistas sean correspondidos con gestos equivalentes y sólo así es un altruista recíproco. La selección natural es la que se encarga de realizar ese acoplamiento de rasgos, y es así como ella “le quita el altruismo al altruismo”. Sin embargo, es importante notar que esta frase aplica solo para el altruismo biológico. El altruista recíproco, acompañado de los rasgos complementarios, no pierde aptitud biológica por ser altruista. Pero es importante señalar que Trivers defendió en 1971 que las emociones morales que evolucionan para controlar la conducta propia de un altruista recíproco deben contener, psicológicamente hablando, motivaciones genuinamente altruistas o generosas, para poder seguir confiablemente el patrón de conducta esperado por otros altruistas recíprocos.

Si llamamos altruismo recíproco a la conjunción de la conducta que beneficia a la contraparte con los rasgos que aumentan la probabilidad de asociarse con contrapartes que reciprocen el beneficio, el altruista recíproco aumenta su aptitud en virtud de que interactúa con los de su mismo tipo. Del mismo modo que en el caso del altruismo por parentesco, lo que garantiza su éxito evolucionario es la asociación con los de su mismo tipo. En el caso del altruismo recíproco, se da inicio a la evolución de una capacidad cognitiva para detectar en otros organismos una disposición a intercambiar beneficios con otros altruistas. El intercambio de beneficios se denomina cooperación. El altruismo recíproco dio origen a un extenso programa de investigación conocido como la evolución de la cooperación.

## *Referencias*

- Charnov, E.L. and John R. Krebs. (1975). The Evolution of Alarm Calls: Altruism or Manipulation? *The American Naturalist* 109: 107-112.
- Darwin, C. (1877/1989) . *The Descent of Man, and Selection in Relation to sex* . 2nd ed. New York: New York University Press.
- Fletcher, J.A. and M. Doebeli. (2009). A simple and general explanation for the evolution of altruism. *Proceedings of the Royal Society. Series B. Biological Sciences* 276: 13–19.
- Hamilton, W.D. (1964a). The genetical evolution of social behavior I. *J. Theor. Biol.* 7: 1–16.
- Hamilton, W.D. (1964b). The genetical evolution of social behavior II. *J. Theor. Biol.* 7: 17–51.
- Maynard Smith, J. (1964). Group selection and kin selection. *Nature* 201: 1145 1147.
- Rosas, A. (2010). Beyond Inclusive Fitness? On a Simple and General Explanation for the Evolution of Altruism. *Philos Theor Biol* 2:e104
- Trivers, R. (1971). The Evolution of Reciprocal Altruism. *Q. Revue of Biology*, 46, 35–57.
- Williams, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Wynne-Edwards, V.C. (1962). *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*. Oliver and Boyd, Edinburgh.

### *Argumentos socavadores evolucionistas de la moral*

Alejandro Mosqueda

Algunas teorías evolutivas sostienen que la selección natural influyó de manera importante en la configuración de nuestra tendencia a producir creencias morales y consideran que la cognición moral es una adaptación. ¿Qué implicaciones puede tener esto para la metaética? Autores como Sharon Street (2006) y Richard Joyce (2006) han elaborado argumentos socavadores evolucionistas para intentar mostrar que nuestros antecedentes evolutivos proporcionan bases para socavar al realismo moral.

El realismo moral es una postura metaética que sostiene que nuestros juicios morales son verdaderos o falsos en virtud de hechos morales que cualquier agente moral puede conocer. Esto implica que lo que hace que nuestros juicios morales sean verdaderos o falsos es independiente de nuestras creencias, deseos, intereses y emociones. Si esta postura metaética no quiere ir en contra de la ciencia natural, entonces parece que tiene que explicar cómo se relaciona la implicación epistémica mencionada con la tesis científica de que las fuerzas evolutivas han jugado un tremendo rol en la determinación del contenido de nuestros juicios morales. Frente a este reto el realismo moral puede afirmar que no hay una relación, pero esto lo llevaría al implausible resultado escéptico de que muchos de nuestros juicios morales están desorientados debido a la presión distorsionada de las fuerzas evolutivas. La otra opción para el realista es afirmar que sí hay una relación que consiste en que la selección natural favoreció a los ancestros que fueron capaces de captar verdades independientes. Pero esta

explicación es inaceptable sobre bases científicas ya que hay una mejor explicación. Entonces, al ser incapaz de dar una explicación satisfactoria a tal relación, el realismo moral es socavado.

No hay un acuerdo general acerca de la estructura de los argumentos socavadores evolucionistas pero la mayoría de las reconstrucciones contemporáneas se guían por el argumento que desarrolló Sharon Street en “*A Darwinian Dilemma for Realist Theories of Value*” (2006). Una manera de reconstruir el argumento es la siguiente:

1. *Realismo*: las verdades morales son independientes de nuestros estados mentales.
2. *Evolución*: la selección natural ha influido en el contenido de nuestras creencias morales.
3. Si el realista quiere ser compatible con la ciencia, tiene el reto de explicar la relación entre (1) y (2).
4. *Dilema*: (a) no hay ninguna relación entre (1) y (2); (b) sí hay relación entre (1) y (2): la selección natural favoreció a los ancestros que captaron verdades morales.
5. (a) nos lleva a un escepticismo moral.
6. (b) es una explicación inaceptable sobre bases científicas.
7. Por lo tanto, el realismo moral no puede dar una explicación satisfactoria de la relación entre (1) y (2), luego el realismo moral es socavado.

La premisa (1) es una implicación del realismo moral. Dado que la verdad o falsedad de los juicios morales no depende de los deseos, creencias, intereses o

emociones de algún individuo o de algún grupo, entonces la verdad o falsedad es independiente. Esto no implica que no exista ninguna relación entre los sujetos y lo que hace que nuestros juicios morales sean verdaderos o falsos. La independencia sólo consiste en que el que un juicio moral sea verdadero o falso no depende de lo que un sujeto o un grupo crea, desee, etc. La segunda premisa se respalda en la biología evolutiva que considera que la moral evolucionó desde nuestros ancestros como una adaptación que incrementó la *fitness* (supervivencia y reproducción) de aquellos que la poseyeron. En este sentido, la selección natural ha jugado un papel determinante en el contenido de nuestros juicios morales. La premisa (3) plantea el reto que tiene el realismo moral si no quiere ser incompatible con la ciencia natural. Tal reto consiste en explicar la relación entre las verdades independientes y la influencia evolutiva en nuestros juicios morales.

El reto planteado en (3) genera un dilema para el realismo moral. El realista moral tiene que negar o aceptar que existe una relación entre (1) y (2). Si el realista niega que hay una relación entonces tendría que aceptar que la evolución nos ha empujado a adoptar justo los juicios morales que concuerdan con las verdades independientes. Pero esto sería un asunto de suerte. Sería un milagro que los juicios morales que la selección natural promovió sean justo los juicios morales que el realismo moral considera como verdaderos. El segundo cuerno del dilema consiste en aceptar que sí hay una relación y puede mostrarse a partir de una explicación de rastreo: la selección natural nos hizo rastrear aquellos hechos que satisfacen las condiciones de verdad de nuestros juicios morales. Los

individuos que captaron tales hechos y elaboraron juicios en concordancia con ellos, tuvieron una *fitness* superior que aquellos que no lo hicieron.

Esta explicación de rastreo es una explicación científica porque ofrece una hipótesis acerca de cómo el curso de la selección natural procede y que explica la amplia presencia de ciertos juicios morales más bien que otros en los humanos. Al ser una explicación científica, está sujeta a la competencia con otras teorías bajo estándares científicos. En esta competencia, la explicación de rastreo es superada por una explicación alternativa llamada explicación del enlace adaptativo: la tendencia a adoptar ciertos juicios morales contribuyó al *fitness* porque nuestros ancestros forjaron enlaces adaptativos entre sus circunstancias del entorno y respuestas apropiadas a ellas, haciéndolos actuar, sentir y creer de formas que resultaron ventajosas. Esta explicación es superior a la explicación de rastreo en tres aspectos: parsimonia, claridad y poder explicativo.

La explicación del rastreo es menos parsimoniosa que la explicación del enlace adaptativo porque hay un elemento extra en su explicación, a saber, las verdades morales independientes. La explicación del rastreo postula verdades morales independientes respaldadas en hechos morales para explicar por qué es adaptativo hacer ciertos juicios. En cambio, la explicación del enlace adaptativo explica la ventaja adaptativa de tales juicios sin necesidad de postular verdades independientes. Por parsimonia, es preferible la explicación del enlace adaptativo porque su explicación es más simple y no multiplica la ontología del mundo ya que no postula hechas morales.

En relación con el criterio de claridad, en el argumento socavador se sostiene que la explicación de rastreo se vuelve más oscura tras un examen más cercano. La única explicación que la explicación de rastreo puede dar acerca de por qué ciertos juicios morales promovieron la *fitness* es que tales juicios son verdaderos. Pero esta respuesta es insatisfactoria para la siguiente pregunta: ¿exactamente porqué promueve la *fitness* de un organismo captar las verdades morales independientes? Por el contrario, la explicación del enlace adaptativo sostiene que hacemos tales juicios simplemente porque fueron adaptativos, no porque sean verdaderos.

Por último, se argumenta que la explicación del enlace adaptativo tiene mayor poder explicativo que la explicación de rastreo. La explicación del enlace adaptativo explica por qué tendemos a hacer juicios que hoy en día consideraríamos claramente como falsos, por ejemplo, el juicio de que debemos ayudar más a gente de nuestro grupo y menos a gente que no pertenece a nuestro grupo: fue adaptativo para nuestros ancestros cooperar con individuos cercanos y tener recelo de los no cercanos. La explicación del enlace adaptativo también explica por qué de todos los juicios morales posibles, tenemos los que tenemos: nuestros juicios morales son aquellos que resultaron apropiados para las circunstancias de nuestros ancestros. La explicación de rastreo, por el contrario, no explica estos asuntos.

Lo anterior muestra que el realismo moral está en problemas: o tiene que negar la relación entre (1) y (2) y terminar en un escepticismo, o tiene que adoptar una explicación que es científicamente inferior a la explicación no realista del

enlace adaptativo. De esta manera se busca socavar al realismo moral a partir de un argumento basado en tesis evolucionistas.

#### Bibliografía:

Coop, D. (2008). Darwinian skepticism about moral realism. *Philosophical Issues*, 18(1), 186-206.

Joyce, R. (2006). *The evolution of morality*. Oxford: Oxford University Press.

Street, Sh. (2006). A Darwinian Dilemma for realist theories of value. *Philosophical Studies*, 127(1), 109-166).

### *Balance y perspectiva de futuro*

El estudio acerca de los sistemas complejos de las últimas décadas deja como balance una serie de aportaciones que son de utilidad para las más diversas disciplinas y que podemos clasificar en dos grandes bloques: metodológico y epistemológico (Umerez, 2005).

En lo que respecta al bloque metodológico, el estudio de los sistemas complejos se ha beneficiado del aumento de la propia capacidad de cálculo y de la aparición de nuevas herramientas computacionales a la vez que, retroactivamente, ha favorecido su hallazgo y desarrollo. Muy en particular, nos referimos a la utilización de la **simulación** en tanto que forma de explorar los comportamientos posibles de sistemas complejos de toda índole haciendo que “corran” (*run*) en entornos y situaciones virtuales que reproducen las variables y factores del ámbito natural con la posibilidad de variar y probar un gran número de valores de esas variables. Es una forma muy potente de simular posibles comportamientos de sistemas complejos que pueden complementar los acercamientos más convencionales a través de la experimentación o el cálculo de resultados a partir de las condiciones iniciales y las leyes; sobre todo en aquellos ámbitos, por supuesto, en los que tales métodos no se pueden aplicar.

En lo que se refiere al bloque epistemológico, el trabajo realizado en la investigación acerca de los sistemas complejos ha propiciado a su vez la elaboración de nuevos conceptos o, más bien, la recuperación y desarrollo de herramientas conceptuales preexistentes pero algo olvidadas o con elaboraciones

deficientes. Se trata por ejemplo del desarrollo y aplicación específica de conceptos o ideas como los de emergencia, sistemicidad, (auto)organización, interdisciplinariedad, causalidad en un sentido más plural, etc., o de la modulación de su significado (desvinculación entre determinismo y predictibilidad, p.e.) o también de su generalización a otros ámbitos más allá de los usuales (adaptación, autonomía, auto-organización, función, control, información, ...).

Estas contribuciones no ocultan algunas limitaciones y cuestionamientos que no son fáciles de solventar. Hay así tres cuestiones relacionadas que aparecen repetidamente en la literatura acerca de los sistemas complejos, tanto en las aproximaciones críticas como en las propias reflexiones de quienes se identifican con los diversos enfoques que abordan el estudio de los sistemas complejos en tanto que tales o de algunas de sus manifestaciones más representativas. Nos estamos refiriendo a la imputación de subjetividad en la determinación de lo complejo, la ausencia de una medida común de cuantificación y la falta de una teoría unificada (Mitchell, 2009; Umerez, 2005).

## Referencias.

Mitchell, M. (2009) *Complexity. A Guided Tour*. Oxford: Oxford University Press.

Simon, H. A. (1962) "The Architecture of Complexity". *Proceedings of the American Philosophical Society*, **106**: 467-482 [Reimpreso en H.A. Simon (1969) *The Sciences of the Artificial*, pp. 193-229].

Umerez, J. (2005) Impacto de la idea de complejidad en la ciencia. Una aproximación desde la filosofía de la ciencia. *Inguruak. Revista vasca de sociología y ciencia política* 42: 11-33.

Waldrop, M.M. (1992) *Complexity. The Emerging Science at the Edge of Order and Chaos*. New York: Simon & Schuster.

Weaver, W. (1948) Science and Complexity. *American Scientist*, **36(4)**: 536-544

## Canalización

### Introducción

La idea de la canalización durante el desarrollo embrionario surge de una pregunta básica: ¿cómo es posible que cada especie pueda dar lugar, a partir de una única célula, el cigoto, a millones de células organizadas, de tal manera que siempre generen las estructuras de dicha especie y no de otra? A primera vista, la respuesta a esta pregunta parece estar relacionada únicamente con el genoma; es decir, con el hecho de que cada especie tiene un genoma característico que gobierna las pautas temporales de división y diferenciación celular que termina por formar al organismo adulto. De hecho, hasta el último cuarto del siglo XX, se pensaba que cada especie tenía genes distintos y específicos para cada función y para desarrollar cada detalle del embrión, propio de su especie. Con el descubrimiento de los genes *hox*, sin embargo, se comenzó a comprender que todos los organismos comparten variantes de los mismos genes del desarrollo. El conjunto de estos genes configuran lo que se ha venido en llamar la “caja de herramienta de los genes del desarrollo”. Hoy en día sabemos que dicha caja de herramientas está formada por más de media docena de familias de genes, incluidos los genes *hox*; todas ellas están implicadas, de manera no exclusiva, tanto en los estadios tempranos como en los más avanzados de la morfogénesis del embrión (Carroll, 2005). También sabemos que estas familias de genes están implicadas en procesos genéricos de desarrollo, propios de las características físico-químicas de las células y de las membranas celulares, abocadas a la formación de estructuras tales como glomérulos, invaginaciones, bastones o

agujeros de una manera dinámica (DPMs o módulos dinámicos de formación del patrón; Newman y Bhat, 2009). Por tanto, esta conservación y transmisión de la información no sólo ocurre dentro del genoma, sino que también ocurre en los tipos de estructuras que van surgiendo en el embrión a lo largo del desarrollo embrionario. La repetición de estas estructuras ocurre hasta tal punto que en los primeros estadios de desarrollo, todos los embriones pasan por estadios muy similares, lo cual se ha interpretado, históricamente, de diversas maneras. Así, aunque ulteriormente la presencia de genes específicos permite que el cigoto de un fétido no termine formando un cánido adulto, la respuesta a la pregunta enunciada no es tan sencilla. El fenómeno de la canalización justamente incide sobre esta problemática, enunciando que el desarrollo de los organismos es estable frente a las perturbaciones del medio y que es, justamente, esta estabilidad, la responsable del fenómeno de fidelidad en el proceso de desarrollo. Antes de analizar la naturaleza y los mecanismos biológicos de la canalización haremos un pequeño recorrido histórico para ganar un poco de perspectiva.

### **Prolegómenos históricos**

La observación y la descripción sistemática del desarrollo de los organismos son tan antiguas como la filosofía clásica. De los primeros estudios de Aristóteles, quien llevó a cabo detalladas observaciones acerca del desarrollo del embrión de pollo y avanzó los primeros conceptos de anatomía comparada, se derivó gran

parte del conocimiento acerca de la biología animal hasta bien entrado el renacimiento. La biología moderna, heredera de esta tradición mezcla de filosofía y teología natural, nace a partir de las observaciones de los anatomistas con una vertiente “idealista”, en Alemania y Francia y, otra, más empírica y observacional, la británica. Los autores clásicos que dan lugar a la posibilidad de las nuevas nociones acerca del fenómeno vital en lo que concierne al desarrollo e interrelación entre los seres vivos (y que intentaron ir más allá de la explicación mitológica o *ad maiorem Dei gloriam*), son los grandes clásicos de la anatomía comparada. En Francia Vicq d’Azir, Lamarck, Cuvier y Geoffroy St. Hilaire; en Alemania Goethe, von Baer y Haeckel y, en el Reino Unido Harvey, Darwin y Owen. A todos ellos se les debe mucho de los conceptos que hoy se miran desde una perspectiva moderna, entre los que se encuentran esbozos para una idea acerca de la canalización morfogenética.

De este modo, la idea de la canalización durante el desarrollo toma prestada nociones que proceden de un concepto muy general, presente en la biología desde los primeros estudios de la embriología y la anatomía comparada. Se trata de la constatación de la presencia de limitaciones en los ritmos y procesos que acompañan al desarrollo embrionario desde muy temprano. Quizás es justo decir que las “leyes de von Baer” son el verdadero preludio del concepto de la canalización, ya que que articulan un proceso de desarrollo que va de lo general a lo específico, describiéndolo como una jerarquía de patrones y procesos que no

puede alterarse sin perjuicio del embrión, originando lo que hoy denominamos el constreñimiento en la dinámica del desarrollo.

La ley de recapitulación ontogenética, de Haeckel, pone a las leyes de von Baer dentro de una perspectiva filogenética. El *dictum* “la ontogenia recapitula la filogenia” incide precisamente en la idea de que los distintos estadios embrionarios se van sucediendo bajo la restricción del pasado evolutivo de la especie. Hoy en día, la recapitulación se entiende como el paso intermedio en el desarrollo temprano de los embriones de un filo por un estado denominado “estadio filotípico”, a partir del cual cada especie va mostrando sus caracteres más específicos (Slack et al, 1993). A estas nociones de la biología temprana que responden a lo que hoy denominaríamos dinámicas de restricción tanto a nivel de la propia jerarquía del proceso de desarrollo como a nivel del pasado filogenético, se le añadirían más tarde los conceptos de restricciones en la dinámica temporal de la aparición de caracteres embrionarios (De Beer), las denominadas “heterocronías” y las del desplazamiento espacial (un mismo carácter apareciendo en otra ubicación dentro del embrión), las denominadas “heterotopías”. En la biología moderna todos estos conceptos, junto a otros, como el de burden (carga) de Riedl o el de “entrenchment” (atrincheramiento) de Wimssatt, se engloban dentro de lo que se ha venido en llamar las “restricciones del desarrollo” (*developmental constraints*) al hecho evolutivo; la canalización es uno más de estos conceptos y su estudio, en la actualidad, se lleva a cabo, fundamentalmente, a través del programa de investigación denominado evo-devo (evolución y desarrollo).

### **Waddington: canalización, creodas, homeohersis y el paisaje epigenético**

Como ya hemos visto, la canalización durante el proceso desarrollo se produce al generar el mismo tipo de respuesta morfológica o fenotípica a pesar de las perturbaciones inherentes del medio, o de las condiciones iniciales del sistema en desarrollo en cuestión. Se trata de un concepto ideado por Conrad H. Waddington, uno de los padres de la biología teórica, que lo propuso hacia la mitad del siglo pasado (Waddington, 1942). De manera independiente, Ivan Schmalhausen también elaboró una hipótesis similar (que denominó “autonomización”, hacia las mismas fechas) en la entonces Unión Soviética. La existencia de un proceso de este tipo asegura que se mantendrán las características fundamentales del fenotipo de una especie para un rango muy amplio de diferentes condiciones ambientales. De esta manera, el concepto de autonomización está también estrechamente relacionado con la idea de “norma de reacción” que se refiere a la plasticidad (la cantidad de cambio posible) que muestra todos los posibles fenotipos de un mismo genotipo (Wilkins, 2006). La canalización como conjunto de procesos embrionarios puede resultar crítica a la hora de mantener la integridad de una población en ecosistemas muy variables y, por otro lado, permite que el sistema pueda amortiguar, desde el punto de vista interno, un gran número de mutaciones en el genoma que pasan a quedar encriptados, sin efecto alguno, hasta que en algún momento su número es tal que el cambio pasa a ser

inevitable. Se puede decir, entonces, que la canalización proporciona una base genética a la idea de la estasis y el equilibrio puntuado.

Waddington empleó una metáfora muy evocadora para hablar de la canalización: el paisaje epigenético. En dicha metáfora, el embrión en desarrollo viaja a través de valles, rodeado de montañas a las que no puede acceder, de tal modo que su progresión a lo largo del crecimiento ontogenético está ya determinada por esa caída libre por sendas canalizadas que no puede ser perturbada por la acción de agentes externos, ya que la altura de las montañas circundantes lo impide. Junto con la metáfora del paisaje epigenético, Waddington propuso también un vocabulario que incluía términos como creodas y homeohersis para complementar sus ideas. El término creoda se emplearía para caracterizar esos valles del paisaje epigenético, como si fueran trayectorias estables del desarrollo fijadas para cada especie por la propia dinámica de la división y diferenciación celular. En cuanto a la homeohersis, se trata de un término similar al de homeostasis pero referido al desarrollo, como el conjunto de mecanismos que proporcionan estabilidad al conjunto de procesos de la canalización. Por tanto, el marco presentado por Waddington se sustenta sobre la idea de la estabilidad biológica del embrión y sus tipos celulares. En la metáfora del paisaje epigenético, los valles equivalen a procesos de desarrollo que dan esa estabilidad a toda la morfogénesis, canalizándola, esto es, restringiéndola. Según Wilkins (2006), hay tres tipos de mecanismos moleculares que proporcionan esta estabilidad a todo el proceso: (1) los de autocorrección para poder mantener un balance de los procesos

bioquímicos implicados, como los bucles de retroalimentación entre reacciones químicas; (2) los de redundancia para hacer frente a cualquier tipo de desequilibrio como la existencia de genes duplicados con productos que pueden llevar a cabo funciones similares y (3) sistemas para reducir errores de la expresión génica.

### **La canalización y la biología teórica**

Un aspecto interesante del concepto de canalización emerge de la asociación de Waddington con el matemático francés René Thom. De esta asociación intelectual entre biología y matemáticas surge la Teoría de Catástrofes, una derivación de la teoría de singularidades en sistemas dinámicos que Thom desarrolló como modelo para dar un formalismo matemático a la propia idea de canalización, paisaje epigenético, creodas y homeohersis. En este sentido, resulta interesante recalcar que el propio Waddington ya se había inspirado en la teoría de sistemas dinámicos, popularizada a principios de siglo por el matemático Henri Poincaré, para elaborar sus ideas sobre canalización (Slack, 2002). De esta simbiosis entre biología y matemática surgiría la biología teórica moderna, continuando la tradición iniciada por pioneros como D'Arcy W Thompson en Escocia y Nicolas Rashevsky en Chicago.

En efecto, en los años sesenta, Waddington organizó una serie de famosos encuentros en Italia en donde se reunieron físicos, matemáticos y biólogos para elaborar los cimientos de este incipiente campo. Dichos encuentros fueron publicados en cuatro volúmenes editados por Waddington entre 1968 y 1972, *“Hacia una biología teórica”* (Waddington, 1976). En ellos se presentaron multitud de ideas, formalismos y modelos para dar cuenta de la formación de los patrones morfogenéticos, como la teoría de gradientes de morfógenos y el modelo de la bandera francesa de formación de patrones. Por su parte, Thom comenzó a desarrollar su teoría, mostrando la existencia de siete “catástrofes elementales” para formalizar eventos de transición rápida y bifurcaciones para distintas trayectorias dinámicas. Estas siete catástrofes elementales eran también interpretadas como siete procesos dinámicos estables que, en combinación, engendran la totalidad de la disparidad morfológica durante el desarrollo embrionario (Thom, 1987). En los años setenta la teoría de catástrofes se utilizó como soporte matemático para multitud de modelos más allá del desarrollo embrionario, sobre todo en sociología e historia. En todas estas aplicaciones, la teoría de catástrofes proporciona una manera para entender la dinámica que da lugar a un proceso de bifurcación, sea por ejemplo las condiciones para la emergencia de una revolución social o una declaración de guerra. La teoría de catástrofes aún se utiliza en diversos ámbitos de la ciencia y permanece como una herramienta matemática más para el análisis de fenómenos de bifurcación.

### **La canalización y la evolución**

El fenómeno de la canalización se enmarca dentro de un abanico de conceptos que tienen relación con el modo en que los patrones y procesos que se llevan a cabo durante el desarrollo de los organismos multicelulares restringen y, en ocasiones, limitan, la capacidad de transformación evolutiva. De hecho, a menudo se lo asocia con el concepto de asimilación genética, también elaborado por Waddington y Schmalhausen de manera independiente. Este concepto ha sido anatema durante mucho tiempo dentro de las corrientes de pensamiento evolutivo más aceptadas ya que propone la idea de que las variantes de desarrollo canalizadas por el ambiente pueden terminar por ser asimiladas por el genoma; en otras palabras, propone un mecanismo por el cual las poblaciones pueden terminar por asimilar en su genoma las adaptaciones al medio. Por otro lado, *contra* el concepto de canalización, uno de los postulados básicos de la Síntesis Moderna de la teoría evolutiva es que la selección natural, por medio de las mutaciones aleatorias en los alelos genéticos es capaz de generar cualquier tipo de fenotipo dado un tiempo ilimitado y con la presión de selección adecuada. Este punto de vista canónico de la genética de poblaciones ignora la canalización, que podría entenderse como un filtro que actúa entre el cambio mutacional aleatorio y la necesidad de organizar un organismo, reflejando el hecho de que un ser vivo multicelular es un todo todo organizado y complejo y no simplemente su genoma.

Podemos concluir, por tanto, que la canalización incide en la noción de la construcción de una complejidad organizada; en otras palabras, es un filtro que acota y organiza las posibilidades de cambio evolutivo a través de la selección natural. La importancia de la canalización para comprender el fenómeno evolutivo es reconocida hoy en día por la denominada Síntesis Evolutiva Extendida (Pigliucci y Müller, 2010), que la toma como uno más de los múltiples factores causales en la evolución.

## Referencias

Carroll SB. (2005). From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design. Blackwell. Malden, MA.

Newman SA, Bhat R. (2009). Dynamical patterning modules: a "pattern language" for development and evolution of multicellular form. *Int J Dev Biol.* 53(5-6):693-705.

Pigliucci M, Müller GB. (2010). Evolution. The Extended Synthesis. MIT Press. Cambridge, MA. Slack JM 2002 Conrad Hal Waddington: the last Renaissance biologist? *Nat Rev Genet.* 2002 Nov;3(11):889-95.

Slack JM, Holland PWH, Graham CF. (1993). The zootype and the phylotypic stage. *Nature* 361, 490- 492.

Thom R (1987). Estabilidad estructural y morfogénesis. Gedisa, Barcelona. (Edición francesa, 1977).

Waddington CH. (1942a). Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature*. **150** (3811): 563-565.

Waddington CH. (1976). *Hacia una biología teórica*. Alianza editorial, Madrid. (Edición inglesa, 1968-1972).

Wilkins AS. (2006) Canalization and Genetic Assimilation. In Brian K. Hall and Wendy M. Olson (eds.): *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Harvard University Press. Cambridge, MA. Pp. 23-30.

*Causación descendente*

M<sup>a</sup> José Ferreira (UBA) & Jon Umerez (UPV/EHU)

**Introducción**

El término “causación descendente” [downward causation] (CD en adelante) refiere, en general, a la posibilidad de que entidades de distinto nivel interactúen causalmente con una dirección “hacia abajo”. El término fue acuñado en 1974 por Donald Campbell para referirse a la situación en la que “todos los procesos de nivel inferior en una jerarquía están constreñidos por, y actúan en conformidad con, las leyes de los niveles superiores”. Más específicamente, Campbell lo define en estos términos:

“(Causación descendente) Cuando la selección natural opera a través de la vida y muerte a un nivel superior de organización, las leyes del sistema de selección de nivel superior determinan en parte la distribución de los eventos y sustancias de nivel inferior. La descripción de un fenómeno de nivel intermedio no se completa al describir su posibilidad y su implementación en términos de nivel inferior. Su presencia, prevalencia o distribución (todo lo cual se necesita para una explicación completa de los fenómenos biológicos) a menudo requerirá hacer referencia, también, a leyes de nivel superior de organización” (Campbell, 1974: 180).

Campbell ejemplifica situaciones de CD considerando las mandíbulas de las termitas, altamente especializadas. Por un lado, uno podría explicar las superficies de las pinzas y la posición de los músculos desde el punto de vista de las leyes de la palanca de Arquímedes o, en general, conforme con la física. Pero esto es sólo

una parte de la explicación, pues es la selección natural la que, actuando al nivel del organismo como un todo, ha optimizado las mandíbulas de las termitas, esto es, una *parte* de dichos organismos: “Necesitamos las leyes de la palanca y selección a nivel del organismo (...) para explicar la distribución particular de las proteínas que se encuentran en la mandíbula y, por tanto, las plantillas de ADN que guían su producción” (Íbid: 181). En suma, la explicación causal de la anatomía de las mandíbulas no está completa sin referencia a la selección natural actuando a nivel superior.

La posibilidad y coherencia de esta noción, así como la existencia de instancias o ejemplos, ha sido ampliamente discutida. Para algunos, resulta evidente que la ciencia contemporánea apela a procesos de esta naturaleza, mientras que, para otros, la idea está mal concebida desde el principio.

Posteriormente, la idea de CD fue adoptada en la filosofía de la mente. Una de las formas tradicionales de comprender la causación mental ha sido precisamente en términos de emergencia y CD: la mente emerge de cierta base física y adquiere poderes causales novedosos que ejerce “hacia abajo” en el mundo físico, como cuando mi convicción de que debo correr para alcanzar el tren (una propiedad a nivel mental) determina la serie de efectos fisiológicos y motrices que requiere correr.

### **Algunas distinciones fundamentales**

La idea de CD es, de modo muy general, la idea de que una relación causal tiene una direccionalidad “hacia abajo”. Sucede, sin embargo, que dicha direccionalidad

puede ser comprendida al menos de dos maneras, en términos mereológicos y en términos de niveles.

- Causalidad descendente mereológica: concierne a la relación entre un sistema como un todo y sus partes constituyentes, tal que el todo ejerce influencia causal sobre sus partes.
- Causalidad descendente nivélica: concierne a la relación entre ítems de un nivel superior e ítems de un nivel inferior de organización, tal que ítems del nivel superior ejercen influencia causal sobre ítems de nivel inferior.

Esta distinción analítica no es tajante ni exclusiva, y de hecho a menudo colapsa (como cuando se conciben las moléculas en una célula como constituyentes de la misma -un todo- y al mismo que las moléculas y las células pertenecen a dos niveles distintos en una jerarquía). Además de esta distinción, pueden defenderse distintas posiciones en relación con cuáles son los correlatos de la relación causal, más allá de que dicha relación causal sea descendiente. Los candidatos usuales son leyes, eventos, o entidades. Estas dos primeras distinciones pueden combinarse. Así, es posible concebir leyes de nivel superior de organización que ejercen influencia causal sobre leyes de nivel inferior, o entidades como un todo que ejercen influencia causal sobre las sub-entidades que lo componen.

Otra distinción relevante es aquella entre causación descendente diacrónica y sincrónica. Una relación causal descendente sincrónica es aquella en la que las partes determinan el todo al mismo tiempo que el todo ejerce influencia sobre las

partes. Por el contrario, es diacrónica si existe un desfase temporal entre ambas relaciones.

A su vez, la CD puede ser reflexiva o no reflexiva, una distinción de naturaleza mereológica. La relación es reflexiva cuando el todo actúa sobre las partes, y es no reflexiva cuando actúa sobre ítems de nivel inferior que no son sus constituyentes.

Finalmente, la CD puede ser entendida en un sentido débil o fuerte, que a menudo es una forma de referirse a un sentido ontológico o uno meramente epistémico. En el último caso, la clave está en la representación del sistema, y se argumenta que el mismo sistema puede ser representado de maneras diferentes dando lugar tanto a explicaciones ascendentes como descendentes. En cambio, desde una perspectiva ontológica, la CD es una relación que existe en el mundo independientemente de cuestiones representacionales.

## **Niveles**

Evidentemente, la idea de CD parece comprometerse con una realidad organizada en niveles que mantienen entre sí una relación jerárquica de alguna clase. Aunque parte de la tradición filosófica ha concebido una realidad estratificada donde cada disciplina científica tiene por objeto uno de ellos, la ontología de niveles constituye en sí misma un complejo problema filosófico que ha dado lugar a diversas formas de escepticismo o posiciones deflacionarias. Además, se discute también la existencia de distintos niveles al interior de estos dominios. En cualquier caso, si se acepta una realidad estratificada en niveles, una pregunta crucial es si acaso

distintos niveles interactúan entre sí causalmente; esto es, si toda relación causal es necesariamente intra-nivel o si acaso puede haber relaciones inter-niveles, ya sea ascendente o descendente.

### **Causación descendente y emergencia: las objeciones de Jaegwon Kim**

La CD está estrechamente vinculada a la noción de emergencia. Brevemente, las propiedades emergentes son aquellas que surgen a partir de otras propiedades más fundamentales, pero son “novedosas” o “irreducibles” con respecto a éstas. En otras palabras, las propiedades emergentes no son meros “agregados” de las entidades de las que emergen, y se distinguen de las propiedades “resultantes”, que sí pueden ser concebidas simplemente como un agregado. El ejemplo más discutido de emergencia es quizás el de la conciencia, que emerge de estados cerebrales. Esta noción ha asumido una gran variedad de formas en la tradición filosófica, pudiéndose distinguir al menos dos sentidos principales: uno epistémico o débil y uno ontológico o fuerte. El primero está más vinculado con la impredecibilidad o irreducibilidad epistémica. En este sentido, decimos que una entidad A que se origina a partir de B emerge de B cuando no se la puede predecir a partir de B. El sentido fuerte de emergencia ha sido a menudo concebido en términos de superveniencia. Un ítem X superviene sobre Y cuando es el caso que no puede haber un cambio en X sin que haya también un cambio en Y.

Una buena parte de la tradición emergentista ha sostenido la doctrina de que los emergentes adquieren poderes causales novedosos, esto es, poderes causales que son irreducibles a los poderes causales de sus condiciones basales y que no

existen a dicho nivel. La motivación para asumir esta idea es simple: si uno se compromete con la existencia de propiedades de nivel superior, y las propiedades tienen poderes causales, entonces es de esperar que las propiedades de nivel superior no sean la excepción. Jaegwon Kim lo pone en estos términos: “Porque, ¿de qué serviría insistir en la existencia de las propiedades emergentes si fueran meros epifenómenos sin ninguna relevancia causal o explicativa?” (Kim, 1999: 19). Pero, además, tradicionalmente se ha sostenido que estos poderes causales novedosos se ejercen hacia abajo. Para Kim, la razón por la que esto es razonable es que, en última instancia, las posibilidades restantes (la causación en el mismo nivel y la causación ascendente) presuponen la posibilidad de la causación descendente. No obstante, Kim adopta la posición de que el emergentismo es incoherente y que los emergentes no pueden ser más que epifenómenos mediante un doble argumento que alude a la CD: para él, la emergencia implica CD, pero como CD entra en conflicto con la clausura causal del mundo físico (i.e., la idea de que todo evento físico tiene una causa física suficiente), entonces ésta no es posible y, con ella, se descarta también la emergencia. La primera parte del argumento muestra que la emergencia implica CD, de la siguiente manera.

Supongamos que una propiedad  $M$  perteneciente a un nivel  $L$  causa otra propiedad  $M^+$  en el nivel  $L+1$ . Luego, asumamos que  $M^+$  emerge de una propiedad  $M^*$  en el nivel  $L$ , de modo que  $M^*$  y  $M$  pertenecen al mismo nivel. ¿Qué es lo que explica la ocurrencia de  $M^+$ ? En principio, hay dos respuestas posibles. Podríamos responder que  $M^+$  fue instanciado porque, por ex hypothesi, fue causado por  $M$ . Pero también podríamos contestar que  $M^+$  fue instanciado porque su condición de

base  $M^*$  ha sido realizada en  $L$ ;  $M^+$  necesariamente debe ser instanciado dado  $M^*$ , y sin  $M^*$ ,  $M^+$  no hubiese ocurrido. Pero entonces esta segunda respuesta amenaza la responsabilidad de  $M$  que, ex hypothesi, había causado  $M^+$ . La única forma de darle coherencia a esta situación es asumir que  $M$  causó  $M^+$  al causar su condición basal  $M^*$ . Si esto es así, entonces, la causación ascendente ( $M \rightarrow M^+$ ) sólo es posible si la causación en el mismo nivel ( $M \rightarrow M^*$ ) también lo es. Lo mismo vale para CD. Supongamos que  $M$  causa  $M^*$ , ambos en el nivel  $L$ . Supongamos también que  $M^*$  emerge de la base  $M^-$  en el nivel  $L-1$ . Si planteamos la misma pregunta que antes, otra vez, la única respuesta coherente es que  $M$  causó  $M^*$  al causar descendentemente  $M^-$ . Nuevamente, la causación al mismo nivel presupone CD. La segunda parte del argumento, conocido como el argumento de la exclusión causal, termina de establecer que los emergentes no pueden ser sino epifenómenos (ver Kim 1999).

### **La visión mecanicista de la causalidad descendente**

Una de las principales objeciones contra la CD es la idea de Kim de que no es posible sostener al mismo tiempo la tesis de la clausura causal del mundo físico y la emergencia, que CD. Sin embargo, una objeción más general es que CD parece atentar contra una de las propiedades “más intuitivas” de la causalidad en general: la asimetría. Para algunos, que  $A$  causa  $B$  y que  $B$  no causa  $A$  es una de las características más fundamentales de la causalidad. Si los componentes de un sistema dan lugar, causalmente, al todo, entonces es de esperarse que el todo mismo no determine sus propios componentes (no, al menos, en el mismo sentido en que decimos lo primero o de manera simultánea). Esta circularidad se suscita

fuertemente en el caso de CD reflexiva y sincrónica si no se especifica el sentido de la relación internivélica. Se ha argumentado que una forma de evadir este problema es imponer un desfase temporal: los componentes determinan causalmente el todo en un tiempo  $T$  y el todo ejerce su influencia causal sobre sus componentes en un tiempo  $T+1$  (esto es, CD reflexiva diacrónica). Kim objeta contra esta variante que es muy frecuente y que no hay nada especial acerca de ella.

La llamada nueva filosofía mecanicista ofrece una visión más deflacionada CD (Craver y Bechtel, 2007). De acuerdo con ésta, los casos pretendidos de CD apelan a relaciones híbridas, con un componente causal y uno constitutivo. Esta visión es deflacionada en tanto que el componente causal en dicho híbrido no es descendente sino intra-nivel. La direccionalidad “hacia abajo” o inter-nivel aparece únicamente en su componente constitutivo, que concierne a la actividad del todo y el comportamiento de sus componentes. De esta manera, Craver y Bechtel argumentan que no hay nada incoherente en la idea de CD (no hay circularidad, y se restaura la asimetría de la causalidad), si bien para ello hay que renunciar a la posibilidad de una causalidad inter-niveles. Así, se puede cuestionar que la visión mecanicista de la CD esté realmente analizando *causalidad* descendente.

### **Causación descendente como causa formal y constricción**

Se ha argumentado que en algunas de las objeciones a la idea de CD subyace una concepción eficiente de la causalidad demasiado rígida y limitada, y que es

posible defender una visión pluralista de la causalidad que permite una mejor comprensión de la causación descendente (Emmeche et al, 2000; Moreno y Umerez, 2000; Umerez, 2016). De acuerdo con Moreno y Umerez, los sistemas complejos tales como los biológicos no pueden ser explicados cabalmente a menos que junto con la causalidad física se tome en cuenta la causalidad formal. En esos casos, encontramos no sólo la admisión de que las explicaciones basadas en propiedades físicas no son apropiadas, sino el reconocimiento explícito de que eventos o procesos complejos requieren a menudo consideraciones causales complementarias o alternativas que involucran una restricción en los grados de libertad y que no son reducibles a una causalidad unívoca. Un ejemplo es el modo como el ADN actúa materialmente induciendo forma a las secuencias polipeptídicas, constriñendo las posibles combinaciones de aminoácidos. En esta visión, no se trata de asumir que la causalidad física o material requiere distintos niveles de organización, esto es, no hay causación descendente en sentido eficiente; en cambio, proponen que es la causalidad formal la que presupone niveles de organización material y es, pues, aquella relación la que puede tener una dirección descendente. La idea de restricción ofrece una forma de materialización operacional de la relación causal entre niveles que es adicional pero complementaria a las relaciones causales básicas entre componentes porque actúa especificando cuáles de las situaciones igualmente posibles a ese nivel se hacen efectivas en presencia de otro nivel, limitando de los grados de libertad.

## Referencias

- Campbell, D.T. (1974). 'Downward Causation' in Hierarchically Organised Biological Systems. En Ayala, F. & Dobzhansky, T. (eds.) *Studies in the Philosophy of Biology*. Berkeley, CA: University of California Press, 179-186.
- Craver, C. & Bechtel, W. (2007). Top-down causation without top-down causes. *Biology and Philosophy* 22: 547–563.
- Emmeche, C., Køppe, S. & Stjernfelt, F. (2000). Levels, Emergence, and Three Versions of Downward Causation. En Andersen, P., Emmeche, C., Finnemann, N.O & Christiansen, P.V. (eds.) *Downward Causation*. Aarhus: Aarhus Univ. Press, 13–34.
- Kim J. (1999.) Making sense of emergence. *Philosophical Studies* 95, 3-36.
- Moreno, A. & Umerez, J. (2000). Downward Causation at the Core of Living Organization. En Andersen, P., Emmeche, C., Finnemann, N. O. & Christiansen, P. V. (eds.) *Downward Causation*. Aarhus: Aarhus University Press, 99–117.
- Umerez, J. (2016). Biological Organization from a Hierarchical Perspective. Articulation of Concepts and Inter-level Relation. In N. Eldredge, T. Pievani, E. Serrelli & I. Tëmkin (eds.) *Evolutionary Theory. A Hierarchical Perspective*, 63-85. Chicago, ILL: The University of Chicago Press.

## *Cognición corporeizada*

Ximena González-Grandón

IIMAS-UNAM

[glezgrandon@gmail.com](mailto:glezgrandon@gmail.com)

### 1. Algunos antecedentes teóricos a la mente corporeizada

Durante las primeras décadas del siglo XX fueron apareciendo ideas que cuestionaron los dualismos –sujeto/objeto, humano/mundo y mente/cuerpo– y la concepción cartesiana internista de la mente.

Comencemos con la obra de Martin Heidegger, *Ser y tiempo* (1927), que plantea una nueva relación de estudio que sostiene que la existencia humana está incrustada en el mundo. Merleau-Ponty, siguiendo esta línea de pensamiento, enfatizó que no era posible estudiar a la mente separada del entorno. En la *Fenomenología de la Percepción* (1945) y en *La estructura del comportamiento* (1942), al plantear una crítica a la tradición filosófica analítica, subraya la importancia de incluir al cuerpo en el estudio de la cognición y la conciencia. Los trabajos cibernéticos también marcaron una pauta. Las tortugas robóticas de William Grey Walter (*Imitation of Life*, 1950), que exhibían comportamientos cognitivos y móviles; así como el homeostato de William Ross Ashby (*Design for a brain*, 1952), que presentaba un modelo del cerebro adaptado al medio ambiente, daban lugar a una nueva vía de investigación donde la interacción corporal de los agentes era primordial.

Otro antecedente relevante proviene de la psicología ecológica de JJ Gibson. En *The Ecological Approach to Visual Perception* (1979), propuso que la visión no comenzaba con la representación del mundo en una retina pasiva, sino que el organismo se movía activamente para interactuar con los invariantes que percibía dependiendo sus intereses y sus posibilidades corporales, así acuñó la noción de *affordances*.

Desde la antropología –la cuál a pesar de ser una disciplina fundacional de las ciencias cognitivas quedo relegada durante la hegemonía del computacionalismo–, investigadores como Victor Turner (1986 y 1987) plantearon la antropología de la experiencia y del *performance* donde los humanos son actores sociales de las prácticas culturales al compartir un conjunto de experiencias y acciones. Perspectivas que influenciaron mucho la fenomenología cultural (Csordas, 1994) y la antropología de los sentidos (Classen, 1997) importantes referentes que examinan las formas en las cuáles el cuerpo vivo despliega su experiencia en las prácticas culturales, los rituales y la música.

A pesar de estas ideas interaccionistas pioneras y transversales, la nascente ciencia cognitiva tradicional partió con la consideración de que para entender y comprender la inteligencia humana y otros procesos mentales, estos debían modelarse de acuerdo a la imagen de las incipientes computadoras. Y así nace el cognitivismo como programa de investigación, que parte de dos supuestos principales: internalismo y representacionalismo. La cognición se puede definir como la computación de representaciones simbólicas (amodales) y consiste en llevar a cabo la resolución de problemas o completar ciertas tareas sobre la base

de representaciones que adquieren realidad física con la forma de un código simbólico en el cerebro (Varela et al 1991). En ella, se adopta una orientación de carácter *individualista* bajo la constricción del *solipsismo metodológico* (Fodor, 1980), según el cual los estados mentales están individuados por aspectos intrínsecos al cerebro y que, por tanto, no hacen referencia al entorno y a sus relaciones con él.

A pesar de que investigadores como Dreyfus en *What computers can't do* (1979), fueron de los primeros en plantear los problemas contingentes al cognitivismo, no fue hasta la última década del siglo XX que en un contexto de ideas inspirado en el proyecto de naturalización de la epistemología desde diferentes campos de conocimiento, dio lugar a la nueva tendencia en las ciencias cognitivas que dio como resultado a las perspectivas 4E (por sus siglas en inglés): corporeizadas, enactivistas, extendidas e incrustadas.

Pero quizás uno de los desarrollos que mayor impacto han causado en este sentido es la obra *The embodied mind* (1991) escrita por el biólogo Francisco Varela, el filósofo Evan Thompson y la psicóloga Eleanor Rosch, en donde se defiende que el cuerpo y el entorno al cual está anclado son componentes centrales de la cognición. Esta obra es determinante dado que plantea un quiebre con las corrientes hegemónicas de las ciencias cognitivas, al suponer que el punto de partida para estudiar la mente no puede ser únicamente psicológico o computacional, sino que es necesario rescatar los aspectos biológicos y fenomenológicos. En específico, propone el inicio del enactivismo, como una alternativa explicativa al cognitivismo y al conexionismo.

En paralelo, en el campo de la inteligencia artificial, Rodney Brooks con su artículo *Elephants don't play chess* (1990) criticó el representacionalismo en la tarea de emular la inteligencia y los modelos robóticos, al plantear que “el mundo es su propio mejor modelo” (1990:3). Y en un artículo posterior *Intelligence without representation* (1991), propone que más allá de construir robots con algoritmos y representaciones se necesita interacción con el mundo y adaptabilidad.

En la filosofía, el incipiente cambio paradigmático también tomó forma. En 1998, Andy Clark publica *Being There: Putting Brain, Body and World together Again*, en donde argumenta que la cognición está corporeizada y es activa en la interacción con el mundo. En este trabajo se encuentran los prolegómenos a la tesis de la mente extendida.

Y es en 1998 cuando la revista *Analysis* publica un artículo de los filósofos Clark y Chalmers: *The extended Mind*, en donde se defiende que la cognición y algunos estados mentales se extienden hacia el mundo, y por tanto algunos elementos externos al sujeto son también parte constitutiva de la mente. De esta manera surge una nueva tesis ontológica externalista. Autores como Theiner afirma que la revolución de la mente extendida es similar a la hecha por Darwin o Newton.

## 2. Cognición corporeizada

La tesis de la corporeización es propuesta por Varela et al (1991) y sostiene que la cognición “depende de los tipos de experiencia que provienen de tener un cuerpo con varias capacidades sensomotrices” (Varela et al 1991: 73). Dicho de otra manera, la también denominada *cognición encarnada* se refiere a la incorporación

del cerebro en el cuerpo y a la integración funcional que el complejo cuerpo-cerebro juega en la acción-percepción y en las actividades cognitivas de las que forma parte. La carne (*flesh*) no es epifenoménica es constitutiva de esta epistemología.

Una de las preocupaciones fundamentales que aborda la tesis de la mente corporeizada, es acerca de las representaciones mentales. Así, la conceptualización misma de corporeización (*embodied*) ofrece una vía de solución al problema del cimiento del símbolo (“symbol-grounding problem”) al defender que el cuerpo “moldea la mente” (Gallagher, 2005). Más allá de pensar cómo es que las representaciones adquieren su significado (Harnad, 1990), se plantea que sin el cuerpo y sus sistemas no habrían estímulos sensoriales desde el ambiente, ni tampoco respuestas comportamentales, por lo tanto el pensamiento estaría vacío. Esto da lugar a la base sensoriomotora de la cognición y problematiza tanto la noción tradicional de la arquitectura cognitiva dividida en alto nivel y bajo nivel, cómo la importancia de los roles causales y constitutivos. Respecto a lo último, para la tesis de la corporeización, la percepción, el pensamiento y la acción están co-constituidos, lo que implica que no solamente tienen una relación causal entre ellos, sino que son constitutivamente interdependientes.

Si suponemos que podemos reemplazar el modelo tradicional por otro en el que la cognición sea sensoriomotora en su núcleo, no se sigue que la cognición deba ser corporizada en el sentido de requerir un cuerpo para su realización (Robbins y Aydede, 2009; Wilson, 2002). La razón estriba en que la base sensoriomotora de la cognición podría residir únicamente en las áreas sensorio-motoras del cerebro,

por lo tanto no todas las formas de corporización tendrían una dependencia corporal en el sentido estricto. Lo cuál ocurre cuando los agentes humanos están pensando, imaginando, infiriendo o recordando, actividades “fuera de línea” (*off-line*) que ocurren desvinculadas de la interacción con el ambiente. Solo durante la cognición “en-línea” (*on-line*, al percibir o actuar) se necesita un cuerpo para interactuar con el entorno. La distinción es importante porque el cuerpo solo sería relevante, y constitutivo, durante el procesamiento en línea, para el procesamiento off-line, solo sería necesario un cerebro trabajando.

No obstante, la tesis corporeizada pretende defender que la cognición es dependiente de las interacciones del cuerpo tanto en línea, como fuera de línea (Varela et al, 1991; Di Paolo, 2009; Wilson, 2002). Esta dependencia continúa aún en ausencia de la interacción sensorial o motora con el ambiente, y aunque la **implicancia** del cuerpo sea mas indirecta, se debe de pensar en términos diacrónicos a través de la historia de acoplamiento con el entorno que da lugar a la existencia del pensamiento (González-Grandón, 2013).

Shaun Gallagher propone una distinción interesante en este sentido:

Una imagen mental es un sistema de percepciones, actitudes y creencias que pertenecen al propio cuerpo, una capacidad representacional compleja que es realizada por estructuras en el cerebro (...) Un esquema mental, por otro lado, incluye capacidades motoras, habilidades y hábitos que al mismo tiempo permiten y constriñen el movimiento y el mantenimiento de la postura, mucho de lo cual no es representacional en carácter ni reducible a

funciones mentales. (Gallagher, 2006: 12)

Siguiendo esta distinción, solo el esquema corporal reside propiamente en el cuerpo, la imagen corporal es solamente un producto del cerebro (pero gracias a una historia de acoplamiento del cuerpo con el entorno). Pero si Gallagher está en lo correcto, ambos dan forma a la vida mental desde la percepción hasta el lenguaje entre agentes sociales.

Pero no todos están de acuerdo con Gallagher. Block (2005) sostiene que el orden constitutivo fuerte para la corporeización es una relación muy difícil de satisfacer, en cambio si se plantea como una dependencia causal la relación es más débil y más satisfactoria. Siguiendo esta demarcación, se distinguen dos grados de **implicancia** del cuerpo en los asuntos mentales y cognitivos. A la fecha, la mayoría de estudios corporeizados muestran una forma de dependencia causal. Por ello, autores como Adams & Aizawa (2008), plantean que la tesis de la corporeización para los debates fundacionales de la ciencia cognitiva no es tan revolucionario como se ha llegado a plantear.

De alguna manera, es la cognición corporeizada la primera perspectiva teórica que comienza a trazar el camino hacia las perspectivas 4E, que actualmente tienen un soporte explicativo y una base empírica cada vez más extensa.

No obstante, la teoría de la cognición corporeizada como parte del desarrollo de las ciencias cognitivas, debe dirimir un sinnúmero de revueltas conceptuales acerca de los procesos mentales corporeizados y salir triunfal, crear mayores

puentes explicativos con las humanidades, así como generar una mayor base empírica y experimental para poder mantenerse y no ser falseada.

Por último solo me resta subrayar, que son muchos los investigadores que se encuentran en esta tarea, buscando las maneras de que el cuerpo y su experiencia, a través del movimiento, la propiocepción, los bucles sensorio-motores, sean constitutivos de las explicaciones de la cognición (Froese et al, 2014; Di Paolo et al., 2017; Stapleton y Froese, 2016; Rietveld et al., 2017). Parece posible que la hegemonía computacional sea sustituida o compartida, pensando en términos de pluralismo epistemológico, por esta perspectiva teórica.

#### Referencias y lecturas recomendadas

- Adams, F., & Aizawa, K. (2010). The value of cognitivism in thinking about extended cognition. *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, 9(4), 579-603.
- Ashby, W. R. (1952) Design for a Brain. Michigan: Chapman & Hall
- Block, N. (2005). Two neural correlates of consciousness. *Trends in cognitive sciences*, 9(2), 46-52.
- Brooks, R. A. (1991). Intelligence without representation. *Artificial intelligence*, 47(1-3), 139-159.
- Brooks, R. A. (1990). Elephants don't play chess. *Robotics and autonomous systems*, 6(1-2), 3-15.

- Clark, A. (1998). *Being there: Putting brain, body, and world together again*. Cambridge: MIT press.
- Clark, A. (2008). *Supersizing the mind: Embodiment, action, and cognitive extension*. OUP USA.
- Clark, A., & Chalmers, D. (1998). The extended mind. *analysis*, 7-19.
- Csordas, T. J. (Ed.). (1994). *Embodiment and experience: The existential ground of culture and self* (Vol. 2). Cambridge University Press.
- Classen, C. (1997). Foundations for an anthropology of the senses. *International Social Science Journal*, 49(153), 401-412.
- Dreyfus, H. L. (1979). *What computers can't do: The limits of artificial intelligence* (Vol. 1972). New York: Harper & Row.
- Di Paolo, E., Buhrmann, T., & Barandiaran, X. (2017). *Sensorimotor Life: An Enactive Proposal*. Oxford University Press.
- Fodor, J. A. (1980). Methodological solipsism considered as a research strategy in cognitive psychology. *Behavioral and brain sciences*, 3(1), 63-73.
- Froese, T., Iizuka, H., & Ikegami, T. (2014). Using minimal human-computer interfaces for studying the interactive development of social awareness. *Frontiers in psychology*, 5, 1061.
- Gallagher, S. (2005). Phenomenological contributions to a theory of social cognition. *Husserl Studies*, 21(2), 95-110.
- Gallagher, S. (2006). *How the body shapes the mind*. Clarendon Press.
- González-Grandón X.A. (2013) La autoproducción de la subjetividad: autopoiesis y cognición de alto nivel. En: Razeto P. & Ramos R. (2013) Autopoiesis un

- concepto vivo. Colección ciencias estructurales. Universitas Nueva  
civilización, Santiago: 95118
- Gibson, J. J. (1979). *The ecological approach to visual perception: classic edition*.  
New York: Psychology Press.
- Harnad, S. (1990). The symbol grounding problem. *Physica D: Nonlinear  
Phenomena*, 42(1-3), 335-346.
- Heidegger, M. (1927). *Ser y Tiempo*. Ciudad de México: Editorial universitaria
- Merleau-Ponty, M. (1945). *Fenomenología de la percepción*. Barcelona: Península.
- Merleau-Ponty, M. (1976). La estructura del comportamiento [1942], Alonso,  
E.(trad.). *Buenos Aires: Editorial Hachette*.
- Rietveld, E., Rietveld, R., & Martens, J. (2017). Trusted strangers: social  
affordances for social cohesion. *Phenomenology and the Cognitive  
Sciences*, 1-18.
- Stapleton, M., & Froese, T. (2016). The enactive philosophy of embodiment: From  
biological foundations of agency to the phenomenology of subjectivity.  
In *Biology and Subjectivity* (pp. 113-129). Springer, Cham
- Turner, V. (1987) *The Anthropology of Performance*. New York: PAJ Publications,
- Turner, V. W., & Bruner, E. M. (1986). *The anthropology of experience*. University  
of Illinois Press.
- Varela, F; Thompson, E; Rosch, E (1991), *The embodied mind: Cognitive science  
and human experience*. Cambridge: MIT Press

## *Competencia*

Andrés Moya

Instituto de Biología Integrativa de Sistemas, Universitat de València, España

Fundación para el Fomento de la Investigación Sanitaria y Biomédica de la  
Comunidad Valenciana, Valencia, España.

CIBER en Epidemiología y Salud Pública, Madrid, España.

Tal y como hace notar Fox Keller (1992) ‘competencia’ es un término con difícil conceptualización que, además, ha sufrido crisis de uso con el tiempo, probablemente debido a su polisemia. Aunque existen precedentes, podemos aceptar que Darwin le da carta de naturaleza y arranque dentro de la ciencia en el “Origen de las especies”. En el libro, términos como ‘competir’, ‘competición’ o ‘competidor’ aparecen hasta ochenta y tres veces, vinculados en buena cantidad de ocasiones a otra noción, la de ‘lucha por la vida’, expresión que, según Darwin, debe ser considerada metafóricamente. Darwin escribe que la lucha por la vida ocurre bajo tres formas diferentes: a) entre individuos de la misma especie, b) entre individuos de especies diferentes y c) con respecto a las condiciones físicas o ambientales. Esa lucha por la vida es la capacidad de sobrevivir de un individuo que, claramente, debe ser diferencial con respecto a otros para poder producir cambio evolutivo y que se traduce, en última instancia, en la cantidad relativa de descendientes producidos por cada uno de ellos. Tiene más éxito biológico en la lucha por la vida aquel que deja mayor número de descendientes. Pero: ¿por qué la lucha por la vida iba a ser equivalente a competir, al menos en las dos primeras

acepciones indicadas más arriba? Podemos imaginar situaciones donde la cantidad diferencial de descendientes no sea necesariamente producto del éxito diferencial en la competencia entre individuos de la misma especie o de especie diferente, sino por ejemplo en la cooperación. Bajo esta consideración la lucha por la vida sería un concepto de mayor amplitud que el de competencia.

Históricamente, el recurso en biología evolutiva al término competencia ha sufrido, como comentaba anteriormente, de un serio declive. Mayr (1988) hace coincidir esta circunstancia con el inicio del dominio por parte de los genetistas del pensamiento evolutivo y su presencia ostentosa en la teoría sintética. Y, en realidad, el tiempo parece haberle dado la razón porque, en un análisis de la literatura posterior, tanto en textos docentes de biología evolutiva, por ejemplo el de Maynard Smith de 1978, el de Ridley de 2004, el de Futuyma de 2005 o el de Barton et al. de 2007, así como algunos otros más recientes orientados a indagar en el estado actual y futuro de la síntesis evolutiva, como el de Pigliucci y Müller de 2010, el recurso al análisis de la competencia y su relevancia evolutiva, evaluado por la cantidad de texto dedicado al concepto o su presencia en las entradas de los índices analíticos, es más bien limitada.

Sorprende, en cambio, el mayor recorrido que el concepto de competencia ha tenido en el ámbito de la ecología, particularmente la ecología de comunidades. Tomando como punto de partida las primeras formulaciones matemáticas de Lotka y Volterra, allá por los años 20 del siglo pasado, sobre el crecimiento de las poblaciones y la eventual competencia entre ellas cuando los recursos que utilizan y el nicho que habitan son coincidentes. Posteriormente Gause, allá por 1934, verifica los mencionados modelos matemáticos de competencia estudiando la

dinámica de especies en el laboratorio compitiendo por los mismos recursos y nicho. Llega así a formular el conocido como “principio de exclusión competitiva”, que reza del siguiente modo: “dos especies en competencia biológica por los mismos recursos no pueden coexistir en forma estable si los demás factores ecológicos permanecen constantes”. Téngase muy presente la noción de estabilidad es bien relevante en el análisis ecológico, a los efectos de poder determinar la coexistencia o no de especies, lo es menos en el análisis evolutivo donde lo que interesa es evaluar no tanto las condiciones de estabilidad, sino las estrategias que puedan seguir las especies en competencia para poder obviar su eventual desaparición. Esas estrategias, claro, pasan por la aparición de variantes (mutaciones) que permitan huir de la citada desaparición. Si lo que estamos es interesados en evolución es conveniente considerar el concepto de competencia y emplazarlo en el ámbito de cuáles son las consecuencias que puede tener la interacción entre especies, sean competitivas o de otro tipo. Y ese emplazamiento evolutivo es la ‘coevolución’. Todavía más, para no perder generalidad, pensemos que podemos hablar tanto de competencia entre individuos de la misma especie o entre individuos de diferente especie si recurrimos al pensamiento poblacional y aceptamos que la competencia se da entre poblaciones de la misma o diferente especie. Es cierto que poblaciones de la misma especie pueden cruzarse entre ellas, lo que no ocurre entre poblaciones de diferentes especies, lo que añade complicación a la eventual evolución por competencia según en qué ámbito nos estemos moviendo. Pero también es cierto que puede presentarse competencia por recursos en poblaciones de la misma especie en momentos no reproductivos. En definitiva, sean o no de la misma especie, a lo que haremos referencia

indistinta, consideremos la interacción competitiva entre poblaciones y sus efectos evolutivos.

Siguiendo a Maynard Smith (1998), decimos que, si un carácter en una especie X ha evolucionado debido a la presencia de una especie Y, y si un carácter de esta especie también ha evolucionado debido a la presencia de la especie X, entonces se ha dado coevolución. Si nos atenemos a la naturaleza de las relaciones ecológicas entre esas dos especies, tres son los tipos de interacciones que pueden aparecer: 'competencia', 'explotación' y 'mutualismo'. Es así cómo podemos apreciar, en términos más modernos, primero, en qué pensaba Darwin cuando hablaba de lucha por la existencia y, segundo, el contexto evolutivo que permita entender cómo bajo cualquiera de esas tres formas de interacción podemos asistir a cambio evolutivo en las especies que interactúan, y no meramente si están en equilibrio estable o no.

Si las especies están compitiendo, y están limitadas por un solo recurso, ya hemos comentado que, por el principio de exclusión competitiva, una o la otra será eliminada. Pero si compiten por una serie de recursos, no exclusivamente uno solo, es posible que puedan evolucionar hacia el reparto de los mismos, de forma que ambas sobrevivan. Los modelos teóricos de competencia por recursos muestran que dos especies relativamente similares evolucionarán para tomar recursos diferentes. Los cambios pueden ser bien visibles morfológicamente, en lo que se conoce como 'desplazamiento de caracteres'. Este fenómeno no es exclusivamente producto de la competencia por los recursos. Puede presentarse, por ejemplo, desplazamiento de caracteres bajo selección sexual, obviamente intraespecífica.

Razonemos un poco más sobre el asunto del desplazamiento de caracteres producto de la competencia por los recursos, introduciendo la genética propiamente. Supongamos que una especie **A** ha desarrollado un fenotipo óptimo o intermedio para explotar un rango de recursos. Evidentemente la especie X se puede hacer corresponder con una población X con variación genética, donde los individuos de tamaño intermedio se corresponden con el fenotipo óptimo. Pero imaginemos que se introduce una especie Y que, a su vez, se puede hacer corresponder con una población con variación genética y con un fenotipo intermedio óptimo que es inferior en eficacia al fenotipo óptimo de la especie X, pero superior a un cierto rango de los fenotipos no óptimos de la zona izquierda de la especie X. En ese caso esperamos que la especie X evolucione desplazando su óptimo hacia la derecha, incrementando la media del carácter implicado en aprovechamiento de los recursos bajo competencia, produciéndose entonces el desplazamiento del carácter. Hay que observar que este fenómeno es esperable cuando realmente los recursos son factores limitantes y las especies, que hacemos corresponder a poblaciones, presentan variabilidad genética como para promover el cambio de las mismas hasta poder acomodarse ambas. Si las respectivas densidades de las poblaciones fueran bajas, por variadas circunstancias, y el rango de recursos amplio, no se presentaría este fenómeno. Es decir, no habría coevolución basada en competencia.

Aunque no los trataremos aquí, es conveniente indicar que también puede darse coevolución si consideramos los casos de explotación y de mutualismo. En el caso de la explotación, la presencia de una especie X estimula el crecimiento de la especie Y, y la presencia de la especie Y inhibe el crecimiento de la especie X.

Las interacciones entre predadores y presas, entre parásitos y hospedadores o entre plantas y herbívoros se pueden considerar ejemplos de explotación. Finalmente, una interacción mutualista implica que tanto la especie X como la Y se benefician mutuamente. Son muchos los ejemplos sobre las interacciones mutualistas, fundamentalmente entre microorganismos y sus hospedadores eucariotas.

La interacción entre especies, bajo las tres formas comentadas anteriormente, hay que situarla en el contexto de ecosistemas más complejos donde no solo tenemos la interacción de una especie con otra con la que compite, a la que explota, la parasita o interacciona de forma mutualista. En realidad, una especie dada interacciona con muchas otras y altera su ambiente, al tiempo que estas alteran el ambiente de la primera. Esta circunstancia llevó a **Van Valen (1973)** a formular su famosa hipótesis de la Reina Roja, viniendo a decir que la interacción entre especies, la competencia entre ellas, inevitablemente conlleva cambio evolutivo en la medida en que cada especie evolucionaba para acomodarse a los cambios de las otras. Aunque esta hipótesis merece un análisis propio, fundamentalmente evidencias empíricas de la misma, lo cierto es que es interesante mostrar que la competencia, como una forma de interacción que promueve coevolución entra dentro del espectro de la hipótesis de la Reina Roja. En otras palabras: la competencia puede promover evolución.

### **Agradecimientos**

Este trabajo ha sido posible gracias a la financiación de proyectos del Ministerio de Ciencia y Competitividad de España (proyectos SAF 2012-31187, SAF2013-

49788-EXP, SAF2015-65878-R), del Instituto de Salud Carlos III de España (proyectos PIE14/00045 y AC15/00022) y de la Generalitat Valenciana, España (proyecto PrometeoII/2014/065), además de la cofinanciación de fondos FEDER de la Unión Europea.

### **Tres referencias**

- Fox Keller, E. (1992). Competition: current usages. Editado por E. Fox Keller y E.A. Lloyd en "Keywords in Evolutionary Biology", pp. 68-73. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Maynard Smith, J. (1998). Evolutionary genetics. Oxford University Press, Oxford.
- Mayr, E. (1988). Towards a new philosophy of biology. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

## COMPLEJIDAD

Alvaro Moreno

Departamento de Lógica y Filosofía de la Ciencia

Grupo IAS Research Center for Life, Mind & Society

Universidad del País Vasco (UPV/EHU)

San Sebastián (España)

El concepto de complejidad tiene muchas significaciones. En biología es particularmente importante, pues es clave para entender el significado de la evolución de la vida. El propio fenómeno de la materia **v**ida, en el conjunto del universo, destaca sobre todo por su inmensamente mayor grado de complejidad, comparado con el resto de la materia no viva. En contraste con las formas de complejidad no viviente, la magnitud de la complejidad de los seres vivos está a años luz, tanto en el número y variedad de sus componentes, en el tipo de interrelaciones, en la vastedad espacial y temporal de las correlaciones, como en la diversidad de las escalas de organización interrelacionadas. La complejidad biológica no surge de golpe, ni se mantiene igual a sí misma, sino que constituye un proceso histórico; sus componentes son a su vez estructuras complejas precarias cuya existencia está en relación a sus efectos causales (son “funcionales”); está organizada en núcleos espacio-temporales altamente cohesivos (“individualidades”) que a su vez forman --y dependen de-- niveles

colectivos más amplios (ecosistemas, colonias, etc.). En una porción muy pequeña del cosmos, una configuración de partículas extremadamente improbable, mantenida en condiciones alejadas del equilibrio termodinámico, ha proliferado, se ha diversificado e incluso aumentado de complejidad, formando una vasta y robusta organización. Además, este sistema persistentemente organizado (o más bien, este sistema global formado por millones de efímeros sistemas locales e individualizados que, aunque pronto se descomponen, antes se reproducen y multiplican) ha podido desplegar un conjunto de procesos que han ido modificando su entorno para mejorar su propio mantenimiento. En suma, casi podríamos decir que comprender el fenómeno de la complejidad viene a solaparse con el de comprender el fenómeno de la propia vida.

Sin embargo, la relación entre biología y complejidad es intrincada. Uno de los aspectos en los que esta relación ha sido más discutida es el de si la evolución marca una dirección hacia un incremento de complejidad. Muchos autores han cuestionado que los mecanismos evolutivos lleven directamente hacia una mayor complejidad; de hecho, hay muchísimos procesos de simplificación y siempre ha habido una gran mayoría de organismos pequeños y simples. Pero no es menos cierto que las grandes transiciones evolutivas, así como el propio origen de la vida, constituyen claramente un proceso de complejización, independientemente del hecho de que estos procesos hayan ido acompañados de una multitud de procesos concomitantes de simplificación. Ahora bien, ¿es esto una ley o principio de la evolución, o simplemente, un hecho contingente, que podría no haber ocurrido?

Durante prácticamente la mitad de su historia, la vida en nuestro planeta no ha pasado de formas bacterianas. Las bacterias constituyen la forma de vida más antigua, pequeña y menos compleja, pero también la más robusta y persistente. El mundo precámbrico, biológicamente hablando, era notablemente simple y poblado exclusivamente por microbios. En agudo contraste, nuestro mundo biológico contemporáneo se percibe como notablemente diverso y complejo. Desde el punto de vista morfológico y organizacional, la aparición de las eucariotas y, sobre todo, la explosión del Cámbrico, supusieron unos saltos importantísimos en el desarrollo de la complejidad biológica<sup>1</sup>. Pero cabe preguntarse si este salto y los subsiguientes fueron fruto del azar o si la organización básica de la vida (incluyendo en este concepto los mecanismos evolutivos) tenía el potencial para generarlo y sólo se necesitaba un suficientemente amplio espectro espacio-temporal (siempre que las condiciones del entorno se mantuvieran en los adecuados parámetros, naturalmente).

En el fondo, esta pregunta está relacionada con otra más fundamental: ¿es la complejización del cosmos (dadas sus condiciones iniciales) también un hecho contingente o necesario? Responder a esta cuestión excede al ámbito de la biología, pero aun cuando resultara que hay algún principio que, dadas las leyes que rigen el universo y a partir de sus específicas condiciones iniciales, condujera inevitablemente a generar procesos locales de complejización (pues globalmente asumimos que, siguiendo la 2ª ley de la termodinámica, el conjunto del universo evoluciona hacia el desorden y por tanto hacia menos complejidad), esa complejización puede muy probablemente tener límites. Por ejemplo, podría

ocurrir, como argumentaba Monod (1970) que la aparición de la vida no fuese un resultado esperable: que incluso en un universo físico-químicamente complejo la aparición de la vida implicaría un cambio de tal magnitud que nada nos permite asegurar su inevitabilidad, sino todo lo contrario. Pero si, por el contrario, asumimos que en el conjunto del universo es esperable –con mayor o menor frecuencia-- la aparición de sistemas tan complejos como los seres vivos más primitivos, ¿es o no esperable que esta forma de organización --la vida primitiva-- vaya a generar, dado suficiente tiempo y espacio, formas más y más complejas?

Planteada la cuestión desde esta perspectiva más amplia, es interesante que comencemos comparando dos procesos de complejización: el de la biogénesis –es decir, el de la transición que llevó desde los niveles más altos de complejidad físico-química hasta las formas más básicas de la complejidad biológica; y el de la evolución biológica propiamente dicha. En la evolución prebiótica, el punto de partida<sup>1</sup> sería la aparición espontánea de estructuras cuasi-estables y sistemas químicos alejados del equilibrio (probablemente redes autocatalíticas y vesículas, que surgirían y se disgregarían continuamente) y cuya existencia se debería mucho más a la presencia de muy específicas condiciones ambientales que a su propia capacidad de auto-mantenerse. Poco a poco esto iría cambiando: las nuevas formas de organización dependerían más de si mismas –serían más autónomas- y a su vez, también empezarían (a través de conexiones reproductivas) a ser resultado de una historia acumulativa. En conjunto, pues, el proceso de biogénesis, como sucesión de etapas cada vez más complejas, es mucho más precario que la evolución biológica; a su favor, sin embargo, tiene que,

al tratarse de formas de organización mucho más simples, su desaparición podría ser más fácilmente compensada por nuevos procesos de emergencia espontáneos a partir de las condiciones iniciales del proceso. Podemos globalmente ver el proceso de biogénesis como la aparición sucesiva de un conjunto de formas de organización, cada una de las cuales ha actuado como un trinquete que impediría una vuelta atrás en el proceso de complejización. Cada una de las nuevas y mas complejas formas de organización que aparecía eliminaba a la anterior, por ser más eficiente y robusta.

Pero con la aparición de la vida –y, por tanto, con el comienzo de la evolución biológica-- este proceso cambia: en lo sucesivo, las formas más complejas no sólo no van a eliminar a la más básica, sino que van a ser menos robustas y van a depender de ella, en múltiples sentidos. De hecho –y esto nos conecta de nuevo con el enfoque tradicional de la complejidad biológica-- las formas de complejidad más elevadas necesitan masivamente de las más simples, porque metabólicamente son mucho menos versátiles. En este sentido, la aparición de la vida marca “un antes y un después” mucho más radical que el de cualquier otra forma de organización en el proceso de complejización del universo.

Si el proceso de biogénesis ha tenido que transitar por sucesivas innovaciones radicales, y si ello ha ocurrido a partir de un nivel más bajo de organización, ¿por qué la vida básica no iba a continuar ese recorrido? Una condición fundamental para asegurar que tarde o temprano ese proceso de creación de complejidad va a ocurrir es el de la robustez de la organización que tomamos como punto de partida. ¿Conlleva esto, a su vez, la inevitable tendencia

a renovar, a crear novedad funcional? Hay razones teóricas que apoyan el que la evolución genera necesariamente novedad funcional. Los sistemas biológicos son sistemas *organizados*, es decir, están constituidos por partes que se mantienen mutuamente a través de sus interacciones recíprocas. La existencia de sistemas organizados como un todo depende de la actividad de sus partes: en consecuencia, estos sistemas se mantienen por sí mismos y, a través de la acción coordinada de sus partes, controlan las relaciones con su entorno. Este concepto de organización se despliega en formas anidadas: los organismos individuales forman organizaciones colectivas, que se mantienen a sí mismas también a escalas temporales y espaciales más amplias, estableciendo relaciones de dependencia recíproca entre los sistemas a diferentes escalas. Pero para que todo este complejo y entrelazado sistema de organizaciones se mantenga a sí mismo de una forma robusta y sostenida, no basta con que reproduzca recursivamente su identidad; debe también generar variaciones e integrarlas funcionalmente.

Ciertamente, la mera generación de novedad funcional no implica, *prima facie*, incremento de complejidad. Pero si este proceso es suficientemente robusto como para mantenerse indefinidamente en el tiempo (lo cual requiere, además de la presencia mantenida de un conjunto muy específico de condiciones astronómicas y geológicas, el desarrollo de mecanismos de adaptabilidad y sostenibilidad ecológica) parece lógico que termine generando formas de innovación organizativa con incremento de complejidad. Y que éstas, a su vez, aboquen a una nueva forma de organización que implique mayor número de partes distintas e interacciones más diversas, formando todo ello un sistema

funcionalmente integrado. Además, cada nuevo hito de complejidad alcanzado, en la medida en que conecta funcionalmente más cantidad y variedad de relaciones, abre a su vez mayores posibilidades de innovación. Esto encaja perfectamente con el hecho empírico constatado de que, a medida que la evolución ha ido generando formas de organización más complejas, éstas a su vez han producido otras más complejas y en un menor plazo de tiempo, y así sucesivamente. Y aunque no tuviéramos explicaciones que mostrasen concluyentemente que esto es así *necesariamente*, la abrumadora cantidad de evidencias empíricas constituye en sí mismo un indicio para pensar que no se trata de un hecho contingente.

Hay en todo este esquema argumental un punto muy importante que hemos mencionado, pero no analizado. Hemos dicho por qué cabe esperar que la vida termine generando formas más y más complejas *si dispone de un periodo de tiempo suficientemente largo y se mantiene un conjunto muy específico de condiciones astronómicas y geológicas*. Ahora bien, esta cuestión, a la cual no se le suele prestar atención en este debate, es importante. Pues, contrariamente a lo que mucha gente supone, las condiciones físicas para la aparición de formas complejas de vida requieren una extraordinaria coincidencia de circunstancias, como argumentan Ward y Brownlee (2000). Estos autores concluyen que el universo es fundamentalmente hostil a la vida compleja y que, aunque la vida microbiana puede ser, hasta cierto punto, común en el universo, la vida compleja requiere un conjunto de circunstancias excepcionalmente improbable, y por lo tanto es muy rara. Ward y Brownlee argumentan que es necesario un conjunto

extraordinariamente específico e improbable de condiciones astronómicas y geológicas (por ejemplo, un planeta con placas tectónicas y oxígeno, una gran luna, campo magnético, un gigante de gas como Júpiter para protección de catastróficos impactos de meteoritos, y una órbita en la zona habitable del tipo correcto de estrella) para que la vida en la Tierra haya podido evolucionar hacia formas más complejas.

Ciertamente se puede alegar, como hacen Cohen y Stewart (2002), primero, que este planteamiento asume gratuitamente una concepción de la vida que solo puede evolucionar en ambientes similares a la Tierra, y que otras formas de vida pueden complejizarse en condiciones bien distintas a las de la Tierra. Y segundo, que aun aceptando que la forma inicial de vida sea similar a la terrestre, se puede argumentar que es contingente el hecho de que la evolución hacia la complejidad se haya dado solo con el conjunto de condiciones señalados por Ward y Brownlee.

Vamos a analizar estos dos argumentos. Respecto al primero de ellos, se puede, en teoría, suponer la existencia de una forma inicial de vida alternativa, pero es dudoso que, de existir, fuera mucho más robusta y polifacética que la que inicialmente debió existir en nuestro planeta y que es la que ha dado lugar a las formas complejas terrestres. Esta hipótesis es improbable, pues nuestro planeta ha presentado espacial y temporalmente un escenario donde multitud de formas de organización han competido en términos de eficiencia y robustez, y la forma de vida que conocemos es la que precisamente ha sobrevivido y prosperado en una historia evolutiva prebiótica frente a una multitud de otras formas que con toda seguridad han aparecido y se han desarrollado.

Respecto al segundo argumento de Cohen y Stewart, las cosas son menos claras. Es verdad, *de manera general*, que en entornos muy extremos solo prosperan las formas menos complejas de vida. Los 2.000 ma de evolución de vida eucariota en tan diferentes entornos como los que la biosfera ha proporcionado nos permiten constatar que, como norma general, las formas de vida más complejas son menos capaces de aparecer y desarrollarse en un conjunto tan amplio de condiciones ambientales como el que habitan las más simples. Pero no es menos cierto que también hay organismos relativamente complejos (al menos comparados con las procariotas), como los tardígrados, que son capaces de sobrevivir en condiciones muy extremas. En suma, el argumento de Ward y Brownlee tiene una cierta fuerza, pero no la suficiente para descartar que, bajo parámetros externos similares a los que hacen posible la vida procariota sea posible también cierta forma de evolución hacia la complejidad. Muy probablemente, sin las condiciones de las que ellos hablan, la potencialidad complejizadora de la evolución habría sido menor que la que efectivamente se ha dado (y es además razonable pensar que la contingencia haya intervenido también). Pero no imposible, pues el papel adverso de unas condiciones muy extremas puede ser hasta cierto punto compensado tanto la propia capacidad de las formas básicas de vida para crear activamente condiciones locales favorables como por la de las formas complejas para desarrollar mecanismos sofisticados de supervivencia.

En el fondo, hay una cuestión subyacente que es necesario aclarar en este debate: para hablar de complejidad, siempre consideramos un sistema y su entorno; es decir, delimitamos una parte del universo. Pero en el caso de la

evolución de la complejidad biológica deberemos hablar de dos entornos. Así, al considerar la evolución de la vida hemos visto que se necesita mantener un complejo conjunto de condiciones astronómicas y geológicas. De una manera más general, la aparición –y mantenimiento-- en determinadas zonas del universo de procesos de complejización requiere a su vez de un cinturón de estabilidades físicas, geológicas y astronómicas, así como unas muy específicas condiciones iniciales. Pero lo que es especial en la biogénesis, y más aún en la evolución biológica, *es el hecho de que sea una forma de complejidad cuyo efecto causal fundamental es la activa y versátil contribución a su propio mantenimiento*. Por tanto, en el fenómeno de la complejidad biológica hay, por así decir, dos tipos de entorno o “cinturones”: uno, que es el conjunto de condiciones físico-químicas directamente afectadas por la actividad biológica; y el otro, al que se refieren Ward y Brownlee, que posibilita el mantenimiento de un rango de parámetros compatible con la vida (y en el caso de la Tierra, con su evolución a formas más complejas) sin ser afectado por ésta. Para la aparición y mantenimiento de la vida el universo ha tenido que evolucionar hasta producir localmente un “primer cinturón” –un entorno-- físico-químicamente muy complejo; pero para que la vida se desarrolle hacia formas más complejas, lo más importante es la propia capacidad de la vida para transformar y moldear activamente su propio entorno –su “segundo cinturón”- - de forma favorable. Desde esta perspectiva la aparición del fenómeno de la vida constituye el epítome y la culminación de la complejidad del universo, pues ha supuesto la aparición de una nueva forma de complejidad que solo puede mantenerse creando nueva y mayor complejidad.

## Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias a la financiación del Gobierno Vasco IT 590-13, al proyecto del Ministerio de Ciencia y Competitividad de España FFI2014-52173-P y a una beca Salvador de Madariaga PRX17/00379. El autor agradece también al IHPST de París, donde ha realizado una estancia de investigación durante el primer semestre del 2018.

## Referencias

- Cohen, J. & Stewart, I. (2002) *Evolving the Alien: The Science of Extraterrestrial Life*, Ebury Press.
- Monod, J. (1970) *Le hasard et la nécessité. Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne*, éditions du Seuil, Paris.
- Ward, P. & Brownlee, D. (2000) *Rare Earth: Why Complex Life Is Uncommon in the Universe* Copernicus Books, New York

## Cooperación

### Historia

El estudio de la cooperación desde un punto de vista evolucionario tiene alguna similitud con el estudio del altruismo. En ambos casos el rasgo estudiado se percibe en contradicción, al menos *prima facie*, con el modo de operar de la selección natural. Tradicionalmente la selección natural se concibe como favoreciendo la supervivencia del más apto; y el más apto es quien porta los rasgos que benefician su propia reproducción, usualmente a costa de la reproducción de los organismos que compiten con él en el mismo nicho. Desde la concepción tradicional se ve a la selección natural como operando en un mundo donde los organismos compiten unos contra otros. De ahí que se requiera de maniobras especiales para poder explicar la cooperación. Pero esta concepción de la selección natural ha devenido estrecha de miras, pues a veces cooperar puede ser el medio más eficiente para competir. La evolución de los organismos multicelulares a partir de los unicelulares lo demuestra. En la especie de algas unicelulares *Chlorella Vulgaris*, se ha observado que las células individuales se agrupan en colonias en la presencia de predadores flagelados, para evitar, por un simple efecto del tamaño, ser fagocitadas (Boraas et al, 1998). Así acceden a un beneficio que no es accesible a cada célula individualmente: defensa efectiva frente al predador. Sin embargo, “cooperar para competir” sugiere que la cooperación está subordinada a la competencia, y que es, esencialmente, inestable. En *Chlorella vulgaris*, la agrupación multicelular desaparece tan pronto

la amenaza desaparece y los organismos individuales retornan a su competencia habitual por alimento.

Es cierto que el éxito de los multicelulares como forma de vida estable sugiere que la cooperación tiene una fuerza independiente, pero ¿hasta qué punto y hasta dónde se extiende esa independencia? No lo sabemos, pero es sin duda uno de los temas más fascinantes para la reflexión teórica en cuanto a la naturaleza y evolución de la vida por selección natural.

En el estudio de la evolución de la cooperación ha sido fundamental la colaboración de dos herramientas: la teoría de juegos y la simulación computacional de la evolución de estrategias sociales (Maynard Smith & Price 1973; Axelrod and Hamilton 1981; Maynard Smith 1982). En la teoría *evolucionista* de juegos, el concepto clave es el de estrategia evolutivamente estable (EEE), el equivalente al equilibrio de Nash en la teoría de juegos clásica. Se denomina “estrategia” a un comportamiento social que tiene efectos en la aptitud biológica tanto de actor como del receptor; es decir, los efectos se miden en costos y beneficios reproductivos para los interactores. La simulación computacional sirve para descubrir si una estrategia puede, a lo largo de las generaciones, reproducirse mejor que sus rivales, y por consiguiente invadir y fijarse en una población. Si invade, pero no puede a su vez ser invadida por otras, se trata de una EEE.

### *Análisis*

En la transición evolucionaria de los unicelulares a los multicelulares mediante cooperación entre los primeros, la formación de colonias es el primer paso. El altruismo por parentesco juega ahí un rol importante. La célula individual altruista invierte recursos en producir las sustancias adhesivas requeridas para la formación de colonias. De esta adhesividad se benefician todas las que se unen en una colonia, de modo que sería conveniente que todas contribuyesen su parte. De hecho, todas contribuyen en la misma medida, pues son clones de un mismo ancestro que se reproduce asexualmente; y todas reciben el mismo beneficio de la protección contra los predadores. Aquí, el éxito de la mutua cooperación no se distingue del éxito del altruismo por parentesco: depende de que los receptores del altruismo sean predominantemente los parientes. Esto se cumple cuando todas las células son clones – genéticamente idénticos– de un ancestro común. Por lo general, los descendientes de una misma célula no se **dispersen** y permanecen juntos para formar la colonia si es necesario. Vemos el mismo fenómeno cuando las familias de organismos multicelulares no se dispersan y sus miembros permanecen juntos durante varias generaciones en un mismo nido o colmena, como sucede con los insectos eusociales.

Otra similitud de los insectos eusociales con los primeros hipotéticos multicelulares es que en aquéllos la línea germinal está secuestrada en la reina madre, cuya

descendencia muy a menudo es fruto de su apareamiento con un único macho. Todos los miembros de la colmena son sus descendientes, y todos están estrechamente emparentados. Las colonias de bacterias o algas unicelulares se componen también de individuos que provienen todos de una única célula, es decir, no son agregados de células que provienen de distintos orígenes. Esta peculiaridad se ha conservado en la gran mayoría de organismos multicelulares. No es una coincidencia que casi todos ellos se desarrollen a partir de una única célula, el cigoto. Todas las células del multicelular son clones del cigoto. Este se reproduce por división celular y da origen a todas las células del embrión en desarrollo. De esa manera se asegura el máximo coeficiente de parentesco entre ellas (todas son genéticamente idénticas) y con ello también el grado máximo de mutua cooperación. El altruismo por parentesco es, entonces, un medio muy recurrido en los seres vivos para asegurar la cooperación y evitar que el altruismo sea objeto de explotación. Esta última posibilidad es el mayor obstáculo a la evolución tanto del altruismo como de la cooperación. Si los explotadores logran su objetivo, los cooperadores y altruistas se extinguirían por obra de la selección natural.

Cuando la cooperación se da entre organismos no emparentados, la selección natural debe buscar nuevos mecanismos, quizás más sofisticados, de asociación entre cooperadores. Pero sigue siendo requisito que los cooperadores encuentren una forma de asociarse predominantemente entre sí, excluyendo a los no-cooperadores. Los cooperadores, al igual que los altruistas, necesitan evolucionar

rasgos que *controlen* con quién o quienes se asocian, pues de no ser así tanto los unos como los otros serían objeto de explotación y se extinguirían (Rosas 2010). La vulnerabilidad a la explotación se deriva del hecho de que el beneficio de la cooperación, que es una forma de acción conjunta o colectiva, es un bien público que es costoso de producir y del que todos los individuos se benefician. Como en todas las acciones colectivas que producen bienes públicos, hay un incentivo para no contribuir y “gorrear” de la contribución de los demás, particularmente si es difícil o imposible excluir a individuos particulares del bien común producido (como sucede con las carreteras públicas o el aire limpio), o si algunos de los que no contribuyen logran ocultar su no-contribución. Las interacciones con estas características se denominan dilemas sociales.

Hay varios tipos de dilemas sociales; el más conocido es el dilema de prisioneros de dos jugadores. Las acciones posibles son cooperar (contribuir a producir el bien común) o desertar (no contribuir y aprovecharse de la contribución del otro jugador). Cada quien decide con independencia de su contraparte, pero el beneficio o “pago” obtenido por cada jugador depende no solo de su decisión sino también de la decisión de otros jugadores. La mutua cooperación tiene un buen pago, pero desertar cuando la contraparte coopera es todavía mejor. El peor pago – la explotación – lo obtiene quien coopera cuando la contraparte deserta. Para que la cooperación evolucione, la selección natural tiene que conjugar dos rasgos: la disposición a cooperar y un rasgo que la blinde contra la explotación por parte de los tramposos. Esos rasgos tiene que producir, en últimas, una asociación

predominante de cooperadores con cooperadores y una exclusión de los tramposos de los beneficios de la cooperación.

A diferencia del caso del altruismo entre parientes, la selección natural compone el blindaje a partir de dos componentes básicos del comportamiento social: cooperar y desertar. Para lograrlo, los organismos tienen que poder identificar las acciones de otros como eventos de cooperación o de deserción. En organismos con capacidades cognitivas limitadas, esto no es fácil de lograr, pero tampoco es imposible. Axelrod y Hamilton (1981) especularon que los parásitos y sus huéspedes podían instanciar tanto interacciones hostiles como también cooperativas. Las interacciones cooperativas pueden darse si ambos utilizan la estrategia *Tit for Tat*, en este caso pueden convertirse en simbiotes. *Tit for Tat* es la estrategia que demostró ser ganadora en los torneos entre estrategias organizados por Axelrod en 1980. Las estrategias se inscribían en el torneo en forma de algoritmos computacionales (Axelrod, 1984). *Tit for Tat* es la estrategia sencilla que comienza cooperando y devuelve cooperación por cooperación y deserción por deserción.

Pero *Tit for Tat* no es la única estrategia cooperadora exitosa. Como los individuos en un grupo están en una interacción potencialmente repetida con los otros miembros de su grupo, el diseño de estrategias capaces de blindar a los cooperadores contra los tramposos consiste en una secuenciación adecuada de

los dos átomos sociales: cooperar o desertar. Las combinaciones posibles de actos singulares de cooperación y deserción en interacciones repetidas son innumerables. Pero es posible abstraer algunas características comunes a todas las estrategias cooperadoras. Éstas son “amables”: nunca usan una deserción para sacar ventaja de su contraparte, sino solo como castigo. El empleo adecuado del castigo es clave contra los tramposos (Boyd & Richerson, 1992; Fehr & Gächter, 2002). Cuando disponen de habilidades cognitivas complejas, los organismos no se contentan con detectar los actos de cooperación y deserción. También disciernen entre deserciones que son actos de trampa y deserciones que constituyen castigos, así como entre los actos genuinos de cooperación y los que se usan como señuelo. Los organismos con esas habilidades pueden elaborar también representaciones más complejas y acertadas de la reputación de los demás; y logran un uso más adecuado de la cooperación como recompensa y de la deserción como castigo.

En los niveles cognitivos superiores, se formulan normas escritas y se crean los sistemas jurídicos. En estos niveles la selección natural es complementada por la selección cultural y a veces incluso obstaculizada por ella. La posibilidad de elaborar estrategias complejas que sean amables, que usen el castigo adecuadamente y que sean capaces también de perdonar, depende de las habilidades cognitivas de los organismos. Esas propiedades, combinadas efectivamente, son las que logran estabilizar las asociaciones positivas de cooperadores con cooperadores y las que garantizan el éxito de la cooperación a

gran escala, en la que la especie humana se destaca, aunque quizás no lo suficiente para garantizar su futuro.

## Referencias

Axelrod R. and W. D. Hamilton. (1981). The evolution of cooperation. *Science* 211: 1390-1396.

Axelrod, R. (1984) *The Evolution of Cooperation*. New York: Basic Books.

Boraas, M.E., Seale, D.B., and Boxhorn, J.E. (1998) Phagotrophy by a flagellate selects for colonial prey: A possible origin of multicellularity. *Evolutionary Ecology* 12:153-164.

Boyd, R. and Richerson, P. J. (1992) 'Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups', *Ethology and Sociobiology*, 13(3), pp. 171-195

Fehr, E. and Gächter, S. (2002) 'Altruistic Punishment in Humans', *Nature*, 415(6868), pp. 137-140.

Maynard Smith, J. and Price, G. R. (1973). The logic of animal conflicts. *Nature* 246: 15–18

Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press.

Antonio Diéguez

[diequez@uma.es](mailto:diequez@uma.es)

Consideraremos aquí la expresión ‘determinismo biológico’ como sinónima de ‘determinismo genético’. Definir dicha expresión no es fácil si queremos evitar formular una tesis trivialmente verdadera u otra trivialmente falsa. Sería una tesis trivialmente verdadera si lo entendiéramos como la afirmación de que algunos rasgos de los seres vivos están condicionados causalmente por factores genéticos. La existencia de enfermedades genéticas sería un ejemplo claro de que tales rasgos existen. Hoy sabemos que muchas de las características de los seres vivos tienen una base poligenética. En cambio, si entendemos el determinismo biológico como la tesis de que todos los rasgos de los seres vivos tienen una causa genética que determina que sean así y no de otro modo, entonces la tesis es trivialmente falsa y, de hecho, ningún biólogo relevante la ha sostenido jamás.

Para evitar una discusión larga sobre los pros y contras de diferentes definiciones, asumiremos aquí una propuesta razonable y clarificadora que realizan David Resnik y Daniel Vorhaus (2006). Ellos distinguen tres modalidades de determinismo, que caracterizan del siguiente modo:

*Determinismo genético fuerte:* el gen G casi siempre conduce al desarrollo del rasgo R. (G incrementa la probabilidad de R y la probabilidad de R, dado G, es del 95% o mayor).

*Determinismo genético moderado:* Más veces que lo contrario el gen G conduce al desarrollo del rasgo R. (G incrementa la probabilidad de R y la probabilidad de R, dado G, es mayor del 50%).

*Determinismo genético débil:* A veces el gen G conduce al desarrollo del rasgo R. (G incrementa la probabilidad de T, pero la probabilidad de T es aún menor del 50%).

Sería, obviamente, una cuestión empírica averiguar si hay rasgos que estén fuertemente determinados genéticamente, moderadamente determinados o débilmente determinados. En principio todo indica que serían comparativamente pocos los rasgos fuertemente determinados, es decir, con una muy escasa influencia ambiental en su producción. Para algunos autores, solo la tesis determinista fuerte caracterizaría al auténtico determinismo genético (por ejemplo, Kitcher, 2003). Obsérvese que cuanto mayor sea la influencia genética, menor será la ambiental, y viceversa. Esto puede expresarse también en términos de lo que los genetistas llaman la 'norma de reacción', es decir, el rango de fenotipos que un mismo genotipo puede generar dependiendo de las diferencias ambientales. Hay rasgos cuya norma de reacción es única, como el carácter liso o rugoso de los guisantes, que por tanto depende únicamente del genotipo (siempre y cuando se den las circunstancias ambientales adecuadas para que el organismo sea viable -nutrientes, temperatura, etc.). Hay rasgos con una norma de reacción estrecha, que serían los que tienen un fuerte componente hereditario, y hay rasgos con una norma de reacción muy amplia. En este último caso, se dice que el rasgo presenta una gran *plasticidad fenotípica*.

Los defensores del determinismo biológico han afirmado reiteradas veces a lo largo de la historia que ciertos rasgos, especialmente rasgos conductuales o sociales, como la delincuencia, la orientación sexual, el alcoholismo, la conflictividad social, etc., y otros que reciben gran valoración socialmente, como la inteligencia, el carácter moral, el talento artístico o la sensibilidad espiritual (la creencia en algo trascendente al ser humano), están fuerte o moderadamente determinados por los genes en el sentido descrito. La forma popular de decirlo es que hay un “gen de la delincuencia”, un “gen de la homosexualidad”, un “gen del alcoholismo”, un “gen de la creencia en Dios”, “el gen de la obesidad”, etc. Los titulares de los periódicos están plagados de expresiones como estas. Dado que estos rasgos sociales influyen en el estatus social, el determinismo biológico busca explicar en las diferencias genéticas subyacentes las jerarquías sociales establecidas.

El determinismo biológico fue defendido a finales del siglo XIX y principios del XX por el darwinismo social y por el movimiento eugenésico (Herbert Spencer, Thomas Malthus, Francis Galton y Karl Pearson en Gran Bretaña, y en América, Charles Davenport y Harry Laughlin principalmente). También han sido acusados de defender el determinismo biológico los partidarios de la Sociobiología y de la Psicología Evolucionista. John Tooby y Leda Cosmides, dos de los máximos representantes de esta última disciplina, han respondido a esta acusación y han argumentado que la Psicología Evolucionista acepta sin ninguna dificultad que los genes y el ambiente interactúan constantemente en la formación de los rasgos fenotípicos. No obstante, ésta es una réplica que suelen aducir los deterministas

biológicos sin que esté muy claro hasta qué punto aceptan las influencias ambientales en rasgos relevantes.

En años recientes quizás la defensa más conocida y firme del determinismo biológico fue la que hicieron Richard J. Herrnstein y Charles Murray acerca de la inteligencia en grupos humanos en un polémico libro titulado *The Bell Curve* (Herrnstein y Murray, 1994, y, para una crítica, Fraser (ed.), 1995 y Devlin *et al.* (eds.), 1997). Una de las tesis centrales del libro es que, dado que el Cociente Intelectual (CI) tiene un alto componente hereditario (entre un 40% y un 80%),<sup>1</sup> y que unas razas tienen un coeficiente medio mayor que otra, y dado que la productividad y el éxito profesional depende en gran medida de dicho CI, las políticas sociales para disminuir la brecha socioeconómica entre grupos raciales están condenadas al fracaso; es más, pueden agravar la situación. La conclusión de estos autores es que ciertos rasgos psicológicos y sociales, como el grado de inteligencia, están fijados por la biología y no pueden ser cambiados.

Esta idea, común a muchos defensores del determinismo biológico, según la cual no es posible modificar socialmente lo que está fuertemente determinado biológicamente ha recibido, sin embargo, críticas convincentes. Incluso aunque, por mor del argumento, se concediera que hay rasgos determinados biológicamente que sitúan a los individuos en diferentes niveles sociales, de ahí no se sigue que no se deban hacer políticas sociales para paliar los efectos de las desigualdades sociales generadas por las diferencias en esos rasgos (de Melo-Martín, 2003).

Pero además, hay serios problemas para atribuir a diferencias genéticas entre dos grupos el que un determinado rasgo tenga una alta heredabilidad dentro de los grupos. La diferencia entre los dos grupos puede deberse, pese a todo, a diferencias ambientales. Los hombres blancos estadounidenses eran a mitad del siglo XIX en torno a 9 cm más altos de media que los hombres holandeses; en cambio, a finales del siglo XX, los holandeses eran aproximadamente 5 cm más altos que los norteamericanos blancos, pese a que la estatura de éstos se había incrementado también. La estatura es un rasgo con una alta heredabilidad (en torno al 0.8), sin embargo, parece evidente que estas diferencias se debieron a circunstancias medioambientales (Visscher *et al.* 2008). Por otro lado, no todas las diferencias fenotípicas debidas a diferencias genéticas se heredan. No se heredan necesariamente las debidas a la dominancia de un alelo o a los efectos epistáticos de unos genes sobre otros. Los que concluyen a partir de la alta heredabilidad de un rasgo que este rasgo no puede ser influido por el ambiente (o solo mínimamente) se equivocan. La fenilcetonuria es una enfermedad monogenética con un alto grado de heredabilidad que sin tratamiento produce un grave retraso mental en los niños que la padecen. Hoy puede evitarse con una dieta baja en fenilalanina ese retraso mental. Del mismo modo, tampoco se puede concluir sin más que un rasgo con alta heredabilidad está menos influido por el ambiente que un rasgo con baja heredabilidad. La heredabilidad habla de la variación de un rasgo en la población, pero no de los factores causales que intervienen en el desarrollo de dicho rasgo (Keller, 2010 y Moore, 2013).

Desde el punto de vista de la biología actual, la propia distinción dicotómica entre genes (o naturaleza) y ambiente es problemática. Todos los rasgos de los seres vivos dependen de una red intrincada de relaciones entre ambos polos, teniéndose que incluir además los factores epigenéticos y el contexto celular en el que se hallan los genes (incluyendo a otros genes y a sus efectos epistáticos). La separación de ambos polos como si fueran opuestos o incluso complementarios, compitiendo entre ellos por la formación de un rasgo, es, por tanto, artificial y forzada. Intentar determinar la contribución comparativa de los genes frente al ambiente tiene tan poco sentido, como recordaba Richard Lewontin, como pretender averiguar midiendo volúmenes quién ha contribuido más a la construcción de un muro si el que colocaba los ladrillos o el que mezclaba el cemento. O como pretender averiguar quién ha llenado más el cubo de agua, el que sostenía la manguera o el que abrió el grifo (Keller, 2010). Esto es especialmente claro en los rasgos conductuales, que suelen ser los que más interesan a los deterministas biológicos.

Al señalar todas estas dificultades para distinguir la atribución de una causa genética a un rasgo o a una diferencia entre rasgos individuales, o para atribuir diferencias entre grupos a diferencias genéticas y para distinguirlas a su vez de las causas de las diferencias fenotípicas entre individuos, los críticos del determinismo biológico denuncian la ligereza con la que habitualmente se hacen este tipo de inferencias erróneas, y no solo en los medios de comunicación, sino en ocasiones hasta en la literatura científica.

No obstante, esto no significa que debido a tales dificultades, y a la complejidad que encierra la noción misma de gen, no tenga sentido hablar de la base genética de los rasgos fenotípicos, o de la base genética de ciertas enfermedades, aunque nos sea desconocido buena parte del proceso causal completo. Podemos incluso preguntarnos legítimamente por el grado en que un rasgo es modificable en un estadio dado del desarrollo (Keller, 2010: 75), sin que esto presuponga que los rasgos con alta heredabilidad o los efectos de factores genéticos son inmodificables, a diferencia de los ambientales. Lo que, en cambio, significa es que los deterministas efectúan una pregunta equivocada cuando quieren averiguar a través de un análisis de varianza si influyen más los genes o el ambiente en la formación de un rasgo cualquiera en los individuos, o extraen una conclusión científicamente infundada cuando afirman que, puesto que la diferencia entre los individuos de una población en un rasgo es altamente heredable, eso quiere decir que el rasgo está genéticamente determinado o sencillamente que los genes influyen mucho más en él que el ambiente.

## Referencias

- De Melo-Martín, I. (2003). "When is Biology Destiny? Biological Determinism and Social Responsibility", *Philosophy of Science*, 70, pp. 1184-1194.
- Devlin, B., S.E. Fienberg, D.P. Resnick, K. Roeder (eds.). (1997). *Intelligence, Genes, and Success*, New York: Springer.

- Fraser, S. (ed.). (1995). *The Bell Curve Wars. Race, Intelligence, and the Future of America*. New York: Basic Books.
- Herrnstein, R.J. y Ch. Murray. (1994). *The Bell Curve: Intelligence and Class Structure in American Life*. New York: The Free Press.
- Keller, E.F. (2010). *The Mirage of a Space between Nature and Nurture*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Kitcher, Ph. (2003). "Battling the Undead. How (and How Not) to Resist Genetic Determinism", en Ph. Kitcher, *In Mendel's Mirror*, Oxford: Oxford University Press, pp. 283-300.
- Moore, D.S. (2013). "Current Thinking About Nature and Nurture", en K. Kampourakis (ed.), *The Philosophy of Biology: A companion for Educators*, Dordrecht: Springer, pp. 629-652.
- Neisser, U. et al. (1996). "Intelligence: Knowns and Unknowns", *American Psychologist*, Vol 51(2), pp. 77-101. Doi:10.1037/0003-066X.51.2.77
- Resnik, D. y D. Vorhaus. (2006). "Genetic Modification and Genetic Determinism", *Philosophy, Ethics, and Humanities in Medicine*, 1:9 doi:10.1186/1747-5341-1-9, <http://www.peh-med.com/content/1/1/9>.
- Visscher, P.M., W.G. Hill, N.R. Wray. (2008). "Heritability in the Genomics Era — Concepts and Misconceptions", *Nature Review Genetics*, 9, pp. 255-266.

Lecturas recomendadas:

Keller, E.F. (2010). *The Mirage of a Space between Nature and Nurture*, Cambridge, MA: Harvard University Press.

Lewontin, R.C. (2000). *Genes, organismo y ambiente*, Barcelona: Gedisa.

Moore, D.S. (2013). "Current Thinking About Nature and Nurture", en K. Kampourakis (ed.), *The Philosophy of Biology: A companion for Educators*, Dordrecht: Springer, pp. 629-652.

Sober, E. (2002). "El significado de la causalidad genética", en A. Buchanan, D.W. Brock, N. Daniels y D. Wickler, *Genética y justicia*, Madrid: Cambridge University Press.

David More (2003, p. 634) lo ilustra con otra analogía: "Así como no tiene sentido preguntar si es la gasolina o la chispa de la bujía la que tiene un efecto «más fuerte» en el funcionamiento del motor, no tiene tampoco sentido concebir la Naturaleza y la genética como factores que «compiten por la supremacía» entre sí".

¿Quién podría decir con completa seguridad que no hizo bien Angelina Jolie al asumir con todas sus consecuencias la idea de que era portadora de una mutación en el gen BRCA1 que impide que el ADN se repare adecuadamente a sí mismo y que, según su médico, esto aumentaba en su caso el riesgo de padecer cáncer hasta alcanzar el 87%? Signifique eso lo que signifique, pocos dejarían de tomárselo muy en serio. Y esto, con independencia de si aceptamos que su

decisión de practicarse una doble mastectomía preventiva fue o no la más acertada.

## *Ecosystem*

Nei Nunes-Neto<sup>1</sup> and Felipe Lima<sup>1</sup>

### **1. Introduction**

Sometimes, in ordinary talk, or even among life scientists, the word ecosystem is used to refer to any system studied by ecologists. “Ecosystem” seems the obvious and more natural contraction of “ecological” and “system”. However, in order to approach the concept of ecosystem in ecology, in a more precise way, we must first distinguish between two main general points of view. Although they can communicate with each other, they were built along XXth century ecology, as different ontological, epistemological and methodological frames: 1) a biogeographical tradition, also called a population/community tradition and 2) a thermodynamic tradition, also called an ecosystem tradition (Allen and Hoekstra 1992/2015; Pickett et al. 2007).

The same piece or tract of land (e.g., a lake, a forest, etc) is viewed or studied at different lenses depending on the tradition assumed. Let us take the example of a forest fragment.

By one hand, for the biogeographical tradition the tract of land instantiated in the forest is seen as a series of populations, that is, “def. population”; or as an ecological community, that is, a “[def. of community – by Allen and Hoekstra]”. The emphasis is put on which are the taxonomic nature of the species found in the area, their richness (the number of them), their abundance (the relative amount of individuals of each species, in relation to the amount of total individuals found),

their geographic distributions, as well as their interactions. In a word, we could say the focus is on the biological diversity, or biodiversity, of the area. Studying the forest, the community ecologist would identify/classify the forest species (the plants, the animals, the fungi etc), their richness, abundance, distribution and interactions they establish with each other. This is a tradition which puts emphasis also on the historical aspects of the species of the community.

By the other hand, the thermodynamic tradition assumes a more interdisciplinary perspective, which combines physics, chemistry and geology with biological sciences. The emphasis here is on the flow of matter and energy across the different modules or components of the ecological system, how they are recycled, absorbed and incorporated in biomass. It is not very important here to know which species does this or that process, but rather, that there are some processes or functions performed by some group of species. In a sense what matters is that there is a group of different species, which contribute to the function of the decomposition of the organic matter (e.g., soil bacteria, fungi and earthworms), while there is another group responsible for the production of the organic matter, the producers (e.g., green plants, which perform photosynthesis), and, finally, a third group which performs the role of consumers of organic matter, the consumers (e.g. herbivorous animals).

A way to notice clearly the difference between the two traditions is this: while the community ecology tradition wants to know which are the species present in the area, their identities, how they evolved (disregarding the material and energetic aspects of the ecological system), the ecosystem ecology tradition focus on the

flow of matter and energy from a functional way, seeking to approach how the main elements (e.g. carbon, nitrogen) flow in the cycles (disregarding the taxonomic identity of the species which do this or that activity).

Here, in this chapter, from now on, we will focus in/on the thermodynamic tradition, where the ecosystem concept has arisen and is significant.

## **2. A brief history of the ecosystem concept**

The term ecosystem was introduced by Arthur Tansley, in 1935, in order to describe the climax community (for an analysis, see Real and Brown 1991; Tansley 1935). According to Tansley (1935: 299), commenting on Frederic Clement's use of the term 'biome', the interdisciplinary perspective – mentioned above – as well as a holistic view, are central to the very definition of the ecosystem:

the more fundamental conception is, as it seems to me, the whole *system* (in the sense of physics), including not only the organism-complex, but also the whole complex of physical factors forming what we call the environment of the biome – the habitat factors in the widest sense. Though the organisms may claim our primary interest, when we are trying to think fundamentally we cannot separate them from their special environment, which they form one physical system. It is the systems so formed which, from the point of view of the ecologist, are the basic units of nature on the face of the earth. Our natural human prejudices force us to consider the organisms (in the sense of the biologist) as the most important part of these systems, but certainly the

inorganic 'factors' are also parts – there could be no systems without them, and there is constant interchange of the most various kinds within each system, not only between the organisms but between the organic and the inorganic. These *ecosystems*, as we may call them, are of the most various kinds and sizes. They form one category of the multitudinous physical systems of the universe, which range from the universe as a whole down to the atom (Tansley, 1935: 299, emphasis in the original)

However, Tansley's own use of the term had little impact on ecology (Real and Brown, 1991). It was Raymond Lindeman's use of ecosystem, in 1942, which made the concept famous and more relevant in ecology (Lindeman, 1942). Lindeman, a disciple of the great biologist G.E. Hutchinson, showed how the concept of ecosystem could help in the organization of the ecological ideas. Studying a lake, Lindeman and his group found that any attempt to separate the living organisms from their abiotic habitat (e.g., the water, the soil etc) was artificial and inadequate. Rather, the lake for Lindeman, should be viewed as an integrated system of the biotic and abiotic parts. In his words: "the *ecosystem* may be formally defined as the system composed of physical-chemical-biological processes active within a space-time unit of any magnitude, i.e., the biotic community *plus* its abiotic environment" (Lindeman, 1942: 400, emphasis in the original).

Although advancing in the ecosystem view, with the clear conception of integration between biotic and abiotic parts, and emphasizing the relevance of energy and matter flows, according to Allen and Hoekstra (1992/2015: 115), Lindeman did not

reach the idea of cycles as the units, as the fundamental parts of the system. Instead, for him, the parts of the ecosystem are still animals and plants.

Continuing this history, Odum (1969) looked at the ecosystem highlighting the relevance of matter and energy flows. Odum's book, *Ecology*, is an important and much used work in University courses (as a didactic book) of the ecology of chart flows, showing all the complexity of the ecological systems.

Interestingly, in this brief history of the ecosystem concept, we can notice, in the end of the XXth century, an approximation between ecosystem ecology and community ecology, through the proposal of a huge synthesis in the Biodiversity and Ecosystem Functioning Research program (BEF). According to Shahid Naaem (2002), a proponent of the BEF, traditionally it was assumed in the XXth century that the main *explanandum* for ecology was the biodiversity (simply instantiated by its main meaning: richness and abundance of species). This led to the assumption of the Central Thesis of Community Ecology, for which all variables are mobilized in order to explain the biodiversity. In his analysis, the BEF seeks to explain not only biodiversity, but now, mainly, the ecosystem properties. And to do that, it seeks in living and non-living factors - including functional diversity, diversity of biological interactions etc – the *explanans* for the ecosystem properties, for the operation of the ecosystem. It is particularly interesting to notice that here – in this epistemological movement of the BEF - the existence, richness and abundance of life (biodiversity) is not simply something which is caused by environmental factors – often abiotic factors – and, then, explained by those factors, but, now it is a force, a causal agent, and, in epistemological terms, an *explanans* in the ecological

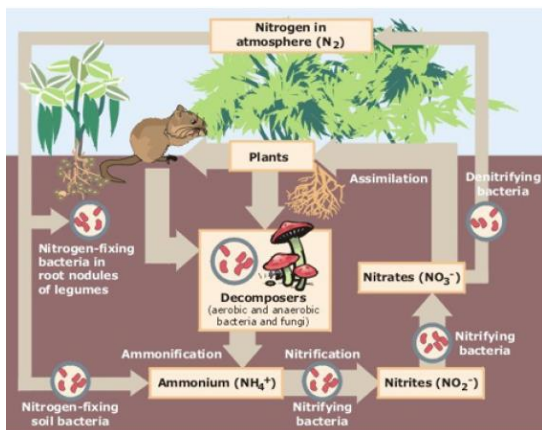
theory. This is to recognize the intense and continuous role of living beings on the physico-chemical environment, something, which other scientific perspectives have been noticing since the XIXth and along the XXth century, such as Vladimir Vernadsky's biogeochemical approach (Vernadsky, 2012), the Gaia research program, developed by James Lovelock [see Nunes-Neto and El-Hani 2006, 2011]), or the theory of niche construction, in evolutionary biology (Odling-Smee et al. 1996; Laland et al. 2000).

And, besides this recognition of life's role on its own environment, there is also a synthesis between ecosystem ecology and community ecology at place here. And in this synthesis it is central the concept of function. In fact, function is a conceptual bridge between both traditions, something which was not explicitly noticed by BEF scientists themselves. According to Nunes-Neto and colleagues:

Function plays an integrative role here because the ascription of function to the biodiversity or to its components (such as the traits, populations, functional groups, etc.) aims at explaining the maintenance of ecosystem properties (nutrient cycling, primary productivity, etc.). To put it differently, the BEF recognizes that there is some functional action of the objects of community ecology on the flow of matter and energy, the object of ecosystem ecology. (Nunes-Neto et al. 2014, p. 125)

Based on this, we can say that the concept of ecosystem in contemporary ecology, in order to be adequately understood, should be related to two other central

concepts for ecology: function and biodiversity; biodiversity as the central concept of community ecology, and function as the main bridge between community and ecosystem ecology, in BEF's big synthesis. For a more detailed analysis of BEF, and of the place of ecosystem concept there, see Loreau (2010), Almeida and El-Hani, (2006) and Nunes-Neto et al. (2013, 2014).



**Figure 1:** A schematic and common representation of an ecosystem. It is represented the Nitrogen cycle in a terrestrial ecosystem, showing the different functional groups, decomposers (bacteria, fungi), consumers (herbivore animal) and producers (green plants) all acting as constraining structures on the flow of matter and energy. Source: *Wikipedia*.

### **3. Conclusion: our moral duties towards Earth ecosystems**

From different – even divergent – moral, political or scientific/epistemological points of view (such as weak anthropocentric or biocentric views; from the view of ecosystem services or not; BEF etc), if we look at the current situation of earth's ecosystems, it seems that our conclusion is that the situation is not good for the ecosystems, for the animals, neither for we, humans, who depend on them.

The intense economic activity, in areas such as agriculture, livestock production, deforestation, energy consumption summed up with the more and more refined scientific investigations of ecosystems (through mathematical modelling, for instance) being produced in order to understand them, seem to be raising relevant consequences. If not all the scientific community, at least some scientists are noticing to be insufficient to merely study (explain, describe, predict etc) the ecosystems. It is necessary – in some way – to protect them from the harms human beings are doing. In fact, in spite of successive international meetings on the environment and the growth of ecological knowledge, more and more ecosystems around the world have been converted to human-dominated uses. For instance, 21.8% of global land area was converted this way (Vitousek, 1997, in a review, estimated a value around 39 to 50%), while only about 5% was specially destined to protect biodiversity (Hoekstra, 2005). The main affected biomes in world are mediterranean forests, woodlands and scrub; temperate forest, steppe and woodland; temperate broadleaf and mixed forests and tropical and sub-tropical broadleaf forests (Hoekstra, 2005; Millenium Ecosystem Assesment, 2005). The

main cause of these conversions is land transformation, mainly for agriculture (Millenium Ecosystem Assessment, 2005; Vitousek, 1997; WWF, 2016).

As humans became a major geological force, they must to face some decisions about natural world. One of these decisions concerns which entities of the world owns our moral duties. Should we, for example, restrict our duties to another humans, or should we expand it to, say, ecosystems themselves? Should we treat ecosystems and nature as a whole as a mere resource, or should we respect them as autonomous places/process with autonomous evolutionary potentials? (Bergandi, 2013). These decisions are no simple ones: they require profound reasoning and choices of our society. Accepting our duties to ecosystems may imply an attitude of diminishing human impacts on ecosystems to a minimum (Bergandi, 2013). In a society guided for consumption and economic growth, this ought to be quite a challenge.

## References

- ALLEN, T.F.H. and HOEKSTRA, T. W. (1992). **Toward and unified ecology. Complexity in ecological systems series**. Columbia University Press, NY, USA.
- ALMEIDA, Ana Maria Rocha; EL-HANI, Charbel Niño. (2006). A atribuição de função à biodiversidade segundo a visão do papel causal: uma análise epistemológica do discurso ecológico das últimas duas décadas. **Filosofia e História da Biologia**, v. 1, n. 1, p. 21-39.

BERGANDI, Donato. (2013). Epilogue: The Epistemic Circle Between Practical Circle in an Evolutionary, Ecologically Sustainable Society. In:\_\_\_\_. **The Structural Links between Ecology, Evolution and Ethics: The Virtuous Epistemic Circle**. Paris: Springer.

HOEKSTRA, Jonathan M. et al. (2005). Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. **Ecology letters**, v. 8, n. 1, p. 23-29.

LALAND, Kevin N.; ODLING-SMEE, John; FELDMAN, Marcus W. (2000). Niche construction, biological evolution, and cultural change. **Behavioral and brain sciences**, v. 23, n. 1, p. 131-146.

LINDEMAN, Raymond L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. **Ecology**, v. 23, n. 4, p. 399-417.

LOVELOCK, James E. (1990). Hands up for the Gaia hypothesis. **Nature**, v. 344, n. 6262, p. 100. Doi: 10.1038/344100a0.

LOREAU, Michel. (2010) Linking biodiversity and ecosystems: towards a uni-fying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B.*, **365**: 49-60.

MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. (2005) Ecosystems and human well-being: synthesis. Island Press, Washington, DC. ISBN 1-59726-040-1

NAEEM, Shahid. Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. **Ecology**, v. 83, n. 6, p. 1537-1552, 2002.

NUNES NETO, Nei Freitas; EL-HANI, Charbel Niño. (2006). Gaia, teleologia e função. **Episteme**, v. 11, n. 23, p. 15-48.

NUNES-NETO, Nei Freitas; EL-HANI, Charbel Niño. (2011). Functional explanations in biology, ecology, and earth system science: contributions from philosophy of biology. In: **Brazilian Studies in Philosophy and History of Science**. Springer, Dordrecht, p. 185-199.

NUNES-NETO, Nei Freitas; DO CARMO, Ricardo Santos; EL-HANI, Charbel Niño. (2017). O conceito de função na ecologia contemporânea. **Revista de Filosofia Aurora**, v. 25, n. 36, p. 43-73.

NUNES-NETO, Nei; MORENO, Alvaro; EL-HANI, Charbel N. (2014). Function in Ecology: an Organizational Approach. **Biology & Philosophy**, v. 29, n. 1, pp. 123–141.

ODLING-SMEE, F. John; LALAND, Kevin N.; FELDMAN, Marcus W. (1996). Niche construction. **The American Naturalist**, v. 147, n. 4, p. 641-648.

ODUM, Eugene. (1988). **Fundamentals of ecology**. Philadelphia: Saunders, 1953. ———. (ed.). *Ecologia*. Rio de Janeiro: Guanabara.

PICKETT, S. T. A.; KOLASA, J.; JONES, C. G. (2007). Ecological understanding: The theory of nature and the nature of theory.

REAL, Leslie A.; BROWN, James H. (Ed.). (2012). **Foundations of ecology: classic papers with commentaries**. University of Chicago Press.

SCHEINER, Samuel M.; WILLIG, Michael R. (Ed.). (2011). **The theory of ecology**. University of Chicago Press.

TANSLEY, Arthur G. (1935). *The use and abuse of vegetational concepts and terms.* **Ecology**, v. 16, n. 3, p. 284-307.

VERNADSKY, Vladimir I. (2012). **The biosphere**. Springer Science & Business Media.

VITOUSEK, Peter M. *et al.* (1997). Human domination of Earth's ecosystems. **Science**, v. 277, n. 5325, p. 494-499.

WORLD WILDLIFE FUND (WWF). (2016). Living planet report 2016: risk and resilience in a new era. WWF International, Gland, Switzerland.

## *Enactivismo*

El enactivismo es una aproximación a la cognición que enfatiza la naturaleza corporizada, dinámica, vivida y extendida de la mente, y concibe la cognición como un proceso que ocurre en la interacción entre un agente y el ambiente. La aproximación enactiva a la cognición fue introducida en *The Embodied Mind: Cognitive Science and Human Experience* (TEM) de Varela, Thompson y Rosch, libro publicado en 1991. TEM surge como crítica y como alternativa al enfoque computacional que predominaba entonces y aún hoy predomina en las ciencias cognitivas desde su surgimiento en la década de los 50. Por ende, para comprender tanto la historia como el valor del enactivismo, es necesario revisar brevemente en qué consiste el enfoque computacional de la cognición.

De acuerdo con la teoría clásica de la mente computacional, un sistema cognitivo es un sistema que manipula símbolos siguiendo algoritmos para resolver problemas. La mente humana se considera, literalmente, un sistema cognitivo en ese sentido. Está compuesta por algoritmos, cuyo papel es igual al del software de un computador, y por el cerebro, cuyo papel es igual al del hardware y en donde se instancian materialmente los algoritmos. En una de las interpretaciones más extendidas de la teoría clásica de la mente computacional, el representacionalismo, los símbolos se entienden como representaciones primitivas que tienen significado y que cuando se combinan algorítmicamente forman representaciones complejas con nuevos significados. La percepción, por ejemplo, consiste en la transformación de la información que llega mediante los sentidos en

símbolos computables cuya combinación forma una representación del estado de cosas del mundo. Establecemos una relación de creencia respecto a tales representaciones, así creemos, por ejemplo, que la taza está sobre la mesa y está llena de café.

En la década de los 80, convergen críticas al enfoque computacional desde distintas disciplinas. Primero, los modelos en robótica e inteligencia artificial lograron reproducir la percepción entendiéndola como un proceso cognitivo dinámico que ocurre en la interacción del cuerpo del robot y su ambiente (Brooks, 1991; Beer, 1990). Esta modelación es evidencia en contra de la suposición computacional de que los procesos cognitivos ocurren como representaciones internas. Segundo, la lingüística cognitiva defendió que para explicar la capacidad lingüística humana es necesario atender la experiencia corpórea y el ambiente social del sujeto, y no el procesamiento computacional de símbolos (Lakoff, 1980). Tercero, el enfoque ecológico defendió que la percepción es fundamentalmente percepción para la acción y depende de las capacidades corporales de los organismos; la perspectiva ecológica rechazó entonces la suposición de que la percepción consiste en representaciones fidedignas del estado de cosas del ambiente (Gibson, 1979; Schoggen, 1989). Estas disciplinas, entre otras, señalaron por diversos motivos que la interacción entre el cuerpo y su ambiente es fundamental para comprender la cognición, aspecto ignorado hasta entonces en la concepción computacional de la mente. Estas críticas propiciaron la atmósfera intelectual en ciencias cognitivas en la que surge el enactivismo y TEM es publicado.

Las críticas del enactivismo a la teoría clásica de la mente computacional sintetizan perspectivas biológicas, fenomenológicas y dinámicas. El enactivismo señala que el enfoque computacional clásico no hace justicia a lo que sabemos de nuestros propios cuerpos y su biología, ni a nuestra experiencia vivida como agentes situados en el mundo que interactúan dinámicamente con otros. Además, se centra en ciertos fenómenos cognitivos, como el procesamiento del lenguaje y la producción de creencias proposicionales, e ignora por completo actividades corporales inteligentes, como la capacidad de bailar o de amarrarse las agujetas. Recientemente, Di Paolo, Buhrmann y Barandiaran han señalado contra el representacionalismo que una de sus unidades explicativas más importantes, la representación, no está claramente definida. Incluso si lo estuviera, apelar a representaciones para explicar fenómenos cognitivos es redundante en muchas ocasiones. Más importante aún, representar es en sí mismo un acto cognitivo. Por ende, la capacidad de albergar y manipular representaciones no puede ser tomada como una explicación a la cognición, sino que ella misma necesita ser explicada (2017).

El enactivismo propone explicar los fenómenos cognitivos como procesos que se realizan en la interacción de la totalidad del cuerpo y el ambiente, y concebir la mente como un fenómeno corporizado, situado, extendido y enactivo. Estas cuatro categorías, que serán explicadas a continuación, le dan forma a las hipótesis investigativas del enactivismo.

El cuerpo es entendido como un cuerpo vivo y constitutivo de la mente, no como una forma de realización contingente de la mente. Este es un rasgo crucial del

enactivismo como se ha desarrollado hasta ahora y que lo diferencia de otros enfoques corporizados. Hay tres aspectos que son explícitamente reconocidos de los cuerpos vivos. En primer lugar, los cuerpos vivos son inherentemente expresivos (Gallager y Hutto, 2008; Fuchs y De Jaegher, 2009), es decir, no se asume que las intenciones, emociones y demás fenómenos mentales de otros estén escondidos en el cerebro o que sean cálculos internos directamente imperceptibles. Por el contrario, podemos percibirlos directamente en sus gestos, expresiones y acciones corporales. Esto hace justicia a nuestra experiencia cotidiana con otros cuyo miedo o enojo, por ejemplo, nos es inmediatamente perceptible, y las más de las veces, no necesitamos de cálculos internos para descubrir qué pasa con quienes interactuamos. En segundo lugar, el enactivismo no niega que exista una vida interna. Cuando interactuamos corporalmente con el mundo tenemos experiencias vividas de aquello con lo que interactuamos; es decir la interacción corporizada tiene un aspecto fenomenológico. En ese sentido, el cuerpo no es solo un cuerpo viviente (*Körper*), sino también un cuerpo *vivido* (*Leib*) (Nöe, 2007; Thompson, 2010). En tercer lugar, puesto que la mente es corporizada y el cuerpo es cuerpo vivo, las explicaciones enactivistas de la cognición recurren a categorías que describen la organización de sistemas vivos. Estas no se limitan a descripciones neuronales, sino que apelan a aspectos neuronales, sensoriales, motores, metabólicos, etc. de la organización de los sistemas vivos. Por ello, el enactivismo se compromete con una perspectiva naturalista de la mente (Di Paolo, 2005; Gallagher, 2017). Estos tres elementos dan sentido a la idea de ‘corporización’ del enactivismo: la mente es un fenómeno corporal, público, vivido y continuo con la biología de los cuerpos vivos.

La concepción de ambiente también es crucial para el enactivismo ya que los procesos cognitivos se explican apelando a la interacción entre cuerpo y ambiente. De acuerdo con esta aproximación, el ambiente es constitutivo de los fenómenos mentales en tanto que la mente corporizada siempre está situada (embedded) y extendida en el ambiente. La mente es situada porque las capacidades cognitivas no están abstraídas del ambiente, sino que siempre responden a aspectos específicos de éste. Percibimos el ambiente inmediatamente en términos de lo que nos invita a actuar de acuerdo con nuestras capacidades, es decir, en términos de 'affordances'; y no como un cúmulo de propiedades objetivas que pertenecen a un objeto. Por ejemplo, una silla invita a los humanos adultos a sentarse y es percibida en esos términos, pero invita a una oruga a escalar en ella. El ambiente es inmediatamente percibido como un espacio de acción para los organismos. Las demás capacidades cognitivas humanas no son esencialmente distintas a la capacidad de percibir y responder a las invitaciones del ambiente: surgen primariamente, por un lado, del desarrollo de sofisticadas capacidades compartidas por comunidades para interactuar corporizadamente con aspectos materiales del ambiente que en ocasiones se modifica para ello, y, por otro lado, de la capacidad de construir conjuntamente habilidades de interacción con otros en nuestro ambiente. Esta construcción conjunta de habilidades y del ambiente humano constituye la dimensión sociocultural del ambiente y de las habilidades cognitivas (Gallagher y Bower, 2014; Rietveld y Kiverstein, 2014).

De acuerdo con el enactivismo, la mente no tiene sus límites ni en el cerebro ni en el cuerpo, porque las capacidades cognitivas son inconcebibles sin la

manipulación de aspectos de nuestro ambiente y sin la interacción con otros. La mente es un sistema constituido por el cerebro, el cuerpo y los aspectos del ambiente con los que el organismo interactúa, tanto aspectos materiales como otros agentes. En ese sentido, la mente no solo es situada sino también es extendida (Nöe, 2004; Thompson, 2007).

El enactivismo enfatiza la naturaleza corporizada, situada y extendida de la mente en los sentidos explicados arriba, y, en particular, la entiende como un proceso propio de los cuerpos vivos. A los cuerpos vivos les importa mantenerse con vida, es decir, mantener su propia identidad. Esta no-indiferencia deriva, según el enactivismo, en una normatividad intrínseca que guía las regulaciones adaptativas de la interacción entre organismo y ambiente. Allí surgen los procesos cognitivos.

La investigación contemporánea en cognición enactiva se divide a grandes rasgos en tres enfoques: el sensorimotor, el autopoietico y el radical.

El enactivismo sensorimotor se propone explicar los fenómenos cognitivos, específicamente la percepción, en términos de la interacción entre los sistemas sensorial y motor de los organismos, y el ambiente. Las explicaciones suelen centrarse en los aspectos neurofisiológicos del organismo y los aspectos materiales del ambiente involucrados en la interacción. Su propósito es mostrar que los procesos cognitivos, incluso en los casos en que parecen absolutamente pasivos, implican actividad motora y no solo actividad neurosensorial del organismo (Nöe, 2004; Degenaar y O'Regan, 2017).

El enfoque autopoietico se centra en la relación entre organismo y ambiente en tanto interacción en la que se crea sentido. La creación de sentido (sense-making) es entendida como un rasgo de la interacción entre agentes *autónomos* y su ambiente. El concepto de 'autonomía' es central para este enfoque y se deriva de la noción de autopoiesis originalmente propuesta por Varela y Maturana (1973, 1974). Se trata de un concepto técnico sobre los organismos entendidos como sistemas que explica cómo se constituyen y mantienen como cuerpos vivos. La autonomía es, a grandes rasgos, la doble propiedad de los organismos en tanto sistemas de, primero, estar cerrados operacionalmente, es decir, que cada una de sus partes posibilita la operación de alguna otra, y segundo, ser precarios, es decir, que el sistema requiere de condiciones e interacciones con el ambiente para no perecer. La precariedad de los organismos implica que su comportamiento está dirigido a mantener su propia identidad. Esto implica a su vez, que el organismo tiene un punto de vista, y le importa afectivamente su ambiente en términos de lo que permite y amenaza su propia identidad. La creación de sentido consiste entonces en las interacciones del organismo en tales términos y en las sensibilidades que el organismo desarrolla por sus patrones de interacción (Di Paolo y Thompson, 2014). El enfoque autopoietico estudia, por ejemplo, la intersubjetividad como forma de creación de sentido (Fuchs y De Jaegher, 2009), y se ha interesado por estudiar otros fenómenos cognitivos como las emociones (Collombetti, 2014; Slaby, 2008) y el lenguaje (Di Paolo, Cuffari y De Jaegher, 2014).

El enfoque sensorimotor y el autopoietico son predominantemente complementarios; frecuentemente se traslapan tanto en los procesos cognitivos que investigan como en las herramientas conceptuales que usan para ello. Esto gracias a que el enfoque sensorimotor no desconoce la intersubjetividad ni el aspecto fenomenológico de los procesos cognitivos, y el autopoietico no desconoce los aspectos fisiológicos y materiales relevantes en las interacciones organismo-ambiente (Di Paolo, Buhrmann y Barandiaran, 2017). Ambos enfoques, además, abogan por la integración de explicaciones evolucionistas y explicaciones en términos de la organización de organismos autónomos para dar cuenta de la cognición. La autonomía es condición para los procesos evolucionarios, y la cognición surge del desarrollo ontogenético de cada organismo a partir de condiciones evolutivas cognitivamente muy básicas (Moreno y Mossio, 2015).

Finalmente, el enactivismo radical se ha centrado en argumentar en contra de la necesidad de cualquier forma de representación para explicar la cognición. Para ello, el enactivismo radical ofrece interpretaciones alternativas a explicaciones tradicionales de procesos cognitivos en términos no representacionales. Esta forma de enactivismo se separa radicalmente del sensorimotor y el autopoietico en tanto que los acusa de depender veladamente de representaciones en sus explicaciones (Hutto y Myin, 2012); sin embargo, comparte con ellos el interés por explicar los aspectos corporizados, fenomenológicos, situados y extendidos de los procesos cognitivos.

## *Epigenética*

Anayansi Sierralta Gutiérrez<sup>1</sup>, Lev Jardón Barbolla<sup>1</sup>, Mariana Benítez<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Centro de Estudios e Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades, UNAM

<sup>2</sup>Instituto de Ecología, UNAM

Una de las preguntas centrales en la biología evolutiva y del desarrollo es la de cómo se conforma el fenotipo de los seres vivos, es decir, cómo se originan y cambian las características morfológicas, bioquímicas, fisiológicas y conductuales de los organismos. Ante esta pregunta es posible identificar dos visiones contrastantes, a saber, la epigénesis y el preformismo. Estas visiones surgieron en el siglo XVII, pero permean debates actuales, tanto en el ámbito de la biología evolutiva y del desarrollo, como en medicina, agricultura y otras áreas más directamente relacionadas con el ser humano y su quehacer. Aquí discutimos el concepto de epigenética desde su origen histórico, pero discutimos también la noción de epigenética en su uso actual más extendido, la cual está asociada pero es más restringida que la noción que llamaremos amplia de epigenética.

El desarrollo biológico es el proceso a través del cual los organismos multicelulares como las plantas, los animales y algunos otros crecen y se conforman como seres con distintos tipos de células, órganos y estructuras. En los seres humanos el desarrollo ocurre principalmente durante la embriogénesis. La epigénesis como visión del desarrollo de los organismos tiene su inicio en el siglo XVII con William Harvey, quien consideraba que los seres vivos se formaban en

una cascada de cambios graduales a partir de materia indiferenciada que se convertiría en un embrión. De acuerdo con él, el detonante de esta transformación no era un evento de naturaleza material, sino una fuerza que dirige a la materia viva hacia el cambio. La visión opuesta a la epigénesis es el preformismo, el cual afirmaba que las partes que integran a los seres vivos están previamente formadas en las células del padre o la madre y que el desarrollo sólo es el proceso mediante el cual crecen y se hacen aparentes. El preformismo tiene gran influencia de la filosofía mecanicista de la época y considera que la naturaleza se puede separar en elementos aislados para su estudio y que es posible establecer leyes generales que apliquen tanto para estudiar los cuerpos celestes como los organismos en desarrollo.

Los preformistas del siglo XVIII, como Bonnet y von Haller, rebasaron la idea de los organismos encapsulados en miniatura y aceptaron que existen ciertas transformaciones cualitativas a lo largo del desarrollo. Ante la imposibilidad de encontrar cuerpos completamente formados en las primeras etapas embrionarias de los animales, consideraron que lo que preexiste en el cigoto son partes diminutas del organismo que crecen, se solidifican y se organizan, dando lugar a tejidos, órganos y finalmente el cuerpo entero del ser vivo.

Caspar Friedrich Wolff fue un defensor de la epigénesis que explicaba el desarrollo y organización de los seres vivos dentro de los parámetros del mecanicismo que, sin embargo, concebía que la materia viva tuviera una capacidad generadora que la diferenciara de la de la materia no viva. Proponía que la materia inerte se transformaba y organizaba en materia viva gracias a una fuerza vital que movía los nutrientes y guiaba el desarrollo. En contraste con la

embriología preformista, él defendía que las estructuras no sólo crecen durante el desarrollo, sino que cambian sustancialmente.

El llamado vitalismo de Montpellier, considerado más cercano a la epigénesis que al preformismo, se opuso tanto al mecanicismo como al llamado animismo en tanto que ambos trataban a los seres vivos como dependientes de fuerzas ajenas a ellos. Ya sea por impulsos físicos ejercidos siempre desde el exterior, o bien, por la intención de un alma inmaterial, criticaban el que la materia viva no parecía tener agencia sobre su funcionamiento y transformación. El vitalismo de Montpellier propone que hay orden, mecanismos y conjuntos de funciones y movimientos que sustentan la vida y que la hacen distinta de lo no vivo sin recurrir a la existencia de un alma.

En el siglo XIX, Wilhelm His defendió la preexistencia de materiales al interior del cigoto encargados de conducir a la diferenciación la materia. El tipo de preformación que él proponía era de materiales y no de estructuras: algo dentro del cigoto y preexistente al embrión se encargaba de organizarlo. Poco después, August Weismann propone que la organización del cigoto durante el desarrollo es una división del trabajo entre aquellas células que se ocupan de mantener el cuerpo del organismo y aquellas que se dedican a la reproducción. Para él, la diferenciación celular se debía a que las células del cuerpo (o soma) recibían distintas partículas determinantes guiadoras del desarrollo al momento de la división celular, mientras que las células de la reproducción (o germen) conservaban los determinantes y los transmitían a la siguiente generación.

Se habla por primera vez de una unión entre el preformismo y la epigénesis cuando en 1916, Hertwig menciona una “epigénesis preformada” y propone que el

desarrollo es un proceso de epigénesis –entendida como surgimiento de forma– que lleva un curso determinado por el material hereditario, el cual preexiste al organismo.

En 1942, C. H. Waddington propone a la Epigenética como “el estudio de los procesos involucrados en el mecanismo mediante el cual los genes del genotipo tienen efectos fenotípicos”, él busca conciliar el trabajo de la genética (asociada con los genes, partículas determinantes y el preformismo) y el de la biología del desarrollo (asociada más con procesos, cambios celulares y la epigénesis) dando contexto al comportamiento de los genes dentro de los procesos ya estudiados por la embriología. Otra fuente histórica en la que puede ubicarse una concepción alternativa al genocentrismo prevaleciente es el trabajo de Haldane (1946), en el que se pone de relieve la imposibilidad de reducir a un conjunto lineal las posibilidades de interacción genotipo ambiente y más aún, que tanto el ambiente como la composición genética de los organismos participan con igual peso en la conformación del fenotipo.

La epigenética hoy en día se ocupa principalmente de los mecanismos a través de los cuales las células se diferencian y toman una forma o función particular, y cómo los estados diferenciados se transmiten a las células hijas. La epigenética representa un reto a la doctrina preformista y es heredera intelectual de la epigénesis porque le interesa lo que ocurre cuando la variación genética no causa variación fenotípica y las diferencias fenotípicas no están asociadas con las diferencias genéticas, es decir, le interesa lo que ocurre cuando las partículas aparentemente determinantes no son suficientes para explicar los fenómenos biológicos.

Actualmente, a pesar del consenso que existe en torno a considerar la importancia del ambiente y del desarrollo en la formación de los fenotipos, suele trabajarse con la premisa de que los genes construyen organismos bajo la influencia del medio ambiente, no que el medio ambiente construye organismos bajo la influencia de los genes, o que los organismos y el ambiente sean abordados en términos de una relación de mutua determinación en la cual se construyan el uno al otro. Genes, organismo y ambiente se tratan como ejes independientes. De este modo, la explicación de cómo los organismos son lo que son y cómo es que llegan a serlo se da en términos primordialmente de activación génica, dándole a los genes un gran peso causal sobre el fenotipo, pero concediendo la acción del medio ambiente como factor que influye en el desarrollo. Esta perspectiva genocentrista prevalece en la actualidad como una forma moderada de preformismo. Si bien esta perspectiva ha sido fuertemente criticada a partir de la evidencia que muestra que las características fenotípicas surgen durante el desarrollo a partir de interacciones complejas entre genes y entre genes y factores ambientales y físico-químicos, continúan desarrollándose programas de investigación basados en la premisa de que es posible relacionar de manera lineal y simple un fenotipo con un gen o con cambios puntuales en un conjunto de genes. Esto puede llevar, por ejemplo, a sugerir que una condición de enfermedad en los seres humanos puede explicarse y curarse a partir de la modificación puntual del genoma, o que es posible generar plantas transgénicas que, tras la modificación de una región del DNA, presente cambios en su resistencia a posibles plagas y en ningún otro rasgo fenotípico.

La epigenética permea entonces los debates actuales al cuestionar dicha perspectiva genocentrista y sus implicaciones en medicina y agricultura. Por una parte, ha sido la base conceptual para el desarrollo de modelos teóricos y experimentales para el estudio del desarrollo y la evolución de los seres vivos. Entre éstos destacan por ejemplo, las propuestas conceptuales articuladas en la llamada síntesis extendida, las cuales pretenden integrar a los factores ambientales y físico-químicos como causas o factores explicativos de la formación de los fenotipos, no sólo como factores que generan ruido o modificaciones sobre un programa genético. Ejemplo de ello son las numerosas investigaciones en plantas y animales modelo en las que se busca explicar la formación de órganos como el ala o las hojas a partir de la interacción compleja entre redes de regulación genética, fuerzas mecánicas que modifican la actividad celular y factores ambientales como los relacionados con la nutrición o con interacciones ecológicas de depredación, competencia o simbiosis. Por otra parte, desde el marco de la epigenética se han desarrollado métodos y herramientas que facilitan el abordaje de los organismos vivos como sistemas complejos, moldeados por las interacciones entre diversos factores a diversas escalas. Entre estas herramientas destacan, por ejemplo, los modelos matemáticos y computacionales de redes, los cuales permiten estudiar los efectos de la acción conjunta de diversos factores. Finalmente, la noción de epigenética frecuentemente es parte de la argumentación en contra de aproximaciones médicas o agrícolas que no consideran la complejidad de factores involucrados en el desarrollo y que por lo tanto, suelen ofrecer “soluciones” parciales, incompletas, erróneas o incluso riesgosas para el ser humano y el ambiente. El ejemplo de los cultivos transgénicos es revelador,

pues desde una visión epigenética se identifica de inmediato la posibilidad de que una modificación genética puntual tenga efectos fenotípicos no deseados y tenga además efectos distintos en distintos ambientes.

Es probable que el lector que se encuentre con el término de epigenética lo haga en un contexto distinto del que se ha descrito arriba. Actualmente suele utilizarse el término de epigenética para hacer referencia a una serie de procesos bioquímicos que resultan en el marcaje y rearreglo tridimensional del DNA o de las proteínas sobre las que se enrolla y se compacta el DNA, las histonas. Este marcaje ocurre sin que se modifique en sí la secuencia de DNA a través de la unión de pequeñas moléculas al DNA o a las histonas. La relación con la noción amplia de epigenética radica en que dichas marcas producen cambios en la expresión de los genes, lo cual a su vez puede tener efectos fenotípicos que no implican una modificación de la secuencia del DNA. Además, las marcas epigenéticas en ocasiones pueden heredarse a través de las generaciones y pueden modificarse en respuesta a condiciones ambientales que generen cambios en el metabolismo o incluso en el estado de ánimo de los organismos. Si bien esta área de investigación ha transformado radicalmente la manera en que se entiende la variación de los fenotipos y su herencia a través de las generaciones, la epigenética entendida como el marcaje del DNA y su reorganización es limitada respecto a la noción amplia que se refiere a cualquier proceso que explica el surgimiento de los fenotipos sin apelar a un programa o un código pre-establecido como único nivel causal de la variación fenotípica. En un sentido amplio, los procesos epigenéticos son consecuencia del hecho de que lo que existe en la naturaleza son interacciones y que por tanto los elementos de dichas

interacciones (organismos, ambiente, genes) solo pueden ser comprendidos y explicados cabalmente como interacciones (Susan Oyama ha utilizado la expresión “sistemas en desarrollo”).

En este contexto, habría que precisar el lugar del debate actual en torno a la epigénesis como un debate en dos niveles. Está por una parte el reto, ya explicado, que los procesos epigenéticos plantean respecto al preformismo. Pero un segundo nivel del debate tiene que ver con la posibilidad de que al menos parte de las modificaciones epigenéticas sean heredables o bien de que los contextos ambientales de interacción que las originan sean reproducibles trasgeneracionalmente. Este último proceso, el de la llamada herencia epigenética es uno de los ejes de la discusión en la actualidad. Así, mientras Jablonka y Lamb han descrito varios posibles sistemas de herencia epigenética -sustentados con grados variables de evidencia empírica- y han postulado que éstos son mecanismos evolutivos importantes, otros autores como Coyne, Futuyma y Kirckpatrick minimizan su relevancia evolutiva.

#### Referencias sugeridas:

- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2014). Evolution in four dimensions, revised edition: Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life. MIT press.
- Lewontin, R. C. (2001). The triple helix: Gene, organism, and environment. Harvard University Press.

- Oyama, S. (2000). The ontogeny of information: Developmental systems and evolution. Duke University Press.
- Robert, J. S. (2004). Embryology, epigenesis and evolution: Taking development seriously. Cambridge University Press.
- Haldane, J. B. (1946). The interaction of nature and nurture. *Annals of Human Genetics*, 13(1), 197-205.

## ESPECIACIÓN

José Luis Velázquez

Universidad Autónoma de Madrid

La especiación es el proceso mediante el cual se forman nuevas especies a partir de una especie ancestral. La correcta comprensión de la especiación es clave para la biología evolutiva pues el nacimiento de nuevas especies representa un punto de unión entre la microevolución y el proceso macroevolutivo como radiación adaptativa. La especiación es un proceso microevolutivo; el resultado de divergencia genética acumulada entre poblaciones y todos los estadios intermedios están representados en poblaciones contemporáneas de la naturaleza. Y es un acontecimiento macroevolutivo porque las especies son la unidad básica para medir cambios a gran escala en la diversidad de la vida a lo largo de extensos períodos de tiempo (Schluter, 2014). La investigación de la especiación pretende identificar las barreras que operan entre las especies, el contexto geográfico y su impacto en el flujo genético, así como valorar el papel de la selección natural, la selección sexual y la deriva genética en la conducción de la divergencia (R. G. Harrison, 2014). En 1906, el entomólogo americano Orator F. Cook acuñó el término para referirse al proceso de origen y multiplicación de las especies por subdivisión como consecuencia de “incidentes medioambientales” (aislamiento geográfico). En 1939, un congreso para el desarrollo de la Ciencia organizado por la Asociación Americana incluía la palabra “especiación” en el título para denominar el proceso de formación de nuevas especies. Con anterioridad a la publicación de *El origen de las especies* (1859) se pensaba que

las especies eran unidades independientes e inmutables, una perspectiva reforzada con la teoría de la generación espontánea basada en la idea de que los organismos son creados en condiciones idóneas a partir de materia no viva. Desarrollada 20 años antes de *El origen de las especies*, la teoría celular (todos los organismos vivos están hechos de células creadas por otras células) sustituyó a la teoría de la generación espontánea refutada por L. Pasteur en 1859. Muchos naturalistas del siglo XIX y anteriores a Darwin fueron conscientes del papel del aislamiento en las relaciones entre las especies. F. Wollaston (1836-1905) adoptó el aislamiento como parte fundamental en la comparativa entre escarabajos de las islas y del continente; L. von Buch (1774-1853) fue pionero en sugerir que el aislamiento geográfico puede llevar a las especies a separarse en dos, y Moritz Wagner (1813-1887) fue el primero en vincular el concepto de separación geográfica a la expresión “teoría de la separación”. Sin embargo, la especiación se convierte en un problema después de Darwin quien considera la especiación “el misterio de los misterios”: la dificultad para conciliar la continuidad en las diferencias observadas en las poblaciones de especies y en especies estrechamente relacionadas, y la magnífica diversidad de la vida. Y es que si bien admitió la importancia de las barreras reproductivas entre especies al comprobar la frecuencia con que los emparejamientos entre diferentes especies producían descendientes estériles y consideró la especiación como la acumulación de diferencias suficientes entre poblaciones para justificar su clasificación como especies taxonómicas separadas; el proceso de selección natural no puede explicar por sí solo cómo los seres vivos llegan a dividirse en grupos y distinguirse claramente de todos los demás.

Con la irrupción de nuevos esquemas conceptuales, enfoques teóricos y métodos para caracterizar las pautas y procesos de inferencia, el lenguaje de la especiación ha alcanzado un alto grado de complejidad como se puede comprobar en la literatura más reciente sobre la influencia de las diferencias fenotípicas en el flujo genético, la influencia de la selección en el aislamiento reproductivo y la contribución de los cambios genéticos en la especiación. Aunque las aportaciones de E. Mayr y T. Dobzhansky en la explicación de la especiación siguen siendo una referencia esencial, en las últimas décadas del siglo XX la descripción de la especiación introdujo cambios conceptuales sustanciales alcanzando una relativa estabilidad. Y a comienzos del siglo XXI se vió alterada con la aparición de términos nuevos. Los biólogos evolucionistas comienzan a manejar un gran volumen de datos organizados en nuevos modelos de sistemas acompañados de prolijas distinciones (R.G. Harrison, 2012). Dos de los principales desacuerdos refieren al concepto biológico de especie: en un caso por la rivalidad con los conceptos filogenético, cohesivo y genealógico de especie y en otro caso, por las limitaciones del término acuñado por E. Mayr para aplicarlo a muchas formas de vida con reproducción asexual: bacterias, plantas, fungis y unos pocos animales. La intensidad de estas desavenencias se ha mitigado en parte gracias a una vía conciliatoria basada en el reconocimiento de que los diferentes conceptos de especie resaltan distintos estadios y rasgos a lo largo de un continuum de cambios que tienen lugar durante el proceso de especiación (R. G. Harrison 1998).

Los modelos para explicar el proceso de especiación son numerosos (Mayr, 1963; Templeton, 1982; Futuyma 1998) y en términos generales están basados en los

modos de interrupción del flujo génico entre poblaciones en proceso de divergencia: las barreras geográficas para el intercambio genético, la base genética de estas barreras y las causas de la evolución de estas barreras (Futuyma, 2013). Estas propiedades o barreras reproductivas se agrupan básicamente en precigóticas y postcigóticas dependiendo del momento de actuación. Las primeras implican impedimentos para la formación de cigotos y refieren a aquellas situaciones en las que los cigotos de dos especies no pueden aparearse debido a: aislamiento estacional o temporal (maduración sexual desfasada), aislamiento por diferenciación de hábitat o recursos, aislamiento etológico (cuando comportamientos sexuales variantes no permiten el cruzamiento), aislamiento mecánico (falta de correspondencia estructural entre órganos genitales) y aislamiento por tener medios diferentes de polinización. En el grupo de las barreras postcigóticas se encuentran la mortalidad de los cigotos, la inviabilidad de los híbridos y la esterilidad de los híbridos. A veces cuando los mecanismos de aislamiento precigótico no están consolidados pueden tener lugar encuentros entre individuos de distintas especies y formarse cigotos híbridos. En estos casos, son mecanismos postcigóticos los que actúan impidiendo que los cigotos concluyan su desarrollo o que los híbridos alcancen el estado adulto o bien provoquen infertilidad en los híbridos o en sus descendientes (Curtis, 2008). Dependiendo de los patrones de separación geográfica que presentan las poblaciones en proceso de divergencia, se distinguen tres tipos básicos de especiación: *alopátrica*, *parapátrica* y *simpátrica*. La especiación *alopátrica* (*allo* = diferente; *patria* = país) consiste en la separación geográfica o ecológica de un acervo genético de manera que se lleguen a producir dos o más poblaciones

geográficamente aisladas. Bajo esta perspectiva, la especiación se produce de manera gradual y atraviesa al menos tres etapas: la barrera geográfica divide a una población original en dos poblaciones interrumpiendo el intercambio de flujo genético entre ambas poblaciones que comienzan a diferenciarse genéticamente. Esta diferenciación, resultado de la adaptación a ambientes bióticos y abióticos distintos o consecuencia de la deriva genética, contribuye a acumular diferencias en las poblaciones que divergirán gradualmente. Finalmente, y transcurrido suficiente tiempo, las poblaciones seguirán desarrollos evolutivos distintos y caso de evolucionar suficientemente y que el obstáculo desapareciera, el entrecruzamiento no sería posible (Perfectti, 2002).

Junto a la especiación aloprática se distinguen tres tipos más de especiación: *paraprática*, *simpátrica* y *periprática* (Curtis, 2008). La especiación *paraprática* (*para* = lateral, contiguo; *patria* = país) puede producirse en ausencia de una barrera geográfica entre poblaciones que habitan territorios próximos genéticamente diferentes pero pertenecientes a la misma especie, pudiéndose cruzar entre sí. Sin embargo, si existen grandes diferencias ecológicas entre los territorios adyacentes donde habitan las poblaciones, la selección natural al operar de modo diferencial a ambos lados de la zona de transición ambiental, podría aumentar la diferenciación genética y conducir a la especiación contrarrestando el efecto homogeneizador del flujo genético. La zona de transición ambiental puede convertirse en el lugar de encuentro de los individuos de las dos poblaciones constituyéndose en zona híbrida. Si los híbridos tienen una aptitud menor que las

dos formas parentales, la selección natural puede reforzar el aislamiento reproductivo y favorecer a los individuos que se aparean con los de su misma población. Este proceso, denominado *reforzamiento*, desempeña un papel fundamental, pues conduce a la separación definitiva de las dos especies por la aparición de apareamiento preferencial (aislamiento precigótico) completándose así la especiación.

La especiación *simprática* (*sym* = unido, junto; *patria* = país) es un tipo de especiación especialmente rara que se produce en ausencia de barreras geográficas dentro de un mismo territorio. Si en una población polimórfica los individuos portadores de distintas variantes están diferencialmente adaptados a distintos comportamientos de un ambiente heterogéneo, con el transcurso de las generaciones las dos formas pueden acumular diferencias genéticas. Los organismos de la misma especie ancestral se aíslan reproductivamente y divergen sin ninguna separación física. Uno de los mecanismos más comunes en plantas implica errores en la separación de los cromosomas durante la división celular. El medio más común de especiación simprática es la especiación por poliploidia (duplicado del conjunto de cromosomas) que puede tener su origen en la duplicación cromosómica en una sola especie (*autopoliploidía*) o en la combinación de cromosomas de dos especies diferentes (*alopoliploidía*). En ocasiones cuando se cruzan dos individuos pertenecientes a distintas especies, la dotación cromosómica se duplica como resultado de la unión de dos gametos que no han experimentado reducción del número cromosómico durante la meiosis. El establecimiento de la poliploidia puede originar nuevas especies porque en estas

condiciones los híbridos interespecíficos se pueden reproducir sexualmente entre sí, pero no con las especies parentales. También se pueden originar nuevas especies a partir de la repetición de copias del genoma de una única especie. La especiación *peripráctica* (*peri* = alrededor; *patria* = país) puede ocurrir cuando un pequeño número de individuos funda una nueva población. Si el grupo fundador es pequeño, puede tener una configuración genética particular, no representativa de la que tenía la población original. La deriva genética puede llevar al establecimiento al azar de nuevas variantes que conduzcan al aislamiento reproductivo.

En los últimos años se ha reavivado la cuestión sobre la implicación de la selección natural en la formación de nuevas especies y en concreto si se trata del mismo proceso generador de la diversidad genética. Hay evidencias que indican que el aislamiento reproductivo evoluciona mediante selección natural. Los mecanismos de especiación por selección natural se agrupan en dos amplias categorías: la especiación ecológica y la especiación por mutación. La especiación ecológica se define como la evolución del aislamiento reproductivo entre poblaciones por selección natural divergente de base ecológica, esto es, resultante de las diferencias entre entornos ecológicos. Predice que el aislamiento reproductivo se desarrollaría entre poblaciones que se adaptan a entornos contrapuestos pero no entre poblaciones que se adaptan a entornos similares. El mecanismo alternativo a la especiación ecológica es la especiación por mutación consistente en la evolución por aislamiento reproductivo mediante la fijación de diferentes mutaciones ventajosas en poblaciones separadas que experimentan

presiones similares de la selección (Schluter, 2009). En esencia, diferentes poblaciones encuentran soluciones genéticas distintas en forma de mutaciones al mismo problema selectivo que son incompatibles entre sí causando el aislamiento reproductivo. Finalmente, cabe mencionar la polémica sobre la selección sexual como causa de la especiación en ausencia de divergencia ecológica. La selección sexual, por ejemplo, puede dirigir la especiación cuando las hembras prefieren emparejarse con machos que muestran signos de una mejor adaptación al ambiente local. En este sentido la selección sexual tiene lugar desde una perspectiva de selección natural alterada que favorece a los individuos que heredan características extremas en vez de las intermedias. Por ejemplo, si los animales tienen un ornamento asociado con el éxito en un ambiente determinado, entonces aquellos con los ornamentos más extremos serían más propensos a sobrevivir. En estas situaciones, si las hembras prefieren emparejarse con machos que poseen ese ornamento, su descendencia estará más especializada localmente. Por este motivo la selección natural y sexual, a menudo presentadas en conflicto, pueden interactuar para producir especies (van Dorn, 2009).

#### BIBLIOGRAFÍA CONTENIDA EN EL ARTÍCULO

Curtis H. & Schnek A. (2008). *Biología* Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, Argentina.

Futuyma, D. J., (1998 3rd ed.). *Evolutionary Biology* . Sunderland, MA, Sinauer Associates.

Futuyma, Douglas J. (2013) *Evolution*. Sunderland, MA, Sinauer Associates.

Harrison, R. G. (2014). Species and Speciation. En J. B Lossos (Ed.), *The Princeton Guide to Evolution* (pp. 489-495). Princeton, USA: Princeton University Press.

Harrison, R.G., (1998). Linking Evolutionary Pattern and Process The Relevance of Species Concepts for the Study of Speciation . En Howard, D.J. & Berlocher, S. H. (Eds.) *Endless Forms: Species and Speciation* (19-31). Oxford University Press, Nueva York-Oxford.

Harrison, R. G., (2012). The language of Speciation, *Evolution* Dec; 66, (12): 3643-3657.

Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Harvard, MA.

Perfectti F.,(2002). Especiación: Modos y Mecanismos. En M. Soler (Editor), *Evolución. La base de la biología* (pp.307-321). Granada, Proyecto Sur de Ediciones.

Schluter, D. (2014). Speciation and Macroevolution. En **Losos, J.B., (Ed.), *The Princeton Guide to Evolution* (483-487) Princeton, USA: Princeton University Press.**

Templeton A.R. (1989). The meaning of species and speciation: A genetic perspective. En Daniel Otte & John A. Endler (eds.), *Speciation and its Consequences* (3.27). Sunderland, MA, Sinauer Associates.

van Doorn, S., Edelaar, P. & Weissing, F. J. , (2009). On the origin of species by natural and sexual selection. *Science* **326**, 1704–1707 (2009).

## BIBLIOGRAFÍA SUGERIDA

Coyne, J. A. & Orr, H. A. (2004). *Speciation*. Sinauer Associates Sunderland, MA.

Curtis H. & Schnek A.,(2008). *Biología* Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, Argentina.

Futuyma, Douglas J. (2013) *Evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Mayr, E. (1963) *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Harvard, MA.

Losos J. B. (Editor). (2014). *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton University Press, Princeton.

## *Especies*

Ana Tropea, Paula Blois y Guillermo Folguera

### **1. Historias de especies**

Una de las narrativas principales en relación con la historia de la noción de especie plantea su origen en la antigüedad griega. En esta descripción son reconocidos desde entonces, dos grandes “momentos” y una “visagra” (Hey, 2001; Zachos, 2016). El primer momento incluye el predominio del concepto tipológico de especie, fuertemente asociado a Aristóteles. Desde esta perspectiva las especies son ejemplos de clases naturales con determinadas esencias en cada caso— y es una posición que atravesó sin mayores variantes el Medioevo, Renacimiento y gran parte de la Modernidad. El quiebre llegaría recién a finales del siglo XIX con la propuesta de Darwin y la mutabilidad de los seres vivos en el tiempo generando una ruptura con el esencialismo. En el siglo XX, a través del origen y consolidación de la denominada síntesis biológica, la visión poblacional de la especie cristalizaría su nueva versión. Desde esta perspectiva todas las formas de vida poseen una historia particular, relacionadas entre sí a través de ancestros comunes. De este modo, los estudiosos de la vida de la segunda mitad del siglo XX, fuertemente influídos por la genética y el concepto biológico de especie, terminarían por eliminar la esencia centrándose en sus características reproductivas. Así, se señala que el pensamiento poblacional reemplazó al esencialismo tipológico.

Es claro que esta narrativa se presenta homogénea y simple en cuanto a sus fundamentos (Futuyma, 2013; Hey, 2001; Mayr, 1982; Ridley, 2004, entre otros).

De hecho, esta reconstrucción ha sido denominada “narrativa esencialista”, “historia esencialista” o simplemente “concepción heredada” sobre el concepto de especie (Wilkins, 2009) y ha recibido fuertes cuestionamientos. Entre ellos es que parece asumirse un fuerte anacronismo y linealidad en sus características. A su vez, niega la polisemia de los términos en contextos epocales diferentes, juzgando ideas en el pasado a partir de concepciones actuales (Winsor, 2003, 2006; Wilkins, 2009). Uno de los supuestos más importantes de esta narrativa es que lo distintivo de la especie es el aspecto biológico. Sin embargo, por ejemplo, en el caso de la Antigüedad muy diferente es el escenario. En el propio caso de Aristóteles, no puede desligarse su visión acerca de las especies, con los vínculos que presenta por ejemplo con la pregunta acerca de las causas finales. También han sido fuertemente descontextualizados sus intentos por reconocer en Aristóteles un antecedente a las propuestas taxonómicas posteriores, tal como la de Linneo (Marcos, 1996). En la Edad Media, tampoco se cumple una homogeneidad obvia en cuanto a la pregunta por su existencia, tal como se presentó en la denominada *querella de los universales* que cristaliza la pugna entre realistas y nominalistas. Estas posiciones se dan en contextos muy diferentes a la que se dió en la Modernidad en el siglo XVIII, envuelta ya en una dicotomía entre vitalismo y mecanicismo y en el que la pregunta por la especie estaba asociada al estudio de los seres vivos, lo que luego será entendido como campo de la biología. Otro aspecto fuertemente cuestionado de la narrativa lineal es que no sólo no reconoce la diversidad existente tras la noción tipológica, sino que tampoco lo hace tras lo ocurrido en la segunda mitad del siglo XX. En los nombres de Cain (1958, 1959), Simpson (1951) o Mayr (1982) pueden

reconocerse varios de los que han dado algunas de las bases actuales de la noción de especie más asociadas a la genética y a la teoría evolutiva. Sin embargo, la diversidad también es una característica central de las discusiones actuales relativas a la noción de especie.

## **2. El concepto biológico de especie....y algunas decenas más**

Durante la segunda mitad del siglo XX, surgieron más de veinte nociones de la especie utilizadas por parte de los biólogos (Hey, 2001). Entre ellas, una de las más reconocidas fue el “concepto biológico de especie” que se cristalizó como un elemento teórico clave de la biología evolutiva y de la genética. Otras de las más reconocidas fueron el “concepto filogenético de especie” utilizado principalmente en la rama de la sistemática filogenética, el “concepto cohesivo” como ejemplo uno de las nociones más abarcativas de especies que se han propuesto, y muchos otros utilizados comúnmente en distintas áreas de investigación biológica (Zachos, 2016).

Si bien cada uno de estos “conceptos” indican el conjunto de atributos o caracteres que deben ser tenidos en cuenta para decidir si un individuo pertenece a una dada especie o no, ninguno de ellos aplica a toda las diversas formas de vida que existen en la Tierra. A modo de ejemplo, el concepto biológico de especie establece que dos individuos cualesquiera pertenecen a una misma especie si y sólo si son biológicamente interfértiles y la descendencia es viable. Así, puede verse que esta noción de especie no permite delimitar aquellos grupos de organismos que se reproducen asexualmente, ni los que lo hacen por medio de

partenogénesis como es el caso de muchos parásitos, o por medio del proceso de fisión como ocurre con organismos unicelulares, por mencionar sólo algunas excepciones. De este modo, se configura un escenario de muchas nociones con aplicaciones parciales en la diversidad de lo viviente.

¿Pero es vista acaso como un problema esta diversidad? En general, al estar el pensamiento biológico estructurado en diferentes subdisciplinas, raramente es vista como un inconveniente dicha diversidad de conceptos. Incluso, la diversidad suele estar estructurada y fuertemente asociada a los organismos estudiados y a la práctica realizada. Ciertamente, algunos autores consideran que dentro de la comunidad académica de biólogos puede haber anhelos de unificación (ver por ejemplo Hey, 2001). Sin embargo, la disconformidad principal vendrá de los propios filósofos de la ciencia y filósofos de la biología, que orientarán esas y otras preguntas en busca de esta unificación...sin obtener mucho éxito en dicha empresa.

### **3. Preguntas científicas, preguntas filosóficas**

Así como la búsqueda por una unificación de los diferentes conceptos fue principalmente tarea de filósofos o de científicos dirigidos a la reflexión filosófica (ver por ejemplo Hey, 2001, Hey *et al.*, 2003; Mayr, 1982; Reig, 1983; Zachos, 2016; entre otros), otras preguntas asociadas a las especies también se dieron lugar en las últimas décadas. Una de las preguntas principales relativas a la noción de especie tuvo que ver con el cuestionamiento acerca de su existencia. En este plano ontológico, el problema giró en torno a dos grupos de respuestas.

Por un lado, una postura denominada realista que sostiene que las especies en tanto términos teóricos poseen un correlato más o menos directo en el mundo natural, las entidades naturales, que existen independientemente a la mente humana y su capacidad cognitiva. Esta postura es denominada también como realismo ingenuo y es, de hecho, la que subyace a la mayoría de los abordajes genéticos y evolutivos (Zachos, 2016). Por otra parte, están quienes sostienen que las especies no existen por fuera de la mente de los biólogos y de su público, y en su lugar, lo único que existe son los individuos (Hey, 2001).

Las características del debate en el momento de su epicentro durante las décadas de 1970 y 1980 se asociaron fuertemente a su conceptualización filosófica y no biológica. En términos filosóficos la condición necesaria (aunque no suficiente) para las posturas realistas fueron la alteración de la noción filosófica de especie como tipo natural. En cambio, algunas propuestas de la década de 1970 establecieron un realismo de especie en tanto individuo (ver por ejemplo Ghiselin, 1974; Hull, 1978). El individuo, entidad biológica presente en diferentes niveles de organización según estas posiciones, tenía una serie de características distintivas: ser discreto, cohesivo y, con menor grado de acuerdo entre muchos de los pensadores, con capacidad reproductiva.

#### **4. Desde la biología a las ciencias sociales**

La noción de especie ha sido una de las tantas que ha funcionado como “puente” entre la biología y las ciencias sociales. Pero al igual que en las secciones anteriores, caben los cuidados y advertencias para evitar conclusiones simples.

Así, tal como hemos visto, la referencia a la biología es profundamente diversa y resulta preciso reconocer la enorme diversidad disciplinar que presentan en su seno las ciencias sociales. Ahora bien, para abordar brevemente este asunto debemos volver nuevamente en el tiempo, en particular al siglo XIX, momento de los orígenes de la antropología y la sociología, cuando la teoría de la evolución representó una suerte de lazo entre las ciencias de la naturaleza y las ciencias humanas, con los aportes de Malthus, Darwin y Spencer. No obstante, unas y otras ciencias, siguieron caminos de encuentros y desencuentros. En términos generales, los efectos del ingreso de la noción de especie en el discurso de las ciencias sociales se producen en el marco de la configuración de la imagen de una naturaleza estable (aún en cambio constante) frente a lo diverso y cambiante de lo social. Así, en estas ciencias se fomentó una separación entre una dimensión biológica y una dimensión sociocultural que ha sido objeto de disputa desde entonces y que, en algún sentido, aún permanece. Veamos ejemplos de ello en dos disciplinas como la antropología y la sociología.

En la década de 1940', el antropólogo Lévi-Strauss proponía: “Sostenemos, pues, que todo lo que es universal en el hombre corresponde al orden de la naturaleza y se caracteriza por la espontaneidad, mientras que todo lo que está sujeto a una norma pertenece a la cultura y presenta los atributos de lo relativo y de lo particular”(1998:41).

Ahora bien, en el marco de esa configuración naturaleza estable/sociedades diversas y cambiantes aparecen asimismo propuestas que plantean cierta

determinación biológica. El peligro de la justificación biológica de injusticias o violencias, entre muchas otras cosas, ha sido entonces ampliamente alertado.

También en la antropología se produjeron significativos efectos epistémicos en subdisciplinas y abordajes. Así, mientras el concepto de “especie” se ha mantenido para abordar la dimensión biológica del ser humano y es comúnmente usado en la antropología biológica y la paleoantropología, en la denominada antropología sociocultural las diferentes ramas desarrolladas han tendido a dar más o menos lugar en sus abordajes a las cuestiones biológicas, ambientales o naturales en relación con cuestiones sociales o culturales (simbólicas y materiales).

En la historia de la sociología se registra asimismo un ingreso de la noción de especie con efectos similares. Por ejemplo, en el Capítulo IV de *Las reglas del método sociológico* de Durkheim cuya primera edición data del año 1895. Allí el sociólogo francés –tomando de referencia y delimitándose a la vez con respecto a la ciencia biológica- establece la existencia de “especies sociales” en las que se pueden clasificar las sociedades. Durkheim afirma: “[H]ay, pues, especies sociales por el mismo motivo que existe especies biológicas. En efecto, estas últimas se deben a que los organismos no son más que combinaciones variadas de una sola y misma unidad anatómica. Sin embargo, desde ese punto de vista, hay una gran diferencia entre los dos reinos” (2001:137). El sociólogo se refiere a la fuerza de los “hábitos hereditarios”. En el “reino social”, los caracteres “no pueden ser reforzados por la generación porque sólo duran una generación. En efecto, es normal que las sociedades engendradas pertenezcan a una especie distinta que

las sociedades generadoras, porque estas últimas al combinarse originan disposiciones completamente nuevas” (2001:138).

A pesar de que en las últimas décadas fue objeto de cuestionamiento, la especie como expresión de lo estable en contraste con la mutabilidad de lo cultural sobrevuela aún en muchos los abordajes de las ciencias sociales.

## 5. Finalizando y volviendo al comienzo

En la actualidad, el dualismo moderno que separa Humanidad de Naturaleza, así como sus efectos, están siendo revisados. Así, por ejemplo, autores como Descola (2011) han señalado que la dicotomía naturaleza-cultura es una herramienta inadecuada para dar cuenta de la manera en que otros pueblos hablan de su entorno e interactúan con él. La historia del concepto de “especie” ha sido muy rica en diversidades, debates, diálogos entre campos de saber. Como hemos visto, su simplificación sólo ha traído confusiones diversas.

## BIBLIOGRAFIA CITADA

Cain, A. J. (1958). Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 169(1-2), 144-163. Blackwell Publishing Ltd.

Cain, A. J. (1959). The Post-Linnaean Development of Taxonomy. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 170(3), 234-244. Blackwell Publishing Ltd.

Descola, P. (2011). Más allá de la Naturaleza y la cultura. En L. Montenegro Martínez. (Ed.), *Cultura y Naturaleza. Aproximaciones a propósito del bicentenario*

*de la independencia de Colombia* (pp. 75-97). Bogotá, Jardín Botánico de Bogotá, José Celestino Mutis.

Durkheim, E. (2001). *Las reglas del método sociológico*. México, Fondo de la Cultura Económica.

Futuyma, D. J. (2013). *Evolution*. Sinauer Associates, Inc.

Ghiselin, M. T. (1974). A radical solution to the species problem. *Systematic Biology*, 23(4), 536-544.

Hey, J. (2001). The mind of the species problem. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(7), 326-329.

Hey, J., Waples, R. S., Arnold, M. L., Butlin, R. K., & Harrison, R. G. (2003). Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(11), 597-603.

Hull, D. L. (1978). A matter of individuality. *Philosophy of science*, 45(3), 335-360.

Lévi-Strauss, C. (1998). *Las estructuras elementales del parentesco*. Barcelona. Paidós.

Marcos, A. (1996). *Aristóteles y otros animales*. Barcelona. PPU.

Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press.

Reig, O. A. (1983). Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales. En *Informe final IX Congreso Latinoamericano de Zoología* (pp. 37-57).

Ridley, M. (2004). *Evolution*. 3<sup>er</sup>. Edition. Blackwell Publishing Ltd.

- Simpson, G. G. (1951). The species concept. *Evolution* 5(4), 285–298.
- Wilkins, J. S. (2009). *Species: a history of the idea* (Vol. 1). Univ of California Press.
- Winsor, M. P. (2003). Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy. *Biology and Philosophy*, 18(3), 387-400.
- Winsor, M. P. (2006). The creation of the essentialism story: an exercise in metahistory. *History and philosophy of the life sciences*, 149-174.
- Zachos, F. E. (2016). *Species concepts in biology: historical development, theoretical foundations and practical relevance*. Springer.

## *Eugenesia*

Juan Manuel Rodríguez Caso

Eugenesia es un término sumamente controvertido que muestra una de las más claras uniones entre ciencia y sociedad que haya surgido a finales del siglo XIX y principios del XX. El “buen nacer” – su significado etimológico – es una idea que *a priori* podría sonar como algo deseable para todos aquellos padres potenciales, pero su historia está cargada de negatividad, al estar relacionada con los programas de selección y mejoramiento como el promovido por el régimen nazi a mediados del siglo XX.

Históricamente, la eugenesia promovida como un programa del Estado que buscaba fortalecer a los educadores la encontramos en la *República* de Platón, alrededor del 380 antes de Cristo; tal fortalecimiento se planteaba a partir de la cuidadosa selección de los mejores individuos, tanto hombres como mujeres, que posteriormente pudieran procrear a educadores que combinaran las características de ambos padres. En términos modernos, fue Francis Galton quien acuñó el término en 1883 en *Inquiries into Human Faculty and Its Development*, aunque las ideas que le daban base a su propuesta las desarrolló desde 1869 en publicaciones como *Hereditary Genius*. La obra de Galton destacó por ser de las primeras que conjuntaron la ciencia en un sentido de aplicación a cuestiones sociales, que también le llevó a acuñar la frase “nature versus nurture”, que buscaba diferenciar la influencia de los aspectos biológicos– como la herencia – por un lado, y el ambiente como factor de desarrollo social por el otro. En palabras

del propio Galton, “[L]a eugenesia es la ciencia que trata sobre todas las influencias que mejoran las cualidades innatas de una raza; también con aquellas que las desarrollan al máximo provecho”. (1883)

Un punto interesante es entender de dónde surgió el discurso eugenésico de Galton, y es que, como lo señala el historiador de la antropología George W. Stocking, fue una respuesta del liberalismo victoriano a las amenazas a la democracia y el colectivismo en Inglaterra, y al nacionalismo y el militarismo que tomaba fuerza en el extranjero, con un tono más bien negativo a diferencia del discurso optimista de otros tiempos. En este sentido, más que una aplicación positiva de la teoría de la selección natural a los fenómenos sociales, la eugenesia buscaba subsanar – por lo menos, intentar – las fallas de la propia selección natural con el objetivo de redirigir las condiciones sociales vigentes hacia la consolidación de una civilización avanzada. Cabría preguntarse, ¿se puede concebir una dirección cuando se habla de una civilización avanzada? El propio Galton consideraba que el sentido bueno o malo que se le asigna a una característica no es absoluto, sino que es relativo al estado de la civilización, y si consideramos que la manera en la que se concibió la evolución en la época victoriana implicaba entre otras cosas un progreso – y la consiguiente direccionalidad –, podemos afirmar que la eugenesia se entendía dentro del marco propio de la cultura victoriana, en donde lo “británico” se convertía en el marco de referencia a seguir, o a imponer.

Lo anterior no significa que exista, o que haya existido, una propuesta eugenésica en concreto, como sería el caso del “galtonismo” – siempre en el entendido de que con ese término se defendería la visión del propio Galton –, sino que históricamente podemos ver que ha existido una gran diversidad en el discurso eugenésico, en el que podemos identificar diferentes enfoques, tanto desde el punto de vista evolutivo (darwinista, lamarckista, neolamarckista...) como los sujetos de mejoramiento (los británicos, los arios, los mestizos...). Esta situación responde inevitablemente a los procesos de apropiación del conocimiento, en los que factores culturales, filosóficos e ideológicos juegan un papel fundamental en la manera en que una propuesta científica se entiende y se pone en práctica. La eugenesia se puede encontrar prácticamente en los discursos de políticos y científicos desde inicios del siglo XX en contextos tan diferentes como Francia, China, Kenia, Holanda, Brasil, Estados Unidos, México, o el siempre controversial caso de Alemania. En cada caso, es visible un discurso social que busca sustentar “científicamente” – desde la “evidencia biológica” – la superioridad o inferioridad de un grupo de seres humanos sobre otro. De particular relevancia y controversia es el tema de las “razas humanas”, que más allá del debate sobre su existencia en términos biológicos – una herencia de las discusiones bioantropológicas del siglo XIX – ha sido de gran utilidad en términos ideológicos para justificar los discursos eugenésicos, sobre todo en términos históricos – aunque esto difícilmente significa que hoy en día no se mantenga un discurso ideológico, y no necesariamente con base científica, sobre la existencia de las razas humanas –, ya que, actualmente las propuestas eugenésicas

contemporáneas buscan desmarcarse del aspecto negativo al afirmar que en el pasado eran propuestas desesperadamente erróneas.

Podemos aquí brevemente referirnos a las diferentes formas de concebir la eugenesia, bien sea en función de su metodología, de su perspectiva política, o de su alcance dentro de la sociedad. Comúnmente se habla en términos metodológicos de eugenesia *positiva* y eugenesia *negativa*. Esta es una división que se dio básicamente desde inicios del siglo XX, en donde la primera se entiende como la postura que busca alentar a la gente que se considera *adecuada* – no sobra decir lo complejas que son estas definiciones, dada su ambigüedad, y la consiguiente diversidad de interpretaciones – a reproducirse y con ello tener “buenos nacimientos”, mientras que la segunda visión defiende que para terminar con enfermedades y discapacidades hay que desalentar y prevenir que gente *no adecuada* se reproduzca. En ambos casos, la aplicación de tales medidas estuvo de la mano de la implementación de programas estatales, inspirados en “avanzar” la civilización.

Como se mencionó anteriormente, la eugenesia contemporánea se ha desmarcado, o por lo menos es el intento que hace, de la historia negativa y controversial que rodea la propuesta, lo que lleva la disputa actual, por un lado, a buscar la posesión del término, sobre todo por los partidarios de la eugenesia liberal, quienes, en su afán de quitar ese halo negativo, y promover su agenda, ligan su discurso al transhumanismo, como el reflejo de la influencia de la biotecnología en el mejoramiento de los seres humanos, o la llamada “biología

“sintética”, que como señala el filósofo español Antonio Diéguez, conlleva la manipulación de la información genética de los seres humanos no solamente para eliminar enfermedades y carencias, sino mejorar aquellas características consideradas “mejores” e incluso añadir otras. Esto sin duda retoma la idea del “buen nacer”, mediante las opciones que cada vez están más presentes como la edición de genes – el mejor ejemplo es la técnica de CRISPR (en inglés: *clustered regularly interspaced short palindromic repeats*, que se traduce al español como *repeticiones palindrómicas cortas agrupadas y regularmente interespaciadas*), que buscan hacer de ese “mejoramiento” algo permanente. Es este último punto el que se liga directamente con la evolución y su impacto en el desarrollo de la especie humana.

Uno de los autores que defienden hoy con mayor ahínco la eugenesia es el eticista australiano Nicholas Agar, quien habla de dos tipos de eugenesia, *autoritaria* y *liberal*. En sus palabras, la primera se refiere a aquella en la que el Estado es el único que tiene la responsabilidad para determinar lo que es bueno, o no, para la vida humana, mientras que en la segunda el Estado debería fomentar el desarrollo de una gran variedad de tecnologías de mejoramiento para que los futuros/posibles padres de familia tuvieran un abanico de opciones sobre las cuáles informarse, y sería su concepción particular sobre la que se guiaría la elección de posibles mejoras para sus hijos.

En estrecha relación con esta discusión, Agar propone otra posible división contemporánea, que sería el modelo *individual* y el *público*. Con el avance del

tiempo, se puede ver el paso de la búsqueda de implementar programas públicos, usualmente enfocados en la aplicación positiva para las clases (o razas) consideradas favorecidas, o la consiguiente eliminación de aquellos que no son adecuados, a un proceso de decisión individual en el que el avance tecnológico es la base para un posible mejoramiento. Esto último lleva consigo la discusión sobre si la promoción de la eugenesia es una herramienta que la clase favorecida utiliza para mantenerse como tal, y conseguir con ello, ahondar la brecha – social, económica – con otros grupos humanos, dentro de su propia sociedad, o en términos mucho más generales. Otro punto de discusión, y que tiene que ver directamente con la evolución, es si al aplicar una agenda eugenésica se le está dando una dirección concreta al proceso, ya que, la evolución no tiene tal dirección determinada.

El médico y bioeticista estadounidense Arthur L. Caplan recuerda que entre los eugenistas del régimen nazi estuvo de moda un concepto hoy poco utilizado como fue el de “biología aplicada”, lo que nos habla de una búsqueda de legitimación en la ciencia que aun en nuestros días se mantiene. El discurso de la eugenesia liberal busca dar argumentos que sirvan para entender la eugenesia en un sentido positivo, y es ahí donde el valor de las decisiones individuales parece ganar terreno. Autores como el propio Caplan y Agar defienden los beneficios de la eugenesia, pero no dentro del marco de programas coercitivos o que se apliquen de manera vertical, como el caso del Estado, aplicando un programa general a toda la población, sin que los individuos puedan realmente opinar. Más bien, en la medida en que los individuos se informen de las ventajas y desventajas

que existen en las técnicas de mejoramiento, serán ellos los que al final decidan si las aplican o no. Cabría preguntarse si aún en el caso de las decisiones individuales deberían de plantearse límites, sobre todo en términos éticos.

En la línea de lo planteado por la filósofa estadounidense Camisha Russell, podemos describir a los eugenistas tanto del pasado como del presente como personas con una particular sensibilidad por la modernidad, encarnada en los avances de la ciencia y de la tecnología, que permiten intervenir en los procesos “naturales” en la búsqueda de la “perfección” de la humanidad. El problema inherente parece ser que el poder para realizar y generar esos posibles cambios queda concentrado en un grupo de autoridades y expertos, que conlleva un inevitable grado de coerción. Aunque con el paso del tiempo se ha cambiado el término – de eugenesia a control de la natalidad, por ejemplo – es patente la idea de aplicar la tecnociencia para “corregir” la naturaleza.

Un debate que surge es la brecha social que se pudiera abrir, aún más, entre quienes tendrían acceso a ese mejoramiento y entre la mayor parte de la población, ajena en la mayoría de los casos a los avances tecnocientíficos. En principio, los defensores de la eugenesia liberal reconocen el valor del tratamiento de las enfermedades, entendidas estas como aquello que interviene con el funcionamiento típico de un organismo, y en ese sentido, todo aquello que sirva para “mejorar” la salud debería ser utilizado. Pero ¿si esos tratamientos están fuera del alcance de la mayoría de la gente? Es claro que podríamos considerar aquí un tipo de eugenesia exclusiva, ya que a pesar de que la decisión de alguien

podiera ser el tener acceso a algún mejoramiento, la limitación de recursos lo haría imposible.

Como en otros casos dentro de la ciencia, hay una fuerte discusión, entre la posibilidad de avanzar la agenda científica y tecnológica, dados los presuntos beneficios que ello puede generar, o bien considerar de antemano los posibles problemas que su aplicación pudiera traer consigo. Ligar eugenesia y evolución es un tema controversial, con una fuerte carga de negatividad, y una continua propensión a la creación de mitos, como asumir que son las ideas de Darwin – y él mismo – las que crearon la eugenesia.

### **Bibliografía recomendada**

Agar, N. (2004). *Liberal Eugenics: In Defence of Human Enhancement*. Oxford: Blackwell.

Galton, F. (1883). *Inquiries into Human Faculty and Its Development*. Londres: Macmillan and Company.

Kevles, D. J. (1985). *In the Name of Eugenics: Genetics and the Uses of Human Heredity*. Berkeley y Los Angeles: University of California Press.

## *Evolución*

Andrés Moya

Instituto de Biología Integrativa de Sistemas, Universitat de València, España

Fundación para el Fomento de la Investigación Sanitaria y Biomédica de la Comunidad Valenciana, Valencia, España.

CIBER en Epidemiología y Salud Pública, Madrid, España.

Darwin formuló dos conceptos que definitivamente vinieron a dar con una primera explicación **fundamental** de la evolución biológica. Primero: el árbol de la vida, es decir, todos los organismos vivos, están emparentados y guardan una relación de proximidad filogenética entre ellos más o menos acusada y proporcional a la antigüedad del ancestro común. Segundo: un mecanismo fundamental para explicar la biodiversidad de formas que pueblan ese árbol es la selección natural. Por razones que tienen que ver con la necesidad de dar con un mecanismo material de explicación del cambio evolutivo, solemos pensar que la aportación fundamental de Darwin a la evolución es su noción de selección natural. En realidad, como bien comentó en su momento el filósofo Elliot Sober, probablemente sea más importante su noción, tan ampliamente confirmada por las más modernas ciencias de la vida, de que todos los organismos están emparentados; es decir, la existencia de una continuidad de conexión entre lo vivo que llamamos 'árbol de la vida'. La teoría de la evolución de Darwin, basada en estos dos fenomenales conceptos, se puede resumir, a su vez, de la siguiente forma: "Evolución es descendencia con modificación". Si reflexionamos con

cuidado sobre esta afirmación, notaremos que nada hace prever que la naturaleza de la modificación vaya en ninguna dirección en particular. En otras palabras, la evolución es ciega. Ahora bien, cuando uno inspecciona la evolución de la vida en el planeta Tierra, o así nos lo suelen mostrar los textos de biología evolutiva, parece que, con el tiempo, van apareciendo formas progresivamente más complejas. ¿Existe alguna explicación para esto, o solo se trata de puro antropocentrismo? Sea lo que fuere, Darwin no era, curiosamente, muy amigo del ciego dinamismo de la evolución, ni a corto ni a largo plazo o, como diríamos hoy, ni en escala microevolutiva ni en escala macroevolutiva. Su idea de selección natural, al igual que sostiene Richard Dawkins, era compatible con la existencia del perfeccionamiento de las especies en su adaptación al medio natural. Dicho de otro modo, y aunque pueda resultar paradójico, Darwin creía ver ‘progreso’ en la evolución; cuestión otra es que fuera la selección natural la explicación última de la evolución hacia la complejidad creciente. Lo mismo ocurre con Julian Huxley, quien formulara la noción de que los organismos evolucionan para tener mayor capacidad de control e independencia del ambiente, anticipando el debate que se ha dado ulteriormente sobre los conceptos de ‘robustez’ y ‘evolucionabilidad’, en el sentido de que los organismos más evolucionados son los más robustos -es decir con capacidad de resistir mejor a los cambios mutacionales internos y a los ambientales externos-, o los que tienen capacidad de desarrollar mayor habilidad para evolucionar. Una auténtica caja de Pandora es entrar en estos asuntos, pero ciertamente son relevantes, lo siguen siendo y hay que plantearlos, porque la teoría de la evolución, como cualquier teoría científica, es perfectible y puede ser objeto

de mejora, lo que debe interpretarse como que se trata de una aspiración normal de toda teoría científica el incrementar su capacidad explicativa.

Podemos partir de que Darwin formuló una teoría capaz de explicar la evolución de la biodiversidad, pero no la evolución de la complejidad. Sigue siendo una cuestión pendiente en la teoría evolutiva demostrar si la complejidad es o no inevitable. Conviene enfatizar lo de que ‘sigue siendo una cuestión pendiente’ porque, aunque podamos tener la impresión de que se evoluciona hacia la complejidad, más de uno indica, como ya se ha comentado, que eso no es más que puro antropocentrismo (lo examino más adelante con Stephen J. Gould). En todo caso Jacques Monod (1971), en su celebrada obra de filosofía natural “Azar y necesidad”, nos sirve como punto de partida para presentar, desarrollar y reflexionar sobre esa problemática de la evolución biológica, que sigue siendo una cuestión pendiente de resolución y cuya presentación puede ser útil como entrada al concepto de evolución que aquí se desarrolla. Se trata de los papeles relativos de la contingencia (el azar) y la necesidad en la evolución biológica y de la complejidad.

Los biólogos evolucionistas sostenemos, mayoritariamente, la contingencia de los fenómenos biológicos, su carácter fortuito, aleatorio e impredecible, con independencia de que sean seleccionados una vez aparecidos. Aceptamos, en efecto, la idea de que en el proceso evolutivo se elige la mejor opción entre un conjunto de elementos como consecuencia de la acción de mecanismos biológicos que determinan que el elemento final que se impone normalmente, en un instante espacio-temporal concreto, es el más eficaz. Pero: ¿qué ha permitido la aparición de esos elementos que entran en conflicto darwiniano? La cuestión es aún más

complicada, puesto que si tales elementos han aparecido fortuitamente y la lógica selectiva impone finalmente uno, y luego otro, y así indefinidamente, entonces la historia evolutiva se nos aparece como una sucesión de contingencias. La noción de contingencia parece llevarnos por el camino de lo tan extraordinariamente azaroso que prácticamente es impensable, por ejemplo, que la vida haya aparecido más de una vez, o que fenómenos complejos variados puedan aparecer de forma independiente en la evolución del planeta. De la vida en otros planetas nada podemos decir, por el momento, aunque nos afanemos en ello. Pero sorprende la aparición de complejas convergencias evolutivas. Un ejemplo: la extraordinaria evolución del ojo y la inteligencia distribuida de un invertebrado como el pulpo comparada, a su vez, con la también extraordinaria evolución similar e independiente del ojo y de la inteligencia centralizada del cerebro en los vertebrados. En otras palabras: evolución convergente de fenómenos complejos en linajes totalmente separados. ¿Pura contingencia?

Si la opinión más refrendada para el origen de la vida y de nuestra especie, dos de las más grandes transiciones evolutivas, ha estado vinculada al carácter contingente de la evolución química y biológica, también hay que manifestar que asistimos durante las últimas décadas a visiones alternativas que se incluirían dentro del paraguas de una concepción de la evolución hacia una complejidad creciente (McShea y Brandon, 2010). En efecto, cierta complejidad se requirió para el origen de la vida y cierta complejidad, también, para el origen de vida inteligente. Sostienen estos autores que la vida, así como sus manifestaciones fundamentales, es un fenómeno más repetible de lo que la tradición investigadora más conservadora del campo estaría dispuesta a sostener. Existe una tendencia

inmanente de la materia a hacerse más compleja, actuando recursivamente sobre sí misma, hecho que podría llevarnos a asegurar que la vida en nuestro planeta es un experimento repetible, así como también lo es la vida inteligente.

Pues bien, estamos tratando un asunto particularmente relevante y que levanta pasiones. La cuestión de fondo que permea la literatura sobre la evolución biológica desde la formulación de Darwin de su teoría es el de la existencia o no de progreso biológico. Ya he comentado que Dawkins (1996) considera que el progreso evolutivo es inevitable. Para Gould (1996) el progreso es un concepto antropocéntrico que debe ser obviado. Gould trata de demostrar que el progreso biológico no existe o, al menos, no existe una fuerza directora que lleve a complejidad creciente. En esa magnífica obra de 1996, a modo de resumen de sus investigaciones sobre las tendencias evolutivas, propone tres tipos de pruebas para llevar a cabo la confirmación empírica de si realmente hay evidencia o no de tendencias evolutivas y si son pasivas o dirigidas. Se trata de las pruebas de 'mínimo', 'antecesor-descendiente' y 'sesgo', cuya confirmación daría soporte inequívoco a la existencia de tendencia evolutiva dirigida. El lector interesado puede acudir al texto para ver en qué consisten exactamente. Aquí haré referencia a la original idea de Gould para dar al traste con la noción de complejidad creciente en la evolución biológica. Para Gould una serie filogenética de fundamental interés es la de las bacterias. De forma sorprendente, teniendo en cuenta lo que amaba la Paleontología –poca es la que se puede hacer con bacterias-, es su reflexión en torno al uso desigual y menor del concepto estadístico de 'moda', frente a los de 'media' y 'mediana' en biología evolutiva. Si nos fijásemos más bien, sostiene Gould, en la moda que en la media, veríamos

que la moda evolutiva a lo largo de toda la evolución está marcada por las bacterias; nada supone la puntual aparición de complejidad aquí y allá, que en modo alguno altera la moda principal. En otras palabras: si nos fijamos en toda la 'full house' de la vida en el planeta, la moda estaría marcada por los organismos más abundantes y primigenios -las bacterias-. A su juicio nada ha cambiado, en términos de moda, desde que ellas aparecieron. Se parte de un muro de complejidad inicial mínima por la izquierda, y lo único que puede esperarse, por la derecha, es una tendencia pasiva a la aparición de complejidad creciente, de ninguna manera dirigida, y siempre observando que la moda sigue siendo invariablemente bacteriana.

Pero: ¿llevaba Gould razón? No lo podemos saber del todo ahora mismo. Su muro de complejidad por la izquierda sí se tambalea un tanto, porque existen formas de complejidad bacteriana mínimas, desplazándose más allá de su izquierda mínima de partida. Y, desde luego, sus tres pruebas para mostrar tendencia direccional dirigida siguen estando abiertas a contrastación. Las consecuencias científicas y para el pensamiento en general, en el caso de llegar a demostrar evidencia inequívoca de la existencia de una tendencia dirigida, y no meramente pasiva, del incremento de la complejidad a lo largo de la evolución serían de primera magnitud. Estaríamos dando soporte fundamental a que la evolución es predictiva y que existe una teoría explicativa todavía por desarrollar. En modo alguno la teoría predictiva de la evolución conduce inevitablemente a la aparición de nuestra especie, pero sí viene a indicar que el proceso de la evolución genera entes progresivamente más complejos y que, aunque la contingencia y la historia evolutiva imponen diferentes rutas, buena parte de ellas

incrementan su complejidad con el tiempo. Esta teoría, obviamente, es compatible con la evolución de la complejidad en otros lugares del Universo, una vez que hubiera aparecido vida en los correspondientes planetas.

### **Agradecimientos**

Este trabajo ha sido posible gracias a la financiación de proyectos del Ministerio de Ciencia y Competitividad de España (proyectos SAF 2012-31187, SAF2013-49788-EXP, SAF2015-65878-R), del Instituto de Salud Carlos III de España (proyectos PIE14/00045 y AC15/00022) y de la Generalitat Valenciana, España (proyecto PrometeoII/2014/065), además de la cofinanciación de fondos FEDER de la Unión Europea.

### **Referencias**

- Dawkins, R. (1996). Climbing mountain improbable. W.W. Norton, New York.
- Gould, S.J. (1996). Full house: the spread of excellence from Plato to Darwin. Harmony Books, New York
- McShea. D.N., Brandon, R.N. (2010). Biology's first law. Chicago University Press, Chicago.
- Monod, J. (1972). Azar y necesidad. Barral, Barcelona.

### *Evolución cultural*

Paulo C. Abrantes

As tentativas de estabelecer paralelos entre a EB e a dinâmica cultural remontam a Darwin. Até hoje perduram, contudo, controvérsias sobre a sua pertinência e fertilidade. A expressão ‘evolução cultural’ é duplamente ambígua pois incorpora a polissemia de cada um dos termos que a compõem.

Antropólogos como Tylor e Morgan, embora influenciados por Darwin, usaram o termo ‘evolução’ com o significado que tinha, na verdade, no séc. XVIII, ainda associado à idéia de progresso em uma escala linear. Esses antropólogos acreditavam que todos os grupos humanos passam por estágios em sua ‘evolução’ numa escala única, definida por certos parâmetros socioculturais. Os grupos poderiam, portanto, ser comparados segundo a sua posição nessa escala. Consideravam alguns grupos humanos ainda existentes à época como “fósseis vivos”, exemplificando estágios pelos quais outros grupos e sociedades, supostamente mais “avançadas” na escala, já teriam passado. A influência de Spencer em reforçar essa concepção progressivista e unilinear de evolução é notória, e ela passou a ser associada, equivocadamente, a um “Darwinismo social”.

O termo ‘evolução’ foi, inicialmente, evitado por Darwin, que preferia a expressão ‘descendência com modificação’, além de ter adotado a metáfora da árvore para representar as relações filogenéticas entre espécies biológicas, o que exclui a linearidade e problematiza a progressividade.

Como é sabido, Darwin admitiu hábitos herdados (isto é, a transmissão de características adquiridas), o que se mostrou mais adequado ao tratamento da dinâmica cultural do que o sistema de herança que está na base da evolução biológica (EB). Ele considerava, contudo, a seleção natural como o mecanismo central para explicar a descendência com modificação. Spencer rejeitou a seleção natural e baseou a sua teoria exclusivamente na herança de características adquiridas. A associação, bastante comum, dessa forma de herança ao pensamento de Lamarck acrescenta equivocidade ao termo ‘evolução’.

Devemos distinguir, portanto, uma “linhagem Darwiniana” e outra, “Spenceriana”, nas tentativas de importar conceitos biológicos para investigar a dinâmica cultural. Limitando-nos aqui à estirpe propriamente Darwiniana, ela incluiu, ainda no final do séc. XIX, pesquisadores em economia, em linguística e em psicologia, com destaque para J. Baldwin. Após Weismann ter proposto a barreira que leva o seu nome, Baldwin tentou conciliá-la com a herança de características adquiridas, propondo a existência de dois sistemas de herança: orgânico e social. Chegou, então, a conceber uma “seleção orgânica”, que é hoje conhecida como “efeito Baldwin”.

Houve ainda algumas propostas, no início do XX, de se abordar em termos Darwinistas algumas dimensões da cultura (como a tecnologia) mas depois, por décadas, foram abandonadas. O descrédito em que haviam caído as idéias de Darwin na virada do século certamente contribuíram para isso. Concomitantemente à síntese da teoria original de Darwin com a genética-

consagrando o chamado 'neodarwinismo' na comunidade de biólogos-, os cientistas sociais buscaram, por sua vez, afastar-se ao máximo dessa abordagem.

A pesquisa em evolução cultural (EC) só foi retomada, consistentemente, nos anos 1970, com a construção de modelos importados da genética de populações por Cavalli-Sforza, Feldman, Richerson e Boyd. Estes dois últimos, além de Durham, passaram também a explorar as interações entre a herança genética e a herança cultural, defendendo um mutualismo entre genes e cultura.

Neste artigo, usaremos o termo 'evolução' no sentido que adquiriu sobretudo a partir do neodarwinismo. Veremos, contudo, que ele terá que expandir o seu campo semântico para poder aplicar-se à dinâmica cultural.

O termo 'cultura' não é menos ambíguo, comportando dezenas de definições. Se emprestarmos à biologia o conceito de 'fenótipo'- como o conjunto de traços (ou características) apresentados pelo indivíduo (organismo ou agente)-, podemos incluir no fenótipo os traços culturais ao lado de outros tipos de traços: anatômicos, fisiológicos, etc. O que é distintivo de um traço cultural (como o de usar instrumentos líticos como os machados de mão, ser vegetariano, praticar esportes radicais ou falar uma determinada língua) é o fato de que, em seu desenvolvimento (ou ontogenia), está envolvida a aprendizagem social. Há diversas modalidades de aprendizagem social, mas não há espaço para distingui-las aqui. O importante é frisar que a aprendizagem individual, por si só, não é capaz de explicar o comportamento humano, e o de várias outras espécies, bem como sua variação em um grupo, ou entre diversos grupos.

Podemos ser mais ou menos exigentes a respeito do que define uma abordagem darwinista de um fenômeno. Ela é caracterizada, fundamentalmente, pelo pensamento populacional, que é apropriado quando a distribuição de determinados traços, compartilhados pelos indivíduos numa população num determinado momento, é função da sua distribuição num momento anterior. O que ocorre no desenvolvimento dessas características no plano dos indivíduos tem efeito na distribuição das características no plano da população, alterando a sua frequência. O inverso também ocorre: essa distribuição na população afeta, por sua vez, o que acontece no ciclo de vida dos indivíduos.

Não há dúvida de que existe uma dinâmica dos traços culturais: que alguns aumentam de frequência e outros diminuem numa dada população de agentes; que alguns persistem ao longo do tempo e que outros desaparecem completamente. Para que uma abordagem populacional possa ser aplicada à cultura é preciso, entretanto, que certas características (ou variantes) culturais, além de terem muitas propriedades em comum, sejam razoavelmente discretas e exibam alguma autonomia (isto é, que não sejam por demais coesas ou integradas). O que ocorre no ciclo de vida do indivíduo (o modo como o agente assimila, armazena, elabora e retransmite variantes culturais, em função da sua psicologia e das relações que estabelece com outros agentes) terá efeitos na distribuição dessas variantes na população. Por sua vez, a distribuição das variantes culturais na população afeta o que se passa no desenvolvimento dos agentes, já que constitui a informação disponível para ser assimilada por eles e, posteriormente, transmitida.

Para ser considerado como genuinamente 'darwinista', pode-se requerer que um fenômeno que apresente uma dinâmica populacional nos termos acima descritos seja, além disso, explicável em termos de variação, herança e aptidão diferencial.

Como é sabido, Darwin não conhecia o mecanismo envolvido na geração da variação biológica e não chegou a uma explicação aceitável do mecanismo de herança. Sua descrição da EB foi, portanto, muito abstrata, o que permitiu que seja aceita até hoje, além de se ter mostrado fértil em identificar dinâmicas populacionais em âmbitos não biológicos, como é o caso da cultura, e de explicá-las naqueles termos.

Após a síntese dessa versão abstrata da teoria com a genética pode-se especificar os mecanismos envolvidos na geração da variação e na herança das características que compõem o fenótipo dos organismos.

O caráter darwinista (nesse sentido mais estrito) da evolução dos traços culturais envolveria, portanto, uma discussão dos mecanismos subjacentes à variação e herança culturais, em comparação aos seus congêneres biológicos, e definir 'aptidão diferencial' com respeito a tais traços.

Antes de examinarmos cada um desses processos é preciso distinguir diferentes tipos de população no âmbito cultural.

O primeiro tipo é composto por agentes tendo fenótipos culturais e as características que compõem esses fenótipos podem ser transmitidas, durante o ciclo de vida desses agentes, à sua descendência biológica. Embora não estejamos focando as características fenotípicas propriamente biológicas

(anatômicas, etc.), essa população cultural admite uma descrição biológico-evolutiva ordinária: variações no fenótipo cultural dos indivíduos podem lhes conferir maior ou menor aptidão biológica, no sentido de que deixam mais ou menos descendentes que, por sua vez, herdaram variantes culturais de seus pais biológicos. O que evolui, no caso, é a população de agentes com diferentes fenótipos culturais e que transmitem elementos desses fenótipos verticalmente (isto é, para os seus descendentes). Convém ressaltar que embora o processo acima descrito seja de uma EB ordinária, a distribuição dos traços culturais na população pode, desse modo, mudar ao longo do tempo.

Um outro tipo de população é composta pelos próprios traços culturais e será a tônica deste artigo. A questão é saber em que condições os traços (ou variantes culturais) e não somente os seus portadores (os agentes) evoluem em um sentido genuinamente darwiniano, a saber: que variem, sejam herdados e apresentem diferentes taxas de replicação em determinado ambiente. Tratem-se separadamente cada um desses processos, ressaltando as analogias e desanalogias entre a dinâmica cultural e a EB.

#### (a) Variação

Com respeito à geração de traços (ou variantes) culturais, há uma desanalogia patente com a EB: a variação cultural em geral não é 'cega', como no caso da variação genética, mas 'guiada' ou 'direcionada'. Entenda-se por estes termos que um agente é capaz de gerar, de modo não aleatório, variações culturais (por

exemplo, novos comportamentos) que se mostram adaptativas em um ambiente. Isso pressupõe, usualmente, capacidades de aprendizagem individual.

Os novos traços culturais adquiridos pelo agente podem ser, eventualmente, transmitidos a outros em um contexto social, modificando a frequência das variantes culturais na população. Também é dita 'guiada' alguma modificação que o agente introduza numa característica cultural que tenha assimilado por aprendizagem social.

Com base nessa desanalogia, é comum dizer-se que a EC é 'lamarckista' (ou 'instrucionista'), em vez de 'darwinista' (ou 'selecionista') embora o uso desses qualificativos possa confundir mais do que esclarecer.

#### (b) Herança

Diferentemente da herança genética, há diversos canais de transmissão cultural: vertical e horizontal. No primeiro caso, já mencionado acima, o indivíduo herda os traços culturais dos seus pais biológicos e, no segundo, de qualquer outro indivíduo na população (que seriam seus 'pais culturais').

A imitação (uma modalidade de aprendizagem social) é um dos possíveis mecanismos responsáveis pela herança cultural no caso humano e, talvez, em outras espécies biológicas. Maladaptações (no sentido de que reduzem a aptidão biológica dos seus portadores) resultam do fato da herança cultural dar-se não somente pelo canal vertical mas também pelo horizontal.

Por outro lado, um agente não assimila aleatoriamente as variantes culturais que se apresentam a ele. Pelo menos três tipos de vieses podem afetar a transmissão cultural: i) o viés de conteúdo (ou direto); (ii) vieses dependentes da frequência e; (iii) o viés de seguir modelos.

(i) o *viés de conteúdo* atua no sentido de fazer com que o agente assimile preferencialmente uma variante cultural, dentre as alternativas disponíveis, em função do seu conteúdo. Este pode facilitar, ou dificultar, a sua memorização pelo agente;

(ii) os *vieses dependentes da frequência* estão envolvidos na adoção de uma variante cultural com base em quão disseminada está na população. Quando, por exemplo, o agente tem uma tendência a adotar as características culturais mais comumente exibidas em seu grupo, temos um viés dito ‘conformista’;

(iii) o *viés de seguir modelos* atua quando são copiadas, preferencialmente, as variantes culturais adotadas por indivíduos que têm sucesso, ou posição destacada na população; ou, ainda, aquelas associadas a agentes mais assemelhados àquele que adota a variante cultural.

Esses vieses psicológicos podem ser produtos da própria EB ou resultarem do desenvolvimento do agente em um determinado ambiente social e cultural.<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Um ponto central dessa discussão diz respeito à existência de condições para a herdabilidade cultural, que é necessária para que haja um processo evolutivo acumulativo. Para tanto, vieses na transmissão cultural e a construção de nichos culturais podem ser cruciais.

Nesse contexto, pode ser esclarecedor comparar a memética e a teoria da dupla herança. A memética adota o ‘ponto de vista do meme’, por analogia com ‘o ponto de vista do gene’. Os memes seriam discretos, se replicariam com bastante fidelidade e sua frequência na população dependeria exclusivamente de suas propriedades intrínsecas. Isso pode ocorrer em detrimento da aptidão biológica do seu portador: o cérebro deste funcionaria como um mero veículo para a replicação dos memes.

Essas teses são controversas. Comparada com a herança genética, a herança cultural tem usualmente baixa fidelidade: as variantes culturais não podem, a rigor, ser consideradas replicadores. A alta fidelidade não é, contudo, uma condição necessária para que se dê a evolução darwiniana: basta que haja herdabilidade, isto é, estabilidade nos padrões de similaridade fenotípica entre as gerações que se sucedem.

A teoria da dupla herança explica, por sua vez, a maior ou menor replicação de uma variante cultural com base no que ocorre na psicologia dos seus portadores quando estes aprendem socialmente. Um outro ponto a ser destacado é que a memética coloca toda a ênfase no viés de conteúdo. A teoria da dupla herança mostra que os outros vieses podem ser igualmente relevantes para explicar porque uma variante cultural varia a sua frequência na população.

As diversas desanalogias entre a EB e a EC que discutimos até aqui levaram pesquisadores a defender que a modelagem da EC não deve tomar como ponto de partida os mecanismos específicos envolvidos na EB, como descritos pelo

neodarwinismo, mas a simples estrutura abstrata da teoria originalmente proposta por Darwin. A análise do terceiro pilar dessa teoria pode reforçar essa posição.

(c) Aptidão diferencial

A seleção natural é a causa ou mecanismo mais importante de uma explicação darwinista da evolução, eventualmente atuando em conjunto com outras causas (como a deriva, por exemplo).

No primeiro tipo de população cultural que caracterizamos anteriormente, a seleção aplica-se de modo não problemático: agentes podem ser mais ou menos aptos biologicamente em função das variantes culturais que adotam num certo ambiente. Haveria uma modalidade de seleção que atue *diretamente* sobre variantes culturais e que não se confunda com o papel da seleção natural na EB? Há muita controvérsia a esse respeito na literatura, além de diferenças terminológicas que dificultam o enfrentamento desta questão.

A teoria da dupla herança diverge, por exemplo, da sociobiologia e da psicologia evolutiva. Estas últimas abordagens assumem que a seleção natural atua sobre a psicologia dos indivíduos, por exemplo, moldando os mecanismos responsáveis pela variação guiada e os vieses que atuam na transmissão cultural. Assim, a seleção natural atuaria sobre a cultura, mas só *indiretamente*.

Outras abordagens, como a que propõem Cavalli-Sforza e Feldman, por exemplo, entendem a transmissão enviesada como um tipo de *seleção cultural*. Richerson e Boyd rejeitam, contudo, esta última expressão por escamotear a diferença entre o

papel dos vieses na transmissão cultural e o papel de um tipo *sui generis* de seleção atuando no domínio da cultura.

Numa certa interpretação, a teoria da dupla herança apóia-se numa analogia com fenômenos como a distorção na segregação dos genes (ou deriva meiótica) em que a participação de determinados genes na população é enviesada e independe da atuação da seleção natural. Se a analogia valer no domínio da cultura, a atuação de vieses psicológicos na transmissão cultural poderia alterar a frequência das variantes culturais numa população independentemente da seleção. Essa analogia levou Richerson e Boyd a especificarem uma modalidade de seleção que atuaria diretamente sobre a variação cultural: se o sucesso de um agente em ser um modelo (um 'pai cultural') para outros agentes estiver correlacionado à adoção por aquele de uma certa variante cultural, a participação desta última no *pool* cultural aumentará.

#### (d) Competição

Muitos consideram que a competição é uma condição necessária, no caso biológico ao menos, para que tenhamos evolução por seleção natural: mesmo havendo variação na aptidão, se não houver competição (superprodução de descendência combinada com escassez de recursos) não haverá seleção. Em algumas formulações da seleção natural, a competição substitui, inclusive, a aptidão diferencial como condição para que se dê o processo evolutivo.

Por analogia, na esfera cultural a competição resultaria das limitações cognitivas dos agentes que são os portadores das variantes culturais, no tocante à memória,

à atenção, ao tempo dispensado para assimilar tais elementos, etc. Esses recursos escassos condicionam a medida na qual uma dada variante cultural, em competição com outra, afeta o comportamento do agente.

Darwin empregou a expressão 'struggle for life' para se referir a uma competição entre palavras e elementos gramaticais numa linguagem.

#### (e) Deriva

A deriva desempenha um papel relevante na EB, ao lado da seleção natural e de outras causas. A deriva refere-se a mudanças aleatórias que ocorrem na frequência de determinados alelos por erros de amostragem, o que é mais significativo quanto menor a população. Podemos definir, por analogia, uma deriva cultural. Por exemplo, em pequenos grupos certas habilidades podem se perder completamente se aqueles poucos indivíduos que as dominam não as ensinam a outros, seja por morrerem cedo ou por existirem obstáculos que impeçam a transmissão.

#### *Macroevolução cultural*

Em biologia evolutiva classifica-se os processos que ocorrem em uma população de organismos como microevolutivos. A macroevolução refere-se a processos em grande escala e de longa duração, como a especiação e a extinção, que envolvem várias populações e suas relações filogenéticas. Por comparação, pode-se dizer que até aqui neste artigo examinamos unicamente a microevolução cultural.

Os que se dedicam à congênere macroevolução cultural usam métodos filogenéticos importados da biologia para descobrir padrões nos fenômenos culturais que ocorrem em grande escala, e que se estendem por longos períodos de tempo. Com o uso desses métodos, pode-se construir árvores filogenéticas culturais que representam, por exemplo, as relações históricas entre ramos linguísticos, tipos de organização social, ou padrões exibidos pelos instrumentos líticos do Pleistoceno. Essas árvores permitem distinguir as similaridades entre traços culturais ‘homólogos’ (que resultam de descendência a partir de um ancestral comum) daquelas que seriam simplesmente ‘homoplasias’ culturais (similaridades resultantes de evolução convergente).

Antes de concluir, queremos alertar para que não se confunda o tema da EC, que foi o objeto deste artigo, dos temas da ‘evolução da (capacidade para a) cultura’ e da ‘coevolução gene-cultura’.

Pode-se especular sobre cenários para a evolução da(s) capacidade(s) psicológica(s) requerida(s) não somente para que uma espécie biológica tenha cultura mas, sobretudo, para que seja capaz de acumular cultura, o que parece pressupor uma modalidade particular de aprendizagem social: a imitação.<sup>2</sup>

A teoria da dupla herança oferece uma explicação sobre como evoluiu a psicologia social que tornou a mente um melhor veículo para a assimilação e transmissão cultural, mudando, dessa forma, o cenário da evolução na linhagem hominínea. Neste cenário, a cultura é considerada uma adaptação. A partir do momento em

---

<sup>2</sup> Essa reconstrução pressupõe algum conceito de cultura que faça referência aos processos psicológicos envolvidos na aprendizagem social.

que estavam dadas as condições para que ocorresse a acumulação de cultura, esta passou a desempenhar um papel central na evolução de diversos traços fenotípicos humanos por coevolução gene-cultura. Talvez o mais importante seja a ultrassociabilidade, que remete à colaboração entre indivíduos que integram grandes grupos, ocorrendo, portanto, para além daquela que se dá em famílias ou em grupos com um pequeno número de integrantes.

Esses tópicos não foram desenvolvidos no presente texto.

-----

#### *Sugestões de leitura*

Boyd, R.; Richerson, P. (1985). *Culture and the evolutionary process*. Chicago: The University of Chicago Press.

Mesoudi, A. (2011). *Cultural Evolution: how darwinian theory can explain human culture & synthesize the social sciences*. Chicago: University of Chicago Press.

Richerson P.J. , Christiansen M. H. (eds.). (2013). *Cultural evolution: society, technology, language, and religion*. Cambridge: MIT Press.

### *Evolución del comportamiento social*

#### Historia del concepto

En términos muy generales, por “comportamiento social” se entiende una conducta que involucra una cierta interacción entre individuos. Históricamente, el comportamiento social que más ha llamado la atención de los biólogos evolucionistas desde Darwin es el comportamiento cooperativo. De hecho, la cooperación puede ser entendida como una precondition para cualquier otra conducta social. Un cierto grado de cooperación entre individuos es observado en muchas especies pertenecientes a taxa diferentes (desde insectos hasta aves y mamíferos, e incluso en bacterias). A pesar de eso, es de alguna manera difícil explicar cómo los comportamientos cooperativos pueden haber evolucionado. La cooperación implica, en muchas circunstancias, un sacrificio inicial con respecto al beneficio propio inmediato, en vista de un posible beneficio mayor compartido. Sin embargo, una vez que un individuo se haya comportado de esa manera — que los biólogos evolutivos suelen etiquetar como “altruista” (sin que eso tenga necesariamente implicaciones por el sentido común del término) —, no hay garantía que reciba el mismo tratamiento por parte de los demás. Ser altruista implica un gasto de tiempo y energías, y un riesgo: el de ser explotados. Ser egoísta y no colaborar es, aparentemente, una estrategia biológicamente mucho más segura y eficiente, a breve plazo. En particular, el egoísta que se aprovecha del altruista sin ofrecer nada a cambio es teóricamente más adaptado que este último. En términos evolutivos, eso significa que tendrá mayores posibilidades de sobrevivir y reproducirse. Bajo este escenario, y suponiendo el origen genético de tales disposiciones sociales (como es más que plausible, en particular en el caso

de muchas especies no humanas), el rasgo cooperativo no puede evolucionar. No obstante, como anticipado, no es eso lo que observamos.

Los etólogos tradicionales — como Konrad Lorenz (1903-1989) o V. C. Wynne-Edwards (1906-1997) — postulaban, para explicar la existencia de la cooperación, una especie de “instinto de conservación de la especie”, que supuestamente llevaría a los animales a comportarse en beneficio del grupo en lugar que del propio. A partir de los años 1960, sin embargo, muchos empezaron a considerar tal explicación naturalísticamente inadecuada. En ese contexto, el biólogo británico William Hamilton (1936-2000) propuso una explicación alternativa, que pasó a ser muy influyente en el ámbito de estudios conocido como sociobiología. Con base en evidencia empírica, se puede afirmar que los animales no son altruistas o cooperativos de manera indiscriminada, sino que principalmente con los parientes más cercanos: de ese modo, aunque ellos mismos no sean recompensados y perezcan sin descendencia, los parientes que son beneficiados por su sacrificio tendrán más posibilidades de transmitir los genes que tienen en común. Tal mecanismo fue llamado por Hamilton selección del parentesco. La evolución premiaría los núcleos familiares con miembros altruistas en detrimento de aquellos compuestos únicamente por miembros egoístas, y de esa manera el rasgo se mantendría a lo largo de las generaciones, aunque no adaptativo del punto de vista individual.

Aunque apropiado para explicar la organización familiar y social de muchos animales e incluso de varias tribus humanas, ese enfoque tiene un límite bastante evidente, sobre todo cuando aplicado a nuestra especie de manera más amplia: nosotros no solemos cooperar solamente con los miembros de nuestra familia,

sino también con individuos externos a ella. Para entender la evolución de tales conductas cooperativas extendidas, Hamilton, junto con Robert Axelrod, y de manera complementaria a otro importante biólogo británico, John Maynard Smith (1920-2004), empezaron, a partir de los años 1980, a hacer uso de la teoría de juegos. Esta teoría explora las interacciones entre individuos involucrados en juegos en los que la adopción de una conducta egoísta o, por el contrario, cooperativa influye en las posibilidades de victoria. A partir de una serie de modelos matemáticos y simulaciones, Hamilton, Axelrod y Maynard Smith se dieron cuenta que, en la medida en la que los jugadores se forman una imagen de la conducta de los otros jugadores, la estrategia más eficaz y estable a largo plazo (si se cumplen una serie de condiciones que aquí no vienen al caso) es la de la reciprocidad, esto es, la de ser cooperativo con quien quiere cooperar y egoísta con quien en pasado fue egoísta con nosotros. A finales de los años 1990, Elliott Sober y David Sloan Wilson interpretaron los trabajos de estos autores como una evidencia a favor de la existencia de mecanismos de selección de grupo, inicialmente descartados por los autores de la Síntesis Moderna (pero no por Darwin). Básicamente, la idea es que, independientemente de la presencia de lazos familiares, si un grupo de individuos actúa cooperativamente en circunstancias que lo requieren, sus miembros tendrán más posibilidad de sobrevivir que los miembros de un grupo compuesto por egoístas.

Más allá de la explicación que se quiera adoptar para el fenómeno del altruismo, una vez que en una población se establecen relaciones sociales cooperativas, muchas otras conductas sociales más sofisticadas pueden aparecer. Por un lado, por ejemplo, habrá individuos que intentan aprovecharse de la situación, fingiendo

en ocasiones ser cooperativos en medida limitada, para obtener provecho individual en otras ocasiones. Por otro lado, evolucionan conductas dirigidas a la detección de los posibles simuladores y conductas dirigidas a incentivar castigos para estos, como la exclusión del grupo social (este tipo de dinámica, sostienen algunos, podría estar a la base de la aparición de normas morales). Por lo menos en el caso del ser humano (aunque, podría sostenerse, también en el de otros animales, si bien en medida más limitada), la evolución del comportamiento social produjo también la aparición de un sistema de transmisión de información aprendida. Mientras animales escasamente sociales suelen aprender directamente de la propia experiencia como solucionar problemas ambientales específicos, muchos animales sociales pueden emular — o evita emular — a los demás, con un notable ahorro de tiempo y energías. Las teorías de la evolución cultural, en particular la teoría de la doble herencia de Robert Boyd y Peter Richerson y la teoría epidemiológica de la cultura de Dan Sperber, surgidas entre los años 1980 y 1990 y aún en curso de refinamiento, pretenden mostrar cómo instancias repetidas de aprendizaje social llevan a la creación de sistemas culturales y cómo, a su vez, tales sistemas juegan un papel en la diferenciación geográfica e histórica de tradiciones humanas.

#### Análisis epistemológico

Los modelos de Hamilton, Axelrod, Maynard Smith y, más en general, los que — por estos inspirados — fueron elaborados por autores como Edward O. Wilson o Robert Trivers en el contexto de la sociobiología y están basados en presupuestos generalmente etiquetados como adaptacionistas y genocéntricos: para poderse mantener en una población, una conducta social debe beneficiar — del punto de

vista de la supervivencia y de la reproducción — a quien la adopta o, por lo menos, los individuos con los que comparte parte de la dotación genética. Aunque ambos presupuestos encuentren una justificación en la teoría neo-darwiniana, eso no significa que sean incontestables. Por el contrario, en los desarrollos más recientes de la biología evolutiva y de la filosofía de la biología, ellos han sido repetidamente cuestionados. Con relación al presupuesto genocéntrico, la parcial rehabilitación de la selección de grupo como posible mecanismo evolutivo ha contribuido a una progresiva liberalización de los criterios relativos a la individuación de los sujetos y de los modos de la evolución. Eso ha llevado a un renovado interés para una serie de factores no genéticos — esto es, históricos, ecológicos y del desarrollo — que podrían haber jugado un papel igualmente importante en la evolución de la conducta social. La atención a procesos no selectivos en la evolución de las especies también ha contribuido a erosionar el consenso sobre el presupuesto adaptacionista, en particular por lo que concierne a su poder explicativo en el caso de la conducta social humana.

Del punto de vista de la psicología evolutiva (frecuentemente considerada como heredera intelectual de la sociobiología), si bien la arquitectura cognitiva de nuestra especie evolucionó, a lo largo del Pleistoceno (entre 2,58 millones y 10 mil años atrás), en virtud de su valor adaptativo, las interacciones sociales humanas actuales están en buena medida “desconectadas” de las necesidades biológicas o, incluso, son maladaptativas, esto es, negativas para la supervivencia (piense, por ejemplo, en la reducción de la natalidad en las sociedades modernas, o ciertos rituales de iniciación que incrementan la mortalidad infantil). Esta explicación, aunque compatible con nuestras intuiciones sobre nuestra vida social, deja por lo

menos dos preguntas sin respuesta: ¿cómo es posible que conductas sociales maladaptativas se hayan mantenido sin que nuestra especie se haya extinguido? Y ¿cómo se explican el cambio histórico en los hábitos sociales humanos y la progresiva diferenciación cultural desde el Pleistoceno hasta ahora? Las teorías de la evolución cultural intentan complementar la psicología evolucionista ofreciendo respuestas a estas dos preguntas. Con relación a la primera, los evolucionistas culturales consideran que, aunque no nos comportemos siempre de manera biológicamente óptima, la cultura como sistema de transmisión y aprendizaje social sí constituye una adaptación global al ambiente. Mientras los animales que aprenden en solitario están mayormente expuestos a posibles conductas letales, el hecho de que nosotros podamos aprender de los errores de los demás nos permite, por lo menos estadísticamente, evitar conductas excesivamente perjudiciales.

Con relación a la segunda pregunta, algunos evolucionistas culturales (como Boyd y Richerson) sostienen que, para comprender el cambio de las costumbres sociales a lo largo de la historia humana, debemos aplicar la teoría evolutiva de una manera diferente de como lo hacían los sociobiólogos. Además de ser un instrumento adaptativo, el conjunto de nuestra interacciones sociales puede ser pensado como un sistema de transmisión alternativo a la herencia genética. Análogamente, el cambio cultural puede ser pensado como un proceso evolutivo en sí mismo, parcialmente distinto de los procesos evolutivos biológicos (aunque estrictamente conectado con estos). De acuerdo con esa concepción, muchas conductas sociales humanas serían seleccionadas no sólo ni predominantemente por su adaptatividad biológica, sino también por su atractivo psicológico y por

factores contextuales, como la presencia — en una determinada población — de modelos específicos de comportamiento (líderes, sacerdotes, especialistas etc.). Además de explicar las diferencias entre sociedades humanas (la presencia de diferentes modelos en contextos históricos y geográficos diferentes lleva a diferencias culturales), esta interpretación de las dinámicas culturales consigue dar cuenta de fenómenos — como, por ejemplo, la tolerancia a la lactosa en edad adulta en muchas poblaciones humanas — que implican la asimilación genética de conductas inicialmente generadas a partir de interacciones sociales. Desde el punto de vista de los evolucionistas culturales, biología y cultura no son dos dominios distintos y separados, sino que interactúan — coevolucionan — constantemente.

Al estado actual de la investigación, sobre todo cuando se trata de comprender casos específicos de evolución de un comportamiento social, más que contraponer los enfoques citados, resulta mucho más productivo combinarlos. Si, por un lado, de hecho, las teorías de la evolución cultural han permitido lanzar nueva luz sobre las particularidades del ser humano, los enfoques más tradicionales continúan ofreciendo un conjunto de hipótesis robustas sobre las cuales contrastar posibles anomalías (ese es el enfoque mayoritariamente adoptado en la que suele llamarse ecología comportamental). A la vez, las herramientas formales empleadas por tales enfoques (genética de poblaciones, genética cuantitativa y teoría de los juegos, entre otros) se han mostrado eficaces — más allá de las intenciones de sus proponentes originarios — también para modelar aspectos concretos de las interacciones sociales, como la evolución del lenguaje y de otros sistemas de señalización y comunicación. En definitiva,

aunque en el caso de los animales no humanos los enfoques tradicionales sigan siendo en buena medida empíricamente adecuados, mientras en el caso del ser humano es más evidente la necesidad de invocar hipótesis más circunstanciales, la evolución del comportamiento social se presenta hoy en día como un ámbito de estudio inclusivo y pluralista.

### Bibliografía

Axelrod, R. (2006). *The Evolution of Cooperation: Revised Edition*. Cambridge (Ma.): Basic Books.

Richerson, P. & Boyd, R. *Not by Genes Alone*. (2005). *How Culture Transformed Human Evolution*. Chicago: University of Chicago Press.

Sober, E. & Wilson, D. S. (1998). *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Cambridge (Ma.): Harvard University Press.

## *Fitness / Aptitud*

Santiago Ginnobili (CONICET - CEFHIC/UNQ - UBA)

Ariel Roffé (UBA - CEFHIC/UNQ)

### **Fitness y selección natural**

Si bien el término “*fitness*” (que a veces se traduce como “aptitud” y en la mayoría de los casos es utilizado en castellano sin traducir), apenas aparece en la obra de Darwin, es adecuado pensar que el concepto que el término expresa es una de las novedades conceptuales más importantes del *Origen de las especies* (Darwin, 1859).<sup>1</sup> Desde entonces, el concepto se ha vuelto central en la biología evolutiva, y dada la importancia que la biología evolutiva tiene en la biología, en la biología en general. Para entender tal centralidad, debe entenderse el sentido en el cual la teoría de la selección natural reconfiguró la biología. Los organismos actuales tienen la configuración que tienen, en gran medida, no porque hayan sido diseñados por un creador benévolo e inescrutable, ni porque sean un punto intermedio en una larga cadena progresiva hacia la perfección, sino por heredar dicha configuración de antepasados con las habilidades necesarias para no perecer y llegar a reproducirse en el ambiente que contingentemente habitaban. El *fitness* de un organismo, o mejor dicho, del tipo de organismo con dicha configuración, es una medida de tal habilidad, generalmente, en comparación con otros tipos de organismos que pertenecen a la misma población.

Si bien, ni en Darwin ni en la actualidad, la selección natural es el único mecanismo evolutivo al que se apela para explicar el camino que sigue la

evolución, y consecuentemente, la configuración de los organismos, sí era y es el mecanismo privilegiado para explicar ciertos aspectos particulares de tal configuración: aquellos rasgos que tienen la capacidad de resolver con una efectividad elevada, ciertos problemas ambientales que típicamente se le plantean a los organismos (cómo reproducirse, cómo alimentarse, cómo evadir predadores, etc.). Los rasgos adecuados a esta resolución de tareas ambientales eran llamados por Darwin, y son llamados actualmente, “adaptaciones”<sup>1</sup>. La tarea que emprendió Darwin consistió en reemplazar la explicación del origen de las adaptaciones, cuya explicación predarwiniana más exitosa consistía en la apelación al diseño de algún arquitecto inteligente, por una historia adaptativa que apelaba, centralmente, a la selección natural. Es decir, en relacionar el origen de la adaptación en un organismo con el *fitness* de sus antepasados. El que existan diferentes modos tipificados de realizar esta tarea, permite introducir otra característica de este concepto: en las aplicaciones particulares el *fitness* se especifica de modo diferente, es decir, existen distintos tipos de *fitness*. Por ejemplo, según Darwin, el largo cuello de la jirafa (Darwin, 1872, pp. 177–178) o el color del pelaje de las perdices actuales (Darwin, 1859, pp. 84-85), se debe a que sus antepasados, justamente por portar tales rasgos, incrementaban su *fitness* como supervivencia: los organismos con tales rasgos eran más hábiles que otros organismos de la población para sobrevivir. Los pavos reales macho, por otro lado, tienen la cola que tienen porque los antepasados que portaban dicho rasgo mejoraban (respecto de los miembros de la población que no poseían el rasgo) no su habilidad para sobrevivir (que incluso podía verse empeorada) sino su habilidad para conseguir pareja (Darwin, 1859, pp. 88-89). Las semillas que tienen ciertas

características que les permiten planear en el viento, mejoran su habilidad para esparcir simientes (Darwin, 1859, pp. 86), pero no su capacidad de sobrevivir, ni su capacidad de conseguir parejas. Supervivencia, atracción de parejas, capacidad de esparcir simientes, serían diferentes formas más específicas del *fitness*, o a veces, “componentes” del *fitness* (Endler, 1986, 1992; Ginnobili 2010, 2016).

Un punto importante para señalar es que Darwin nunca presenta la teoría de la selección de un modo general sino sólo a través de casos ejemplares de aplicación, como suele ocurrir con muchas teorías (Kuhn, 1970). Por este motivo, Darwin no propone un término para el concepto abstracto y más general de los cuales estas diferentes habilidades son casos específicos. Aunque esto no haya dificultado la práctica de los biólogos evolutivos, sí, como veremos, llevó a discusiones de naturaleza metateórica (o filosófica) respecto a la naturaleza del *fitness* y al modo adecuado de definirlo (o caracterizarlo).

### **El *fitness* en la genética de poblaciones**

Darwin no contaba con un modo de medir cuantitativamente las diferencias de *fitness* entre tipos de organismos. Durante las primeras décadas del siglo XX se desarrolló, de manos de autores como R. Fisher, J.B.S Haldane y S. Wright, la genética de poblaciones (Fisher, 1930; Haldane, 1932, Wright, 1968–1978). Esta es una teoría que sí lidia cuantitativamente con las variaciones en las frecuencias de rasgos y (especialmente) de genes en una población dada, a lo largo de las

generaciones. En esta teoría, existen diversos parámetros (como las tasas de mutación y migración) que pueden afectar la composición genética de la población en la generación siguiente. Otro de esos parámetros es el *fitness*.

Para ilustrar cómo el concepto de *fitness* es utilizado de modo cuantitativo en esta teoría, considérese el siguiente ejemplo. Supóngase que hay una urna con un número grande de bolillas, mitad azules y mitad rojas. Se toma una muestra de 4 bolillas, donde cada bolilla individual tiene la misma probabilidad de ser muestreada (i.e. la probabilidad de ser muestreada es independiente del color). La distribución de las probabilidades de la composición de la muestra es aproximadamente:  $P(4A) = 0,0625$ ,  $P(3A, 1R) = 0,25$ ,  $P(2A, 2R) = 0,375$ ,  $P(1A, 3R) = 0,25$ ,  $P(4R) = 0,0625$ . Ahora supóngase que las bolillas azules son más pequeñas y más resbaladizas, con lo cual muestrearlas es menos probable (hay un 10% menos de probabilidad de sacar una azul que una roja —i.e. un 45% de probabilidades de sacar una azul, y un 55% una roja). La nueva distribución de probabilidades es aproximadamente:  $P(4A) = 0,041$ ,  $P(3A, 1R) = 0,2$ ,  $P(2A, 2R) = 0,368$ ,  $P(1A, 3R) = 0,3$ ,  $P(4R) = 0,091$ .

El ejemplo es relevante porque la genética de poblaciones modela a las transiciones generacionales a partir de procesos de muestreo. Por ejemplo, las bolillas en la urna pueden representar a los organismos de una población al nacer, los colores siendo los diferentes rasgos tipo presentes, y la muestra siendo el subconjunto que sobrevive a la madurez reproductiva. Así, la diferencia de *fitness* entre los tipos de organismos sería la diferencia en su probabilidad de supervivencia a la adultez (el análogo al 10% de diferencia en la probabilidad de

ser muestreado, que se debe al tamaño y lo resbaladizo de las bolillas —o en el caso biológico, a las características físicas de los organismos). Estas probabilidades suelen ser inferidas a partir de estudios estadísticos sobre la supervivencia y la reproducción pasadas.<sup>1</sup> El rol que cumple el *fitness* en esta teoría es, entonces, el de alterar las probabilidades de la composición génica en las generaciones futuras de la población.

### **Problemas epistemológicos**

La relación entre estos dos modos de tratar al *fitness*, uno cualitativo (a veces llamado “ecológico”) y otro cuantitativo / estadístico, ha sido tema de extenso debate, tanto en biología como en filosofía. Algunos afirman que el concepto cuantitativo de *fitness* de la genética de poblaciones ha reemplazado al cualitativo propuesto por Darwin que ya no formaría parte de la biología contemporánea (p.e. Lewontin, 1970; Matthen y Ariew, 2002; véase también Roffé y Ginnobili, 2017, para una crítica a esta posición). Otros, en cambio, sostienen que ambos conceptos de *fitness* son empleados en la actualidad, ya que el tipo de patrón explicativo utilizado por Darwin sigue presente en los textos de biología, aunque no se lo presente en ellos habitualmente de modo explícito (p.e. Endler, 1986, 1992; Ginnobili, 2010, 2016; Williams, 1970; Rosenberg, 1983).

Un problema relacionado concierne al estatus de explicatividad de tal patrón. Hay un acuerdo generalizado en que el principio o ley fundamental de la selección natural darwiniana afirma algo como “si los A son más aptos que los B, entonces

los A tenderán a tener un mayor éxito reproductivo que los B” (véase la entrada de “selección natural” del presente volumen). Sin embargo, si se define a “A es más apto que B” como “A tiene un mayor éxito reproductivo que B” (como los manuales de biología a veces hacen, p.e. Ridley, 2004, p. 74) entonces el principio anterior se vuelve tautológico. Es decir, reemplazando al antecedente por su definición, lo que afirma no es más que “si los A tienen un mayor éxito reproductivo que los B, entonces los A tenderán a tener mayor éxito reproductivo que los B”. Este es un problema clásico planteado a la misma obra de Darwin (véase Mivart, 1898: 272).

Una concepción del *fitness*, que pretende solucionar los dos problemas anteriores y que ha ganado relativa popularidad entre los filósofos, es la llamada “interpretación propensionista del *fitness*” (Brandon, 1978; Mills y Beatty, 1979; Pence y Ramsey, 2013). Según ella, *fitness* es un concepto probabilístico (tal como lo es en la genética de poblaciones). Sin embargo, la interpretación de la probabilidad en juego no es la frecuentista usual, sino la propensionista. De modo simple, esto significa que el *fitness* es una medida cuantitativa del grado de *habilidad* de un organismo para sobrevivir y reproducirse en un ambiente dado. De ese modo, la tautologicidad se evita, ya que el éxito actual en dejar descendencia se explica a partir de esta habilidad para dejar descendencia.

Por otro lado, las habilidades de los organismos, en tanto propiedades disposicionales, pueden estimarse a partir de sus efectos a largo plazo, en el tipo de estudios que se utilizan desde la genética de poblaciones. Pero a la vez, los propensionistas sostienen que es posible estimar dichas probabilidades a partir de estudios “ecológicos” (en particular, a partir de los modelos de optimalidad usados

en Ecología del comportamiento). Estos estudios son similares (aunque cuantitativos) a los que utilizaba Darwin, en el sentido de que indagan en la eficiencia de funcionamiento de un rasgo en un ambiente, para satisfacer determinado criterio de optimalidad u “objetivo” (o quizás función, véanse los párrafos siguientes). De ese modo, no habría un concepto cuantitativo/probabilístico y otro cualitativo/ecológico de *fitness*, sino que ambos quedarían unificados en un mismo y único concepto.

Un tercer problema relacionado es el de la relación entre el *fitness* y la función biológica. La selección natural es utilizada para explicar la adquisición de adaptaciones, las cuales pueden ser pensadas como rasgos que permiten satisfacer funciones de manera altamente efectiva, en el ambiente en el que los organismos viven. De ese modo, puede pensarse que —contrariamente a lo que suele afirmarse— Darwin no eliminó a las funciones de la biología, sino que solamente *explicó* su adquisición de un modo que no apela a diseñadores inteligentes, sino a diferencias de *fitness* en el pasado.

Por otro lado, diversos autores consideran que la relación entre función y *fitness* no es de explicación, sino que es definicional. Por ejemplo, para la concepción etiológica acerca de las funciones (p.e. Millikan, 1984, Wright, 1973) la afirmación “el rasgo *x* posee la función *y*” no significa más que “*x* fue seleccionado porque, en el pasado, tenía el efecto *y*” (es decir, *x* incrementó el *fitness* de los antepasados de la población que lo portaban, por haber tenido el efecto *y*). De ese modo, el lenguaje funcional sí sería eliminable (como lo es todo lenguaje definido), pero por otra parte, la adquisición de funciones no sería explicable a partir del *fitness*

pasado, nuevamente porque ello llevaría a circularidad (i.e. explicar la adquisición de rasgos con funciones a partir del *fitness* pasado sería —bajo la definición de “función” propuesta— explicar la adquisición de rasgos cuya presencia se explica por diferencias pasadas de *fitness*, a partir de diferencias pasadas de *fitness*). Otro enfoque que pretende definir la noción de función de modo que se vuelva eliminable, apelando a la noción de *fitness* es el enfoque de valor de supervivencia (Bigelow y Pargetter, 1987; Canfield, 1964). En este caso no se apela al *fitness* de los ancestros sino al *fitness* presente. Para este enfoque, afirmar que un rasgo tiene una función, es equivalente a sostener que tal rasgo mejora el *fitness* del organismo. Existen muchos autores y posiciones críticas de la idea de que pueda reducirse la biología funcional a la evolutiva por alguna de estas dos vías (p.e. Caponi, 2013; Cummins y Roth 2010; Ginnobili, 2009; Nunes-Neto, Moreno, y El-Hani, 2014).

Finalmente, existen diferentes controversias que refieren al tipo de entidad al que el concepto de *fitness* puede aplicarse con sentido. Por ejemplo, en la discusión sobre niveles de selección, quienes defienden a la selección de grupo afirman que el *fitness* puede predicarse de cosas tales como colmenas de abejas, no solo de las abejas individuales (véase la entrada sobre niveles de selección), mientras que sus detractores lo niegan. Las controversias acerca de *fitness* y comportamiento han sido, además, especialmente álgidas cuando los organismos bajo estudio son los seres humanos (véase, por ejemplo, los debates en torno a la sociobiología, Seggerstrale, 2000). Por otro lado, algunos autores han propuesto hablar del *fitness* de entidades tales como ideas, teorías, o memes (p.e. Campbell 1974;

Dawkins, 1976; Hull, 1988). Para más información sobre estas últimas dos cuestiones, referimos al autor a la entrada de este volumen **sobre evolución y cultura**.

## Referencias

Bigelow, J., & Pargetter, R. (1987). Functions. *The Journal of Philosophy*, 84(4), 181-196.

Brandon, R. (1978). Adaptation and evolutionary theory. *Studies in History and Philosophy of Science*, 9, 181–206.

Burian, R. M. (1994). Adaptation: Historical Perspectives. En E. F. Keller & E. A. Lloyd (Eds.), *Keywords in Evolutionary Biology* (pp. 7-12). Cambridge: Harvard University Press.

Canfield, J. (1964). Teleological Explanation in Biology. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 14(56), 285-295.

Campbell, D. T. 1974: "Evolutionary Epistemology", en P. Schilpp (ed.), *The Philosophy of Karl Popper*. The Library of Living Philosophers, vol. 14, LaSalle, Ill.: Open Court, pp. 413-463.

Caponi, G. (2013). Teleología Naturalizada: Los conceptos de función, aptitud y adaptación en la Teoría de la Selección Natural. *Theoria*, 76, 97-114.

Cummins, R y Roth, M. (2010), "Traits Have Not Evolved to Function the Way They Do Because of a Past Advantage", en Ayala, F. J. y Arp, R. (eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, Malden, MA: Wiley-Blackwell, pp. 72-85.

Darwin, C. R. (1859). *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.

Darwin, C. R. (1872). *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, 6th ed. London: John Murray.

Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press.

Endler, J. A. (1986). *Natural Selection in the Wild*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Endler, J. A. (1992). Natural Selection: Current Usages. En E. Fox Keller & E. A. Lloyd (Eds.), *Keywords in Evolutionary Biology* (pp. 220-224). Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Fisher, R. A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.

Ginnobili, S. (2010). La teoría de la selección natural darwiniana. *Theoria*, 25(1), 37-58.

Ginnobili, S. (2009). Adaptación y función. *Ludus Vitalis*, XVII(31), 3-24.

- Ginnobili, S. (2016). Missing concepts in natural selection theory reconstructions. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 38(3), 8.
- Gould, S. J., & Vrba, E. S. (1982). Exaptation-A Missing Term in the Science of Form. *Paleobiology*, 8(1), 4-15.
- Haldane, J. B. S. (1932). *The causes of evolution*. Oxford: Macmillan.
- Hull, D. (1988). *Science as a Process*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Kettlewell, H. B. D. (1955). Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*, 9, 323-342.
- Kettlewell, H. B. D. (1956). Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*, 10(3), 287-301.
- Kuhn, T. S. (1970). *The Structure of Scientific Revolutions*. *International Encyclopedia of Unified Science. Foundations of the Unity of Science ; Vol. 2. No. 2.* (2nd ed.). Chicago, London: University of Chicago Press.
- Matthen, M., & Ariew, A. (2002). Two Ways of Thinking About Fitness and Natural Selection. *Journal of Philosophy*, 99(2), 55–83.
- Millikan, R. G. (1984). *Language, Thought and Other Biological Categories*. (MIT Press, Ed.). Cambridge.
- Mills, S. K., & Beatty, J. H. (1979). The Propensity Interpretation of Fitness. *Philosophy of Science*, 46(2), 263–286.

- Mivart, G. J. (1898). *The groundwork of science*. London: John Murray.
- Nunes-Neto, N. F., Moreno, A., & El-Hani, C. N. (2014). Function in ecology: an organizational approach. *Biology & Philosophy*, 29(1), 123-141.
- Paul, D. (1992). Fitness: Historical Perspectives. En E. F. Keller & E. A. Lloyd (Eds.), *Keywords in Evolutionary Biology* (pp. 112-114). London: Harvard University Press.
- Pence, C. H., & Ramsey, G. (2013). A New Foundation for the Propensity Interpretation of Fitness. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 64(4), 851–881.
- Ridley, M. (2004). *Evolution - Third edition*. Malden: Blackwell.
- Roffé, A. J., & Ginnobili, S. (2017). ¿Son los genetistas de poblaciones inductivistas estrechos? *Scientiae Studia*, 15(2). En prensa.
- Rosenberg, A. (1983), "Fitness", *The Journal of Philosophy*, vol. 80, nº 8, pp. 457-473.
- Segerstrale, U. (2000). *Defenders of the Truth: The Sociobiology Debate*. Oxford: Oxford University Press.
- West-Eberhard, M. J. (1994). Adaptation: Current Usages. En E. F. Keller & E. A. Lloyd (Eds.), *Keywords in Evolutionary Biology* (pp. 13-18). Cambridge: Harvard University Press.
- Williams, M. B. (1970), "Deducing the Consequences of Evolution: A

Mathematical Model”, *Journal of Theoretical Biology*, vol. 29, pp. 343-385.

Williams, M. B. (1970), “Deducing the Consequences of Evolution: A Mathematical Model”, *Journal of Theoretical Biology*, vol. 29, pp. 343-385.

Wright, L. (1973). Functions. *Philosophical Review*, 82(2), 139-168.

Wright, S. (1968–1978). *Evolution and the Genetics of Populations*, Volumes 1–4. Chicago: University of Chicago Press.

#### Publicaciones fundamentales en la historia y el desarrollo del concepto

Darwin, C. R. (1859). *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.

Fisher, R. A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.

Brandon, R. (1978). Adaptation and evolutionary theory. *Studies in History and Philosophy of Science*, 9, 181–206.

## **FUNCIÓN**

**GUSTAVO CAPONI**

DEPARTAMENTO DE FILOSOFÍA

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA

La expresión 'función' tiene una acepción algébrica, relativamente clara, por la que designa la dependencia de una variable en relación a otra: la dilatación de una barra de metal, se dice, *es función* de la temperatura a la que ella está sometida. Pero, la que aquí interesa, es otra acepción bastante menos clara: aquella que el término cobra cuando aludimos a ciertos efectos que resultan de la operación de los componentes o partes de seres vivos, de estructuras sociales, y de artefactos. Dicha acepción comienza a insinuarse en el Renacimiento; sobre todo en el discurso de médicos e ingenieros. Ahí, el término 'función' empieza a usarse, aunque no de forma generalizada, para designar el papel causal que un elemento desempeña dentro del modo de comportarse de una estructura que lo contiene; y, frecuentemente, ese uso también conllevaba la presuposición de que dicho papel, era la razón, o la causa, de que ese elemento estuviese integrado en el sistema dentro del cual cumplía su función. Así, a la idea de *papel causal*, se le sobreañade la idea de *razón de ser*, y eso genera una persistente ambigüedad en lo atinente a los límites de los usos biológicos y sociológicos de la noción de 'función'.

En el caso de las ciencias de la vida, el uso de esta segunda acepción del término 'función', ya se consolida en el Siglo XVIII. Eso lo podemos ver en la

*Enciclopedia* de Diderot y D'Alembert. Pero, si de ahí pasamos a las obras de Xavier Bichat, Georges Cuvier, Claude Bernard, y Herbert Spencer, podemos ver que, en el Siglo XIX, a esa consolidación ocurrida en el siglo XVIII, siguió una verdadera generalización. A partir de ahí, ni los presupuestos más generales, ni los interrogantes más fundamentales, de las ciencias de la vida, parecen poder ser comprendidos, o siquiera formulados, sin recurrir a la noción de *función*; y esto incluye a la propia Biología Evolutiva. Una situación que, además, no cambió en el siglo XX, ni tampoco en lo que va del XXI; y eso no parece muy distinto de lo ocurrido con algunos de los desarrollos teóricos más importantes de la Sociología de los Siglos XIX y XX. La noción de *función* fue clave en las obras sociológicas de Comte y de Spencer; pero también lo fue en las de Émile Durkheim, Alfred Radcliffe-Brown, Talcott Parsons, Robert Merton, y Gerald Cohen. Y, si en las Ciencias Sociales, los análisis funcionales hoy suscitan muchas resistencias; eso se debe, principalmente, al entrelazamiento entre las ideas de *papel causal* y de *razón de ser*, que algunos consideran inherente a la noción de *función*.

Pero, si ese entrelazamiento viniese a mostrarse impropio, si pudiese quedar claro que las atribuciones funcionales no implican, por sí mismas, la imputación de una *razón de ser* al ítem funcional por ellas aludido; entonces, es muy posible que el discurso funcional que permea ciertos desarrollos sociológicos, deje de despertar las suspicacias que suele suscitar. Porque, una cosa es afirmar que el encierro carcelario puede tener algún *papel causal* en la formación de nuevos delincuentes; y otra cosa distinta es suponer que ésa sea su *razón de ser*. Esto último constituye una suposición adicional que no parece tener cabida en muchas

imputaciones funcionales que consideramos válidas. Pero, si examinamos cómo es que esas últimas imputaciones están construidas, de ahí podremos derivar un modo general de entender la noción de *función* que, dejando fuera de ella a la idea de *razón de ser*, y aceptando las determinaciones pertinentes, también podrá servirnos para entender la noción de *función biológica*. Ésta, para decirlo de otro modo, podrá ser entendida como una especificación de esa noción más general de *función*; y, el análisis que nos lleva hasta ella, también podrá servirnos para entender que el uso del lenguaje funcional en Sociología, y en las Ciencias Sociales en general, es menos problemático, y menos sobrecargado de presupuestos teóricos cuestionables, de lo que puede parecer.

Pensemos en esta afirmación: ‘La radiación solar tiene una función en el ciclo del agua’. Ella nos dice algo que todos sabemos y aceptamos como verdadero: el calor generado por dicha radiación, evapora el agua que se encuentra, en estado líquido, sobre la superficie de la Tierra; y de esa evaporación surgen las nubes que después se precipitan en forma de lluvia o nieve. Nadie piensa que, cuando se dice ‘la radiación solar tiene una función en el ciclo del agua’, se quiera indicar que la producción de vapor, de nubes, de lluvia, o de nieve, sea la *razón de ser* del Sol, o de su radiación. Está claro que lo que quiere decirse es pura y simplemente que la radiación tiene un papel causal en ese proceso al que llamamos ‘ciclo del agua’; como también lo tiene, simultáneamente, en la fotosíntesis de las plantas. En ésta, como en cualquier otra imputación funcional, se está suponiendo que, al decir ‘la función de *I*, en el proceso o sistema *S*, es *F*’, sólo se está admitiendo que: **[1]** *I* produce o causa *F*; y que **[2]** *F* tiene un papel causal en la operación, u

ocurrencia, de S. Así, decir que 'la 'función del sol en el ciclo del agua es evaporar el agua', sólo exige suponer que: **[1]** el calor producido por el sol causa esa evaporación; y que: **[2]** dicha evaporación tiene un papel causal en el ciclo del agua.

En realidad, si tener una función es desempeñar un papel causal dentro de un proceso; entonces, todo proceso causal puede ser funcionalmente analizado: el ciclo del agua; la fotosíntesis; el desarrollo de un tumor; un accidente aéreo; y la operación de una máquina. Por lo mismo, también es muy importante que, en toda imputación funcional que se formule, el proceso, o sistema, al cual se adscribe un ítem funcional y dentro del cual se imputa un papel causal a tal ítem, esté debidamente individualizado. Las atribuciones funcionales son predicados ternarios: un ítem funcional *I* tiene una función *F* solamente en el cuadro de un proceso causal *S* a ser clara y debidamente especificado. Si la atribución funcional se hace como si estuviésemos tratando con un predicado diádico – como 'ser causa de', 'ser efecto de', o 'ser la *razón de ser* de'–, de ahí surgirán confusiones y perplejidades que no son inherentes a la noción de *función*, porque sólo resultan de ese mal uso. Esto es muy importante para entender esa especificación de la *noción general de función* que es la noción de *función biológica*. Ésta se delimita a partir de un proceso de referencia que opera como organizador de todo el discurso biológico: el *ciclo vital*.

Atribuirle una función a un órgano, a un tejido, a una configuración morfológica, a un comportamiento, o una reacción fisiológica, implica afirmar que esos ítems, por su modo de operar, o por su simple presencia, intervienen causalmente, y de

forma positiva, en la realización y completamiento del círculo vital; incluyendo ahí a la propia reproducción. Eso es lo que ocurre cuando decimos que la función del movimiento cardíaco es bombear la sangre; o cuando decimos que una coloración desempeña una función mimética. La primera es del tipo de funciones biológicas que le interesan al fisiólogo; y la segunda es más representativa del tipo de funciones que le interesan al ecólogo. Pero tanto en un caso como en el otro, afirmar que la ‘función biológica de  $I$ , en el ciclo vital  $S$ , es  $F$ , supone aceptar tres hipótesis:

[1]  $I$  está integrado en  $S$  (es decir: la operación de  $I$  no es independiente de la ocurrencia de  $S$ ).

[2]  $I$  causa o facilita  $F$ .

[3]  $F$  tiene un papel causal en la realización de  $S$ .

Claro: si a esas hipótesis le agregamos la presuposición, o la constatación, de que  $I$ , o esa configuración de  $I$ , que le permite el desempeño funcional que le estamos atribuyendo, resultó de un proceso de selección natural que premió dicho desempeño, o que premió un incremento en la eficiencia con la que esa función era ejercida; entonces, en ese caso, además de decir que  $I$  desempeña la función  $F$ ; también diremos que  $I$  es una adaptación para  $F$ . Lo que también nos permitirá decir, en este caso, que  $F$  es la *razón de ser* de  $I$ : como también ocurre con la mayor parte de los componentes de las máquinas y artefactos, donde *función* y *razón de ser* siempre tienden a coincidir. Supongamos el caso de una especie de oruga que viva entre las hojas de ciertos ficus de los cuales ella se alimenta; e imaginemos que esas orugas tienen un color verde que dificulta su captura por

parte de algunos predadores. En ese caso, sin ninguna duda, podremos decir que esa coloración desempeña una función importante en el ciclo de vida de esas orugas porque las camufla. Pero, si llegásemos a concluir que ese color verde es un simple efecto de la metabolización de la clorofila ingerida por las orugas; entonces, en ese caso, no podremos decir que dicha coloración es una adaptación a esa función protectora.

Como sí lo podríamos decir en caso de descubrir que la propia forma de metabolizar la clorofila que ahora presentan esas orugas, fue seleccionada, por lo menos en parte, en virtud del efecto críptico producido por la coloración que de ahí resultaba. Una metabolización que facilitaba la acumulación de residuos de clorofila en los tejidos de esas orugas pudo ser seleccionada en razón del efecto de camuflaje de ahí resultante; y eso permitiría decir que dicha coloración es una adaptación al desempeño de esa función críptica. El camuflaje logrado sería no solo la función de la coloración en cuestión; sino que también podría ser considerado como su *razón de ser*. Pero, lo que no puede ignorarse, es el hecho de que, en este caso, al igual que en el caso de cualquier otro proceso de selección natural, la función debe preceder a la adaptación. Como es obvio, para que la mayor acumulación de clorofila sea seleccionada por su efecto de camuflaje, el color verde ya debe estar desempeñado esa función con mayor o menor eficiencia; y lo que vale en el orden empírico, vale también en el orden de los conceptos: la noción de *función* es lógicamente anterior a las nociones de *adaptación* y de *razón de ser*. Es decir: la noción función puede ser usada sin presuponer, ni implicar, a estas otras nociones más complejas.

Esto, que el análisis de la relación entre la noción de *función biológica* y la noción evolutiva de *adaptación* deja ver con toda claridad, es clave para entender el uso de la noción de *función* en las Ciencias Sociales. Es claro, en primer lugar, que la idea de *función como papel causal*, también vale para los procesos y sistemas sociales. Por eso, decir que el régimen carcelario tiene alguna función en la formación de nuevos delincuentes, no conlleva la presuposición de que la cárcel fue creada, o siquiera cooptada, para desempeñar esa función: sólo se afirma que la está cumpliendo. Pero, si se llegase a la conclusión de que, en cierto país, se registra un aumento de la población carcelaria, y una multiplicación de las prisiones, debido a que las detenciones están siendo usadas para controlar y reprimir a un determinado grupo étnico; ahí, en ese caso, ya podremos decir que el control y la represión de ese grupo, acabaron siendo parte de las *razones de ser* de las prisiones: aun cuando éstas no hayan sido originalmente creadas para eso. Por lo mismo, si algún aspecto del régimen carcelario de ese país, fuese cambiado para que las prisiones desempeñen de un modo más eficiente esa función represora que acabaron cumpliendo; también podremos decir que esas nociones están siendo diseñadas para desempeñar ese papel. Como ocurre con una estructura biológica que primero evoluciona en virtud de cierto desempeño funcional; pero después es cooptada y rediseñada por la selección natural en virtud del desempeño de alguna nueva función.

## **BIBLIOGRAFÍA SUGERIDA**

CAPONI, Gustavo. (2013). Teleología Naturalizada: los conceptos de función, aptitud y adaptación en la Teoría de la Selección Natural. *THEORIA* 76: 97-144.

GARSON, Justin. (2008). Function and Teleology. *In* SARKAR, Sahotra & PLUTYNSKI, Anya (eds.): *A companion to the Philosophy of Biology*. Malden: Blackwell, pp.525-549.

PONCE, Margarita. (1987). *La explicación teleológica*. México: UNAM.

## *Heterocronía*

Federico D. Brown

Laboratorio de Biología Evolutiva del Desarrollo (EvoDevo)

Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo

Centro de Biologia Marinha, Universidade de São Paulo

### **Historia del concepto, análisis epistemológico, y desarrollo de la entrada: Haeckel, de Beer y Gould**

El término “heterocronía”, dentro de un contexto biológico y evolutivo, fue propuesto por primera vez por E. Haeckel (1897), y pasó por dos importantes síntesis a lo largo del siglo XX, la primera por G. R. de Beer (1930) y la segunda por S. G. Gould (1977). El término pasó de ser usado en simples explicaciones de cómo se generaban algunos de los patrones evolutivos observados en los animales, a ser usado en complicadas explicaciones mecanísticas del desarrollo y evolución animal.

Así como varios términos que usamos hoy en biología, tales como filo, ecología y filogenia (Dias & Audino, 2017), podemos atribuir a Ernst Haeckel también el origen de la palabra “heterocronía” (1897). En su libro *The evolution of man* (1905), definió la heterocronía como el desplazamiento gradual en el tiempo de procesos embrionarios que podrían adaptarse a condiciones cambiantes en el curso de miles de años, y lo contrasta con la “heterotopía” que correspondería al

desplazamiento en el espacio. La heterocronía podría resultar en una aceleración o retraso de algunos procesos embrionarios con respecto a los tiempos observados en los ancestros de un linaje evolutivo<sup>1</sup>. Como ejemplos de heterocronías en humanos, cuando comparados con sus ancestros, señala que la aparición del corazón, aperturas branquiales, cerebro, ojos, y la notocorda aparecerían más temprano, mientras que la formación terminal del intestino, cavidades corpóreas y órganos sexuales se retrasarían (Haeckel, 1897). Así, Haeckel define la heterocronía como los cambios temporales en procesos ontogenéticos de los animales que serían responsables de generar variación e innovación evolutiva. Usando esta definición ontogenética de heterocronía, Haeckel asocia a los estados adultos de animales ancestrales con procesos embriológicos de animales recientes. Esta definición permitiría a Haeckel sustentar ideas asociadas a la ley biogenética, en la que se proponía que la ontogenia recapitularía los procesos evolutivos de los animales.

Un mayor grado de entendimiento de los procesos del desarrollo que actúan en animales con distintas historias evolutivas permitió a Sir Gavin Rylands de Beer revisar el concepto de heterocronía (de Hall and Olson, 2003), y dar una mayor importancia a los mecanismos del desarrollo. En su libro de *Embryology and Evolution*, de Beer realizó un análisis profundo de la ley biogenética de Haeckel, y otorgó a la heterocronía un papel central como mecanismo evolutivo de cambio, además de destacar que para reconocerla era importante inferir los tiempos de los procesos ontogenéticos ancestrales. Sin embargo, de Beer criticó la ley biogenética de Haeckel y sus ideas de recapitulación, es decir que la

ontogenia recapitularía a la filogenia. Influenciado por las ideas de Garstang, de Beer argumentaba que diferentes estadios de los ciclos ontogenéticos de los animales estarían bajo selección y serían los responsables de generar innovaciones evolutivas (de Beer, 1930; revisado por Brigandt, 2006). Para entender cómo los procesos del desarrollo generarían cambios evolutivos en los distintos linajes animales, de Beer postuló varias explicaciones mecanísticas que contribuyeron con un mejor entendimiento y nueva síntesis de la heterocronía (de Beer, 1930; revisado por Olson, 2010). Entre los mecanismos de heterocronía más importantes, de Beer propone a la neotenia (o paedomorfosis) como el principal mecanismo de generación de eventos macroevolutivos. Argumenta que la neotenia ocasionaría la maduración sexual en un estado embrionario ancestral posibilitando que células aun no diferenciadas puedan adquirir nuevos destinos de diferenciación, y como resultado generaría nuevas posibilidades evolutivas (i.e. plasticidad evolutiva) (de Beer, 1930). La neotenia también permitiría que rutas génicas antes involucradas en fenotipos adultos ancestrales dejen de ser expresadas, permitiendo que las mismas rutas génicas puedan ser re-utilizadas para generar nuevas posibilidades evolutivas (de Beer, 1958). La re-utilización de genes o rutas génicas en distintos procesos del desarrollo estaría relacionado a nuestro entendimiento actual de co-opción génica (True & Carroll, 2002; McLennan, 2008). Esto ratifica una hipótesis previamente propuesta por Garstang acerca del origen del plan corporal característico de los vertebrados, que surgiría a partir de mecanismos neoténicos en la larva de los tunicados, y a su vez se derivaría de otro evento neoténico en la larva “dipleurula” de los Auricularia (grupo que incluye equinodermos y hemicordados). Esta hipótesis asume homología de

las bandas ciliadas en las larvas de equinodermos y hemicordados con el tubo neural dorsal en los cordados. Al proponer los distintos mecanismos de la heterocronía, de Beer cita el trabajo seminal del fisiólogo del desarrollo Richard Goldschmidt (1927), quien demuestra que cambios en el tiempo en la expresión de ciertos genes estaría regulando las tasas del desarrollo de caracteres fenotípicos en mariposas de distintos linajes geográficos. Goldschmidt reconoce además que estos cambios en expresión génica y tasas del desarrollo serían heredables y seguirían las reglas mendelianas de herencia.

Casi medio siglo después, Stephen J. Gould (1977) retoma las ideas de Haeckel y continúa la síntesis empezada por de Beer para destacar una vez más la importancia de mecanismos heterocrónicos como generadores de cambios evolutivos. En su libro *Ontogeny and Phylogeny*, Gould (1977) actualiza la problemática de la heterocronía dentro de una concepción moderna de la biología y elabora nuevos ejemplos para cada uno de los mecanismos de heterocronía propuestos por de Beer (1930). Reconoce redundancia y un exceso de complejidad en varios de los mecanismos expuestos por de Beer (1930), y propone continuar estudiándolos usando dos simples procesos del desarrollo como punto de referencia, y que serían fáciles de reconocer en especies **extantes** así como de especies ancestrales. La heterocronia, según Gould (1977) se vería representada simplemente por una *aceleración* o *un retraso* que podrían alterar la secuencia de los estadios del *desarrollo somático* o *reproductivo* en el ciclo de vida de un organismo. Por ejemplo, durante la domesticación, los perros serían seleccionados artificialmente para retener características morfológicas y

comportamientos juveniles en un cuerpo sexualmente maduro (adulto), distanciándose en estas características de los linajes ancestrales de cánidos. Por otro lado, se observa en humanos un estado neoténico generado por un retraso en el desarrollo de características adultas. Esta heterocronía se evidencia principalmente por un crecimiento proporcional del cráneo juvenil<sup>1</sup> generado por un retraso en el desarrollo craneal adulto cuando comparado con otros primates. Otro claro ejemplo de heterocronía, poco comentado en las revisiones de este término, y que estaría afectando la evolución de los ciclos de vida animal, es el grado de adultación<sup>1</sup> observado en las larvas renacuajo de ascidias (Berrill, 1935; Davidson et al., 2004; Brown & Stolfi, 2015). En las ascidias se puede observar un gradiente de diferenciación postmetamórfica o “adulta” entre especies de ascidias solitarias y coloniales. La gran mayoría de especies coloniales presenta una aceleración en la diferenciación de tejidos adultos en la larva renacuajo. Las ascidias coloniales tienen la capacidad de propagarse asexualmente activando sus ciclos de gemación apenas se asientan al sustrato y terminan su metamorfosis. En este caso, los cambios heterocrónicos estarían directamente asociados a una alteración en el ciclo de vida y estrategia reproductiva de las ascidias con claras consecuencias de selección actuando sobre ellas.

Después de las dos importantes síntesis de heterocronía presentadas por de Beer e Gould, la distinción de la heterocronía como patrón evolutivo o como proceso generó un importante avance conceptual (Brigandt, 2006). Al ser visto como un proceso, mucho del trabajo posterior se concentró en identificar las bases genéticas y celulares de la heterocronía. Por ejemplo, uno de los sistemas mejor

estudiados de genes que regularían la heterocronía fue el sistema de regulación génica en la vulva de nemátodos en el que genes como *lin-4*, *lin-14*, y *lin-28* estarían involucrados en mantener las divisiones e identidad indiferenciada de células precursoras de linajes celulares larvales (e.g. precursores celulares de la vulva), mientras que genes como *lin-29* y *lin-41* estarían actuando directamente en la diferenciación terminal de linajes celulares en la transición de larva a adulto (Ambros & Horvitz, 1984; revisado por Raff, 1996 y Moss, 2007). La acción de estos genes estaría afectando principalmente los tiempos de compromiso y determinación celular en distintos linajes, así como el grado de proliferación celular en linajes precursores embrionarios y larvales de una manera independiente y modular (Moss, 2007). De esta manera, la dilucidación de genes y rutas involucradas en cambios heterocrónicos fue clave para demostrar que los tiempos de procesos del desarrollo estarían codificados en su genoma, y por lo tanto una aceleración o retraso de procesos del desarrollo estaría mediado por los mismos procesos evolutivos de otros genes. La modularidad como elemento asociado a mecanismos de heterocronía ha sido importante para continuar la integración y síntesis entre la evolución y la biología del desarrollo (Goswami et al. 2009). Si la regulación actúa de manera modular en los procesos del desarrollo de un organismo, los cambios heterocrónicos conducirían a un desacoplamiento de los módulos, permitiendo la evolución de desfases en la determinación celular y tasas de proliferación, pudiendo generar innovaciones en la diferenciación morfológica (Olsson et al., 2010), así como variaciones en las tasas de crecimiento de módulos del desarrollo (e.g. tejidos, órganos, miembros, segmentos, etc.).

### **La “heterocronía” resultó útil para tender puentes entre disciplinas**

Estudios de heterocronía han posibilitado el encuentro entre disciplinas de la biología, específicamente entre la biología del desarrollo y la evolución (evo-devo), como se ha expuesto arriba. Sin embargo, el entendimiento de la heterocronía como un mecanismo biológico ha permitido que se lo pueda aplicar para generar hipótesis centradas en lo humano, específicamente en áreas relacionadas a estudios del comportamiento. Por ejemplo Bjorklund (1997) propone que en el nacimiento atercial (bebés neoténicos) de humanos, los neonatos pasan por un proceso lento y retardado del desarrollo que los obliga a permanecer en posición horizontal por más tiempo que en otros primates, facilitando: (1) el desarrollo de destrezas manuales asociado a un desarrollo cognitivo superior, (2) el desarrollo visual asociado a un procesamiento de información y memoria de corto plazo aumentados, y (3) desarrollo social por el alto grado de cuidado parental (Schlesinger, 2008). Por otro lado, Burns (2004) propone una hipótesis de heterocronía para el origen de la esquizofrenia argumentando que mutaciones en “genes esquizofrénicos” prolongarían el periodo de maduración del cerebro, en relación al mismo periodo en otros primates, permitiendo un mayor grado de sinaptogénesis e interacciones neuronales que afectarían el establecimiento de los circuitos neuronales durante el desarrollo. Esta hipótesis se basa en una extensión de ideas previas que ya sugerían que los comportamientos complejos encontrados en humanos se podrían dar por una extensión del periodo de conectividad del circuito neuronal en humanos en

comparación con otros primates (McKinney, 1992; McKinney & McNamara, 2000). Sin embargo, cabe recalcar que estas propuestas continúan siendo discutidas y permanecen controversiales.

### **La heterocronía en la humanidades**

El filósofo Michel Foucault tomó prestado el término “heterocronía” de la biología evolutiva en su famoso discurso “De los espacios otros” (1967), en donde relaciona la historia contemporánea del hombre con su percepción del espacio y tiempo desde lo realista e imaginario. En el discurso, desarrolla varios principios para definir a la “heterotopía”, como concepto contrapuesto a las utopías. Entre los principios de la heterotopía, Foucault destaca a la “heterocronía” como una percepción del tiempo desfasada de la realidad del hombre, y coloca a los cementerios como una construcción heterocrónica resultado de la extraña relación de sociedades modernas occidentales con la muerte, en su intento de prolongar la vida en la eternidad. El concepto inicialmente definido por Foucault ha resultado en un uso más amplio de la heterocronía dentro de las humanidades (Preciado, 2014). Así, se ha usado este término en ciencias políticas y en movimientos artísticos para representar nociones del tiempo, generalmente relacionadas a desfases temporales de la cronopolítica y la modernidad, como serían los anacronismos (e.g. producciones u operaciones temporales del capitalismo o la tecnología).

En resumen, la heterocronía como concepto tiene su claro origen en la biología, sin embargo los extensos estudios epistemológicos han permitido reconocer la heterocronía como un proceso que trasciende mas allá de la biología. Ella permite reconocer la temporalidad de los procesos y su consecuencia en el transcurso de eventos históricos, actuando sobre cambios espaciales y los comportamientos de las sociedades.

**Agradecimientos:** Quiero agradecer a Juan Jiménez y Oscar Pérez por sus comentarios y correcciones en la versión final de este texto. Apoyo financiero proviene del proyecto FAPESP 2015/50164-5.

## Referencias:

Haeckel, EHPA. (1897). *The evolution of man*. New York: D. Appleton and company. Pp. 13-15.

Berrill NJ. (1935). Studies in tunicate development, Part III. Differential retardation and acceleration. *Philos Trans R Soc B* 225:255–326.

Bjorklund DF. (1997). The role of immaturity in human development. *Psychological Bulletin*, 122, 153-169.

Brigandt I. (2006). Homology and heterochrony: the evolutionary embryologist Gavin

Rylands de Beer. (1899-1972). *J Exp Zool B Mol Dev Evol*. 306(4):317-28.

Burns JK. (2004). An evolutionary theory of schizophrenia: cortical connectivity, metarepresentation, and the social brain. *Behav Brain Sci*. 27(6):831-55; discussion 855-85. Review. PubMed PMID: 16035403.

Davidson B, Jacobs M, Swalla BJ. (2004). The individual as a module: metazoan evolution and coloniality. In: Schlosser G, Wagner GP (eds.) *Modularity in development and evolution*. University of Chicago Press, Chicago, pp 443–465

De Beer GR. (1930). *Embryology and Evolution*, Clarendon Press, Oxford.

Dias PHS, Audino J. (2017). Ontogenia e heterocronia. Pp. 43–53. In: Beneti J.S., Montesinos R., Giovannetti V. (eds.) *Tópicos de Pesquisa em Zoologia*. Instituto de Biociências, São Paulo.

Foucault, M. (14 de marzo de 1967). De los espacios otros “Des espaces autres”, Conferencia dictada en el Cercle des études architecturales, 14 de marzo de 1967, publicada en *Architecture, Mouvement, Continuité*, n 5 (octubre de 1984). Traducida por Pablo Blitstein y Tadeo Lima y recuperado de [http://yoochel.org/wp-content/uploads/2011/03/foucalt\\_de-los-espacios-otros.pdf](http://yoochel.org/wp-content/uploads/2011/03/foucalt_de-los-espacios-otros.pdf).

Goldschmidt R. (1927). *Physiologische Theorie der Vererbung*. Berlin: Springer

Goswami A, Weisbecker V, Sanchez-Villagra MR. (2009). Developmental modularity and the marsupial-placental dichotomy. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 312 (3) , pp. 186-195.

Gould SJ. (1977). *Ontogeny and phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge

Haeckel E. (1875). Die Gastrula and die Eifurchung der Thiere, *lena z. Naturwiss.* 9:402-508.

Haeckel E .(1897). *The Evolution of Man*, D. Appleton and Company, New York.

McLennan DA. (2008). The concept of co-option: why evolution often looks miraculous. *Evolution: Education and Outreach* 1: 246-258.

McKinney ML & McNamara KJ. (1991). *Heterochrony: The evolution of ontogeny*. Plenum.

McKinney ML. (2000). Evolving behavioral complexity by extending development. In: *Biology, brains and behavior*, ed. S. Taylor Parker, J. Langer & M. L. McKinney. James Curry.

Olsson L, Levit GS, Hoßfeld U. (2010). Evolutionary developmental biology: its concepts and history with a focus on Russian and German contributions. *Naturwissenschaften*, 97(11), 951–969. <https://doi.org/10.1007/S00114-010-0720-9>

Preciado PB. (2014). Heterochronia. Glossary of Common Knowledge. Retrieved from <http://glossary.mg-lj.si/referential-fields/historicization/heterochronia>

Raff RA. (1996). The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form. Chicago: University of Chicago Press.

Schlesinger M, Berthouze L, Balkenius C. (2008). Proceedings of the Eighth International Workshop on Epigenetic Robotics: Modeling Cognitive Development in Robotic Systems (pp. 111-117). Sweden: Lund University Cognitive Studies.

Stolfi A, Brown FD. (2015). Tunicata. In: Wanninger A, editor. Evolutionary developmental biology of invertebrates. Vienna, Austria: Springer. Vol. 6, p 135–204.

Tschanz K. (1988). Allometry and heterochrony in the growth of the neck of Triassic prolacertiform reptiles. *Palaeontology* 31: 997–1011

True JR, Carroll SB. (2002). Gene co-option in physiological and morphological evolution. *Annu Rev Cell Dev Biol* 18:53–80.

## HOMOLOGÍA

Claudia Lorena García

Instituto de Investigaciones Filosóficas, U.N.A.M.

### I. Introducción.

Desde que la biología nació con Aristóteles, han existido ciertos problemas centrales a ésta referentes a cuáles de las semejanzas y diferencias que hay entre los organismos vivos son importantes desde el punto de vista metafísico y epistemológico. Por ejemplo, los biólogos se han preguntado cómo se deben de clasificar los organismos de manera que se puedan explicar muchas de sus características físicas y conductuales partiendo de esas clasificaciones. Aristóteles propuso que todos los organismos que comparten una cierta *forma* deben agruparse en la misma clase pues, en un cierto sentido específico, comparten la “misma esencia”, es decir, el mismo conjunto de características esenciales sin las cuales los organismos de esa clase no existirían. Y aunque, a diferencia de Platón, él no creía en las esencias entendidas como *entidades separables* de la materia, Aristóteles sí creía que los objetos de la naturaleza—incluyendo a los organismos vivos—comparten ciertas *formas* en virtud de las cuales pertenecen a clases naturales por lo que es científicamente correcto clasificarlas en un mismo grupo de acuerdo a si comparten una forma, e incorrecto si no comparten alguna.

Para Aristóteles, la idea que una especie biológica se transformara en otras o que una nueva especie surgiera después de la creación inicial, era completamente impensable. La razón era, según él, que las especies biológicas ya estaban fijadas desde el principio del Universo y que los casos de supuestas

transformaciones al nivel de la especie y de organismos híbridos eran unas pocas excepciones que no deberían tomarse en serio.<sup>1</sup>

Más adelante, algunos filósofos escolásticos como Agustín de Hipona (354-430) sostuvieron una interpretación de la creación divina según la cual Dios había llevado a cabo la formación de semillas primordiales que contenían desde el principio del Universo la información sobre la esencia de cada especie; en este primer momento, Dios no necesariamente había creado organismos completamente formados de todas las especies—Tomás de Aquino sostuvo algo parecido. Así, para Agustín como para Aquino, los organismos de diferentes especies podían haber surgido en diferentes momentos de la historia del Mundo y no era necesario pensar que todos empezaron a existir en el mismo momento de la creación.

En los siglos subsecuentes, el XVI y el XVII, con el surgimiento de una Teoría Mecanista del Universo, tal y como la concebía, por ejemplo, René Descartes (1596-1650), surgieron algunas ideas que pretendían construir explicaciones naturalistas (mecanistas y materialistas en el sentido cartesiano) del origen de las especies manteniéndose, sin embargo, dentro de los límites teóricos de algún tipo de teoría creacionista. La idea central descansaba en la teoría agustiniana que Dios había creado desde un principio las semillas primordiales de todas las especies pero que éstas “germinaban”, por así decirlo, en diferentes momentos de la historia del mundo. A las teorías de este tipo se les llamó “Teorías de la pre existencia”.<sup>1</sup> Estas teorías no tenían el problema de explicar el origen de las formas mismas, es decir, de su organización material—el origen de las formas biológicas se encontraba en el acto creativo divino; sólo tenían que explicar cuáles

eran las causas que daban *ocasión* a que las semillas “germinaran” en ciertos momentos y otras en otros. Ninguna de las respuestas que se le dieron a esta pregunta parecían satisfactorias; una sostenía que las semillas primordiales contenían literalmente la forma del organismo en miniatura con todos sus detalles que luego simplemente crecería de tamaño; la otra respuesta sostenía que los primeros primordios—los “gérmenes preformados”—se dispersaron en la tierra de la cual eran ingeridos hasta llegar a los ovarios en donde se implantaban y empezaban a desarrollarse en respuesta a la fertilización. Una de las ventajas de la teoría de los “gérmenes preformados” era que era compatible con las ideas que los fósiles encontrados hasta entonces correspondían a especies extintas de organismos, y que era posible que hubieran especies de organismos aún por existir; es decir, especies cuyos primordios aún no habían germinado.

Los siglos XVIII y XIX vieron una serie de cambios revolucionarios en la manera de concebir el origen de las especies. Entre los científicos naturalistas de este período, la idea de que las especies habían ido cambiando y generando *nuevas formas de vida* fue aceptándose gradualmente. Por ejemplo algunos geólogos llamados “catastrofistas” sostenían que el Mundo había sido aniquilado varias veces y que nuevas especies habían sido *creadas* después de cada catástrofe; esta tesis pretendía explicar, entre otras cosas, la existencia abundante de fósiles de lo que parecían ser animales ya extintos. Por otra parte, surgieron teorías “transformacionistas” según las cuales algunas especies se transformaban dando lugar a otras, mientras que otras especies se extinguían. Algunos de los transformacionistas más importantes de la época fueron Pierre de Maupertuis (1698-1759), George Louis LeClerc, comte de Buffon (1707-88), Georges Cuvier

(1769-1832), Geoffroy St. Hilaire (1772-1844) y Jean Baptiste Lamarck (1744-1829). Este último publicó una teoría transformacionista de las especies, la cual proponía un ordenamiento natural de las formas de vida que iba de las más simples a las más complejas; este ordenamiento *lineal* también era la secuencia en que las formas se habían generado históricamente a través del tiempo. Esta actividad generativa “ascendente” se debía, según Lamarck, a ciertas agencias dinámicas materiales; a saber, el calor y la electricidad. Dado que, para él, el eje principal de transformación de una forma de vida a otra era *lineal*, entonces la taxonomía de Lamarck, el orden natural de clasificación, era también lineal (no “arbóreo”, por así decirlo); lo que, según él, resultaba en un conjunto de catorce series lineales. La idea que las formas de vida iban adaptándose al medio ambiente por medio de cambios en los organismos adultos causados por el uso o desuso de ciertos órganos o partes de estos (cambios heredados a su descendencia) funcionó en Lamarck sólo como una causa secundaria diversificadora.<sup>1</sup>

Para Lamarck, como para los otros naturalistas antes mencionados, las especies biológicas eran entidades dinámicas; ellas mismas cambiaban, se extinguían o daban lugar a nuevas especies. Pero, ¿cómo? No es sino hasta la aparición del *Origen de las especies* de Charles Darwin que se encontraron los principios de una respuesta aceptable a una mente científica secular. Esta respuesta, a su vez, dio origen a nuevos problemas teóricos. Veamos.

Si las especies biológicas cambian de manera tal que, en ocasiones, dan lugar a nuevas especies, entonces surgen las preguntas, ¿cómo se diferencia una especie de otra? ¿Cómo se relacionan entre sí las especies que han existido y

que ahora existen? ¿Cuáles especies dieron lugar a otras? Darwin sostuvo que todas las especies biológicas se relacionaban unas con otras y que surgieron, en última instancia, de una sola (o de unas pocas), por lo que la forma que mejor representaba el conjunto de estas relaciones biológicas era la de un *árbol*: el Árbol de la Vida. Cualesquiera dos especies en este árbol tenían que tener algún tipo de relación filogenética con otras; es decir, algún tipo de *relación de ancestro-descendencia*. Así que, para cada especie biológica A, la pregunta era acerca de cómo determinar cuáles especies eran ancestros de A y cuáles sus descendientes (si es que había algunos); en general, cuál era el lugar de A en el Gran Árbol de la Vida. ¿Y cuáles de estas otras especies eran ancestros de A? ¿Cuáles eran sus descendientes? Más importante aún, ¿qué criterios o métodos deberían de usarse para responderlas? ¿Era suficiente con que A se asemejara mucho a otras especies para concluir que A tenía una relación filogenética cercana con ellas?

Algunas de estas preguntas ya se habían hecho antes de Darwin, al igual que ciertos intentos por responderlas. En la Europa continental—especialmente en Alemania—varios naturalistas (principalmente anatomistas) argumentaron, a partir de un gran número de evidencias y observaciones, que había ciertos grandes grupos de organismos que, a pesar de sus diferencias, compartían un *bauplan* (un plan corporal). En Inglaterra, el anatomista Richard Owen (1804-92) retomó algunas de estas ideas, elaborando una teoría del Vertebrado Arquetípico—en general, una teoría según la cual había una *forma arquetípica ideal* correspondiente a cada uno de los diferentes grupos biológicos naturales, por ejemplo, los vertebrados, los mamíferos, los felinos, etc. En Owen esta idea funcionaba como una las formas de vida a través del tiempo. Owen sostenía que

esta ley le permitía explicar: (a) las semejanzas profundas que existían entre distintas formas de vida con respecto a su anatomía interna, y (b) la gran adecuación existente entre la estructura y función de estos organismos y su medio ambiente—sus “condiciones de existencia”. Para ampliar estas explicaciones, Owen propuso dos nuevos conceptos que han probado ser fundamentales para la biología evolutiva hasta nuestros días; estamos hablando de los conceptos de homología y de analogía. Estos conceptos se aplicaban a los rasgos o caracteres de organismos, por ejemplo, a las extremidades anteriores de los humanos y las alas de los pájaros, sus órganos, su pelo o plumaje, etc. Owen los caracterizó de la siguiente manera: un homólogo “es el mismo órgano en diferentes animales bajo diferentes formas y funciones. . . . [En contraste, un análogo es una] parte o un órgano en un animal que tiene la misma función que otra parte u órgano en un animal diferente” (Owen, 1843, pp. 374 y 379).

Owen argumentó que con el concepto de homología podía darle un significado más claro a la idea de “mismidad de rasgos” que se usaba en la anatomía comparada; y por ende, afianzar la idea que existían los *bauplanes* de ciertas clases entendidos como un conjunto de los rasgos homólogos que comparten esas clases. La teoría de Owen, sin embargo, no era transformista ni proporcionaba una explicación naturalista respecto a cómo es que los organismos de dos o más taxones compartían un cierto número de rasgos homólogos ni por qué les correspondía un mismo *bauplan*. Sin embargo, del maridaje de la idea de un *bauplan* con la idea de homología surgió la idea que la identificación de un número importante de rasgos homólogos compartidos por dos o más taxones (i.e., no meramente de rasgos semejantes en un sentido vago y trivial) constituiría una

parte esencial de la construcción de clasificaciones *naturales* de los organismos biológicos—en particular, la construcción de filogenias.

Con Darwin, la idea intuitiva asociada a la homología se transformó de la siguiente manera: existe una línea histórico-evolutiva entre ciertas rasgos y órganos de organismos que pertenecen a taxones distintos, aun cuando estos rasgos y órganos sean morfológica y/o funcionalmente disímiles.<sup>1</sup> De acuerdo con esto, el término ‘homología’ adquiere el significado de una *mismidad debida a la existencia de un ancestro común*.

Pero, ¿cómo puede un biólogo evolutivo determinar cuáles rasgos son homólogos y cuáles no? La existencia de muchas semejanzas entre dos o más rasgos no es suficiente para concluir la homología ya que esto es compatible con la hipótesis de analogía (que más tarde se llamaría “convergencia”); las alas de los pájaros y las de los murciélagos tienen muchas semejanzas; aún así no se consideran homólogos. En sentido opuesto, el que dos rasgos sean muy diferentes tampoco es razón para concluir que son (o que no son) homólogos. Demostrar la existencia de un ancestro común con un rasgo muy parecido tampoco es decisivo, y en la mayoría de los casos es impracticable, ya que el putativo ancestro común está extinto y no existe registro fósil de su existencia o tal registro es irremediabilmente incompleto. Durante muchas décadas, de finales del siglo XIX a mediados del XX, hubo fuertes desacuerdos entre los biólogos evolutivos con respecto a (a) si el concepto de homología era o no biológicamente importante, (b) cómo determinar empíricamente si cualesquiera dos rasgos de dos taxones distintos, eran o no homólogos; en otras palabras, cuáles deberían de

ser los criterios precisos para la homología, (c) y cómo la determinación de homologías permitiría determinar las relaciones *filogenéticas* (histórico-evolutivas) entre los taxones en cuestión (y viceversa).

## II. Homología en la biología contemporánea.

Por fortuna, a mediados del siglo XX surgen algunas ideas que gozan actualmente de cierta aceptación respecto a los criterios empíricos que deben usarse en la corroboración de hipótesis de homología morfológica.<sup>1</sup> Estos criterios se derivan principalmente del trabajo de dos investigadores clave en los años 1950: Adolf Remane (1952) y Willi Hennig (1950), y son criterios epistemológicos que establecen los tipos de evidencia que cuentan a favor de una hipótesis de homología. Así, es importante enfatizar que estos criterios no son condiciones necesarias ni suficientes para la homología. De hecho, los criterios se piensan de la siguiente manera: entre más de ellos se cumplan de manera más clara, más corroboradas se considerarán las hipótesis de homología correspondientes. Existen dos pasos en la corroboración de homologías morfológicas (de Pinna, 1991):

- A. Homología primaria:** En este paso se usan tres criterios para identificar y corroborar homologías, e involucra comparaciones de ciertos tipos entre *dos o más rasgos de organismos diferentes*. Las hipótesis de homología resultantes en este nivel son todavía *tentativas*. Los criterios de los que consta la homología primaria son:

Criterio 1. Posición Relativa: Dos partes u órganos son homólogos cuando ocupan la misma posición relativa en los organismos respectivos—donde ‘posición’ quiere decir ‘la misma posición topológica’. La idea es que si se pueden encontrar suficientes correspondencias morfológicas entre los diferentes órganos o partes de dos organismos diferentes de manera tal que se pueda hablar de la “misma posición” de aquellos dos órganos dentro del gran plan corporal de esos organismos, entonces esto constituye evidencia a favor de la hipótesis de homología (i.e., evolutiva-filogenética) entre esos órganos. En la etología se usa un criterio análogo para la conducta: dos conductas son homólogas cuando ocupan la misma posición en un patrón de conducta más general, por ejemplo, dos formas diferentes de mover la cola son homólogas cuando ocurren en el mismo “lugar” en rituales de cortejo.

Criterio 2. Calidad especial: Esto refiere a la complejidad y/o distintividad de dos rasgos en dos organismos; la idea es que entre más especializados y/o complejos son esos rasgos, menos probable es que hayan evolucionado independientemente, y más probable es que sean el *mismo (tipo de) rasgo*—i.e., que sean homólogos.

Criterio 3. Continuidad de Remane: este criterio se satisface cuando los rasgos en cuestión pueden localizarse dentro de una serie evolutiva de rasgos que empieza con los rasgos más simples y continúa hacia rasgos incrementalmente más complejos. La idea es que la posibilidad de localizar esos rasgos dentro de un continuo evolutivo gradual es evidencia de que

tales rasgos son homólogos—*i.e.*, están relacionados filogenéticamente.

Este criterio también puede usarse para determinar la *polaridad* de un rasgo; en este caso se considera que las formas más simples del rasgo son evolutivamente más antiguas que las formas más complejas.

Existen investigadores que incluyen otros criterios en este primer paso; por ejemplo, algunos hablan de un criterio ontogenético (*i.e.*, mismidad de precursores ontogenéticos como evidencia de homología primaria (Hawkins, *et al.*, 1997)), mientras que otros prefieren considerar una mismidad en estructura (morfológica) también como un criterio de homología primaria (Brower y Schawaroch, 1996). Adicionalmente, muchos de los estudiosos involucrados en esta controversia están de acuerdo en que el Criterio de Posición Relativa—también conocido como el Criterio de Topología (Agnarsson y Coddington, 2008), el de Homología Topográfica (Jardine, 1969) y el de Identidad Topográfica (Brower y Schawaroch, 1996) — es un criterio importante (incluso, el más decisivo) en la determinación de la homología primaria.

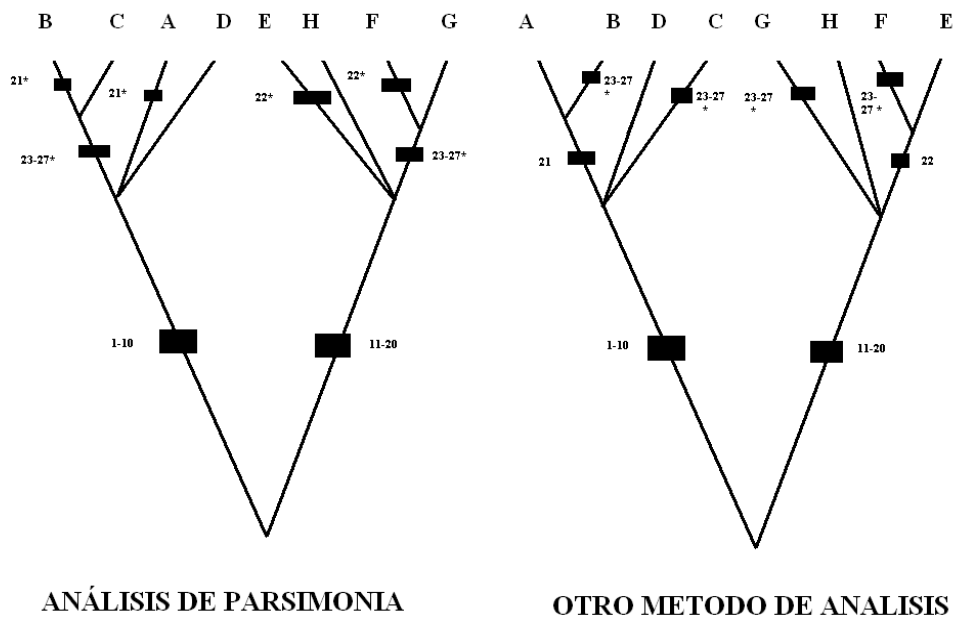
Esta discusión sobre cuáles son los criterios apropiados en la elección de una hipótesis de homología primaria persiste en la actualidad; por ejemplo, Agnarsson y Coddington (2008) argumentan que “la efectividad de los criterios de homología [primaria] puede variar dependiendo del dominio biológico del problema” (*Ibid.*, p. 52). En particular, ellos muestran que en el caso de la determinación de la homología de los escleritos genitales de arañas macho, el Criterio de Topología funcionó mejor que otros criterios (como el de Calidad Especial), ya que las homologías primarias que se basaron en el Criterio de Topología “resultaron en hipótesis que fueron globalmente más parsimoniosas que

aquellas que se basaron en otros criterios” (*Ibid.*, p. 51). Sin embargo, ellos advierten que no se debería generalizar este resultado a todos los casos de homología morfológica, ya que existen rasgos cuya posición relativa varía considerablemente en especies cercanamente emparentadas y que sin embargo son considerados buenos candidatos a homologías por otros criterios.<sup>1</sup>

**B.** Homología secundaria: En este segundo paso se usa el *análisis cladístico* aplicado a las hipótesis que han pasado las pruebas del paso anterior. Las hipótesis de homología en el nivel secundario son “el resultado de un análisis de detección de patrones” (de Pinna, 1991, p. 382). Este criterio se conoce también como el ‘*criterio de congruencia*’. Como parte de este análisis, existe un método para la construcción de cladogramas—*i.e.*, estructuras filogenéticas en forma de árbol—llamado el ‘método de la parsimonia’. El principio cladístico de parsimonia sostiene que, de entre los diferentes cladogramas que pueden en principio ser contruidos para un grupo de taxones, “aquél que está más apoyado por la evidencia es el que requiere que postulemos el menor número de cambios evolutivos.” (Futuyma, 1998, p. 97) y, por ende, el que “maximiza las proposiciones de homología” (de Pinna, 1991, p. 383). Veamos un ejemplo (de Pinna, 1991, pp. 382-83). En la siguiente tabla tenemos una matriz de distribución de 27 rasgos o caracteres entre ocho taxones (A-H). La fila que corresponde al taxón A nos dice que A tiene los caracteres 1-10, carece los caracteres 11-20, tiene el carácter 21, pero no tiene los caracteres 22-27; y así sucesivamente para el resto de los taxones.

TAXA						
A	11111	11111	00000	00000	10000	00
B	11111	11111	00000	00000	10111	11
C	11111	11111	00000	00000	00111	11
D	11111	11111	00000	00000	00000	00
E	00000	00000	11111	11111	01000	00
F	00000	00000	11111	11111	01111	11
G	00000	00000	11111	11111	00111	11
H	00000	00000	11111	11111	00000	00

El siguiente dibujo muestra dos de los cladogramas posibles que pueden construirse con los datos de la tabla anterior; el de la izquierda (“Análisis de Parsimonia”) maximiza los enunciados de homología, 28 en total, mientras que el de la derecha (“Otro Método”) resulta solamente en 22 enunciados de homología:



Así, en el cladograma correspondiente al Análisis de Parsimonia, por ejemplo, los caracteres 1 a 10 son homólogos en los taxones A, B, C y D, y los caracteres 11 a 20 son homólogos en los caracteres E, F, G y H. Adicionalmente, en este mismo cladograma, los caracteres 23 a 27 son homólogos en los taxones B y C, al igual que en los taxones F y G. Por otra parte, en el cladograma titulado “Otro método de análisis” los caracteres 1 a 10 son homólogos en los taxones A, B, C y D, y los caracteres 11 a 20 son homólogos en los taxones E, F, G y H. Sin embargo, a diferencia del cladograma del Análisis de Parsimonia, en este otro cladograma, los caracteres 23 a 27 no son homólogos en los taxones B y C ni son homólogos en los taxones F y G—de hecho sólo el carácter 21 es homólogo en los taxones A y B, y el carácter 22 es homólogo en los taxones E y F.

A mediados del siglo XX las discusiones principales sobre el concepto de homología se dieron entre los filogenistas hennigianos o cladistas, y los sistématas evolutivos. Los cladistas aceptaban que el método de la construcción de cladogramas parsimoniosos era la principal (si no es que la única) herramienta para la reconstrucción de la filogenia y entendían a la homología en términos de la noción de sinapomorfia, o sea, la de un carácter derivado que es compartido por dos o más grupos y que se originó en el ancestro más reciente común a esos grupos (Patterson, 1982; de Pinna, 1991). Por otra parte, los sistématas evolutivos como Mayr (1969) pensaban que la construcción de cladogramas parsimoniosos no era suficiente para la reconstrucción de la filogenia<sup>1</sup> y por ende rechazaban aquélla manera puramente cladista (o metodológica) de entender la homología. La

discusión entre cladistas y filogenistas evolutivos al parecer se decidió finalmente a favor del cladismo.

Posteriormente, en los años 1970s y 1980s, surgen y se consolidan de manera casi simultánea la filogenia molecular—es decir, los intentos por reconstruir la filogenia usando secuencias de ADN de los organismos relevantes—y varios métodos computacionales para la construcción de cladogramas (por ejemplo, Kluge y Farris 1969; Fitch, 1971). El uso preferencial de datos moleculares sobre los datos morfológicos en la reconstrucción de la filogenia usando algoritmos computacionales cada vez más complejos es en la actualidad una práctica generalizada. Esto ha dado lugar a una fuerte discusión entre aquéllos cladistas que defienden la forma en que se usan los datos moleculares y los algoritmos computacionales (por ejemplo, Farris, 2011; Nixon y Carpenter, 2012; y Kluge, 1993), y aquéllos que objetan estas prácticas (por ejemplo, Mooi y Gill, 2010; Platnick, 2013; Nelson, 2011; Williams y Ebach, 2011).<sup>1</sup> Una de las objeciones contra aquéllos es que usan cualquier dato sobre cualquier secuencia de ADN como si fuera una evidencia relevante y apropiada, sin haber hecho un análisis de los caracteres antes de la construcción de los árboles filogenéticos y desconociendo si tal secuencia tiene o no alguna relación importante con algún rasgo fenotípico del organismo en cuestión. Por otra parte, a los cladistas se les critica que las ausencias de ciertos caracteres (tanto moleculares como morfológicos) cuenten a su vez como caracteres.<sup>1</sup> En relación con el concepto de homología, los que critican las prácticas actuales tienden a defender la idea de que la homología debe entenderse exclusivamente en términos de la noción de

*sinapomorfia*, mientras que los defensores de aquéllas prácticas argumentan que la homología debe caracterizarse de forma más amplia como *plesiomorfia*—es decir, la de un carácter ancestral presente en un taxón actual y que estuvo presente en sus ancestros—o incluso como *simplesiomorfia*—o sea, un carácter plesiomórfico que es compartido por dos taxones que no están anidados uno en el otro (Nixon y Carpenter, 2012).

Adicionalmente, otros biólogos han sugerido que el concepto de homología debe caracterizarse más bien en términos de algún tipo de *base causal*—o sea, postulando que dos caracteres son homólogos cuando comparten el mismo tipo de mecanismo causal subyacente. Estos biólogos argumentan que, de no existir esta base causal subyacente compartida entre cualesquiera dos pares de caracteres homólogos, el concepto de homología carecería por completo de interés teórico, ya que la caracterización de homología como una mismidad debida a la existencia de un ancestro común parece requerir una explicación enraizada en una mismidad estructural más profunda (véanse Müller, 2003 y Laubichler, 2000). Por ejemplo, Gunther Wagner (2007) propone que dos caracteres sean considerados homólogos cuando el mismo conjunto de constreñimientos del desarrollo (*developmental constraints*) sean parte de sus desarrollos ontogenéticos. Ésta y otras propuestas respecto a la existencia de una supuesta base causal que explica la existencia de la relación homológica entre dos caracteres están aún bajo una discusión muy fuerte entre los estudiosos de estos temas en biología, y no hay aún un consenso respecto a cuál de todas estas propuestas debe aceptarse, si es que alguna (Rieppel, 2007 y Striedter y

Northcutt, 1991). Existe una tendencia entre algunos de los estudiosos enfrascados en esta discusión a pensar que, implícito en este tipo de propuestas causalistas, hay un reduccionismo biológico más generalizado que es claramente inaceptable (Hall, 2003 y Müller, 2003).

Finalmente, está el debate acerca de la *individuación de los caracteres* de los organismos biológicos. Hay quienes piensan que ésta es irremediablemente subjetiva pues aparentemente no existen criterios claros ni objetivos para llevar a cabo tal individuación a la hora de construir las filogenias correspondientes y, por tanto, a la hora de determinar la aceptabilidad de ciertas hipótesis de homología. Esta discusión es de suma importancia en relación con el grado de objetividad que se le pueda asignar a cualquier hipótesis de homología. Como vimos antes, el Principio de Parsimonia se usa en el paso de Homología Secundaria cuando se intenta determinar la aceptabilidad o inaceptabilidad de alguna hipótesis de homología. Este principio nos dice que, entre varios posibles cladogramas que puedan construirse para un grupo de taxones, debemos escoger el que postule el menor número de cambios evolutivos. Sin embargo, es claro que el número de cambios evolutivos que postule un determinado cladograma dependerá del número de caracteres involucrado (Richards, 2003), y el número de caracteres depende de la estrategia de individuación de caracteres que se adopte en un momento dado. Así, dos estrategias diferentes de individuación de caracteres con frecuencia apoyan diferentes cladogramas que son igualmente parsimoniosos, y que conllevan hipótesis de homología diferentes e *incompatibles*. De hecho, diferentes disciplinas en la biología con frecuencia adoptan diferentes maneras de

individuar caracteres (véase Griffiths, 2006). Algunos estudiosos piensan que no hay razones para pensar que existirá una única estrategia de individuación de caracteres ni para pensar que tal estrategia única *deba* existir, por ejemplo, Richards 2003. (Cf. Rieppel y Kearney, 2007). Esto sin embargo tendría implicaciones muy serias de carácter instrumentalista respecto a las hipótesis filogenéticas derivadas del método de la parsimonia.

### III. Un caso particular: homología en la neuroanatomía.

En la neuroanatomía comparativa ha habido un debate muy fuerte con respecto a la forma en la cual se deberían proponer hipótesis de homología en el nivel de homología primaria; en particular, se debate qué caracteres de dos regiones cerebrales o grupos celulares de dos taxones deberían tener un peso mayor en aquellos casos en los que las regiones en cuestión son tan diferentes que la pregunta sobre si son o no homólogas no tiene una respuesta obvia (Striedter, 2006).

Algunos autores como el anatomista comparativo Nieuwenhuys (1998) piensan que la posición topológica de una porción (*patch*) del cerebro de un organismo es el criterio primario más importante para determinar si esa porción es o no “la misma”—es decir, homóloga—que otra porción cerebral en otro organismo. Nieuwenhuys distingue la mera posición *topográfica* de una porción del cerebro de su posición *topológica*. Aquella es la posición de esa porción en relación con otras estructuras cerebrales que son fácilmente reconocibles en todos los vertebrados, tales como la *commissura habenulae*, la *comissura posterior*, el *tuberculum posterius*, etc. La posición topográfica de una porción de tejido

cerebral en, por ejemplo, la salamandra tigre, puede ser muy diferente de la posición topográfica de ese mismo tejido cerebral en el bichir, un pez primitivo africano de agua dulce (Nieuwenhuys, 1998, p. 275); sin embargo esas porciones de cerebro tienen la misma posición topológica en ambas especies. La posición topológica en los cerebros de dos especies está determinada por ciertos tipos de transformaciones topológicas (es decir, continuas) que se trazan de forma virtual estableciendo correspondencias entre ciertas zonas significativas e invariantes en ambos cerebros. Es de notarse que la preferencia de Nieuwenhuys hacia un criterio primario de posición topológica está relacionada con su tesis que no existen estructuras realmente nuevas en los cerebros de los vertebrados, incluyendo la llamada “nueva corteza” de los mamíferos. Nieuwenhuys (1998) afirma:

Los cerebros de todos los vertebrados son morfológica y topológicamente equivalentes . . . lo que significa que, esencialmente, pueden ser transferidos uno al otro por medio de transformaciones topológicas continuas uno-a-uno. (Ibid. p. 277)

Sin embargo, el propio Nieuwenhuys reconoce que puede haber casos en los que las transformaciones topológicas son insuficientes o incluso prácticamente imposibles para el propósito de establecer hipótesis de homología (Ibid. p. 287). En estos casos, él considera otras propuestas (“Criterios auxiliares”): semejanza de origen embriológico (es decir, tener el mismo *anlagen*), semejanza de morfología de neuronas individuales, semejanza de histoquímica y de electrofisiología, etc. (Ibid, p. 291).

La posición de Nieuwenhuys que el Criterio de Posición Topológica—siempre que sea aplicable—derrota los demás criterios en el establecimiento de hipótesis de homología primaria, aunque es ampliamente aceptada, ha sido discutida recientemente por otro neuroanatomista destacado. En su libro *Principles of Brain Evolution* (2006), Striedter afirma: (a) que la controversia entre aquellos que piensan que la posición topológica o bien el origen embriológico, o la histoquímica, etc. es el criterio más importante para la homología primaria de porciones cerebrales no se va resolver a menos que se encuentre suficiente evidencia que indique cuáles son los aspectos de la estructura cerebral que son los más conservados en la evolución; así que la controversia no se va a decidir de manera *a priori* (Ibid. p. 184); y (b) que si decidimos que vamos a darle más peso a la semejanza de posición topológica que a otras semejanzas, entonces “podría suceder que supongamos homólogos algunos caracteres que son tan diferentes con respecto a sus conexiones (o algún otro atributo) que sí tenga sentido que los llamemos ‘nuevos’ . . . [y que] indiquemos que uno de ellos se reorganizó radicalmente durante la filogenia.” (Ibid.) Así, aunque el criterio de posición topológica parece indicar que la nueva corteza de los mamíferos no es realmente una porción nueva de tejido cerebral, sin embargo es tan diferente a cualquiera de las estructuras cerebrales presentes en los organismos que no son mamíferos, que hay un sentido específico en el cual se puede decir que sí es una estructura nueva (Ibid. pp. 185-203)

#### IV. Conclusiones.

Hemos visto el papel que juega el concepto de homología en el contexto de algunas de los grandes cuestiones que estudian los biólogos evolutivos, y la forma

en que este concepto fue cambiando en los siglos XIX y XX con la aparición del *Origen de las especies*, primero, y después con las propuestas de Willi Hennig y Adolf Remanne quienes hasta cierto punto operacionalizaron el concepto, proporcionándole un anclaje empírico-conceptual más sólido. Sin embargo, el concepto de homología continúa estando rodeado de controversias, principalmente, respecto a los criterios que deben usarse para identificar y corroborar hipótesis de homología en diferentes disciplinas (por ejemplo, en neuroanatomía), respecto a la forma en que se aplica a datos moleculares y a la existencia (o no) de una base causal de algún tipo que muestre que se trata (o no) de un concepto con mayor poder explicativo.

## BIBLIOGRAFIA

Agnarsson, I. y J. A. Coddington. (2008). "Quantitative Tests of Primary Homology", *Cladistics*, Vol. 24, pp. 51-61.

Benjamin, S. P. y S. Zschokke. (2004), "Homology, Behaviour and Spider Webs: Web Construction Behavior of *Linyphia hortensis* and *L. triangularis* (Araneae: Linyphiidae) and its evolutionary significance" *Journal of Evolutionary Biology* 17: 120-130.

Bigelow, John y Robert Pargetter. (1987). "Functions" *The Journal of Philosophy* 84: 181-196.

Bosch, Jordi, Yasuo Maeta, y Richard Rust. (2001). "A Phylogenetic Analysis of Nesting Behavior in the Genus *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae)" *Annals of the Entomological Society of America* 94: 617-627.

Brower, A. V. Z. y V. Schawaroch. (1996). "Three Steps of Homology Assessment", *Cladistics*, Vol. 12, pp. 265-272.

Buller, David J. (1999). *Function, Selection, and Design*. Albany, NY: SUNY Press, Series in Philosophy and Biology.

Craver, C. (2001). "Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy" *Philosophy of Science* 68: 53-74.

Cummins, Robert. (1975). "Functional Analysis" *The Journal of Philosophy* 72: 741-765.

de Pinna, Mario G. G. (1991). "Concepts and Tests of Homology in the Cladistic Paradigm" *Cladistics* 7: 367-394.

de Queiroz, Alan, y Peter H. Wimberger. (1993). "The Usefulness of Behavior for Phylogeny Estimation: Levels of Homoplasy in Behavioral and Morphological Characters" *Evolution* 47: 46-60.

Ereshefsky, Marc. (2007). "Psychological Categories as Homologies: Lessons from Ethology" *Biology and Philosophy* 22: 659-674.

Farris, J. S. (2011) "Systemic Foundering", *Cladistics*, Vol. 27, pp. 207-221.

Fitsch, W. M. (1971) "Toward Defining the Course of Evolution: Minimum Change for a Specific Tree Topology", *Systematic Biology*, Vol. 20, pp. 406-416.

Futuyma, D. (1998). *Evolutionary Biology*. Third edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.

Griffiths, Paul E. (2006). "Function, Homology and Character Individuation" *Philosophy of Science* 73: 1-25.

Godfrey Smith, Peter. (1993). "Functions: Consensus Without Unity" *Pacific Philosophical Quarterly* 74: 196-208.

Hawkins, J. A., C. E. Hughes y R. W. Scotland. (1997). "Primary Homology Assessment, Characters and Character States", *Cladistics*, vol. 13, pp. 275-283.

Hennig, Willi. (1950). *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Berlin, Deutscher Zentralverlag.

Jardine, N. (1969). "The Observational and Theoretical Components of Homology: A Study on the Morphology of the Dermal Skull-Roofs of Rhidpidistian Fishes", *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 1, pp. 327-361.

Kitcher, Philip. (1993). "Function and Design", in *Midwest Studies in Philosophy*, XVIII.

Kluge, A. (1993). "Three Taxon Transformation in Phylogenetic Inference: Ambiguity and Distortion as Regards Explanatory Power", *Cladistics*, vol. 9, pp. 246-259.

Kluge, A. y J. S. Farris. (1970). "A Numerical Approach to Phylogenetic Systematics", *Systematic Zoology*, vol. 19, pp. 172-189.

Laubichler, M. D. (2000) "Homology in Development and the Development of the Homology Concept", *American Zoologist*, vol. 40, pp. 777-788.

Lee, Patricia L. M., Dale H. Clayton, Richard Griffiths, y Roderick D. M. Page. (1996). "Does Behavior Reflect Phylogeny in Swiftlets (Aves: Apodidae)? A Test Using Cytochrome *b* Mitochondrial DNA Sequences" *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93: 7091-7096.

Lorenz, Konrad. (1981). *The Foundations of Ethology*. New York, NY: Springer-Verlag New York, Inc.

Love, Alan. (2007). "Functional Homology and Homology of Function: Biological concepts and Philosophical Consequences" *Biology and Philosophy* 22 (5):

Mayr, E. (1969) *Principles of Systematic Zoology*, McGraw-Hill, New York.

Millikan, Ruth Garrett. (1984). *Language, Thought, and Other Biological Categories* (Cambridge, Massachusetts: The MIT Press).

Mooi, R. D. y A. C. Gill. (2010). "Phylogenies without Synapomorphies—A Crisis in Fish Systematics: Time to Show Some Character", *Zootaxa*, vol. 2450, pp. 26-40.

Neander, Karen. (1991). "The Teleological Notion of 'Function'" *The Australasian Journal of Philosophy*, Vol. 69, No. 4, December 1991, pp. 454-468.

Nelson, G. (2011) "Resemblance as Evidence of Ancestry", *Zootaxa*, vol. 2946, pp. 137-141.

Nieuwenhuys, R., H. J. ten Donkelaar, y C. Nicholson. (1998). *The Central Nervous System of Vertebrates*. Springer-Verlag.

Nixon, K. C. y J. M. Carpenter. (2012). "More on Homology", *Cladistics*, vol. 28, pp. 225-226.

Oderberg, D.S. (2007). *Real Essentialism*. New York and London: Routledge.

Owen, Richard. (1843). *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals*. London: Longman, Brown, Green and Longmans.

Patterson, C. (1988). "Homology in Classical and Molecular Biology", *Molecular Biology and Evolution*, vol. 5, pp. 603-625.

Platnick, N. I. (2013). "Less on Homology", *Cladistics*, vol. 29, pp. 10-12.

Remane, Adolf. (1952). *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.

Richards, R. (2003). "Character Individuation in Phylogenetic Inference", *Philosophy of Science*, vol. 70, pp. 264-279.

Richards, R. A. (2010). *The Species Problem: A Philosophical Analysis*. Cambridge: Cambridge University Press.

Rieppel, O. y M. Kearney. (2007). "The Poverty of Taxonomic Characters", *Biology and Philosophy*, vol. 22, pp. 95-113.

Sloan, P. (2014). "The Concept of Evolution to 1872" en *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Sección 2.6.

<https://plato.stanford.edu/entries/evolution-to-1872/> Fecha de consulta:  
09/05/2018.

Sober, E. (2008). *Evidence and Evolution: The Logic Behind the Science*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Striedter, G. F. (2006). *Principles of Brain Evolution*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers.

Wenzel, John W. (1992). "Behavioral Homology and Phylogeny" *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 361-381.

Williams, D. M., M. C. Ebach y M. R. de Carvalho. (2011). "Opening Pandora's Molecular Box", *Zootaxa*, vol. 2946, pp. 60-64.

Wilkins, J. S., *Species: A History of the Idea*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.

### *Jerarquías taxonómicas y jerarquías de niveles de organización*

La idea de jerarquía ha sido uno de los recursos conceptuales más fecundos para pensar las peculiaridades de la vida. En términos generales, decimos que un dominio se encuentra jerárquicamente organizado si sus diferentes partes se encuentran organizadas mediante una relación que establece un determinado orden. En la historia de la biología, dos tipos de jerarquías –la taxonómica y la llamada “jerarquía de niveles”– han sido especialmente destacadas, ambas tienen una raigambre muy antigua, pues se relacionan con las ideas de continuidad, gradación y plenitud del mundo griego y, están particularmente vinculadas con el pensamiento de Aristóteles y la forma en que éste fue asimilado por la escolástica y los neoplatónicos.

La silogística aristotélica se finca en una estructura imbricada de clases y subclases obtenidas mediante divisiones dicotómicas de un determinado dominio. La posibilidad de construir un sistema de clases dicotómicas anidadas permite, en principio, estructurar todo el universo. Cada (nueva) división señala una diferencia esencial que divide en dos nuevos grupos a la subclase obtenida en la división anterior (de manera semejante a como después se conformarán los llamados árboles de Porfirio). Esta estructura aristotélica de partición de clases, en subclases y sub-subclases obtenidas mediante sucesivas particiones dicotómicas indujo la idea de que es posible organizar a los seres vivos, o al menos a los animales, en una gradación simple.

Debe señalarse que Aristóteles concebía a las plantas y los animales como entidades, altamente organizadas que pueden realizar complejas actividades y funciones como la nutrición, el desarrollo y el crecimiento o la reproducción. Para el estagirita, al igual que con otros objetos del conocimiento, su estudio debe de comenzar con el análisis de lo que se ha de explicar: sus diferentes atributos y las diferencias entre sus distintos tipos, mas dada su complejidad, su estudio no puede basarse, sin más, en la silogística, pues en las plantas y los animales, la división de cada subclase está basada, no en una, sino en múltiples diferencias consideradas de manera simultánea. En palabras de Lovejoy “A pesar del reconocimiento de Aristóteles de la multiplicidad de posibles sistemas de clasificación natural, fue él quien sugirió principalmente a naturalistas y filósofos de tiempos posteriores la idea de organizar (al menos) todos los animales en una simple y **graduada** ORDENADA *Scala Naturae* según su grado de "perfección" (Lovejoy, 1936, p.58). Tal escala iniciaría en viviente más sencillo y culminaría en el hombre.

Durante la Edad media, bajo el pensamiento cristiano, la *Scala Naturae* dio origen a “la gran cadena del ser”, tesis metafísica que postula una estructura jerárquica estricta que abarca, no solo el ámbito de la vida, sino la totalidad de lo existente. *Mutatis mutandis*, según la época y el autor, la cadena empieza con Dios e inicia su descenso atravesando nueve niveles celestiales que contemplan entidades de naturaleza espiritual, inmutable y permanente (en orden descendente: serafines, querubines, tronos, dominios, virtudes, poderes, principados, arcángeles y ángeles). A continuación aparecerían dos niveles que incluyen entidades

materiales, supra-lunares e inmutables, cuyo grado de espiritualidad no es claro, estrellas y planetas (recordemos que bajo esta concepción el Sol y la Luna son planetas). La escala continua su descenso incluyendo creaturas de carne terrenal, mutable y mortal: los entes racionales: reyes, príncipes, nobles y plebeyos, serían seguidos por los entes irracionales sensibles: animales salvajes y animales domesticados, tras ellos los seres insensibles animados: árboles, arbustos, hierbas, y finalmente seres inanimados de naturaleza material: piedras preciosas, metales preciosos y otros minerales. Obviamente la reificación de esta jerarquía dio pie a la justificación de un orden social jerárquico centrado en los monarcas, en términos de un orden natural.

Las ideas detrás de la partición del mundo en clases anidadas a la manera sugerida por la silogística sirvieron de base a la estructura matemática de la taxonomía linneana. Recordemos, por ejemplo, que a cada especie se asigna un nombre binomial que combina el nombre del género (el “género propio” de Aristóteles) con otro al nivel específico (su “diferencia específica”). Aunque el sistema linneano fue propuesto bajo supuestos esencialistas y creacionistas, buena parte de él permanece vigente, aunque con variaciones. En las clasificaciones actuales, se reconoce un grupo determinado de niveles denominados “categorías” que presentan una relación de orden estricto. El nivel de la jerarquía indica su posición relativa respecto de las otras categorías. Las categorías incluyen dentro de sí ciertas clases o *taxa*, que se conciben como disjuntos y, entre todos, agotan a los miembros de la categoría. La “limpieza” de esta clasificación se sustenta en la exigencia de que, al interior de cada una de las

categorías, todos los organismos deben estar incluidos dentro de uno y solo uno de los correspondientes *taxa*. Dado el orden jerárquico, cada miembro de un taxón dentro de una categoría de un nivel particular es, a su vez, miembro de un taxón en la categoría del nivel inmediatamente superior. Por otro lado, aun cuando no se trate de un requisito formal, en las propuestas biológicas los miembros de taxones de diferentes niveles se hacen cada vez más numerosos al ir disminuyendo el nivel, de modo que hay muchos taxones en el rango más bajo y sólo unos cuantos en el nivel más alto. Las claves taxonómicas basadas en una clasificación dicotómica son comunes en territorios fuera de la biología, como la geología, psicología o la antropología y de hecho el mismo Linneo creó sistemas de clasificación mineral como continuidad de su sistema natural.

Más allá de los sistemas taxonómicos, propios del naturalismo, en tiempos modernos, la Ilustración vio nacer la idea de que la clave para dar cuenta de la complejidad de lo viviente, su alimentación, reproducción, regeneración o desarrollo se encontraba en su organización. Por ejemplo, para Kant no es posible entender a los seres vivos sin considerar que su diseño obedece a una cierta propositividad que da cuenta de la mutua complementación de sus partes. Para él, los organismos parecen estar contruidos en función de ciertos propósitos que incluyen al propio organismo como un fin en sí mismo. La idea de que la vida es organización, se ligó a la tesis de la *Scala Naturae* y hacia principios del siglo XX la idea de una jerarquía de “niveles de organización” comenzó a extenderse entre los biólogos, principalmente entre aquellos que vieron en la organización una alternativa al reduccionismo mecanicista o a la teleología vitalista.

Bajo el nombre de “jerarquía de niveles de organización” se agrupa no uno sino una multiplicidad de conceptos (de hecho, en función de las preferencias del autor, a veces, aparece bajo los nombres de jerarquía de niveles de complejidad, de perfeccionamiento, o, incluso, de orden o del ser). Conceptos, estrictamente distintos, se cobijan bajo el mismo nombre, mas, nuevamente, la idea básica detrás de ellos postula la existencia en la naturaleza de un gradiente a lo largo de cual se ordenan (o se pueden ordenar) las diferentes estructuras de los seres vivos. Común también a las diferentes jerarquías de niveles es la forma de constitución de los niveles. Con excepción del primer nivel, caso de haberlo, las entidades de un nivel se encuentran conformadas por algún tipo de unión, ensamble, combinación, agrupamiento o composición de las entidades que conforman el nivel anterior.

La diversidad de las llamadas jerarquías de niveles no se circunscribe al nombre, los niveles constitutivos varían en función del autor, a título de ejemplo, se puede señalar la siguiente lista: “biomoléculas, orgánulos, sistemas sub-celulares, células, grupos celulares, tejidos, órganos, sistemas, organismos, grupos, (clonas), poblaciones comunidades, ecosistemas y biosfera”, mas no existe siquiera uniformidad acerca de cuál es el criterio para reconocer los distintos niveles.

A título de ejemplo, tres de los problemas que enfrenta la jerarquía de niveles son

(i) Los múltiples dominios de la vida parecen requerir de múltiples jerarquías. Si como a veces se piensa, las jerarquías deben capturar en diferentes niveles

diferentes aspectos de la filogenia evolutiva (por ejemplo, la distinción entre células **eucariontes** y **procariontes**), entonces debe abrirse la posibilidad a la reunión de ramas diferentes que den cuenta de las simbiosis. (ii) No existen criterios claros que nos permitan reconocer los niveles, por ejemplo, hay quienes consideran que simbioses y bio-películas deben ser considerados niveles pues dan origen a entidades con nuevas características heredables, sin embargo, habitualmente no son considerados. (iii) Existe una gran vaguedad en la delimitación de los niveles, si el cambio de nivel envuelve la aparición de propiedades emergentes, los eucariontes deben de colocarse por encima de los procariontes lo que le resta coherencia al nivel celular. Los organismos unicelulares rompen el patrón de composición pues prescinden de órganos o tejidos.

Dejando a un lado estos y otros problemas, la jerarquía de niveles puede ser adoptada con distintos grados de compromiso, dando lugar al planteamiento de una tesis ontológica (metafísica), una epistemológica (especialmente útil a la postulación y elucidación de leyes y mecanismos) o una metodológica (guía útil para el aislamiento, producción y estabilización de fenómenos en la naturaleza).

Desde un punto de vista ontológico las preguntas más relevantes se refieren al origen composición o permanencia de los ítems que conforman la jerarquía, v.g., ¿cuál es el origen de los niveles en la naturaleza?, ¿cuáles son las entidades que componen un nivel?, ¿existe o no una tendencia, o una ley de la naturaleza hacia un incremento en la complejidad del mundo vivo?, ¿por qué los niveles parecen

ser tan robustos?, ¿los niveles de la jerarquía expresan entidades o propiedades?, ¿son los niveles de organización los estados más probables de organización de la materia, como sugiere Will Wimsatt?. También se refieren al tipo de relación que guardan entre sí, por ejemplo: ¿cuál es el tipo de composición (partes), instancia o pertenencia (miembros), o inclusión (subclases) que relaciona los ítems a lo largo de la jerarquía (cabe señalar que, si bien todas las propuestas de jerarquías de niveles contemplan algún tipo de anidamiento recursivo en la jerarquía, no en todas ellas, dentro de un mismo nivel, existe homogeneidad de escala).

Bajo una perspectiva epistemológica, las principales preguntas versarán v.g., sobre cuáles son los criterios de identificación de las de los diferentes niveles o de las entidades que componen un nivel, o sobre si existe o no un nivel con primacía explicativa o cómo podemos modelizar las relaciones de interacción, influencia, o intra e inter causalidad entre niveles.

Por su parte, una panorámica metodológica nos centrará en problemas como las estrategias para el estudio, la producción de fenómenos y artefactos o el potencial tecnológico. Por ejemplo, cuáles son los alcances y límites del enfoque *bottom-up*, que considera que el estudio de los niveles más básicos debe explicar los niveles superiores y de su contraparte el enfoque *top-down*.

Hoy día, nuestro pensamiento coincide con Aristóteles en el reconocimiento de que no basta una sola jerarquía para capturar la vastedad de los procesos de la vida, si acaso es posible capturarlos mediante jerarquías. Entre las propuestas

más destacadas, que contemplan más de una jerarquía, Niles Eldredge [año] diferencia entre “jerarquía evolucionista” y “jerarquía ecológica”. La primera, se sustenta en la información genética y la evolución. Contempla los niveles de: replicadores, genes, organismos, demos (poblaciones), especies y *taxa* de niveles superiores. Por su parte, la jerarquía ecológica, que contempla proteínas, organismos, avatares (poblaciones), ecosistemas locales y ecosistemas regionales, se relaciona con las pautas y formas de modificación y traspaso de materia y energía, esto es, las maneras interacciones de las entidades con el mundo. Nótese que la diferencia entre ambas jerarquías depende de la naturaleza de sus niveles y no de las relaciones entre ellos y que los organismos están incluidos como un nivel en ambas jerarquías. Pasando a otras propuestas de jerarquía debe destacarse una notoria diversidad acerca de los niveles supra-organísmicos, si bien existe pluralidad de propuestas a lo largo de toda la escala, esta se acentúa al pasar el nivel de organismo (que, dicho sea de paso, es muy robusto y aparece básicamente en todas las propuestas). Por ejemplo, MacMahon et al. (1978) contemplan tres jerarquías paralelas que involucran criterios distintos (filogenéticos, coevolutivos y de intercambio de materia y energía)

Las distintas jerarquías de niveles han dado apoyo tanto a posiciones reduccionistas como anti-reduccionistas. Las primeras, defienden algún tipo de fundamentalismo en el que uno de los niveles tiene prioridad sobre los demás, que dependen de él en algún sentido. La posición extrema sostiene tanto un reduccionismo ontológico de las entidades superiores (v.g., todos los niveles por encima de átomos y moléculas pueden ser conceptuados como una colección o

agregado de éstos) como de las leyes que los rigen (reduccionismo epistemológico). Históricamente, en biología, esta posición se ha enfrentado con alternativas vitalistas, holistas u organicistas (sistémicas) que defienden algún tipo de emergentismo. Por lo general, las posiciones anti-reduccionistas consideran que el ascenso en la jerarquía se acompaña del surgimiento de propiedades cuya explicación requieren de postular nuevas leyes, no derivables de las anteriores (independencia epistémica). Esta tesis puede o no ligarse con una tesis ontológica que afirma que ninguno de los niveles es reducible a ningún nivel verdaderamente real (independencia ontológica), lo que abre la posibilidad al planteamiento de múltiples identidades o pluralismos ontológicos. Es frecuente que las tesis anti-reduccionistas se vinculen a la postulación de la existencia de interacciones, procesos, leyes o mecanismos intra e inter niveles, que ponen de relieve la influencia de los niveles superiores sobre los inferiores.

Si bien las versiones canónicas de las jerarquías de niveles cuentan con innegables virtudes y contribuciones (buena parte de la ecología está fundamentada en ellas), también enfrentan dificultades a la hora de explicar o representar la complejidad, y diversidad de la vida y ciertamente las críticas son también muy añejas y diversas sin que hayan encontrado cabal respuesta. Por lo que asumir la postulación de este tipo de jerarquías requiere de suma cautela y precisión en cuanto a sus alcances.

Para seguir leyendo:

Craver, Carl F. (2001). "Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy", *Philosophy of Science*, 68(1): 53–74.

Eldredge, N. (2008). "Hierarchies and the Sloshing Bucket: Toward the Unification of Evolutionary Biology" en: *Evo Edu Outreach* (2008) 1: pp.10-15.

Lovejoy, Arthur O. (1936). *Great Chain of Being: A Study of the History of an Idea*, Cambridge, MA: Harvard University Press.

MacMahon, J. A., Schimpf, D. J., Andersen, J. C., Smith, K. G. y Bayn Jr., R. L. (1978). "Levels of biological organization: an organism-centered approach." *Bioscience*, Vol. 28, pp. 700-704.

Wimsatt, William C. (1976a). "Reductionism, Levels of Organization, and the Mind-Body Problem", in Gordon G. Globus, Grover Maxwell, and Irwin Savodnik (eds.), *Consciousness and the Brain*, New York: Plenum Publishing, 205–267.

## Ley

Pablo Lorenzano

Centro de Estudios de Filosofía e Historia de la Ciencia (CEFHIC)-Universidad Nacional de Quilmes (UNQ)/Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

E-mail: [pablo.lorenzano@gmail.com](mailto:pablo.lorenzano@gmail.com)

El término “ley”, en castellano, proviene del latín “*lex*”, “*legis*”. Es usual su utilización o bien solo, en singular o plural, “ley(es)”, o en las frases “ley(es) de la naturaleza”, “ley(es) natural(es)”, “ley(es) de la ciencia” y “ley(es) científica(s)”. Aunque en la cultura occidental las ideas de *ley natural*, en el sentido jurídico (legal) y ético (*ius naturale*, *lex naturalis*) –i.e. leyes o preceptos morales, en el sentido aproximado de aquellas que se sostiene que son o mandato divino o intuitivamente obvias a todos o con la capacidad de arribar a ellas mediante razonamiento de premisas obvias e indiscutibles, o sea, que no están basadas en el derecho legislado, sino en la razón, el mandato divino o el instinto moral, y que son comunes a todas las naciones–, y de *ley de la naturaleza*, en el sentido de las ciencias naturales, se retrotraen a una raíz común, aquí sólo nos ocuparemos de las leyes de la naturaleza en el sentido científico.

La expresión “ley(es) de la naturaleza” en este último sentido –a pesar de tener una larga historia que se retrotrae a un tiempo en que la gente pensaba a la

naturaleza como obedeciendo las leyes de su Creador de un modo similar a como los individuos obedecían las leyes impuestas por su monarca— ha sido sólo muy raramente utilizada en las discusiones filosóficas de la antigüedad clásica, así como en las discusiones teológicas a lo largo de la Edad Media y el Renacimiento. Sin embargo, es frecuentemente usada en la filosofía natural del siglo XVII y ya hacia fines de ese siglo deviene moneda corriente en la discusión científica y permanece así desde entonces. Además, se debieran tomar en cuenta los dos siguientes aspectos. Por un lado, los filósofos naturales de la modernidad temprana y, en especial, los matemáticos, tenían a su disposición una terminología alternativa, bien establecida y altamente diferenciada, que podían utilizar, y de hecho lo hacían a menudo, para referirse a las regularidades naturales, dentro de las que se encontraban expresiones como *regula*, *axioma*, *hypothesis*, *ratio*, *proportio*. Por el otro, la expresión “ley(es) de la naturaleza” no necesariamente denota un único concepto o un concepto con límites precisos. Es más, el concepto de ley de la naturaleza, como muchos de nuestros conceptos —ya sean cotidianos, científicos o metacientíficos—, podría ser considerado como un concepto “abierto” —tanto extensional, *i.e.* como un conjunto abierto, como intensionalmente, *i.e.* que no posea condiciones necesarias y suficientes para su aplicación; o que las condiciones sean necesarias pero no suficientes; o que sean suficientes, pero no necesarias; o que constituyan una disyunción de condiciones ni necesarias, ni suficientes, pero cuyas instancias de aplicación compartan cierto “parecido de familia” (Wittgenstein)— o como un concepto “arracimado” —teniendo asociado un racimo de criterios, de los cuales sólo *la mayoría* debe ser satisfecho por cualquier instancia (teoría de los prototipos)—, aun cuando dichas condiciones

o criterios puedan cambiar históricamente. Es así que en los usos ya establecidos en el siglo XVII del concepto de ley de la naturaleza, tales como los de Descartes y Newton, la conexión entre las leyes de la naturaleza y Dios, como creador y dador de leyes, era explícita. La secularización del concepto de ley de la naturaleza ocurrió con distintos tiempos en Europa: hacia fines del siglo XVIII, con la Revolución Francesa, Laplace ya pudo sostener que Dios era “una hipótesis innecesaria” y Kant pensó poder fundamentar la universalidad y necesidad de las leyes de Newton ya no en Dios o en la naturaleza, sino en la constitución de la razón humana; en tanto que, en Gran Bretaña, a pesar del legado de Hume, se continuó discutiendo si las leyes de la naturaleza eran expresiones de la divinidad hasta que se terminó imponiendo allí la Revolución Darwinista y la interpretación secular de la “ley de la selección natural” de Darwin. Esta versión secularizada de las leyes de la naturaleza es la que predomina en la comprensión filosófica de la ciencia desde entonces.

Por otro lado, en la literatura científica y filosófica contemporánea se habla muchas veces no sólo de *leyes*, o de leyes *naturales*, o *de la naturaleza*, sino también de leyes *científicas*, o *de la ciencia*. Y este último par de expresiones, además, suele utilizarse como si fuera intercambiable con las pertenecientes al otro par. Sin embargo, consideramos conveniente distinguir el primero de los pares del segundo de ellos, ya que corresponden a enfoques o perspectivas diferentes: el primero a un enfoque de tipo *ontológico* –correspondiente a cómo son las cosas mismas– y el segundo a uno de tipo *epistémico* o *epistemológico* –centrada en lo que conocemos–. Es así que, si bien todas las expresiones se

refieren a regularidades, “leyes naturales” y “leyes de la naturaleza” lo hacen de *aquellas regularidades empíricas que gobiernan el mundo natural que nos rodea, independientemente de si los seres inteligentes poseen o no conocimiento de esas regularidades o de si ha sido desarrollada una representación lingüística apropiada o no* para al menos algunas de esas regularidades, además de por poseer (entre otras características que se acostumbran mencionar, aunque de manera central) *universalidad y necesidad*, mientras que “leyes científicas” y “leyes de la ciencia” lo hacen de *aquellas regularidades del mundo natural que son conocidas por nosotros y que han sido puestas en apropiadas formas lingüísticas (enunciados)*, y que igualmente poseen una serie de características adicionales a ser analizadas.

Algunos filósofos han sostenido que un tratamiento filosófico de las leyes debe ser dado sólo para las leyes de la naturaleza y no para las leyes de la ciencia. Mientras que otros consideran más apropiado referirse a las leyes de la ciencia que (sólo) a las leyes de la naturaleza, debido a que, en todo caso, son las leyes de la ciencia las que proporcionarían importantes claves para la comprensión de lo que es una ley de la naturaleza. Por último, los hay incluso escépticos acerca de cualquier noción de ley, proponiendo prescindir del término “ley”, pero sustituyéndolo por otros, tales como “ecuaciones (fundamentales)” o “principios (básicos)” –aunque, claro, teniendo a su vez que analizar dichos conceptos–.

En la discusión sobre la naturaleza de las leyes se dirimen cuestiones filosóficas globales sustantivas muy problemáticas, como las del realismo, la modalidad, los universales, la relación entre epistemología y metafísica, etc. En

general, se pueden distinguir tres tipos de análisis de las leyes: los *regularitivistas humeanos*, los *regularitivistas realistas* y los *necesitativistas* (o también denominados *universalistas*). Ninguno niega, en principio, la diferencia entre regularidades accidentales y nómicas: todos pretenden dar cuenta de esa diferencia, la cuestión es los términos en los que lo hacen. Las concepciones regularitivistas analizan las leyes como regularidades (verdaderas) de cierto tipo, a saber, las que tienen las siguientes propiedades: son universales, con un ámbito de aplicación ilimitado o, al menos, irrestricto; no refieren explícita o implícitamente a objetos particulares, lugares o momentos específicos; no usan nombres propios; y sólo usan predicados “puramente universales en carácter” o “puramente cualitativos”. Los regularitivistas llamados *humeanos* (debido a que Hume fue el primer defensor explícito de esta concepción) sostienen que *no hay necesidades en la naturaleza*; si las hay, en todo caso, son *proyectadas* por nosotros (mediante nuestro conocimiento, la ciencia, etc.). Los regularitivistas *realistas*, por su parte, suponen la aceptación de algún tipo de necesidad o modalidad en la naturaleza, independiente de nuestro conocimiento. Los *necesitativistas*, a su vez, comparten con el regularitivismo realista su antihumeanismo: para ellos, la necesidad nómica descansa en algún tipo de distinción objetiva que no es proyectada, sino que “está en la naturaleza”. Pero se diferencian de él por rechazar la idea de que las leyes son generalizaciones. De acuerdo con ellos, las leyes no son generalizaciones, sino que éstas consisten, más bien, en *relaciones singulares* entre universales o propiedades naturales. Ninguno de los análisis propuestos —ya sean *regularitivistas* o *necesitativistas*— se ha visto completamente libre de objeciones y dificultades y en la actualidad se continúa discutiendo acerca de ellos.

Y lo dicho acerca del concepto de ley de la naturaleza, a saber, que podría ser considerado como un concepto “abierto” o como un como un concepto “arracimado”, también vale para el concepto de *ley científica* o *de la ciencia*. Además, debiéramos tener presente que en la ciencia nos solemos encontrar con leyes con distinto grado de generalidad dentro de un mismo ámbito o una misma teoría –denominando “fundamentales” a las que poseen el mayor grado de generalidad y “especiales” a las que poseen menor generalidad dentro de dicha teoría–. Es así que, a partir del reconocimiento de que pese a los sucesivos y renovados esfuerzos realizados *no* se dispone de un conjunto adecuado de condiciones necesarias y suficientes precisas como criterio para que un enunciado sea considerado una “ley (científica fundamental)”, se tiende a hablar más bien de “condiciones necesarias”, de “condiciones necesarias *débiles*” o, mejor aún, sólo de «síntomas» poseídos por un enunciado para que pueda ser considerado una “ley (científica fundamental)”. Para la filosofía contemporánea de la ciencia, algunas de tales condiciones son las siguientes.

El *carácter arracimado o sinóptico*: este criterio ha recibido distintas formulaciones, siendo algunas más fuertes y otras más débiles. De mayor a menor fortaleza en su formulación, este criterio propondría que una ley (científica fundamental) debiera contener “todos los conceptos fundamentales o básicos que caracterizan la teoría”, “varios” de ellos, “diversos”, “posiblemente muchos”, “casi todos” o “al menos dos” de los conceptos fundamentales o básicos, de modo tal de excluir como posibles candidatas a leyes a las “meras” caracterizaciones de los conceptos individuales, en las que ocurren los términos de manera aislada.

La *validez en todas las aplicaciones intencionales*: según este criterio, no es necesario que las leyes fundamentales de las teorías posean un alcance ilimitado, se apliquen en todo tiempo y lugar y tengan como universo de discurso algo así como una “gran aplicación”, que constituye un modelo único o “cósmico”, sino que basta que se apliquen a sistemas empíricos parciales y bien delimitados (el conjunto de aplicaciones intencionales), poseyendo así, por lo general, una universalidad restringida. La validez de las leyes puede considerarse como *exacta* –y así éstas como leyes *estrictas* o no interferibles– o, mejor, en la medida en que suelen contener no sólo abstracciones, sino también diversas *idealizaciones*, como *aproximada* –y así éstas como no estrictas o *interferibles* y compatibles con diversos tratamientos específicos de esta situación, tales como los que apelan a las cláusulas *ceteris paribus*, a las “salvedades” (“*provisos*”) o a la “normicidad”–.

El *carácter cuasi-vacuo* (empíricamente): este criterio se refiere al hecho de que éstas son altamente abstractas, esquemáticas, lo suficientemente vacías y con ocurrencia esencial de términos teóricos, propios de la teoría de la cual provienen (en el sentido de que toda determinación de la extensión de los conceptos expresados por ellos presuponen la validez de la teoría en cuestión), como para resistir cualquier posible refutación, pero que, sin embargo, adquieren contenido empírico específico (y la posibilidad de ser contrastadas) a través de un proceso no-deductivo conocido con el nombre de “especialización”. Dicho proceso, por medio del cual se obtienen las leyes más específicas, las “especiales”, a partir de una(s pocas) ley(es) fundamental(es) de una teoría, consiste en la introducción de ulteriores restricciones, constricciones o especificaciones a (algunos de los

componentes de) dicha(s) ley(es), de forma tal de irse concretando progresivamente en direcciones diversas, hasta desembocar finalmente en las llamadas “especializaciones terminales”, en donde todos sus componentes se encuentran especificados.

El *carácter sistematizador o unificador*: este criterio podría entenderse como estableciendo que las leyes fundamentales posibilitan incluir dentro de una misma teoría diversas aplicaciones a distintos sistemas empíricos, al proveer una guía y un marco conceptual para la formulación de otras leyes (las “especiales”) que se aplican a dominios más restringidos y a los sistemas empíricos en particular. Merced entonces al proceso de “especialización”, que estructura a las teorías de un modo fuertemente jerárquico, y a la obtención de aplicaciones “exitosas”, se consiguen integrar los distintos sistemas empíricos, “modelos” o “ejemplares”, realmente heterogéneos, bajo una misma conceptualización, en donde la(s) ley(es) fundamental(es) ocupa(n) un lugar central.

La *posesión de fuerza modal*: este criterio intenta dar cuenta de la diferencia que se considera relevante entre *generalizaciones* o regularidades *accidentales* y *generalizaciones* o regularidades *legales* o *nómicas*. De acuerdo con él, las leyes fundamentales expresan regularidades no-accidentales, susceptibles de dar apoyo a contrafácticos (si se toman “junto-con-sus-especializaciones” dentro de un misma teoría), aun cuando sean sensibles al contexto y con un dominio de aplicación local, y que, en su sentido mínimo, en lugar de atribuir *necesidad natural*, se atribuya *necesidad de los modelos*, y, en ese sentido, deben

considerarse como *necesarias en su ámbito de aplicación*, aun cuando por fuera de dicho ámbito no deba ser así.

## **Bibliografía**

Henry, J. (2004). Metaphysics and the Origins of Modern Science: Descartes and the Importance of Laws of Nature. *Early Science and Medicine*, 9, 73-114.

Lorenzano, P. (2014-2015). Principios-guía y leyes fundamentales en la metateoría estructuralista. *Cuadernos del Sur* 43-44, 35-74.

Weinert, F. (Ed.) (1995). *Laws of Nature: Essays on the Philosophical, Scientific and Historical Dimensions*. Berlin: Walter de Gruyter.

## LINAJE

**GUSTAVO CAPONI**

DEPARTAMENTO DE FILOSOFÍA

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA

Antes de desempeñar el papel crucial que ahora tiene en la Biología Evolutiva, la noción de *linaje* ya era el articulador fundamental de la Genealogía: un saber que, a partir de la Edad Media, había comenzado a desprenderse de esa connivencia con el mito en la cual había permanecido desde la más remota antigüedad. Ahí, en el marco de la Genealogía, un linaje era entendido como una serie de relaciones de filiación que unían a un individuo, a una familia, o a un grupo mayor como una tribu o una etnia, con sus ancestros y sus descendientes; y, dada la arraigada presunción de que la dignidad de las personas y de los grupos, puede depender de su putativa pertenencia a una estirpe, las tentativas por establecer genealogías pueden encontrarse en culturas muy diferentes, algunas de ellas muy antiguas. Hay registros de reconstrucciones genealógicas en la China antigua y en el antiguo Egipto; y también nos encontramos con ellas en la Torá, en la Ilíada, y en la Eneida. Pero, en su mayor parte, dichas genealogías no pretendían apartarse del discurso mítico; y, en general, su función era establecer la prosapia divina de un individuo o grupo. Pretensión que, en el medioevo europeo, comienza a quedar en segundo plano: allí las filiaciones sirven, sobre todo, para establecer derechos, formales o informales, como los que se derivan de los títulos nobiliarios

Con ello, la Genealogía comienza a secularizarse; apartándose de la esfera del relato mítico, y aproximándose al registro de los discursos jurídicos. De ese modo, y sobre todo desde el Renacimiento en adelante, ella fue evolucionando y estandarizando procedimientos para reconstrucción y validación de filiaciones. De forma tal que, ya en el Siglo XIX, cuando los estudios históricos comienzan a profesionalizarse y articularse en una disciplina académica específica, la Genealogía, sin perder del todo sus funciones en el plano jurídico, pudo transformarse, como pasó con la Numismática, o con la Heráldica, en una de las Ciencias Auxiliares de la Historia. Con todo, antes de que eso ocurriese, en el Siglo XVIII, su noción articuladora, la idea de 'linaje', ya había comenzado a despuntar en el discurso de las ciencias de la vida. En su *Historia Natural General y Particular*, Buffon comienza a pensar a las variedades y razas como si ellas fuesen sub-linajes de una especie; y, por la mediación de la teoría de la degeneración, eso se extiende hasta el caso de muchas especies que pasan a ser consideradas como sub-linajes de un género. Comienza a insinuarse, de ese modo, una aproximación entre la clasificación de los seres vivos y su genealogía.

Una aproximación cuya expresión más rotunda, y definitiva, estará en Charles Darwin. Para éste, el único método natural para clasificar los seres vivos, era el genealógico. Variedades, especies, géneros, familias, órdenes y reinos sólo podían ser establecidos y distinguidos en virtud de relaciones de filiación; y eso equivalía a decir que cada taxón, del nivel que fuere, debía ser entendido como un linaje pasible de ser considerado como sub-linaje de otro linaje, otro taxón, más abarcador. Sin embargo, para que la expresión 'linaje', o *Phylum*, comience a ser

usada sistemáticamente como equivalente de 'taxón', había que esperar unos pocos años, hasta la publicación de las obras de Ernst Haeckel. Este célebre darwinista alemán fue el responsable de que las clasificaciones genealógicas de los diferentes grupos de seres vivos fuesen llamadas 'filogenias'. Pero, para que la propia idea de *linaje* cobrase contornos bien definidos, fue necesario que los estudios filogenéticos alcanzasen el rigor que sólo pudieron alcanzar a partir en la segunda mitad del Siglo XIX; y es considerando esos desarrollos que, si se toma este concepto del modo en que él opera dentro de la Biología Evolutiva, puede decirse que la forma más simple de linaje que cabe distinguir es una serie de poblaciones que se suceden el tiempo, conectadas por relaciones de ancestralidad y descendencia.

Las especies, por lo general, están compuesta por más de una de esas series de poblaciones; se trata, por eso, de linajes que contienen más de un linaje. Pero es necesario que esas series de poblaciones no formen líneas independientes: es preciso que ellas estén micro-evolutivamente conectadas. Es decir: es preciso que los procesos de selección natural, selección sexual, deriva genética, migración y mutación genética que ocurren en una de esas series, puedan llegar a repercutir significativamente en las demás. Si eso no ocurre, estaremos ante especies diferentes. Especies que, siendo ellas linajes, o taxones; también conforman linajes, o taxones, de rango superior. Taxones o linajes, estos últimos, que, a diferencia de las especies, ya no se delimitan por su conexión micro-evolutiva. Ahí lo que importa es una conexión estrictamente genealógica: la monofilía. Cada uno de ellos, sea cual sea su rango (género, familia, orden, etc.) se individúa por el

hecho de derivar de un ancestro común privativo: una especie de la cual derivan todos los linajes de ese taxón, y de la cual no deriva ningún linaje descendiente que no esté incluido en ese grupo.

Pero, para entender cabalmente la especificidad de la noción de *linaje* que opera en Biología Evolutiva, es menester volver a lo dicho sobre la forma básica de linaje. Es necesario recordar que el tipo de linaje más simple del cual se componen todos los linajes, o taxones, de orden superior, es siempre una serie de poblaciones. Y, en lo que atañe a eso, también es importante subrayar que estamos hablando de poblaciones en sentido evolutivo: no en sentido meramente ecológico. Estamos hablando de lo que en la literatura actual suele llamarse 'deme': la población considerada como secuencia de generaciones en las que pueden darse y verificarse procesos micro-evolutivos como selección natural, selección sexual, deriva genética, migración y mutación genética. Procesos, todos éstos, que suponen unidades capaces de tener algún grado de éxito reproductivo independiente; y que, por eso, puedan ser consideradas como semaforontes de algún taxón. Es decir: como individuos que, en alguna fase de su ontogenia, pueden exhibir los estados de caracteres que consideramos como propios del linaje al cual los adscribimos.

Esto último puede resultar una exigencia gratuita; pero es preciso introducirla para así poder distinguir el concepto evolutivo de *linaje* del concepto de *linaje* con el que suele operarse en Biología del Desarrollo. Allí, en ese otro capítulo de las ciencias de la vida, que estudia la ontogenia y no la filogenia, la idea de *linaje* también tiene un lugar plenamente legítimo. Dado que todas las células de un

organismo pluricelular derivan de una única primera célula, el proceso de desarrollo de un ser vivo individual, puede ser representado como un árbol cuyas ramas se van bifurcando, conforme se diferencian y especializan los diferentes tipos de células que están llamados a formar los distintos tipos de tejidos y órganos de dicho individuo. Así, de la misma forma en que se habla de un árbol filogenético en el cual todas las especies, extantes y extintas, son representadas como divergencias a partir de un único ancestro común; también podríamos hablar de un árbol ontogenético en el cual los diferentes tipos de células de cualquier organismo son representadas como divergencias a partir de ese ancestro común a todas ellas al que se denomina 'cigoto'.

Es más: esas divergencias entre linajes de células pueden discutirse de manera análoga a cómo se representan las divergencias filogenéticas. Del mismo en que puede discutirse si, filogenéticamente hablando, los cocodrilos son más próximos a las aves o a los lagartos; también puede discutirse si, ontogenéticamente hablando, las células adiposas son más próximas, a las células epiteliales o a las nerviosas. Y, en ambos casos, las hipótesis alternativas que se formulen podrán ser representadas como 'cladogramas': como árboles, o grafos, de divergencias sucesivas en el cual cada punto de bifurcación es considerado como el ancestro común de los linajes de ahí derivados. Pero, sin menoscabar esas analogías, también es menester apuntar una diferencia radical entre ambos tipos de linajes: nadie reconocería a los linajes de células, que se van diversificando en la ontogenia de un organismo multicelular, cómo si ellos fuesen taxones merecedores de un lugar propio en el *árbol de la vida*.

La relación que Bucéfalo guarda con sus células epiteliales, no tiene nada que ver con la relación que él guarda con su especie; ni tampoco con la relación que esa especie guarda con el género al que la adscribimos. Las células de un caballo no son sub-linajes suyos. Esto es así porque los linajes de células de los organismos pluricelulares no son demes; y, menos todavía, gavillas de demes: las células de los componen no pueden tener más éxito reproductivo que los organismos que ellas integran. Algunas de las células epiteliales de un caballo, podrán ser más prolíficas que otras de sus semejantes; pero eso no los brindará mayor descendencia en la próxima generación de caballos. Cuando hablamos de organismos multicelulares, los individuos darwinianos más simples a ser considerados, son esos mismos organismos, y no sus células: es por eso que ellas no pueden ser consideradas como ejemplares o semaforontes de taxones. Como sí pueden ser así considerados, por supuesto, los individuos de especies unicelulares.

Pero, además de esos diferentes usos biológicos, el filogenético y el ontogenético, la noción de 'linaje', no ha dejado de tener usos en las Ciencias Humanas y Sociales. Ya en 1853, seis años antes de la publicación de *Sobre el origen de las especies*, el lingüista alemán August Schleicher había propuesto una clasificación genealógica de las lenguas indoeuropeas: una clasificación en la que se distinguían diferentes linajes y sub-linajes lingüísticos cuyo ancestro primitivo común era, justamente, el indoeuropeo; y, en su libro, Darwin supo subrayar la analogía que podía existir entre esa clasificación lingüística y la clasificación genealógica que él proponía para las especies biológicas. Una analogía que el

propio Schleicher tampoco se privó de reivindicar; y que también fue refrendada e invocada por naturalistas como Charles Lyell, Ernst Haeckel y Florentino Ameghino.

Por otra parte, en la historia de los artefactos y de los diseños técnicos también suele hablarse de linajes. Son muy conocidos, en este sentido, los linajes de yelmos y de espadas; pero también pueden trazarse linajes de artefactos menos afines a la temática de la heráldica: los diseños de monedas, y de diferentes herramientas como hachas y martillos, suelen ser ordenados y clasificados como linajes que, en virtud de exigencias de naturaleza muy variada, van cambiando y divergiendo a partir de diseños más básicos y primitivos. Como ocurre, por otra parte, con la evolución de los ornamentos y de los estilos de muebles: estos procesos tampoco parecen refractarios a una representación genealógica; y sería muy arduo discutir hasta qué punto dichas representaciones genealógicas aluden, con precisión, a un proceso real, o si ellas sólo son artificios expositivos, cuya adopción nos obliga a forzar los hechos para que ellos quepan en un esquema forjado en otro contexto demasiado diferente.

Pero, aun así, se puede decir algo sobre la principal condición que debe cumplirse para poder usar legítimamente la noción de *linaje* en general, tanto en Biología Evolutiva y en Biología del Desarrollo, como en las Ciencias Sociales y Humanas. Cabe decir, en este sentido, que para que un conjunto de entidades configure un linaje, es necesario que las series de descendencia que ahí sean delineadas, sean, establecidas en virtud de caracteres cuya presencia en las formas derivadas pueda explicarse por la propia dinámica, deriva, operación, o

desarrollo efectivo, de las formas primitivas. Esto se cumple, ciertamente, en el caso de esos los linajes de los que hablan la Biología Evolutiva y la Biología del Desarrollo. Pero, creo que esa condición también se cumple en el caso de la evolución de las lenguas, de mitos, de instituciones y de artefactos. Que en estos últimos casos puedan ocurrir confluencias e hibridaciones no presentan demasiados problemas. Al fin y al cabo, estos fenómenos son la regla entre los sub-linajes integrados al interior de una misma especie; y también suelen ocurrir entre linajes de diferentes especies. Se sabe, incluso, que hay especiación por hibridación.

## **BIBLIOGRAFÍA SUGERIDA**

CAPONI, Gustavo. (2012). Linajes y sistemas: dos tipos de individuos biológicos. *Scientiae Studia* 10(2): 243-268.

CAPONI, Gustavo (2016). Lineages and systems: a conceptual discontinuity in biological hierarchies. *In* ELDREDGE, Niles; PIEVANI, Telmo; SERRELLI, Emanuele; TĚMKIN, Ilya (eds.): *Evolutionary Theory: a hierarchical perspective*. Chicago: Chicago University Press, pp.47-62.

WILEY, Edward & LIEBERMAN, Bruce. (2011). *Phylogenetics: theory and practice of Phylogenetics Systematics*. Hoboken: Wiley-Blackwell.

## Mecanismo

Siobhan Guerrero Mc Manus

Los primeros tres lustros del siglo XXI han visto el surgimiento y consolidación de la noción de mecanismo como tópico de indagación conceptual tanto en la filosofía de la ciencia como en la filosofía de la biología y, algo más recientemente, en la filosofía de las ciencias sociales y la sociología analítica. Es claro, sin embargo, que los orígenes del término se remontan al pensamiento cartesiano y su largo impacto en la modernidad; impacto que dio lugar, por ejemplo, a concepciones mecanicistas en torno a la vida que incluso en un momento dado trataron de acomodar la aparente inexplicabilidad mecánica de lo vivo –a través de la noción de *teleomecanismo*– a la que Kant hiciese referencia en *La Crítica del Juicio*. La noción de mecanismo tiene también una historia anterior a este moderno desarrollo tanto en ciencias sociales –con autores como Durkheim– como en ciencias naturales como la biología en las cuales las aproximaciones moleculares han empleado desde hace ya tiempo a dicho término.

Sin embargo, hoy se habla de la filosofía del *nuevo mecanismo* para hacer explícito que, si bien se reconoce esta larga y profusa historia, los abordajes teóricos actuales tienen su punto de origen en los trabajos seminales de los filósofos Peter Machamer, Lindley Darden y Carl Craver –comúnmente denominados MDC–, por un lado, y Stuart Glennan, por otro. Tanto en un caso como en otro, los intereses de estos filósofos se concentraban en temas clásicos de la filosofía analítica y de la filosofía de la ciencia.

## 1. Tópicos centrales de la filosofía del Nuevo Mecanismo:

Habría que comenzar esta sección explicitando que, primero, los filósofos del nuevo mecanismo buscaban articular una noción de *explicación científica* que fuese mejor que el modelo Nomológico Deductivo defendido por el Positivismo Lógico en términos de estándares clásicos como, por ejemplo, por qué las causas explican a los efectos y no al contrario o por qué algo irrelevante no debe contar como un factor explicativo. Además, su intención era elaborar un modelo de explicación que, dentro de una filosofía de la ciencia naturalizada, fuera sensible a las prácticas teóricas y experimentales de los científicos y, en ese sentido, recuperase sus modos de abordar y entender los fenómenos por medio de diagramas, intervenciones y experimentos que no son traducidos en esquemas argumentativos deductivos con premisas y conclusiones.

Segundo, sobre todo gracias a los trabajos de Carl Craver y Lindley Darden, el interés de los filósofos que trabajan el así llamado nuevo mecanismo incluye también el comprender los procesos *heurísticos* que guían la investigación científica en áreas como la genética, la biología molecular, las neurociencias y, en general, ciencias que podríamos describir como *composicionales* en el sentido del filósofo Rasmus Winther, es decir, ciencias en las cuales los patrones explicativos atienden a las relaciones de composicionalidad entre un todo y sus partes. Así, estos filósofos han descrito estrategias en las cuales la relación parte-todo es central para comprender las conductas globales de un sistema y cómo éstas pueden ser abordadas al ir *localizando* partes que llevan a cabo funciones concretas que permiten de este modo ir *descomponiendo* la conducta global de un

sistema en los aportes específicos de sus componentes. Esta estrategia de corte funcional y modularista no es importante, afirman, únicamente porque permita caracterizar un patrón de explicación composicional sino porque permite entender la heurística misma a través de la cual podemos ir delimitando la funcionalidad de un mecanismo al atender de manera separada a las conductas o dinámicas de sus componentes.

Asimismo, tercero, los defensores del nuevo mecanismo argumentan que esta novedosa forma de concebir la explicación científica permite tanto una nueva comprensión de la noción de *niveles de organización* como de la idea misma de cómo *integrar* diversos campos del conocimiento delimitados precisamente en términos de los niveles de organización que abordan. Sobre lo primero sostienen que es importante distinguir entre las relaciones *causales*, por un lado, y las relaciones *constitucionales*, por otro; las primeras son asimétricas –y diacrónicas– ya que podemos modificar los estadios finales de una cadena causal (los efectos) al intervenir a los estadios iniciales (las causas) pero esto no es posible en el escenario opuesto, es decir, cuando se intervienen únicamente los estadios finales. Por el contrario, las relaciones constitucionales son simétricas –y sincrónicas– ya que podemos afectar al todo al intervenir las partes pero de igual manera podemos afectar a las partes al intervenir al todo. Esta aproximación, heredera de las epistemologías intervencionistas de von Wright y Woodward, postula así un *principio de mutua manipulabilidad* que sólo se satisface en las relaciones constitucionales, es decir, entre un todo y sus partes. Tal requisito epistémico permite de este modo distinguir entre las meras relaciones causales,

características de un nivel de organización, de las genuinas relaciones constitucionales que se dan entre dos o más niveles de organización.

Esta distinción, hay que decirlo, es contextual ya que las relaciones entre un todo y sus partes no permiten extrapolar más allá de cómo se ha estructurado un sistema concreto y de allí que, a diferencia de concepciones más clásicas, no pueda saberse a priori el nivel al que pertenece una entidad dada al conocer únicamente su escala (atómica, molecular, macromolecular, subcelular, celular, etc.) ya que hará faltar saber cómo interactúa con el resto de los elementos que integran una cadena causal y/o un sistema.

Sea como fuera, el principio de mutua manipulabilidad, su epistemología intervencionista asociada y la idea misma de relaciones constitucionales implican que es posible dar cuenta de cómo integrar diversos campos del conocimiento por medio de recuentos alternativos a la concepción positivista clásica de corte reduccionista y logicista, esto es, en la cual la ciencia se piensa como constructora de teorías en tanto sistemas de proposiciones que luego habrán de conectarse –y derivarse– de las proposiciones más fundamentales de la física. Pero, así también, hay aquí una alternativa a recuentos *unificacionistas* como los elaborados por filósofos como Michael Friedman o Philip Kitcher y en los cuales la integración se da no en términos de relaciones causales/composicionales sino en términos de patrones de explicación que comparten vocabulario y estructura lógica y que pueden desplegarse en ámbitos varios, por ejemplo, la genética, la biogeografía, la evolución cultural, etc.

Por último, cuarto, los filósofos que trabajan este nuevo enfoque tienen también un marcado interés por la metafísica de la causalidad. Qué quiere decir exactamente el hablar de causas y en qué consiste esta relación, son ejemplos de tópicos discutidos por estos filósofos. Estas preguntas han sido abordadas sobre todo por Peter Machamer y Stuart Glennan así como por muchas otras voces que han participado de forma algo más reciente en esta discusión. Sea como fuere, pese a sus diferencias, tanto Machamer como Glennan han proporcionado recuentos que comparten un rechazo a una visión legaliforme de la causalidad.

Para Machamer, hablar de causas es hablar de las *actividades* que un conjunto de *entidades* (o partes) llevan a cabo para dar lugar a una conducta global de un sistema; dichas actividades, irreducibles a las meras disposiciones de dichas partes, requieren atender tanto a la estructura global del sistema –su *organización*– como a la forma particular en la cual un sistema produce cierta conducta al, por ejemplo, oxidar o reducir a otras moléculas. Finalmente, para Machamer la causalidad se expresa por medio de *verbos actanciales*, es decir, usados para describir acciones.

Por el contrario, Glennan considera que los mecanismos sirven para dar cuenta de las relaciones de causalidad en todos los niveles de organización salvo los de la física más fundamental. Su virtud, señala este filósofo, es que nos permiten entender cómo están organizadas las partes de un todo y cómo se ejercen diversas interacciones con variados grados de *invarianza* que pueden incluir desde las leyes más estrictas, pasando por leyes probabilísticas hasta finalizar con interacciones frágiles que no habrán de repetirse nunca.

## 2. El Nuevo Mecanismo y su alcance:

Ahora bien, dado que el modelo de explicación asociado al nuevo mecanismo parece estar dirigido a aquellas disciplinas donde la explicación por articulación de partes resulta fundamental es que cabe entonces preguntarnos acerca de su alcance. Esto es, qué aplicabilidad tiene el mecanismo como modelo explicativo en ciencias formales en las cuales los modelos matemáticos resultan centrales. O, que aplicabilidad tiene el nuevo mecanismo en ciencias como la historia o algunas aproximaciones de corte hermenéutico presentes en ciencias sociales en las cuales pareciera que la explicación narrativa resulta mucho más importante. Incluso en áreas como la biología, que llegan a emplear modelos matemáticos o narrativas, no queda del todo claro qué áreas pueden considerarse propicias para el empleo del concepto de mecanismo como un tipo de explicación científica.

Una crítica que se realizó a la filosofía del nuevo mecanismo siguiendo las preguntas ya mencionadas fue la que llevaron a cabo los filósofos Robert Skipper Jr. y Roberta Millstein. En este caso concreto la crítica que estos filósofos realizaron se concentró en si la *selección natural*, típicamente descrita como un *mecanismo evolutivo*, era de hecho descriptible en los términos que el nuevo mecanismo demanda. Su respuesta fue de índole negativo pues señalaron que la estructura de las poblaciones, tanto en tiempo como en espacio, no exhibe los altos grados de organización que tienen los mecanismos moleculares, ejemplos por antonomasia del nuevo mecanismo. Tampoco es el caso de que la noción de función del nuevo mecanismo, heredera del trabajo de Robert Cummins, por un lado, y de las nociones de localización y descomposición que aquí ya hemos

mencionado y que fueron originalmente propuestas por William Wimsatt pueda aplicarse trivialmente para describir a la selección natural.

Críticas posteriores al nuevo mecanismo se han concentrado en la distinción radical que subyace al principio de mutua manipulabilidad y la oposición entre relaciones causales y constitucionales. Se ha hecho ver, por ejemplo, que la temporalidad de algunos mecanismos propios de la biología del desarrollo hace inaplicable el principio de mutua manipulabilidad precisamente porque la ontogenia de un organismo implica la génesis de los niveles de organización mismos a través de procesos causales y, por ende, la imposibilidad de una distinción tajante entre unos y otros.

### **3. El Nuevo Mecanismo en Historia, Evolución Humana y Ciencias Sociales:**

En clara respuesta a las críticas mencionadas en la sección anterior, el filósofo Brett Calcott llamó la atención sobre un tipo particular de explicación presente tanto en la biología del desarrollo, la biología evolutiva y la biología evolutiva del desarrollo como en la evolución cultural, en especial la evolución de artefactos. A este patrón explicativo lo denominó *explicación por medio de linajes*.

Básicamente, lo que Calcott hizo notar es que tanto en ciencias hermenéutico-narrativas (p. ej. la historia) como en ciencias sociales (p. ej. la arqueología) es posible encontrar explicaciones que rastrean los cambios temporales en series de artefactos, dispositivos, tecnologías, técnicas o, incluso, módulos anatómicos o funcionales de un todo, sea éste biológico o sociológico.

Este análisis temporal permite explicar en términos funcionales –vía la localización y la descomposición– cómo es que la organización de un artefacto o módulo en un momento dado le permite desempeñar cierta función y le constriñe, asimismo, en sus posibilidades de cambio.

Atender a cómo se dan estas series de artefactos o módulos, con sus respectivos constreñimientos funcionales, permite conjugar el poder analítico de los mecanismos con temporalidades complejas como las que encontramos en ciencias históricas. Un buen ejemplo de esto lo proporciona el filósofo Kim Sterelny al aplicar dicho modelo a la evolución de las tecnologías líticas del olduvayense al achelense.

Finalmente, los filósofos Peter Hedström y Petri Ylikoski han buscado ampliar el alcance del nuevo mecanismo al retomarlo al interior de las ciencias sociales dentro de la así llamada sociología analítica. Para ello han retomado la noción Mertoniana de Teorías de Rango Medio y la han complementado con Teorías sobre la Acción para describir escenarios en los cuales una comprensión composicional de un cuerpo social permite entender la racionalidad subyacente a las acciones de un sujeto allí situado.

### **Bibliografía recomendada:**

- Craver, C. F. (2007). *Explaining the brain: Mechanisms and the mosaic unity of neuroscience*. Oxford: Oxford University Press.
- Calcott, B. (2008). Lineage explanations: explaining how biological

mechanisms change. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 60(1), 51-78.

- Hedström, P., & Ylikoski, P. (2010). Causal mechanisms in the social sciences. *Annual review of sociology*, 36.

*Microevolución y macroevolución*

Luis E. Eguiarte<sup>1</sup>, Luis Felipe Eguiarte Souza<sup>2</sup> Valeria Souza<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior s/n anexo al Jardín Botánico, Ciudad Universitaria, 04510, Ciudad de México, México, souza@unam.mx; fruns@unam.mx.

<sup>2</sup> Program in the History of Science and Technology, University of Minnesota, 154 Shepherd Labs, 100 Union St SE, Minneapolis, MN 55455, EUA, eguia003@umn.edu

Microevolución y macroevolución son términos que se refieren a como opera la evolución en relación a las jerarquías o niveles de organización en las que se puede estudiar la evolución biológica.

En términos muy generales, las jerarquías o niveles a las que se estudia la evolución pueden ser, de lo más simple a lo más complejo: Genes, Células, Individuos, Poblaciones, Especies, Géneros, Familias, Ordenes, Clases, Phyla, Reinos.

Los genes, el material genético, se encuentran en las células, que a su vez forman a los individuos. Los individuos de una especie, en un lugar y un tiempo son las poblaciones. El conjunto de todas las poblaciones entre las que sus individuos pueden intercambiar genes (o sea, que pueden cruzarse entre si y dejar descendencia fértil) conforman una Especie. Las Especies cercanas se organizan jerárquicamente en Géneros, luego los Géneros se agrupan en Familias, Ordenes, Clases, Phyla y así hasta llegar a la jerarquía más amplia, los Reinos.

Por ejemplo, en el caso de una especie, como los lobos, *Canis lupus*, los genes codifican a un individuo dado, los individuos en una localidad son una población, todas las poblaciones de lobos forman a la especie *Canis lupus*, que es parte del Género *Canis* (junto con perros y coyotes), que a su vez son la Familia Canidae, del Orden Carnivora, de la Clase Mammalia, del Phylum Chordata, del Reino Animalia.

La microevolución estudia a los procesos evolutivos que cambian los niveles de menor complejidad: genes, individuos, poblaciones y especies, y su escala temporal de cambio usualmente se considera que es ecológica, a lo más de miles de años. La macroevolución, en cambio, trata de procesos por encima del nivel de especies, y su escala temporal es más bien geológica, usualmente involucrando decenas de miles de años o aún millones. El proceso de formación de especies, la **especiación**, a veces se considera parte de la macroevolución; aunque es nuestra opinión que representa un punto intermedio de unión entre la micro y la macroevolución, ya que como veremos es la consecuencia de los

procesos microevolutivos, y a su vez es la que determina en buena parte los patrones macroevolutivos, junto con la extinción.

La microevolución es un sinónimo de genética de poblaciones, y en ella se analizan los cambios en las frecuencias de los genes en las poblaciones y especies, tal como Theodosius Dobzhansky en 1937 definió a la evolución simplemente como “el cambio en la composición genética de las poblaciones”; en esta visión reduccionista del proceso evolutivo, donde todos los otros cambios biológicos son consecuencia del cambio en esta composición genética, en otras palabras, del cambio de la frecuencia de los genes (alelos) en una población. Los alelos son las formas alternativas de un gen, por ejemplo, en los grupos sanguíneos humanos, tenemos tres alelos, el alelo A, el B y el O, según cuales tengas, presentas un tipo de sangre u otro.

Dentro de los mecanismos que cambian la composición genética de las poblaciones, — o como generalmente se dice en genética de poblaciones, “las frecuencias alélicas”— en primer lugar podemos mencionar a la selección natural, que cambia la frecuencia a ciertos alelos. Las proporciones de cada uno de los alelos constituyen las frecuencias alélicas. La selección natural, al eliminar ciertos alelos, conduce a las poblaciones a la adaptación.

Otro mecanismo que cambia las frecuencias alélicas es la deriva génica, que produce cambios de manera aleatoria, debido a que las poblaciones son finitas y hay errores de muestreo de una generación a la siguiente (al azar, unos alelos dejan más copias que otros). También está la mutación, que cambia los

genes, transformando un alelo en nuevos alelos, y es la fuente de toda la variación genética; y el flujo génico, que introduce variación genética proveniente de otras poblaciones y es el mecanismo que mantiene cohesivas —unidas— a las especies. Si no existe flujo génico entre ciertas poblaciones, estas van divergiendo, haciendo diferentes sus frecuencias alélicas, y pueden llegar a formar nuevas unidades evolutivas, o sea, nuevas especies. Estos mecanismos microevolutivos hacen que las poblaciones se adapten a sus condiciones locales, y si hay poco flujo génico, que se vayan diferenciando genéticamente tanto por adaptación local como por deriva génica, y en menor escala, por mutación.

Como ya mencionamos, los cambios a nivel población, tanto de los genes, como de la ecología, la forma, la fisiología de los organismos y su adaptación son los que estudia la microevolución. Así, muchos de los estudios modernos de genética evolutiva y ecología evolutiva se enmarcan en la microevolución.

Un ejemplo clásico del estudio de microevolución es el experimento a largo plazo de Richard Lenski con *Escherichia coli*, donde se comenzó con una sola bacteria, sin variación genética; de esta clona se separaron 12 réplicas, cada una se puso a crecer en frasco con un medio pobre en nutrientes por 24 horas y de ahí fueron las bacterias sembradas a un frasco nuevo... así por 30 años. Este ambiente pobre en nutrientes constituía un nuevo reto evolutivo que obligó a las bacterias a adaptarse de manera paralela en cada población. Debido a que se tiene “un registro geológico” en el congelador de cada 500 generaciones, se ha podido analizar con extremo cuidado como ha operado la selección natural por más de 69 mil generaciones. Así, por ejemplo, se sabe de manera precisa la serie

de mutaciones que han llegado a la evolución (en solo uno de los 12 linajes), de una cepa que puede utilizar una fuente de carbono, el citrato, que por definición no puede emplear *E. coli* bajo condiciones aerobias, y así se podría decir que se vio experimentalmente como surgió una “nueva especie”.

Otros estudios clásicos microevolutivos son los de las polillas *Biston betularia* claras y oscuras en Inglaterra de Bernard Kettlewell en relación a la contaminación del aire debido a la revolución industrial (la frecuencia del alelo que determina que las polillas sean negras aumentó al incrementarse el número de árboles cubiertos por hollín, y posteriormente disminuyó su frecuencia al mejorar la calidad del aire). Otro ejemplos son los detallados trabajos en los pinzones de Darwin en las Islas Galápagos de Andrew Lack y posteriormente de los esposos Peter y Rosemary Grant con varias especies de pinzones, documentando como diverge por selección natural la morfología en relación a los cambios ambientales, y procesos que conducen a la formación de especies.

Así, al divergir las poblaciones, se pueden originar nuevas especies por los mecanismos microevolutivos. Este es el proceso de especiación. Para que se formen nuevas especies, se debe de separar las “pozas génicas” (todo el conjunto de genes y alelos) de dos grupos de poblaciones, en otras palabras, no debe haber flujo génico, y así evolucionaran en el futuro de forma independiente. Esto nos lleva al concepto biológico de especie de Dobzhansky y Ernst Mayr: una especie es el conjunto de individuos entre los cuales se puede producir progenie fértil, ya sea en la práctica o potencialmente. Dos especies diferentes no comparten genes, ya que no pueden cruzarse entre ellas. Esta definición, aunque

útil conceptualmente, experimentalmente es complicada, ya que se presentan muchas excepciones, especialmente en plantas, y no se puede usar en bacterias (estas usualmente no tienen mecanismos de sexualidad).

La evolución por arriba del nivel de especie es lo que estudia la macroevolución. Como mencionamos arriba, el proceso de formación de especies, la especiación, a veces se considera parte de la macroevolución y otras veces se considera un proceso intermedio entre la micro y la macroevolución.

Una discusión importante que continúa hasta este momento es si todos los procesos y patrones macroevolutivos se pueden explicar por microevolución; en otras palabras, si es que se pueden deber a mecanismos a nivel población que afecten a las especies, y si estos mecanismos generan automáticamente los patrones que vemos y estudiamos en la macroevolución. O alternativamente, si es que realmente hay nuevas reglas o principios emergentes en la macroevolución que no son sólo la extrapolación de los mismos mecanismos que operan dentro de la microevolución. Actualmente, muchos biólogos (pero no todos) consideran que toda la evolución se debe a procesos poblacionales, y los patrones macroevolutivos se detectan sólo después de que ha operado la microevolución por mucho tiempo. Así, consideramos que la macroevolución es útil al estudiar estos patrones, pero que no hay nuevos principios involucrados, es sólo la escala temporal y de organización que cambia, pero lo tanto los mecanismos son los mismos en micro y macroevolución. Pero existe posibles procesos, como la propuesta de selección a nivel de especie que detallamos abajo, que podrían ser únicos para la macroevolución.

La macroevolución estudia los grandes patrones de la diversidad biológica de la Tierra: las tasas a las que se producen y extinguen las especies, los linajes que tienen poca o muchas especies, o las tasas de cambio morfológico de los linajes. Un tema que ha recibido mucha atención recientemente, es el de las radiaciones evolutivas: grupos biológicos en los que repentinamente hay una gran incremento en el número de especies, incremento acompañando muchas veces por cambios morfológicos o fisiológicos de las especies. Un buen ejemplo es la famosa radiación de los pinzones de Darwin en las Galápagos que mencionamos arriba, o la gran diversidad de agaves y cactus columnares que tenemos en México, que se originaron de manera relativamente rápida hace unos 6 millones de años.

La cantidad de especies que hay en un momento es el balance entre las especies que se forman (la especiación) y las que se extinguen, o sea las que desaparecen completamente. Las causas de la extinción son varias y complejas, e implican diferentes procesos ecológicos (como cambio climático y ambiental, desastres naturales), demográficos y genéticos.

Un grupo por arriba de la jerarquía de especies (Género en adelante) puede tener muchas especies si presenta tasas de especiación más altas, o tasas de extinción más bajas que otros grupos del mismo nivel jerárquico (i.e., Géneros, Familias, etc.), o aunque ambas tasas sean parecidas a las de otros grupos, puede tener más especies si es más viejo: si se originó antes, ha acumulado más especie que un grupo más joven. Otro tema relacionado es la comparación del tiempo promedio que le toma a un grupo en formar nuevas especies.

Uno de los puntos más controversiales en la macroevolución ha sido la discusión de que si el cambio evolutivo es gradual, como predicen las ideas Darwinianas clásicas, o es por cambios abruptos, es decir, por brincos. Esta última es la idea del *punctuated equilibrium* propuesta por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould en 1972. Ellos observaron que el registro fósil usualmente muestra que los fósiles de una especie dada no muestran cambios por mucho tiempo, pero, de manera repentina cambian drásticamente en su morfología. Esto se ve en el registro fósil como un cambio abrupto, casi instantáneo. Ellos proponen que estos cambios se deben a re-arreglos genéticos y modificaciones en el desarrollo embrionario asociados a eventos de especiación, donde no sólo se forman pozas genéticas separadas, sino que también cambia el nicho ecológico y la morfología de los organismos por selección natural intensa, deriva génica y por cambios en la arquitectura genética de la nueva especie. La controversia sobre la importancia del *punctuated equilibrium* continua actualmente, aunque la mayoría de los biólogos considera que los cambios son relativamente graduales y que sólo se ven drásticos debido a que el registro fósil es incompleto y a que puede pasar mucho tiempo (muchas generaciones) aunque el cambio se vea muy drástico en el registro fósil.

Otra discusión en macroevolución se refiere a las llamadas “tendencias evolutivas”, grupos en los que a lo largo de mucho tiempo progresivamente va cambiando una característica, como su tamaño. Estas tendencias evolutivas se pueden explicar por selección natural directamente a nivel población (en cada población se irían seleccionando poco a poco los individuos más grandes), pero

Gould y otras personas han propuesto que estas tendencias pueden deberse a selección a nivel de especie: que puede haber linajes (especies) más exitosos — más grandes en el ejemplo —que desplazan a otras, ya sea porque se extinguen menos o porque dejan más especies (descendientes), y se van alcanzando así esta tendencias.

Las tasas de evolución morfológica y ecológica se pueden medir y estudiar, aunque a veces no se tienen buenos datos de los fósiles. También se pueden medir las tasas de evolución molecular en los organismos vivos actualmente, que pese a la predicción de Motoo Kimura y las ideas del reloj molecular, pueden ser muy heterogéneas entre linajes.

Otros patrones que se han estudiado dentro de la macroevolución son los grandes eventos de extinción masiva (las cinco grandes extinciones, como la extinción a finales del Cretácico de los dinosaurios, amonitas, etc.) o como algunos grupos de organismos que dominaron la Tierra se han extinto, como los dinosaurios, permitiendo la radiación adaptativa de otros grupos, como los mamíferos. O como ha ido incrementando, de forma casi gradual, la diversidad en la Tierra, pero no en todos los grupos de organismos. En macroevolución también se han estudiado las grandes transiciones de la vida, como el origen de la células eucariotas (con núcleo), el origen y evolución de la complejidad, el origen de multicelularidad, o la gran explosión (surgimiento de muchos grupos de organismos) en el Cámbrico y en otros periodos geológicos, transiciones que podrían o no ser resultado del *punctuated equilibrium* u otros procesos macroevolutivos, o solo resultado de microevolución actuando por mucho tiempo.

Historia de los conceptos.

La idea de que la evolución se puede dividir entre micro y macroevolución se debe al genetista y naturalista soviético Yuri Filipchenko (1882 - 1930) que fue el mentor de Theodosius Dobzhansky. Filipchenko propuso los términos en su obra de 1927 *Variabilität und Variation*, en alemán. Dobzhansky (1937) retomó estos términos en su libro clásico para historia de la biología, *Genetics and the Origin of Species* donde describió detalladamente los principios básicos de la microevolución, o sea de la genética de poblaciones, y desarrolló las ideas fundamentales para entender el proceso de la especiación, definiendo el concepto biológico de especie. Apoya estos conceptos con numerosos datos de historia natural, así como ejemplos experimentales, principalmente derivados de su trabajo con las moscas de la fruta, *Drosophila*.

La teoría de la genética de poblaciones había sido propuesta antes de manera independiente, al buscar sintetizar las ideas de Charles Darwin y Alfred R. Wallace sobre la selección natural como fuerza principal en la evolución, con la nueva genética mendeliana. Esa teoría fue propuesta por tres investigadores: Ronald A. Fisher (1890-1962), principalmente en su libro *The Genetical Theory of Natural Selection*, de 1930; Sewall Wright (1889-1988), inicialmente en sus extensos artículos *Evolution in mendelian populations. Genetics* 16 (2) : 1931: 97-159 y *The roles of mutation, inbreeding, crosbreeding, and selection in evolution. Proceeding of the Sixth International Congress of Genetics* 1 (1932): 356-366, donde describió como las fuerzas evolutivas interactúan para alcanzar mejores adaptaciones en una metáfora muy influyente, llamada el *shifting balance* y John

Burton Sanderson Haldane (1892-1964), en particular en su libro de 1932, *The causes of evolution*.

Las ideas fundamentales del proceso de especiación vienen de las obras de Dobzansky, mencionada arriba y sus subsecuentes ediciones, y en las obras de Ernst Mayr, un ornitólogo alemán que trabajó casi toda su vida en Estados Unidos que mencionamos antes sobre el concepto biológico de especie, principalmente en su libro de 1942, *Systematics and the origin of species*.

Las ideas modernas sobre macroevolución fueron inicialmente expuestas por otro de los fundadores de la biología evolutiva moderna, George Gaylord Simpson (1902-1984), inicialmente de su libro *Tempo and Mode in Evolution* (1944), donde

adaptó la metáfora de *shifting balance* de Wright (1932), con un componente temporal para pensar en la evolución a una escala de tiempo muy larga, donde se pueden analizar tasas de evolución en diferentes caracteres y detectar linajes que producen más o menos especies y que pueden producir las tendencias evolutivas, y en general la macroevolución. En 1953 publicó una segunda versión de libro con otro título, *The Major Features of Evolution*, dándole más énfasis a la selección dentro de las especies. Dolph Schluter en el 2000 le dedicó un libro al tema de las radiaciones adaptativas que ha sido muy influyente.

Las ideas del *punctuated equilibrium* fueron propuestas por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould en 1972 y 1977. Mientras que la idea de estudiar a la evolución con relojes moleculares fueron propuestos inicialmente por E.

Zuckerkandl E y L. Pauling en 1962,y 1965 y retomadas por la teoría neutra de evolución por Kimura en 1969 y 1971. Para una revisión reciente de tasas de evolución molecular, ver Gaut et al. 2011 (*Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 245-266.).

## **Bibliografía**

Dobzhansky, T. (1937). Genetics and the Origin of Species (Vol. 11). Columbia university press.

Gould, Niles Eldredge-Stephen Jay. (1972) Punctuated Equilibria: An Alternative To Phyletic Gradualism. Pages 82-115 in Models in paleobiology (T. J. M. Schopf, ed.). Freeman, Cooper and Co., San Francisco.

Simpson, G. G. (1944). Tempo and mode in evolution (No. 15). Columbia University Press.

## *Mutación*

### 1. Historia del concepto

El concepto de mutación relevante para esta entrada surge históricamente con el desarrollo de la citología y de la genética. Simplificando una historia compleja (véase Carlson, 2011), para que surja la noción contemporánea de mutación se necesitaron tres desarrollos conceptuales previos: la adopción de una postura evolucionista, la distinción entre genotipo y fenotipo y el descubrimiento de la base material del genotipo.

#### 1.1 Transmutación

En la biología anterior al siglo XIX, las especies biológicas se pensaban análogamente a los elementos químicos, es decir, como clásicos casos de clases naturales caracterizables en términos de esencias intrínsecas. El desarrollo de la química llevó finalmente al descubrimiento de que los elementos químicos pueden cambiar naturaleza y transformarse en otros a través de procesos naturales, es decir, “transmutar”. Análogamente, en biología se abandonó el fijismo, abrazando el concepto de transmutación de especies, es decir, de evolución. A la pregunta de

cómo una especie se transforma en otra - a la pregunta sobre el origen de las especies - se supone que respondió Darwin.

## 1.2 Genotipo y fenotipo

Pero la respuesta de Darwin era incompleta, dado que no podía explicar el origen de las variaciones a través de las cuales la selección natural supuestamente creaba adaptaciones, complejidad biológica y diversidad. En efecto, ni Lamarck ni Darwin – considerados popularmente los padres fundadores de la biología evolutiva – tenían un concepto sofisticado de variación, dado que no discriminaban claramente entre cambios genotípicos y fenotípicos. La distinción entre dos entidades de variación (una teórica, el genotipo y la otra observacional, el fenotipo) necesaria para formular la definición contemporánea de mutación como cambio genotípico, fue propuesta oficialmente solo en 1909 por parte de Wilhelm Johanssen. Faltaba solo un ingrediente: el descubrimiento de la base material del genotipo, que requirió más tiempo.

## 1.3 Base material de la herencia genética

Que el genotipo y los genes que lo componen tengan un papel fundamental en el proceso de herencia se argumentó varias veces. Weismann (1893)

supuestamente demostró que los cambios fenotípicos no pueden afectar la naturaleza de las células germinales. Pero esta supuesta demostración de que la herencia de los caracteres adquiridos es un proceso biológico marginal (véase Jablonka y Lamb, 1995 por una evaluación crítica de esta hipótesis), y de que solo los cambios genotípicos en las células germinales pueden afectar el proceso evolutivo, no estaba acompañada por una identificación del material nuclear de las células que causa el proceso de herencia. El descubrimiento de Avery, MacLeod and McCarty, en 1944, de que el ADN es la molécula de la herencia y la propuesta de Crick y Watson, en 1953, de que el ADN tiene una específica estructura química colmaron estas deficiencias. A través de estos avances de biología molecular se comprendió que el gen es, materialmente, una secuencia de ADN del genotipo (i.e., genoma en términos contemporáneos). Por lo tanto, no fue hasta los años 50 del siglo pasado que el concepto contemporáneo de mutación como alteración permanente de la secuencia de ADN del genoma de un organismo pudo ser formulado con precisión. Esa definición implica que solo los cambios genéticos que afectan a las células germinales (en lugar que las somáticas) serían mutaciones o alteraciones “permanentes”, es decir, heredables por parte de las futuras generaciones.

## 2. Análisis epistemológico a la luz de los conocimientos contemporáneos sobre la mutación

Es importante subrayar que los revolucionarios avances en biología molecular sobre la base material de la herencia fueron logrados en décadas posteriores al desarrollo de la genética de poblaciones. Es quizás también por esta razón que el proceso de mutación fue concebido por parte de los padres fundadores de la genética de poblaciones como secundario respecto al proceso de selección natural.

## 2.1 La mutación como proceso evolutivo secundario en la Síntesis Moderna

En primer lugar, Fisher, Haldane y Wright modelaron la evolución en términos fundamentalmente amutacionales: en efecto, para que haya evolución, no se necesita la creación de nueva variación genética por mutación, porque es suficiente que ya exista abundante variación genética en la población (es decir, en el acervo génico) que pueda ser recombinada; la conclusión fue que la evolución es efectivamente un proceso de desplazamiento de frecuencias genéticas (McCandlish y Stoltzfus 2014). En segundo lugar, esta posición amutacional hizo con que la interpretación seleccionista del proceso evolutiva fuera institucionalizada: la selección natural empezó a ser vista como la única fuerza evolutiva que puede producir cambios direccionales y creativos. En efecto, la idea de selección natural como agente creativo es un producto de la interpretación del proceso evolutivo ofrecida por la Síntesis Moderna. De acuerdo con esta, la selección crea adaptaciones tomando como base el material bruto ya presente en el acervo génico de la especie:

“Natural selection directs evolution not by accepting or rejecting mutations as they occur, but by sorting new adaptive combinations out of a gene pool of variability which has been built up through the combined action of mutation, gene recombination, and selection over many generations” (Stebbins, 1966:31).

Se debe subrayar que el proceso mutacional no se podía conocer en sus detalles moleculares por las obvias razones de que en la década de los 1930 tampoco se sabía que el ADN era la base material de herencia genética. En cualquier caso, el énfasis sobre el papel evolutivo supremo de la selección natural reforzó la hipótesis de trabajo según la cual conocer los detalles moleculares del proceso de mutación es en efecto irrelevante para comprender el proceso evolutivo: dado que solo los fenotipos (y no los genes) son los objetos de selección, ¿por qué interesarse en la caja negra de la mutación (Mayr, 1989)? La estrategia epistemológica de tratar el proceso de mutación como caja negra y la simultánea estrategia teórica de privilegiar el papel causal de la selección natural en conjunto con la interpretación del proceso evolutivo en términos de desplazamiento de frecuencias genéticas fueron instrumentales para rechazar la interpretación mutacionista del mismo. Al mismo tiempo, los desarrollos experimentales y teóricos de la biología molecular y la emergente interpretación molecular del proceso evolutivo inevitablemente evidenciaron las limitaciones de estas estrategias.

## 2.2 Variedades de cambio genómicos

En primer lugar, los desarrollos de la biología molecular han indicado que los procesos mutacionales son muy variados. En efecto, la práctica de categorizar todos los cambios genómicos como ejemplos de mutación (que voy por simplicidad a preservar), aunque común (véase por ejemplo Lynch, 2007b), no da cuenta de la variedad de los cambios genómicos, de la complejidad de los mecanismos moleculares de producción de dichos cambios y, sobre todo, de sus posibles efectos evolutivos. Lo que sabemos hoy (véase Koonin, 2009 por una síntesis) – al abrir la caja negra del proceso mutacional – es que:

1. existe variedad en la naturaleza de las mutaciones: pequeños cambios en las secuencias de ADN, duplicación de genes, duplicación de enteras partes del genoma, duplicación de cromosomas etc. son todos cambios genómicos diferentes, generados por procesos mutacionales distintos;
2. estos procesos mutacionales distintos afectan el proceso evolutivo con frecuencias distintas: por ejemplo, las mutaciones puntuales (e.g., la sustitución de un nucleótido del ADN) son mucho más frecuentes que las duplicaciones de cromosomas (i.e., poliploidía);
3. procesos mutacionales distintos tienen efectos evolutivos distintos, que dependen de su frecuencia y del tamaño de las mutaciones generadas: por ejemplo, no es difícil pensar que una mutación puntual podría tener un menor efecto evolutivo que la poliploidía.

### 2.3 Mutación “aleatoria”, sesgada y dirigida

En segundo lugar, la supuesta falta de dirección del proceso de mutación (i.e., la hipótesis de que las mutaciones son “azarosas”) ha sido cuestionada al menos en dos aspectos: por una lado, se considera que los sesgos sistemáticos, en el proceso mutacional, podrían sesgar el proceso evolutivo en específicas direcciones, aunque no necesariamente adaptativas; por otro lado, algunos organismos parecen tener la capacidad (que se está empezando a comprender de manera sofisticada también a nivel molecular) de mutar para responder a los desafíos ambientales. En ambos casos, un proceso de mutación sesgado o dirigido potencialmente reduce el papel direccional privilegiado que tradicionalmente se le atribuía a la selección natural (Razeto-Barry & Vecchi 2017).

### 2.4 La mutación como proceso evolutivo central

Los nuevos desarrollos experimentales de la biología molecular, relativos, por un lado, a la variedad y complejidad de los procesos mutacionales y, por el otro, al sesgo y direccionalidad de los mismos, se ha acompañado por importantes desarrollos teóricos. La biología evolutiva teórica de marco molecular ha propuesto modelos alternativos al de desplazamiento de frecuencias genéticas (en primer lugar, el modelo de origen y fijación y los modelos neutrales) y ha cuestionado (por lo menos a nivel de evolución genómica) el papel fundamental de la selección

natural (Sarkar, 2014). En este nuevo contexto experimental y teórico, se comprende como la biología molecular contemporánea sustente un planteamiento parcialmente anti-adaptacionista que equilibra el papel causal de mutación, deriva génica y selección natural.

### 3. Como el concepto de mutación se ha usado y se debería usar en las ciencias humanas y sociales

Conocer este contexto teóricamente rico y complejo es necesario para evaluar como el concepto de mutación ha sido empleado en las ciencias humanas y sociales. En el resto de esta entrada voy a dar tres ejemplos de adopción del concepto.

#### 3.1 Usos analógicos

La adopción de la metáfora darwiniana para entender los fenómenos humanos, sociales y también la evolución de la ciencia es un ejemplo de uso analógico del concepto de mutación. Popper (1972) propuso la analogía entre su propuesta metodológica falsificacionista a través de conjeturas y refutaciones y el darwinismo. Lo mismo fue hecho por parte de Campbell (1974) y varios otros autores. La misma metáfora fue usada en varios estudios de evolución cultural. La idea de base es que el proceso de generación de variación cultural es análogo al proceso de mutación biológica, es decir, “ciego” o aleatorio en un sentido

especifico (i.e., no dirigido hacia la dirección de la adaptación). El proceso de retención de la variación generada es análogo al proceso de selección natural, es decir, se basa sobre la eficacia de las variantes culturales generadas. Se podría argumentar que, fundamentalmente, cada modelo de evolución cultural y científica propuesto a lo largo de los últimos 70 años ha tratado que defender o criticar con éxito relativos ambas analogías (Vecchi y Baravalle, 2015). El punto es que, a la luz de los avances experimentales y teóricos en biología descritos arriba, la defensa y crítica de ambas analogías deberían tomar en cuenta ese contexto epistemológico y teórico diferente, rico y complejo (Baravalle y Vecchi, 2016). Trabajo en este sentido claramente existe y los modelos de evolución cultural contemporáneo han tratado de emanciparse de la analogía neo-darwinista en muchos aspectos (Mesoudi, 2011).

### 3.2 Usos no analógicos

Un importante uso no analógico del concepto de mutación se relaciona a la caracterización del concepto de especie biológica. Históricamente se suponía que las especies biológicas se podían caracterizar a través de la identificación de características (genómicas o fenotípicas) únicas y universalmente compartidas. El argumento principal para rechazar esa posibilidad es “mutacional”: supongamos que una especie A se puede caracterizar al tiempo  $t_1$  a través de un conjunto de propiedades genómicas (a, b, c); supongamos que un organismo x hijo de padres miembros de A nace sin propiedad a porque su genoma muta en a'; generalmente,

los biólogos dirían que  $x$  permanece miembro de  $A$ : esto significa que pertenecer a una especie depende de propiedades relacionales y no intrínsecas. Este argumento relacionalista usa el concepto de mutación para evidenciar la falacia de la posición intrinsicalista. El mismo argumento se podría adoptar en el caso de cada especie y, por esta razón, es importante para la fundamentación biológica del concepto de naturaleza humana. Cada ciencia humana que postula a priori que los seres humanos poseen características genómicas y/o fenotípicas universalmente compartidas tienen que enfrentar esta argumentación mutacionista.

### 3.3 El desafío mutacionista a las ciencias humanas y sociales de marco adaptacionista

Otra suposición frecuente en la literatura de las ciencias humanas y sociales es que, si una característica genómica y/o fenotípica es común entre los humanos, entonces podría ser una adaptación. Por ejemplo, se podría suponer que generalmente los humanos racionales se comportan de manera fundamentalmente egoísta, o que únicamente tienen la capacidad cognitiva de aprender y usar un lenguaje. La suposición adaptacionista sería que el egoísmo racional y la competencia lingüística sean características fenotípicas de todos los humanos (o al menos de los humanos “normales”, para evadir el problema de la argumentación mutacionista ilustrada arriba) y que somos egoístas y lingüísticamente aptos por nuestra naturaleza biológica. En el contexto de la nueva interpretación molecular del proceso evolutivo ilustrada arriba, un sesgo

adaptacionista de este tipo sería muchas veces injustificado, dado que se deberían averiguar las causas de la fijación de fenotipos distintivos en una población de referencia (en este caso la entera población de humanos existente en el presente). En este sentido, cabe destacar que la evolución de nuestro linaje y de nuestra especie tiene al menos dos peculiaridades. En primer lugar, el bajísimo nivel de variación genómica entre los humanos se debe interpretar como evidencia de que la población humana ancestral era muy pequeña, y de que nuestra población efectiva permanece pequeña en comparación a nuestros más próximos ancestros; lo que implica que la deriva génica tiene una probabilidad mayor en la fijación de la base genética de nuestros fenotipos que en nuestros más próximos ancestros. En segundo lugar, el genoma humano es peculiar en términos de complejidad arquitectónica, con una gran cantidad de secuencias repetidas y muy pocas secuencias que codifican por amino ácidos. El genoma humano es un ejemplo particularmente claro de la existencia de una tendencia mutacional a la expansión y proliferación de secuencias de ADN. Esta tendencia es considerada una desventaja o maladaptación, y constituye una evidencia del relajamiento de la fuerza de la selección natural, incapaz de prevenir la fijación de mutaciones levemente deletéreas (que son la grande mayoría). Dada estas evidencias sobre el tamaño de la población efectiva de nuestra especie y la débil intensidad de la selección natural en el caso de nuestra especie, el papel causal del proceso de mutación y de la deriva génica en la fijación de mutaciones levemente deletéreas no se pueden subestimar. Entonces, las hipótesis adaptacionistas en el caso de nuestra especie son particularmente frágiles (Lynch, 2007a).

## Bibliografia

Baravalle L., Vecchi D. (2016). Beyond blindness: On the role of organism and environment in trial generation. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 60, 25-34.

Carlson E.A. (2011). *Mutation: The History of an Idea from Darwin to Genomics*. Cold Spring Harbour Laboratory Press: ....

Campbell D.T. (1974). Unjustified variation and selective retention in scientific discovery. In F.J. Ayala & T. Dobzhansky (Eds.), *Studies in the philosophy of biology* (139–162). Macmillan: New York.

Jablonka E, Lamb M. (1995). *Epigenetic inheritance and evolution: the Lamarckian dimension*. Oxford University Press: Oxford.

Johannsen, W. (1911). The genotype conception of heredity. *The American Naturalist* 45, 129-159.

Koonin E.V. (2009). Darwinian evolution in the light of genomics. *Nucleic Acids Research*, 37, 1011–1034.

Lynch M. (2007a). The frailty of adaptive hypotheses for the origins of organismal complexity. *Proc Natl Acad Sci USA* 104, 8597–8604.

- Lynch M. (2007b). *The Origins of Genome Architecture*. Sinauer: Sunderland.
- Mayr, E. (1998). Two empires or three? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 9720–9723.
- McCandlish D.M., Stoltzfus A. (2014). Modeling evolution using the probability of fixation: history and implications. *Quarterly Review of Biology* 89, 225-52.
- Mesoudi, A. (2011). *Cultural Evolution: How Darwinian Theory Can Explain Human Culture and Synthesize the Social Sciences*. The University of Chicago Press: Chicago.
- Popper K.R. (1972). *Objective knowledge*. Oxford University Press: Oxford.
- Razeto-Barry P., Vecchi D. (2017). Mutational randomness as conditional independence and the experimental vindication of mutational Lamarckism. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 92:673–683
- Sarkar S. (2014). The genomic challenge to adaptationism. *British Journal for the Philosophy of Science*.
- Stebbins G. L. (1966). *Processes of Organic Evolution*. Englewood Cliffs: Prentice Hall.
- Vecchi D., Baravalle, L. (2015). A soul of truth in things erroneous: Popper's "amateurish" evolutionary philosophy in light of contemporary biology. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 36:525-545.
- Weismann, A. (1893). *The Germ Plasm*, Charles Scribners: New York

## Neuronas espejo

La noción “neuronas espejo” —*mirror neurons*—, comparada con otras ideas empleadas por la ciencia actual, tiene una historia conceptual relativamente breve. Fue acuñada en 1996 por Giacomo Rizzolatti, Luciano Fadiga, Leonardo Fogassi y Vittorio Gallese, neurobiólogos del Instituto de Fisiología Humana adscrito a la Universidad de Parma (1996), a partir de experimentos realizados colocando electrodos en la corteza frontal inferior del cerebro de un macaco. Tres años después establecieron experimentalmente un nexo directo entre la actividad neuro-especular y las conductas denominadas imitativas o resonantes —*resonance behaviors*— (1999).

### Análisis epistemológico

La investigación posterior con neuronas espejo en las regiones parietal inferior y frontal inferior —región F5— y en el lóbulo parietal inferior del cerebro del macaco, incluida experimentación con una única neurona, ha confirmado dicho hallazgo. Posteriormente, las técnicas de electroencefalografía, imagen por resonancia magnética funcional y estimulación magnética transcraneal confirman la existencia de sistemas neuro-especulares análogos en la especie humana ubicados en regiones cerebrales básicamente coincidentes con las del macaco, habiéndose hallado ya actividad neuro-especular en la corteza premotora, en el área suplementaria premotora, en la corteza primaria somatosensorial, en el área de Broca y en la corteza inferior parietal.

La evidencia científica obtenida hasta la fecha en el ser humano y en especies evolutivamente próximas sugiere que las neuronas espejo desempeñan un papel clave en la adquisición y desarrollo de capacidades cognitivas sociales como la imitación, la resonancia o contagio emocional y la empatía. Dicha evidencia se fundamenta en el hecho contrastado de que las neuronas espejo intervienen tanto al realizar una actividad intencional específica como al observar dicha actividad realizada por otro. Por ello, dada la funcionalidad que podrían desempeñar en la explicación de las conductas de especies con una fuerte dependencia de interacciones sociales cotidianas y complejas, como la nuestra, aunque la investigación en este campo se halla todavía en una fase iniciática o preliminar, las neuronas espejo podrían ser consideradas como el descubrimiento científico más importante de las últimas décadas en Neurociencia.

## **Desarrollo del concepto**

### **Imitación**

Parecen desempeñar un papel clave en el comportamiento imitativo parental, y con ello, en el desarrollo neurofisiológico del cerebro infantil. Mucho antes de adquirir autoconciencia aprendemos a sonreír mediante un instintivo bucle de sintonización empática: el bebé sonríe, el progenitor sonríe en respuesta; el bebé vuelve a sonreír, el progenitor vuelve a sonreír; y así sucesivamente. El cerebro del bebé asocia el plan motor necesario para sonreír con la visión del rostro sonriente y ante la próxima sonrisa observada, la actividad neuronal asociada con

el plan motor de la sonrisa será evocada en su cerebro, simulando la sonrisa (Iacoboni, 2009, p. 134). Dado este proceso, la conceptualización de las nociones “yo” y “otro”, podría afirmarse, se entreteje inextricablemente en las neuronas espejo tendiendo a diluir la alteridad, pues en el cerebro infantil son formadas por las interacciones entre el yo y el otro. El auto-reconocimiento y la simulación interna caminan parejos porque las neuronas espejo surgen ya en una fase muy temprana del desarrollo cerebral en la que el yo imita por resonancia neural al otro, son la consecuencia neuronal de esta sincronía motora temprana (Iacoboni, 2009, p. 135), y así devienen los elementos neuronales codificadores del yo y del otro como actores de dicha sincronía.

## **Resonancia**

La resonancia o contagio emocional brinda ventajas adaptativas evidentes, pues permite afrontar eficazmente eventuales amenazas u oportunidades, anticipar el conocimiento a partir de la experiencia ajena (Gazzaniga, 2012, p. 181) y fomentar la instauración de los primeros vínculos interindividuales (Rizzolatti y Sinigaglia, 2006, p. 170). Los bebés distinguen entre caras alegres y tristes con 3 días de edad (Field, Woodson, Greenberg, y Cohen, 1982), y entre los 60 y los 90 días sintonizan afectivamente con la madre, reproduciendo sincrónicamente sus expresiones faciales y vocalizaciones (Stern, 1985). Esta resonancia se ha demostrado también en especies como ratas, palomas y chimpancés, entre los cuales 1/3 bosteza al visualizar vídeos de otros chimpancés bostezando; entre el

40 y el 60% de los humanos resuenan en idéntica situación (Gazzaniga, 2012, p. 189). El contagio emocional constituye, según muchos investigadores, el precedente y requisito previo de la empatía, una emoción más compleja por requerir autoconciencia, una mínima teoría de la mente ajena, capacidad para preocuparse por los demás y altruismo.

## **Empatía**

Ciertos estudios han identificado las regiones del cerebro humano implicadas en las reacciones de asco ante estímulos gustativos y olfativos (Rizzolatti y Sinigaglia, 2006, p. 171). Entre ellas destaca la corteza insular o ínsula, que recibe información de las neuronas responsables de la visión de los rostros y señales relativas a los estados internos del cuerpo (Rizzolatti y Sinigaglia, 2006, p. 173). La región anterior insular integra la información visceromotora, por lo cual su estimulación produce movimientos corporales que, a diferencia de los inducidos en zonas motoras, coinciden con respuestas viscerales indiciarias de actividad emocional (Showers y Lauer, 1961). Así, la ínsula está directamente relacionada con la actividad del sistema límbico, cuyas estructuras gestionan las respuestas fisiológicas ante estímulos emocionales, y por ello guarda vinculación directa con la memoria, la atención, el instinto sexual y las emociones, y por tanto, con la conducta.

La región anterior de la ínsula se activa al visualizar gestos faciales ajenos expresivos de asco (Schienle *et al.*, 2002) y responde a la visión de caras

asqueadas (Krolak-Salmon *et al.*, 2003). La activación de la ínsula resulta clave para desencadenar sensaciones y reacciones de asco y para percibirlo en el rostro ajeno (Calder, Keane, Manes, Antoun y Young, 2002; Adolphs, Tranel y Damasio, 2003). Por tanto, experimentar asco en primera y tercera persona tiene un sustrato neural común en el que la ínsula desempeña un papel clave, lo cual sugiere que comprender el asco ajeno no depende de procesos cognitivos de tipo inferencial o asociativo (Rizzolatti y Sinigaglia, 2006, p. 175). Pero afirmar la intervención de un mecanismo especular requiere además garantizar la activación de la misma región de la ínsula, en primera y en tercera persona, evidencia científica obtenida a partir de estudios tras los cuales puede afirmarse la intervención de un mecanismo espejo en la experimentación y reconocimiento de la emoción del asco (Wicker *et al.* 2003; Calder, Lawrence y Young, 2001). Igual sucede con otras emociones primarias como el dolor (Hutchison, Davis, Lozano, Tasker y Dostrovsky, 1999; Singer *et al.*, 2004).

Rizzolatti y Sinigaglia interpretan la resonancia emocional en primera y tercera persona de modo básicamente coincidente con Antonio Damasio y su expresión “como si” (Damasio, 2005). Observar caras ajenas expresando dolor o asco activa las neuronas de la corteza premotora; estas envían a las zonas somato-sensoriales e ínsula una copia eferente de su patrón de activación muy similar a la enviada cuando el observador experimenta idéntica emoción. La activación en las zonas aferentes de dicha copia, análoga o *como si* fuera idéntica a la activada al experimentar el observador la misma emoción, constituiría para Damasio el proceso de comprender las reacciones emotivas ajenas. Aquellos coinciden en

aceptar la resonancia del sistema motor al contemplar los movimientos faciales ajenos, pero consideran redundante la intervención de la corteza sensorial y atribuyen solo a la ínsula la activación de la resonancia emocional. Los estímulos visuales aferentes con datos de gestos expresivos de emociones activarían en la ínsula un mecanismo espejo autónomo, específico e instantáneamente codificador del correspondiente formato emotivo (Rizzolatti y Sinigaglia, 2006, p. 181). La ínsula constituiría la sede del mecanismo espejo subyacente al reconocimiento de las emociones ajenas, por ser la región cortical donde se representan los estados corporales internos y el centro de integración visceromotora, cuya activación transforma los estímulos sensoriales aferentes en reacciones viscerales. Así, no necesitaríamos reproducir íntegramente el comportamiento ajeno para captar su emotividad, como tampoco reproducir mediante un mecanismo neural tipo espejo la acción ajena requiere su comprensión previa. Nuestra percepción de la actividad emotiva ajena parece emparejarse «con un mecanismo espejo que permite a nuestro cerebro reconocer inmediatamente todo lo que vemos, sentimos o imaginamos que hacen los demás» (Rizzolatti y Sinigaglia, 2006, p. 182). Nuestro cerebro también capta los actos, intenciones y emociones ajenas por medios distintos — asociación, reflexión, inferencia, etc.—, pero entonces la respuesta perceptiva en primera persona resulta mucho menos intensa y carece de todo colorido emotivo auténtico.

Esta comprensión inmediata de la emotividad ajena a partir de las neuronas espejo constituye el requisito previo del comportamiento empático subyacente a las interacciones individuales de las especies elevadamente sociales. Incluso a

nivel de una sola neurona, el cerebro resuena aspectos de la actividad mental ajena, por lo cual las neuronas espejo parecen trazar la senda hacia una explicación neurofisiológica de las formas complejas de cognición e interacción social (Iacoboni, 2009, p. 15). Acceder a la actividad mental y emocional del otro, y con ello codificar su conducta, no requeriría asociación, reflexión, inferencia o cotejo de patrones conductuales ni algoritmos electroquímicos, sino emplear las neuronas espejo.

Primates humanos y no humanos no pueden mirar una fruta sin invocar a la vez, activando automáticamente las neuronas canónicas, los planes motores requeridos para tomarla; tampoco pueden observar a alguien tomarla sin invocar a la vez, activando automáticamente las neuronas espejo, los planes motores requeridos para tomarla ellos mismos (Iacoboni, 2009, p. 249). Ello sucede porque nuestra mera cognición de la fruta involucra los planes motores necesarios para obtenerla, como lo demuestra el patrón de activación simultánea de las neuronas canónicas y espejo en el área F5. La percepción y la acción son «dos caras de la misma moneda, inextricablemente ligadas entre sí» (Iacoboni, 2009, p. 23). En el caso de los primates humanos, además, sus neuronas espejo se activan cuando alguien patea una pelota, ve u oye a alguien patearla e incluso al pronunciar u oír la palabra “patear” (Iacoboni, 2009, p. 20). Más aun, cierto estudio sugiere que, al leer un libro, las neuronas espejo simulan en el cerebro del lector las acciones leídas como si estuviera realizándolas (Aziz-Zadeh, Wilson, Rizzolatti, y Iacoboni, 2006). Así, la resonancia posibilitada por las neuronas espejo parece desempeñar un papel clave en nuestra cognición e interacción social.

Al efecto, Vittorio Gallese y Alvin Goldman investigaron si pudieran estar implicadas en la *mind-reading ability* o capacidad para predecir los estados mentales ajenos (Gallese y Goldman, 1998), mediante un experimento cuyo resultado demostró cómo el patrón de activación neuronal al observar la intención del movimiento prensil reflejaba el patrón de activación neuronal producido cuando el mono ejecutaba las acciones prensiles (Fogassi *et al.*, 2005). Otro experimento posterior corroboró dicho resultado e identificó la actividad de las neuronas espejo del área F5 mientras los monos realizaban movimientos orientados por objetivos y después mientras los observaban (Kohler *et al.*, 2002). En conclusión: las neuronas espejo se activan en condiciones experimentales de visión y sonido, solo visión y solo sonido. Los primates humanos y no humanos, al percibir el crujir de un cacahuete, también activan en el cerebro el plan motor necesario para abrirlo simulando por imitación la acción productora del sonido (Iacoboni, 2009, p. 43).

Las neuronas espejo, según respaldan ambos experimentos, nos permitirían comprender los estados mentales ajenos por resonancia. Los circuitos neuronales espejo activados en el cerebro del agente al implementar sus propias intenciones se activan también al distinguir entre las diversas intenciones asociadas a las acciones ajenas mediante un tipo de simulación automática. El reconocimiento premeditado no tiene por qué preceder a la imitación, pues las neuronas espejo proporcionan una simulación irreflexiva y automática: «es como si el otro se transformara en otro yo» (Gallese, 2006). En definitiva, las neuronas espejo permiten simular en el cerebro las intenciones ajenas, aptitud cuyo ejercicio en última instancia proporciona una amplia comprensión del estado mental ajeno

(Iacoboni, 2009, p. 81). Por ello disponemos de tanta evidencia sobre la correlación entre algunas formas generales de reflejo especular neuronal y la empatía.

Según esta hipótesis de la empatía a través de las neuronas espejo, estas se activan cuando vemos u oímos a los demás expresar sus emociones tal como si nosotros estuviéramos gestualizando las expresiones faciales percibidas (Iacoboni, 2009, p. 122). Mediante dicha activación, además, las neuronas espejo envían señales aferentes a los centros emocionales ubicados en el sistema límbico del cerebro, cuya respuesta nos permite sentir las emociones asociadas con los gestos faciales observados, la felicidad asociada a la sonrisa o la tristeza asociada al llanto. Tras lo cual suele producirse la retroalimentación facial y resonamos internamente como propias las expresiones solo observadas en otros. Siendo cierta esta imitación especular tras el reconocimiento de las emociones ajenas, debería observarse una correlación entre la tendencia a imitar internamente a los otros y la capacidad para empatizar con ellos, hipótesis demostrada con tres experimentos distintos, cuyos autores llamaron “efecto camaleón” a este vínculo percepción-conducta subyacente a las interacciones sociales y posibilitador de la empatía (Chartrand y Bargh, 1999).

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adolphs, R., Tranel, D. & Damasio, A. (2003). Dissociable neural systems for recognizing emotions. *Brain Cognition*, 52: 61-69.

- Aziz-Zadeh, L., Wilson, S., Rizzolatti, G. & Iacoboni, M. (2006). Congruent embodied representations for visually presented actions and linguistic phrases describing actions. *Current Biology*, 16: 1818-1823.
- Calder, A., Lawrence, A. & Young, A. (2001). Neuropsychology of fear and loathing. *Nature Reviews Neuroscience*, 2: 352-363.
- Calder, A., Keane, J., Manes, F., Antoun, N. & Young, A. (2002). Impaired recognition and experience of disgust following brain injury. *Nature Neuroscience*, 3: 352-363.
- Chartrand, T. & Bargh, J. (1999). The chameleon effect: The perception behavior link and social interaction. *Journal of Personality & Social Psychology*, 76: 893-910.
- Damasio, A. (2005). En busca de Spinoza. Neurobiología de la emoción y de los sentimientos. Barcelona: Crítica.
- Field, T., Woodson, R., Greenberg, R., & Cohen, D. (1982). Discrimination and imitation of facial expressions by neonates. *Science*, 218: 179-181.
- Fogassi, L., Ferrari, P., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F. & Rizzolatti, G. (2005). Parietal lobe: From action organization to intention understanding. *Science*, 308: 662-667.
- Gallese, V. (2006). Intentional attunement: A neurophysiological perspective on social cognition and its disruption in autism. *Brain Research*, 1079: 15-24.

- Gallese, V. & Goldman, A. (1998). Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in Cognitive Sciences*, 2: 493-501.
- Gazzaniga, M. (2012). ¿Qué nos hace humanos? La explicación científica de nuestra singularidad como especie. Barcelona: Paidós.
- Hutchison, W., Davis, K., Lozano, A., Tasker, R. & Dostrovsky, J. (1999). Pain related neurons in the human cingulate cortex. *Nature Neuroscience*, 2: 403-405.
- Iacoboni, M. (2009). Las neuronas espejo. Empatía, neuropolítica, autismo, imitación o de cómo entendemos a los otros. Buenos Aires: Katz.
- Kohler, E., Keysers, C., Umiltà, M., Fogassi, L., Gallese, V. & Rizzolatti G. (2002). Hearing sounds, understanding actions: Action representation in mirror neurons. *Science*, 297(5582): 486-488.
- Krolak-Salmon, P., Hénaff, M., Isnard, J., Tallon-Baudry, C., Guénot, M., Vighetto, A., Bertrand, O. & Mauguière, F. (2003). An attention modulate response to disgust in human ventral anterior insula. *Annals of Neurology*, 53: 446-453.
- Rizzolatti, G. y Sinigaglia, C. (2006). Las neuronas espejo. Los mecanismos de la empatía emocional. Barcelona: Paidós.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Fogassi, L. & Gallese, V. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, 3(2): 131-41.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Fogassi, L. & Gallese, V. (1999). Resonance behaviors and mirror neurons. *Archives Italiennes de Biologie*, 137: 85-100.

Schienle, A., Stark, R., Walter, B., Blecker, C., Ott, U., Kirsch, P., Sammer, G., & Vaitl, D. (2002). The insula is not specifically involved in disgust processing: an fMRI study. *Neuroreport*, 13: 2023-2036.

Showers y Lauer (1961). Somatovisceral motor patterns in the insula. *The Journal of Comparative Neurology*, 117: 107-115.

Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J., Kaube, H., Dolan, R. & Frith, C. (2004). Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pains. *Science*, 303: 1157-1162.

Stern, D. (1985). Il mondo interpersonale del bambino. Turín: Bollating Boringhieri.

Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J., Gallese, V. & Rizzolatti, G. (2003). Both of us disgusted in my insula: the common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron*, 40: 655-664.

## **BIBLOGRAFÍA ANEXA A LA ENTRADA “NEURONAS ESPEJO”**

Rizzolatti, G., Fadiga, L., Fogassi, L. & Gallese, V. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, 3(2): 131-41.

Rizzolatti, G. & Sinigaglia, C. (2006). Las neuronas espejo. Los mecanismos de la empatía emocional (B. Moreno, trad.). Barcelona: Paidós (original en italiano, 2006).

Iacoboni, M. (2009). Las neuronas espejo. Empatía, neuropolítica, autismo, imitación o de cómo entendemos a los otros (I. Rodríguez, trad.). Madrid: Tecnos (original en inglés, 2008).

### *Nicho ecológico*

El sitio que ocupa una entidad orgánica en un contexto de relaciones en que intervienen otras unidades orgánicas y factores no-orgánicos.

Esta definición abstracta da cabida a diversas acepciones de “nicho” que han figurado en la biología del siglo XX y principios del XXI, y en determinados escritos de las ciencias sociales, del mismo periodo histórico, que han retomado (y a la vez resignificado) el término de los biólogos. El paso a definiciones menos crípticas estriba en qué se entiende por “sitio”, “entidad orgánica” y “contexto relacional”.

En lo que concierne al primer aspecto, el sitio, la literatura ecológica de los últimos cien años ofrece las siguientes posibilidades: i) el espacio geográfico, delimitado por factores de hábitat –como temperatura media anual y humedad relativa–, factores bióticos –como la presencia de ciertos tipos de alimentos o de ciertos predadores–y factores conductuales, de la entidad orgánica; ii) la posición que ocupa ésta en un sistema de roles funcionales de una determinada comunidad biótica, por ejemplo, la posición en el sistema de relaciones tróficas de dicha comunidad; iii) la región de un espacio multidimensional de posibilidades ambientales –posibilidades concernientes tanto a las condiciones del hábitat físico como a las relaciones con otros seres vivos– en las cuales el organismo vive y se reproduce; iv) o bien el hiper-volumen de un espacio multidimensional de presiones selectivas, ocasionadas por las actividades del mismo organismo. Semejantes variaciones en torno al sitio ponen de relieve la pluralidad relativa a

“entidad organísmica”: puede corresponderse con el individuo, la población o la especie, aunque la literatura referente al nicho ecológico suele privilegiar los últimos dos casos. En lo tocante al contexto relacional, bien se puede estar haciendo referencia a complejos hábitat-bióticos-conductuales que limitan la distribución bio-geográfica, a sistemas de roles o a espacios multidimensionales de variables ambientales o de presiones selectivas.

Para aquellos científicos sociales que, inspirados en los desarrollos de la biología, han retomado este concepto, la entidad organísmica suele referirse a una población de organizaciones (sean empresas, sindicatos, escuelas, hospitales, etc.) o a un grupo humano de un territorio específico, que comparte algún atributo cultural o social distintivo. El sitio de dicha entidad suele corresponderse con la posición en un sistema de roles funcionales (por ejemplo, del tipo de organización en la división social del trabajo); o bien con un hipervolumen de un espacio multidimensional de variables ambientales y socio-culturales.

### *El concepto de nicho en las ciencias biológicas*

Se le suele dar crédito al zoólogo Joseph Grinnell por haber acuñado, durante la segunda década del siglo XX, el término de nicho para designar el lugar de un organismo en una comunidad biótica, aunque Greisemer (1992) y Schoener (2009) señalan que quizá fue Roswell Johnson el primer biólogo en usar el término, unos pocos años antes de Grinnell. De cualquier manera, este último, en

un artículo sobre la distribución geográfica del cuitlacoche californiano (*Toxostoma redivivum*), define el “nicho asociacional” (*associational niche*) del ave en función de su dependencia de determinada cubierta vegetal, la adaptación de su estructura física y su temperamento (Grinnell, 1917). Señala, además, que este es uno de los nichos menores que, junto con otros, conforma la asociación de chaparral del sur de California. Así, la noción de nicho que propuso Grinnell está vinculada con el concepto de asociación, una categoría para la clasificación de comunidades bióticas que ponía especial énfasis en la vegetación, pues ésta se concibe como el ambiente estructural de las poblaciones animales. El autor termina su escrito afirmando que ningunas dos especies de una misma fauna guardan las mismas relaciones de nicho, idea que luego desarrollaría más el biólogo soviético G. F. Gause para dar el principio de exclusión competitiva (Gause, 2003 [1934]: 48).

A finales de los años veinte, Charles Elton (1927: 63 – 65) propone que el nicho indica el estatus de un animal en una comunidad biótica –lo que hace en ella–; el nicho está definido por el tamaño del animal y sus hábitos alimenticios. Para Elton, el concepto es importante pues revela que comunidades zoológicas diferentes pueden ser semejantes en lo esencial de su organización: animales completamente distintos y de latitudes diferentes pueden ocupar el mismo nicho, en tanto que sus patrones de alimentación son semejantes. Un ejemplo que da al respecto es el del zorro ártico y la hiena africana: ambos comen huevos de ave y carroña. Los nichos de Elton se corresponden, entonces, con subdivisiones más finas de las categorías de “herbívoro”, “carnívoro”, “insectívoro”, etc., y, como

puede apreciarse, pre-existen al –o guardan independencia del– animal que los ocupa. La forma en que se expresa el biólogo parece poner de realce al individuo, pero igual se aplica a la población. Eugene Odum, en su influyente libro de texto *Fundamentals of Ecology* de 1953, retoma la idea de Elton y define el nicho como el rol que ocupa el organismo en el ecosistema.

Evelyn Hutchinson (1957) desarrolló un concepto más abstracto que los dos anteriores: definió el nicho como un hiper-volumen de un espacio multi-dimensional de variables ambientales (tanto físicas como biológicas), de modo que cada punto del volumen se corresponde con un estado ambiental posible en que puede sobrevivir y reproducirse una determinada especie. En ausencia de especies competidoras, el hiper-volumen describe lo que Hutchinson denominó el nicho fundamental; pero en presencia de competidores, los rangos de posibilidades en ciertas dimensiones serán más estrechos y, por ende, el espacio se reduce para dar lugar al nicho realizado. El modelo permite el mapeo entre los puntos que constituyen el nicho y los puntos del área (biotopo) bio-geográfica donde habita el organismo en cuestión. El autor señala las siguientes restricciones que presenta su modelo:

i) todos los puntos del hipervolumen indican condiciones físicas y biológicas en las cuales la especie en cuestión puede sobrevivir y reproducirse, si bien hay puntos representativos de condiciones óptimas y puntos de condiciones sub-óptimas (hacia los márgenes de hiper-volumen). Todo punto fuera de dicha región indica condiciones donde la especie no sobrevive ni se reproduce.

ii) El modelo supone que todas las variables ambientales se pueden ordenar de manera lineal, aunque el mismo Hutchinson señala que es imposible hacerlo para toda variable, lo cual pone de relieve una dificultad en su propuesta.

iii) El modelo se refiere a solo un instante de tiempo: aun si son similares los requerimientos de un organismo diurno y uno nocturno, tendrán nichos diferenciados por esta cuestión temporal.

Aunque el artículo de 1957 hace hincapié en la especie, el nicho hutchinsoniano también puede instanciarse a nivel poblacional.

Chase y Leibold (2003) argumentan que el nicho hutchinsoniano estimuló, durante las décadas de los sesenta y setenta del siglo pasado, múltiples investigaciones sobre coexistencia y desplazamiento de poblaciones con requerimientos ambientales semejantes, y sobre amplitudes diferenciales de nicho y su significado evolutivo. Sin embargo, la gran mayoría de ellas privilegiaron la competencia como interacción biótica. Hacia los años ochenta y noventa el énfasis se puso sobre otras relaciones entre organismos, para las cuales el concepto de nicho era de menor utilidad. Así, cayó en desuso en la comunidad de especialistas. No obstante, Chase y Leibold lo consideran aún fecundo, aunque merecedor de una re-formulación. Por ello sugieren una modificación al modelo de Hutchinson, la cual incluye el impacto que la población o especie tiene sobre las condiciones que configuran el espacio ambiental. Odling-Smee y colaboradores (2003: 40) proponen, por su parte, un modelo espacial donde, además de los ejes del modelo hutchinsoniano, se agregan  $n$ -dimensiones relativas a  $n$  presiones

selectivas que se derivan de las actividades del organismo en cuestión. Semejante esquema se inserta en la teoría evolutiva de construcción de nicho (véase CONSTRUCCIÓN DE NICHOS) que desarrollan los autores; sin embargo, no parece ser una pieza fundamental de su teorización. No lo menciona Sultan (2015), por ejemplo, quien abunda sobre la construcción de nicho, en un momento en que la teoría ya cuenta con mayor maduración; y son escasas, quizá nulas, las alusiones al esquema en escritos posteriores al 2003 de Odling-Smee y sus colegas.

#### *Adopciones del concepto de nicho ecológico en las ciencias sociales*

Rebasa por mucho al presente texto ofrecer un panorama exhaustivo de los trasvases disciplinarios y conceptuales entre las ciencias biológicas y las ciencias sociales. A lo más, solo se limita a brindar algunos ejemplos detectados que conciernen al tema aquí tratado. Por otra parte, debe haber múltiples acepciones técnicas del término nicho que surgieron en distintos momentos, en distintas disciplinas, para distintos propósitos. Los casos que se mencionan a continuación se corresponden con textos cuyos autores son científicos sociales que expresan, con toda claridad, su adopción del concepto de nicho ecológico para elaborar un concepto análogo que sirva a la investigación social.

La ecología humana es un ámbito heterogéneo de investigación académica donde confluyen esquemas conceptuales de las ciencias sociales y biológicas, pero destacan dos tradiciones más o menos distintas (aunque con vasos

comunicantes) en ella: una sociológica que se remonta a la obra de Amos Hawley, *Human Ecology: a Theory of Community Structure*, de 1950; y otra antropológica, que de alguna manera descende de la escuela neo-evolucionista de Julian Steward, y despunta con la fundación de la revista *Human Ecology*, en 1972.

Hawley (1981, 1984), Hannan y Freeman (1977), Aldrich y Pfeffer (1976) y entre otros autores de la tradición sociológica privilegian el estudio de sociedades industrializadas y aplican conceptos provenientes de la ecología al estudio de organizaciones (empresas, sindicatos, escuelas, hospitales, etc.) o, mejor dicho, al estudio de las dinámicas de poblaciones de organizaciones. Hannan y Freeman (1977) señalan que las organizaciones de una población comparten la misma forma organizacional, el esquema común que se infiere al comparar las estructuras formales de operación, los patrones de actividad al interior de cada organización y el orden normativo de cada una. Proponen que el nicho correspondiente es análogo al modelo hutchinsoniano, salvo que aquí los ejes se corresponden con los recursos (insumos) que requieren las organizaciones para sobrevivir. Idea semejante plantean Monge *et al.*, salvo que estos autores exploran la evolución de los vínculos de comunicación al interior de una comunidad de poblaciones de organizaciones. Aldrich y Pfeffer (1976) y Hawley (1981, 1984) comparten el enfoque poblacional de los investigadores anteriores, pero conciben el nicho como la posición en la división social del trabajo, esto es, el rol funcional, de manera análoga a como Elton entendía el nicho de un animal.

En la otra vertiente de la ecología humana, la antropológica, el énfasis se pone en la relación cultura-ambiente de pueblos autóctonos tradicionales, de

alguna manera al margen de las sociedades industrializadas. La unidad organizmática aquí es el grupo humano que vive en comunidad y presenta algún rasgo socio-cultural distintivo. Hardesty (1972, 1975) fue uno de los primeros investigadores de la corriente que procuró definir un nicho cultural-ambiental análogo al de Hutchinson, un espacio configurado por dimensiones biológicas, ecológicas y culturales que afectan el intercambio de energía entre el hombre y el medio. En aras de precisar tales ejes, sugiere prestar atención a lo siguiente: 1) la naturaleza de la dieta a lo largo de un periodo anual (si hay cambios estacionales abruptos o no); 2) la habilidad que tienen los miembros de un grupo de hacer sustituciones a su dieta; 3) el grado de dependencia a la domesticación; 4) conocimiento de causa y efecto en la naturaleza (índice que mide el grado de dependencia del hábitat); 5) el grado en cuán fortuita es la vida social (estabilidad o variación en las relaciones sociales); 6) fluctuación estacional en el comportamiento cultural (entre más está el grupo gobernado por ciclos estacionales naturales, mayor será la tendencia a la variación estacional de la cultura). El modo en que responde un grupo humano a estas seis dimensiones determina el hiper-volumen de su nicho realizado. Hardesty emplea la locución de “especie cultural” para designar al ocupante de dicho hiper-volumen. Sostiene que tales especies no son abstracciones estadísticas de poblaciones locales económicamente autónomas, son en sí mismas organizaciones económicas, integradas mediante mecanismos de utilización de recursos. Ocupan nichos ecológicos de distintas amplitudes, y estas diferencias se pueden atribuir, al menos parcialmente, a la variación en la riqueza y distribución espacial y temporal

de los recursos utilizados para la subsistencia, así como a la variación en la homogeneidad de los patrones de consumo.

Una postura semejante, pero a la vez crítica, es la de Thomas Love (1977), quien ofrece un marco conceptual alternativo para el análisis de nichos humanos, si bien coincide en un enfoque de corte hutchinsoniano. Plantea que el marco debe ser operacional, esto es, basado en recursos críticos para la subsistencia del grupo en cuestión, y que, además, puedan ser medidos. Así, las dimensiones del nicho deben restringirse a aquellos recursos –tierra, trabajo, capital y otros insumos productivos– que son más críticos a las posibilidades de vida (*life chances*) de los individuos que constituyen a las agrupaciones bajo estudio. El concepto de nicho debe usarse para identificar relaciones entre grupos humanos en entornos espacialmente restringidos. Será de mayor utilidad en casos donde las categorías aisladas para la investigación se corresponden con poblaciones duraderas, con distintivos atributos tecnológicos y de organización social. Love sostiene que el concepto de nicho es, en última instancia, una herramienta heurística y descriptiva que permite hacer inferencias sobre la estructura social de una comunidad y sus transformaciones. Su empleo como herramienta analítica debe dirigir la atención a aquellos atributos económicos, de parentesco, políticos y de organización social. El autor se demarca del análisis clasista marxiano, en tanto que el nicho está definido en términos de las relaciones que el grupo humano guarda con los recursos productivos en un detalle más fino que el de la categoría “clase” del marxismo.

A diferencia de Hardesty y Love, Ruyle (1973) no necesariamente privilegia grupos comunitarios restringidos, cultural o sociológicamente distintivos; admite poblaciones de diversos tamaños, con diferenciación interna (en la que coexisten varios nichos), asentadas en territorios de diversas extensiones. No obstante de mediar ya 45 años desde que se publicó su artículo (en el primer volumen de *Human Ecology*) éste sigue siendo sugerente. Pretende contribuir a la elaboración de una teoría unificada de evolución biocultural: el aporte combina elementos del marxismo, y si bien se suscribe a la concepción de nicho ecológico como rol funcional en el ecosistema, presenta nociones semejantes a la herencia ecológica (véase HERENCIA ECOLÓGICA) de la teoría de construcción de nicho. Ruyle sugiere que el concepto de nicho ecológico debe complementarse con otro, que denomina el modo conductual de vida (*behavioral mode of life*). Este último se corresponde con la totalidad de gasto energético –gasto que tiene un determinado patrón– mediante el cual los integrantes de la población satisfacen sus necesidades materiales y espirituales; también abarca la transformación de objetos del entorno físico en formas culturalmente aceptables a través de una forma particular de energía: el trabajo. El autor hace hincapié en que tanto el nicho como el modo de conducta de la vida generan presiones selectivas. Explica la estratificación social como un proceso de generación y llenado de nuevos nichos socio-ecológicos. Plantea, por ejemplo, que en el curso de la evolución humana, el establecimiento de núcleos de población sedentaria dio lugar a un nuevo tipo de nicho, uno que involucra la apropiación del producto del trabajo humano, sin la recíproca aportación de expendio laboral. Es decir, apareció un nicho explotador,

que a su vez generó presiones selectivas favorables a ciertos tipos de estructuras organizacionales y complejos ideológicos conducentes a la estratificación social.

Es curioso que una revista como *Human Ecology*, la cual prestó especial atención, en sus primeros números, al nicho ecológico humano como problema teórico (lo cual queda de manifiesto con las aportaciones de Hardesty y Ruyle) no insistiera en esta línea en los años subsecuentes. Si bien es cierto que con el paso de las décadas desde su fundación, han llenado sus páginas muchos trabajos que emplean el término de nicho, no teorizan sobre él. También es sorprendente que la primera alusión a la teoría de construcción de nicho en la revista (Messner, 2011) apareciera hasta el 2011, cuando dicha teoría se discute en ámbitos de la biología antropológica (de ese campo proviene Odling-Smee) desde principios de los años dos mil. Si bien a la fecha ha aumentado de manera importante el caudal de contribuciones nicho-constructivistas a *Human Ecology*, el hecho expuesto pone de relieve un desfase conceptual –quizá subsanándose ahora– entre el campo de la biología antropológica y el de la ecología humana que se derivó de la antropología neo-evolucionista. (Diego Méndez)

## Referencias.

Aldrich, H. E.; Pfeffer, J. (1976). "Environments of Organizations", *Annual Review of Sociology* 2: 79 – 105.

Brush, S. B.; Bellon Corrales, M.; Schmidt, E. (1988). "Agricultural Development and Maize Diversity in Mexico", *Human Ecology* 16 (3): 307 – 328.

Chase, J. M.; Leibold, M. A. (2003). *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Kindle Edition. Chicago: University of Chicago Press

Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. New York: Macmillan.

Griesemer, J. R. (1992). "Niche: Historical Perspectives" en Fox-Keller, E; Loyd, E. A. (eds) *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, pp. 231 – 240.

Grinnell, J. (1917). "The Niche-Relationships of the California Thrasher". *The Auk*, 34: 427 – 423.

Gause, G. F. (2003 [1934]). *The Struggle for Existence*. Mineola, New York: Dover.

Hannan, M. T.; Freeman, J. (1977). "The Population Ecology of Organizations", *American Journal of Sociology* 82 (5): 929 – 964.

Hardesty, D. L. (1972). "The Human Ecological Niche", *American Anthropologist* 74 (3): 458 – 466.

Hardesty, D. L. (1975). "The Niche Concept: Suggestions for its Use in Human Ecology", *Human Ecology* 3 (2): 71 – 85.

Hawley, A. H. (1981). "Human Ecology: Persistence and Change", *American Behavioral Scientist* 24 (3): 423 – 444.

Hawley, A. H. (1984). "Human Ecological and Marxian Theories", *American Journal of Sociology* 89 (4): 904 – 917.

Hutchinson, G. E. (1957). "Concluding Remarks", *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22: 415 – 427.

Love, T. F. (1977). "Ecological Niche Theory in Sociocultural Anthropology: A Conceptual Framework and Its Application", *American Ethnologist* 4: 27 – 41.

Messner, T. C. (2011). "White-tailed Deer Management Strategies and Domestication Processes". *Human Ecology* 39: 165 – 178.

Monge, P.; Heiss, B. M.; Margolin, D. B. (2008). "Communication Network Evolution in Organizational Communities", *Communication Theory* 18: 449 – 477.

Odling-Smee, E. J.; Laland, K. N.; Feldman, M. W. (2003). *Niche Construction. The Neglected Process in Evolution*. Princeton: Princeton University Press.

Real, A. L.; Brown, J. H. (eds.). (1991). *Foundations of Ecology. Classic Papers with Commentaries*. Chicago: Chicago University Press.

Ruyle, E. E. (1973). "Genetic and Cultural Pools: Some Suggestions for a Unified Theory of Biocultural Evolution", *Human Ecology* 1 (3): 201 – 215.

Schoener, T. W. (2009). "Ecological Niche" en Levin, S. A. (ed.) *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton: Princeton University Press, pp. 3 – 13.

Sultan, S. E. (2015). *Organism and Environment: Ecological Development, Niche Construction, and Adaptation*. Edición de Kindle. Oxford: Oxford University Press.

## Normatividad

Se entiende comúnmente que las sociedades humanas se caracterizan por su dimensión normativa. En gran medida, la conducta de agentes en contextos sociales está mediada por sistemas de normas. No es de extrañar, por tanto, que uno de los focos tradicionales de las ciencias sociales haya sido el estudio de los comportamientos gobernados por normas, así como las instituciones y prácticas que generan y perpetúan tales sistemas normativos (p.ej Bicchieri, 2006). Sin embargo, es también habitual en el campo de la biología apelar a conceptos normativos análogos a los empleados en las ciencias sociales. Del mismo modo que es frecuente encontrar una distinción entre “lo correcto” y “lo incorrecto” cuando se habla de sistemas o entidades diseñados por y para los seres humanos, esto es también algo muy característico de la biología. Así, se dice que los organismos vivos y sus rasgos pueden presentar *errores*, mostrar un diseño *suboptimo*, actuar de forma *disfuncional* o no cumplir *debidamente* con su función.

Hay autores que consideran que el uso de conceptos normativos en biología es meramente metafórico o una manera relajada de hablar, cuando no un vestigio de una forma precientífica de entender la naturaleza (Davies, 2001). Sin embargo, también se ha defendido que los sistemas biológicos realmente presentan aspectos normativos inherentes, y que, independientemente de nuestros juicios como observadores externos, la propia organización y disposición de los seres vivos permite fundamentar la adscripción de normas naturales. Además, en diferentes ámbitos parece darse una confluencia de criterios biológicos y sociales

a la hora de determinar estándares normativos. Disciplinas que se encuentran en la frontera entre lo biológico y lo social, como la ecología, la biotecnología o la medicina, suelen asumir frecuentemente discursos normativos para los que se muestra cada vez más necesario un análisis filosófico detallado.

Generalmente, las posiciones que intentan reivindicar la existencia de una normatividad biológica apelan al uso que hacen los biólogos de nociones teleológicas como *función* o *finalidad*, que también desempeñan un papel central en nuestro discurso acerca de los artefactos y las instituciones sociales. Por ejemplo, se suele decir que la función del corazón es bombear sangre, de manera análoga a cuando se dice que la función de una tostadora es tostar pan. Este tipo de nociones teleológicas son normativas en un sentido evaluativo: juzgar si un corazón funciona apropiadamente implica evaluar su comportamiento de manera positiva con respecto a un estándar de funcionamiento o una finalidad – sin que de estas evaluaciones tenga por qué seguirse ninguna prescripción. Al atribuir funciones a entidades que se consideran intrínsecamente teleológicas, como los organismos, se abre la posibilidad de fundamentar una normatividad en términos naturalistas. Cuando atribuimos una función a un rasgo biológico se está implicando una diferenciación, fundada en la descripción de las características del propio organismo y no en intereses o creencias de un observador externo, entre funcionamientos correctos o incorrectos para ese mismo rasgo: si la función del corazón es bombear sangre, un corazón que no bombee sangre está, necesariamente, actuando *de forma incorrecta*.

Ahora bien, ¿qué criterios ofrece la biología para atribuir funciones y, por tanto, normas intrínsecas a los seres biológicos? En filosofía de la biología, la respuesta a esta cuestión recurre frecuentemente a la noción darwiniana de evolución por selección natural. Puede pensarse que la teoría darwiniana de la evolución ofrece una visión puramente causal de los fenómenos biológicos, despojándolos de toda apariencia teleológica. No obstante, algunas de las propuestas más influyentes acerca de la teleología biológica se centran precisamente en la historia evolutiva de los organismos biológicos (por lo que suelen conocerse como teorías *etiológicas*). De acuerdo con estas propuestas (Wright, 1973; Millikan, 1989, Neander, 1995), es la selección natural la que introduce finalidades y funciones en el mundo biológico. La idea básica es que la función de un ejemplar de un rasgo biológico (e.g. un corazón) es hacer aquello por lo que ese tipo de rasgo fue seleccionado, es decir, producir aquellos efectos que explican cómo los ancestros de ese ejemplar proliferaron bajo presiones selectivas (en el caso del corazón, bombear sangre). De este modo, un rasgo biológico funciona apropiadamente si manifiesta el tipo de efectos que ofrecieron una ventaja adaptativa a los ancestros del portador del rasgo. Las funciones biológicas serían, por tanto, *efectos seleccionados* a lo largo de la historia evolutiva del rasgo.

Este tipo de propuesta parece capturar una intuición central acerca de las nociones teleológicas: decir que algo tiene una finalidad es decir que está ahí *para* alcanzar un objetivo. La teleología involucra una relación circular entre efectos y causas. Cuando se adscribe una finalidad a un rasgo, la presencia del rasgo se explica en términos de ciertos efectos, quizás potenciales, de dicho rasgo (y al

mismo tiempo, la producción de esos efectos se explicaría por la presencia del rasgo que los causa). Por ejemplo, una tostadora tiene la función de tostar pan porque se ha fabricado para producir ese efecto. De acuerdo con las teorías evolutivas que estamos considerando, la proliferación de un rasgo biológico se explica por su tendencia a producir ciertos efectos que favorecieron su preservación bajo presiones selectivas (al menos en condiciones normales y en suficientes casos). En este sentido, se puede decir que los rasgos biológicos existen *para* producir aquellos efectos que han sido seleccionados a lo largo de su historia evolutiva. Los corazones tienen la finalidad de bombear sangre porque su presencia en los organismos se explica por su tendencia a cumplir esta función. Un corazón que no bombea sangre no está produciendo el efecto por el que los corazones fueron seleccionados, y por tanto está funcionando inapropiadamente. Así, las propuestas evolutivas permiten establecer una distinción clara entre comportamientos funcionales y casos de funcionamiento incorrecto.

Las teorías evolutivas de la teleología biológica han recibido la atención de numerosos autores, que en algunos casos han intentado dar cuenta de los aspectos normativos del pensamiento y lenguaje humanos en términos de este tipo de funciones biológicas (debe mencionarse aquí el trabajo de Ruth Millikan) y sus virtudes y limitaciones han sido ampliamente tratadas en la literatura especializada en filosofía de la biología (McLaughlin 2001, Saborido 2014, Gonzalez de Prado 2017).

Por otro lado, las teorías *sistémicas* o *disposicionales* ofrecen una manera alternativa de abordar la noción de función biológica y sus implicaciones

normativas. De acuerdo con estas teorías, la función de un rasgo está dada por su contribución causal a cierta capacidad global del sistema al que pertenece (Cummins, 1975; Craver, 2001). Son los investigadores los que, como observadores externos, deciden qué capacidades son relevantes, dependiendo de sus propios intereses. Por ejemplo, los biólogos están con frecuencia interesados en cuestiones como la adaptabilidad, la forma de lograr alimento, la construcción del nicho ecológico o la capacidad de reproducción de los organismos, y por tanto asignarán funciones a los rasgos biológicos según cómo contribuyan a estas metas. La consecuencia de esto es que la noción de función resultante no confiere a los sistemas biológicos una dimensión normativa independiente de observadores externos. Solamente podría decirse que un rasgo biológico funciona adecuada o inadecuadamente en la medida en que el análisis funcional muestre que este rasgo tiene un efecto que se corresponde con los intereses y estándares evaluativos proyectados por el observador que adscribe tales funciones. Un corazón es funcional si y solo si tiene un efecto que contribuye a una meta que se considera pertinente por parte del observador. Así, el bombeo de la sangre, la emisión de sonido o cualquier otro efecto del corazón puede ser interpretado como su función, siempre y cuando contribuya a alguna capacidad global del sistema determinada anteriormente por el observador.

Existen enfoques derivados de esta perspectiva sistémica que intentan establecer un criterio, independiente de proyecciones externas, que determine qué capacidades de un sistema fijan los estándares de funcionamiento correcto a los que está sometido, de manera que se pueda dar cuenta de la dimensión normativa

de los sistemas funcionales biológicos. Un ejemplo serían las teorías *cibernéticas* que consideran que el comportamiento biológico está “orientado a fines”, que serían los estados hacia los que los organismos tienden de forma espontánea, tal y como puede observarse en la autorregulación o la homeostasis (Boorse, 2002). En esta línea, aunque con notables diferencias, las teorías *organizacionales* o autonomistas proponen un enfoque de corte sistémico que no renuncia a la normatividad de las funciones biológicas (Schlosser, 1998; McLaughlin, 2001; Mossio et al, 2009). La idea de partida de estas teorías es que los organismos biológicos son sistemas con una organización compleja auto-mantenida. Esto quiere decir que para que el sistema persista existiendo y mantenga su identidad, sus componentes han de comportarse de cierta manera; de lo contrario, el sistema se desintegraría. Asimismo, la existencia de los componentes del sistema está mantenida por la actividad de otras partes del sistema. Por ejemplo, un animal solo puede mantenerse con vida si su corazón bombea sangre. Al mismo tiempo, el que el corazón del animal siga existiendo depende de la actividad de otros componentes del organismo (el corazón ha de recibir oxígeno y nutrientes, aportados por otros órganos del animal). Según las teorías organizacionales, la función de un rasgo biológico está determinada por su contribución al auto-mantenimiento del organismo al que pertenece. Las propiedades organizacionales que permiten el auto-mantenimiento del sistema establecen así un criterio claro para determinar qué efectos de los componentes son relevantes para determinar sus funciones y, a la vez, permiten capturar la interdependencia entre efectos y causas distintiva de la teleología. La persistencia a lo largo del tiempo de un rasgo funcional se explica por su tendencia a producir ciertos efectos que contribuyen a

la viabilidad del sistema, ya que la pervivencia del rasgo depende de la integridad del sistema al que pertenece. Esta explicación parece de tipo teleológico, en la medida en que apela a efectos del rasgo para explicar su presencia. De esta forma, las teorías organizacionales aspiran a fundamentar teóricamente una noción de normatividad natural combinando las virtudes de las propuestas sistémicas (en concreto, el énfasis en contribuciones actuales a capacidades del sistema, más que en efectos producidos en un pasado quizás distante) y de las propuestas etiológicas evolutivas (en especial, la interdependencia teleológica entre efectos y causas).

En conclusión, la discusión filosófica acerca de la pertinencia de un discurso normativo análogo al de las ciencias sociales para hablar de las propiedades naturales de los seres vivos, y viceversa, está íntimamente vinculada al debate sobre los conceptos y explicaciones teleológicas en biología. Tal y como hemos visto, la noción de función biológica, refugio conceptual de la teleología natural, presenta, en varias de sus formulaciones, una dimensión normativa que asume que la propia naturaleza establece estándares evaluativos. Una teleología inherente a los organismos, ya sea en términos histórico-evolutivos o sistémico-organizacionales, justificaría una noción de función biológica que introduciría de forma legítima normas en el discurso científico acerca de los seres vivos. Además de esto, se abriría también la puerta a una reconsideración de las interrelaciones y dependencias entre tipos de normatividades (sociales y naturales) en aquellos sistemas en los que lo natural y lo humano están íntimamente vinculados, como los sistemas socioecológicos. Cabe explorar, por ejemplo, la posibilidad de que la

dimensión normativa de las prácticas sociales se derive de esta normatividad biológica, que sería tomada como básica. Vista así, los mismos procesos y comportamientos biológicos de los seres vivos, su agencialidad natural, serían el fundamento de la agencialidad intencional, la cual es objeto de estudio de las ciencias sociales. Un ejemplo simple de esto consistiría en desarrollar una fundamentación de normas morales y políticas basada en el rol biológico que pueden tener los comportamientos altruistas o las emociones empáticas. Sea cual sea el éxito de estas propuestas concretas, lo cierto es que lo que demuestran los diferentes análisis teóricos es que la noción de normatividad natural tiene implicaciones que van mucho más allá del ámbito estrictamente biológico.

## BIBLIOGRAFÍA

Bicchieri, C. (2006). *The Grammar of Society: the Nature and Dynamics of Social Norms*, New York: Cambridge University Press.

Boorse, C. (2002). 'A Rebuttal on Functions', in Ariew, A.R., Cummins, R. and Perlman, M. (eds) (2002). *Functions*, Oxford: Oxford University Press., pp. 63–112.

Craver, C.F. (2001). 'Role Functions, Mechanisms, and Hierarchy', *Philosophy of Science*, 68, pp. 53–74.

Cummins, R. [1975]: 'Functional Analysis', *Journal of Philosophy*, 72, pp. 741–65.

Davies, P. S. (2001). *Norms of Nature. Naturalism and the Nature of*

*Functions*, Cambridge, MA: MIT Press.

González de Prado Salas, J. (2017). Whose purposes? Biological teleology and intentionality. *Synthese*, 1-18.

McLaughlin, P. (2001). *What Functions Explain. Functional Explanation and Self-Reproducing Systems*, Cambridge: Cambridge University Press.

Millikan, R.G. (1989). 'In Defense of Proper Functions', *Philosophy of Science*, 56, pp. 288–302.

Mossio, M., Saborido, C., & Moreno, A. (2009). An organizational account of biological functions. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 60(4), 813-841.

Neander, K. (1991). 'Function as Selected Effects: The Conceptual Analyst's Defense', *Philosophy of Science*, 58, pp. 168–84.

Saborido, C. (2014). New directions in the Philosophy of Biology: a New Taxonomy of Functions. En C. Galavotti, S. Hartmann, M. Weber, W. Gonzalez, D. Dieks and T. Uebel (ed.) *New Directions in the Philosophy of Science*. Springer. Pp: 235-251.

Schlosser, G. (1998). 'Self-re-Production and Functionality: A systems-theoretical approach to teleological explanation', *Synthese*, 116, pp. 303–54.

Wright, L. [1973]: 'Functions', *Philosophical Review*, 82, pp. 139–68.

## Organismo

Maurizio Esposito

Universidad de Santiago de Chile

El concepto moderno de organismo es relativamente reciente, aunque sus raíces etimológicas se remontan al griego antiguo (desde *ὄργανον*). Con la palabra *organon*, los griegos se referían a herramientas o máquinas. Aristóteles, por ejemplo, relacionó su *Motu animalium* con su *Quaestiones mechanicae* en la medida que, según él, podemos entender el movimiento de los animales en comparación con los movimientos de un artefacto mecánico (Espinass, 1903). Al final del siglo I d. C., el historiador Plutarco todavía se refería a la *orgánica* como la ciencia que se ocupaba de la fabricación de artefactos y autómatas (Plutarco, 1996: 258). De hecho, la noción de *organon* en el pensamiento griego no presuponía la distinción moderna entre lo que es un mecanismo inerte y un sistema vivo. Todas las entidades “organizadas” se concebían como “orgánicas”. Sin embargo, los griegos no disponían de la palabra *organismo*. Es solo a partir de los siglos X y XI que, en algunos manuscritos medievales, encontramos sus primeras apariciones aunque con un significado distinto del actual (Cheung, 2010). En ciertos casos, por ejemplo, la palabra *organismo*, en su sentido más cercano al griego, podía referirse a una herramienta de destilación, y en otros casos, cuando se relacionaba con el verbo latino *organizare* que literalmente significaba “tocar un instrumento” o “cantar en más de una voz”, podía describir una polifonía de voces, como en el caso del teólogo alemán Gerhoh de Reichersberg (1093-1169) (Ver Cheung, 2010).

Si bien los usos medievales de la palabra “organismo” parecen no tener ninguna relación con su significado contemporáneo, hay que notar que los conceptos de “herramienta” (*organon* desde el griego) y el del verbo “organizar” - que en el latín medieval adquiere el sentido de disponer, conformar o estructurar de acuerdo a un fin - constituyen los ingredientes esenciales de la noción moderna de “organismo”. De hecho, a partir del enredo y conjunción de estos dos conceptos, surgirá el esqueleto semántico sobre el cual se constituirá la noción de organismo como una entidad o sistema *organizado* que, como todas las *herramientas*, posee una finalidad intrínseca y/o extrínseca (telos).<sup>1</sup> Desde el siglo XVI los términos *órgano* y *organismo* se plasman en paralelo con la fabricación de nuevo artefactos automáticos o semiautomáticos (relojes, autómatas u otros artificios mecánicos). Descartes en su *Tratado del Hombre* (1662), compara el cuerpo humano con un reloj, una fuente artificial o un molino, los cuales, como un cuerpo vivo, se mueven de forma automática (Descartes, 2003). El médico iatromecanista Giorgio Baglivi (1669 - 1706) relacionaba los *órganos* humanos a artefactos técnicos: “El estómago no es nada más que una botella. Las venas, arterias y todo el sistema vascular son un conjunto de tubos hidráulicos; el corazón una bomba; el intestino nada más que un filtro, los pulmones un par de fuelles; y los músculos nada más que cuerdas y cables” (Baglivi, 1704: 120). No es difícil concluir que el concepto de artefacto mecánico ha representado, en forma reiterada, el molde conceptual donde se plasmaron las distintas nociones de “órgano u organismo” dado que ambos, animales y artefactos mecánicos, se pueden concebir como herramientas sabiamente articuladas de acuerdo a un fin o función.

Sin embargo, la co-determinación entre estos conceptos no está exenta de confusiones, contradicciones y ambigüedades. Por un lado, en la tradición Cartesiana, se asimila o se identifica el organismo con la máquina, de manera que una entidad viva no es nada más que un autómata muy complejo. Por otro lado, especialmente en las tradiciones animistas, vitalistas y después organicistas, se niega la correspondencia metafórica o real, entre un artefacto mecánico y un sistema vivo. Comparar el cuerpo *orgánico* a una máquina sería, en este caso, un error empírico y conceptual. No obstante las objeciones en contras del mecanismo, desde una perspectiva histórica no es fácil separar en forma tajante la noción de *organismo* del concepto de máquina así como, en la antigua Grecia, era imposible diferenciar el concepto de *órganon* de la idea de un artefacto mecánico. El filósofo Francés Georges Canguilhem llegó incluso a sostener que, en realidad, es la noción de organismo (en el sentido de *órganon*) la que va a definir el concepto de mecanismo, y no viceversa.<sup>1</sup> Después de todo, ¿qué es un autómata sino una imitación de un organismo? Y, además, desde la perspectiva de Descartes: cuando Dios fabricó el cuerpo humano ¿a qué modelo se podía referir? ¿A un modelo mecánico-orgánico? Incluso Dios, Canguilhem añadía criticando la teoría Cartesiana, debía referirse a un modelo viviente para construir su “autómata humano”. En fin, no podemos oponer el concepto de máquina al de *orgánico* porque el primero consiste en una extensión de este último. Un mecanismo está concebido a imagen y semejanza de un organismo. Si el concepto de máquina se inspira en el concepto de organismo, será evidente que un organismo debe ser considerado también como una máquina: “Herramientas y

máquinas son órganos y los órganos son herramientas y máquinas” concluye Canguilhem (1952).

La idea que la máquina se debe interpretar como una extensión, y no simple representación, de un ser orgánico es parte de una tradición filosófica que relaciona la vida con la técnica. El filósofo e historiador alemán Oswald Spengler resumió de forma muy precisa dicha tradición sosteniendo que la técnica, y por lo tanto la construcción de artefactos mecánicos, no es nada más que una táctica o estrategia de lo orgánico (Spengler, 1934; Espinas, 1903). Sin embargo, no hay que olvidar que el concepto moderno de “organismo”, así como la misma noción de vida que está detrás del surgimiento de la biología como disciplina, se articuló a partir de una crítica, e incluso negación, del pensamiento mecanicista (Lenoir, 1982; Zammito, 2018). Aunque la historia de las tradiciones vitalistas y mecanicistas resisten a una simple esquematización dicotómica, muchos protagonistas de ambas tradiciones se movían, en general, de acuerdo a dos registros distintos: es decir, por un lado, se enfatizaban las semejanzas y analogías entre máquina y organismo, mientras, por el otro, se explicitaban sus incompatibilidades y divergencias. Desde la escuela de Montpellier, pasando por Georg Stahl, Johan Blumenbach, Friedrich Wolff, hasta Hans Driesch, se denunciaron los límites de modelos mecánicos para explicar y entender la naturaleza del organismo. La proliferación de fuerzas inmanentes o trascendentes a partir del siglo XVIII, desde las almas sensitivas, principios vitales, *vis essentialis*, hasta la *Bildungstrieb* (nisus formativus) blumenbachiana dan testimonio de la necesidad de subrayar los defectos, las inconsistencias y los

problemas de una interpretación mecanicista de la vida. Para exponer los límites del programa mecanicista, se buscaron los elementos que podían definir al organismo como tal, en contradicción con un artefacto mecánico. En consecuencia, durante todo el periodo moderno, la noción de *orgánico* se fue oponiendo progresivamente a la noción de *mecánico*, y probablemente, el filósofo que más contribuyó a dicho contraste fue Immanuel Kant.

En su *Crítica del Juicio*, aparecida en el 1790, Kant presenta una serie de argumentos en contra de la analogía entre máquinas y organismos (lo que Kant llama *Naturzwecke*). Cuando al final del siglo XVIII Kant se integra en la discusión sobre la presumida unicidad de los fenómenos orgánicos, la palabra *organismo* se refiere todavía a un principio de orden y no a una entidad particular. En Leibniz así como en Stahl, no hay “organismos” propiamente tales porque la palabra “organismo” se refería a un principio de organización de los cuerpos vivos. En otras palabras, el “organismo” pertenece a un cuerpo, sin embargo un cuerpo vivo todavía no se define como un “organismo” (Cheung, 2006). En Kant el concepto de organismo asume ambos significados: un principio de orden y un individuo particular. El cosmos se puede interpretar como un “organismo” complejo (principio de orden) compuesto de muchos “organismos” individuales. Lo que caracteriza un cuerpo orgánico individual, sin embargo, es según Kant su capacidad de reproducirse y regenerarse de acuerdo a un plan o *telos*. En un organismo, observaba Kant, las partes se co-producen y se auto-organizan en conformidad con un fin. En ningún mecanismo podemos observar que las partes se co-determinan, y, en la eventualidad, generan otra entidad parecida a lo

anterior (Kant, 2013; Esposito, 2016). En virtud de la aparente naturaleza teleológica de los organismos, Kant manifestó escepticismo respecto a la posibilidad de desarrollar una ciencia de lo vivo. Si nuestro intelecto, frente a un ser vivo, no puede visualizar un mecanismo causal que puede proporcionar un conocimiento objetivo de los fenómenos, tendrá que recurrir a un juicio *reflexionante* (o teleológico) para poder dar cuenta de una entidad que manifiesta propiedades auto-organizadoras. El juicio *reflexionante* es una heurística de la razón que no provee conocimiento objetivo, por lo tanto, Kant concluía que una ciencia de lo vivo era imposible: “Ninguna razón humana puede esperar comprender absolutamente la producción ni siquiera de una hierbecilla por causas meramente mecánicas” (Kant, 2013: 371).

Parte del legado del programa Kantiano sobrevivió a través de las especulaciones de varios filósofos y naturalistas del periodo romántico. Johann Goethe, Friedrich Schelling, Lorenz Oken, Carl Kielmeyer, Gottfried Trevinarus y otros exponentes de la *Naturphilosophie* desarrollan, transforman y articulan una noción de organismo que informará la institucionalización de la biología como disciplina científica (Zammito, 2018). Así, un organismo se concibe como un sistema individual dinámico capaz de reproducirse o como sistema auto-diferenciante de células (Oken, 1805) o como entidad material individual que posee una forma de vida y organización específica y que padece cambios de acuerdo las circunstancias del medio. Incluso la teoría celular, en sus versiones reduccionistas u holistas, debe mucho a estas especulaciones sobre el concepto de organismo (Jacyna, 1983). Desde finales del siglo XVIII e inicio XIX, la

naturaleza y las sociedades humanas se empiezan a interpretar en términos históricos y la publicación en 1859 del *Origen de las especies* de Charles Darwin confirma esta tendencia. En este contexto, la noción de “organismo” se relaciona con una dimensión diacrónica constitutiva en la medida que dicha entidad se reconfigura como el resultado de un proceso evolutivo que puede explicar su morfología y propiedades, y decretar su proliferación o extinción. El influyente biólogo neo-darwinista August Weismann consagra este principio histórico en sus especulaciones sobre el origen y naturaleza de los organismos, sin embargo, al mismo tiempo, prepara el terreno para la progresiva descomposición del individuo orgánico en un conjunto de partículas fundamentales que poseerían el principio de la organización viviente (Weismann, 1893).

A lo largo del siglo XX la fragmentación del organismo encuentra un sólido soporte con el desarrollo de disciplinas como la genética y de la biología molecular (Laubichler, 2000). El organismo dejó de ser considerado como unidad principal de la evolución dado que la selección natural no actuaría sobre los organismos, sino sobre sus genes. La evolución, en este sentido, no sería nada más que cambio en la frecuencia de los genes dentro de una o más poblaciones. En la metáfora del biólogo Richard Dawkins, el organismo no es nada más que un contenedor que permite y favorece la replicación genética (Dawkins, 1976). El organismo es epifenómeno o consecuencia de este proceso constante de selección alélica. Aunque estas visiones anti-organicistas hayan encontrado fuerte oposición durante todo el siglo XX, es solo en las últimas décadas que asistimos a una fuerte recuperación el concepto de organismo en varias áreas de las ciencias

biológicas (Nicholson, 2014). A partir de los años 70 y 80 del siglo pasado, en paralelo con una renovada crítica al mecanicismo, reduccionismo y adaptacionismo, emerge un consenso sobre la centralidad del organismo en los procesos evolutivos, ontogenéticos y ecológicos. En este sentido, el organismo no se puede ni concebir como objeto totalmente pasivo a merced de fuerzas evolutivas y tampoco como mero epifenómeno de su patrimonio hereditario. El organismo se vuelve sujeto activo del proceso evolutivo en la medida que modifica de forma intencional o accidentalmente su entorno (Smee et al. 2005), posee una capacidad de respuesta fenotípica independiente de su patrimonio genómico (West-Eberard, 2003), y su plasticidad ontogénica puede incidir sobre las trayectorias evolutivas (Muller et al. 2003).

Hoy en día, paralelamente al retorno del organismo como sujeto principal de la biología evolutiva, del desarrollo y ecología, muchas inquietudes filosóficas y científicas se concentran sobre el concepto de individuación orgánica. En otras palabras, ¿qué hace que una entidad sea un organismo (y no más organismos)? De acuerdo a la concepción jerárquica de la evolución, el organismo representa solo una entidad biológica entre otras (genes, organelos celulares, células etc.). Sin embargo, varios autores han avanzado distintos criterios de individuación orgánica que garanticen un lugar privilegiado al organismo como unidad central de la biología (y evolución orgánica). David Hull sugirió que la teoría de la evolución por selección natural podía ser un buen candidato para fundamentar una noción robusta de organismo (Hull, 1992). Otros se han concentrado sobre aspectos específicos de integración funcional y estructural que pueden garantizar cierta

autonomía a la unidad orgánica (Wilson, 1999). Thomas Pradeu, a su vez, ha argumentado recientemente que el sistema inmunitario podría ser un elemento de individuación orgánica (Pradeu, 2010).

Más allá de la relevancia de uno o más criterios de individuación orgánica, el concepto de *organismo* ha sido utilizado (aunque de una forma ambigua) en ámbitos muy distintos de la biología. De hecho, desde el siglo XIX en adelante, con la obra de Emile Durkheim y Herbert Spencer, no han faltado autores que han vinculado la noción de organismo con el concepto de sociedad. El concepto de “organismo social” expresó la idea que la sociedad es, en realidad, una entidad dinámica y plástica que, como un organismo individual, se reproduce y desarrolla (Maclay, 1990). La metáfora del “organismo social” prosperó en el siglo XX a través de la obra de sociólogos, antropólogos y economistas como Lucien Levy-Bruhl, Gabriel Tarde y Vilfredo Pareto, entre otros.

## **Bibliografía**

Baglivi G. (1704). *The Practice of Physick*, London: Andrew Bell

Canguilhem G. (1952). “Machine et Organisme” in *La Connaissance de la Vie*, Paris, Vrin

Cheung T. (2010). What is an “Organism”? On the Occurrence of a New Term and Its Conceptual Transformations – 1680-1850, *History and Philosophy of the Life Sciences*, Vol. 32, N. 2/3, pp. 155-194

- Dawkins R. (1976). *The Selfish Gene*, Oxford: Oxford University Press
- Descartes R. (2003). *Treatise of Man*, ed. T. Steele Hall, Prometheus Books
- Espinas A. (1903). L'organisation ou la Machine Vivante en Grèce, au IV siècle avant J.C, *Revue de Métaphysique et de Morale*, 11, N. 6 , pp. 703-715
- Esposito M. (2016). *Romantic Biology – 1890-1945*, New York/London, Routledge
- Hacking I. (1998). Canguilhem among the Cyborgs, *Economy and Society*, Vol. 27, n. 2-3, pp. 202-216
- Hull D. (1992). "Individual", in Keller E.F., and Lloyd E (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Cambridge, Harvard University Press
- Jacyna L.S. (1984). The Romantic Programme and the Reception of Cell Theory in Britain, *Journal of the History of Biology*, Vol. 17, N. 1, pp. 13-48
- Kant I. (2013). *Crítica del Juicio*, Ed. y trad. M. G. Morente, Barcelona, Espasa
- Nicholson D. (2014). The Return of the Organism as a Fundamental Explanatory Concept in Biology, *Philosophy Compass*, Vol. 9, Issue 5, pp. 347-359
- Maclay G. R. (1990). *The Social Organism: A Short History of the Idea That a Human Society May Be Regarded As a Gigantic Living Creature*. North River Press
- Müller G B., Newman S.A., eds. (2003). [Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology](#), Cambridge, MIT Press.

Laubichler M. (2000). The Organism is Dead. Long Live the Organism! *Perspective on Science*, 8(3): 286-314

Odlin-Smee J., Laland K., Feldman M. (2005). *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, Princeton University Press

Plutarco. (1996). *Vite di Plutarco*, Vol. 4, ed. D. Magnino, Torino, UTET

Pradeu T. (2010). What is an Organism? An Immunological Answer, *History and Philosophy of the Life Sciences*, Vol. 32, N. 2/3, pp. 247-267

Schiller J. (1978). *La Notion d'Organisation dans L'Histoire de la Biologie*, Paris, Maloine

Spengler O. (1934). *El hombre y la técnica: contribución a una filosofía de la vida*, trad. esp. de M. García Morente, Madrid, Espasa-Calpe

Weismann A. (1893). *The Germ-Plasm: a Theory of Heredity*, Scribner's Sons

West-Eberhard, M-J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*, New York: Oxford University Press

Wilson J. (1999). *Biological Individuality: The Identity and Persistence of Living Entities*, Cambridge University Press

Zammito J. (2018). *The Gestation of German Biology: Philosophy and Physiology from Stahl to Schelling*, Chicago, University of Chicago Press

## PLANES CORPORALES

Miquel De Renzi

Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva-Universitat de València

El concepto de plan corporal (o estructural) se refiere a las distintas disposiciones de las partes del cuerpo que presentan los grupos mayores de animales y plantas. Esta entrada se centrará sobre todo en los animales. Hoy día concebimos que los planes surgieron a partir de un proceso evolutivo, fundado en bases genéticas y procesos de desarrollo, del cual existen testimonios paleontológicos. Se cuentan actualmente unos 35 planes animales. Los ejemplos más conocidos serían los cnidarios, los ctenóforos, los artrópodos, los equinodermos y los cordados; estos últimos incluyen los vertebrados. De estos, cnidarios y ctenóforos son diploblásticos (dos hojas germinales), mientras que los restantes son triploblásticos (tres hojas germinales) y constituyen los bilaterales (con simetría bilateral).

El concepto de plan corporal surgió muy pronto. Aristóteles (*Investigaciones sobre los animales* y *Partes de los animales*) dio el primer paso con su anatomía comparada; su investigación fue básicamente morfológica, de definición de los animales por diferencias entre ellos (Nuño de la Rosa, 2011). En el siglo XVI, Pierre Belon y Leonardo de Vinci siguieron por esta vía comparativa (Cole, 1944). Durante el siglo XVIII, tras los estudios de Vicq d'Azyr, Buffon y Maupertuis, Diderot abre el camino para una definición de plan corporal, al concebir la existencia de un “primer animal prototipo de todos los animales”, del cual surge toda la diversidad posible al variar sus características (*Pensées sur l'interprétation*

*de la Nature*; 1754). Sus ideas se reformularon casi punto por punto en la *Crítica del Juicio* de Kant (1790). La *Natur-Philosophie* alemana (fundada por Kant, Schelling y Goethe), con sus puntos de vista unificadores de la visión de la naturaleza, refuerza la idea de plan corporal; así, la planta primordial de Goethe, a semejanza del prototipo animal de Diderot. Todo ello aludiría a una unidad de plan en animales y, lo mismo, en plantas.

Hasta el siglo XIX se había atendido a la función más que a la estructura. Sin embargo, Étienne Geoffroy Saint-Hilaire –creador de la *morfología trascendental* y con ideas afines a la *Natur-Philosophie*– mostró, entre 1808 y 1830 (V.g. *Principes de Philosophie Zoologique*, 1830), la importancia de la estructura: las partes se conectan siempre de la misma manera (*principio de las conexiones*), independientemente de la función que cumplan. Finalmente, mantuvo la unidad de plan para los animales, a lo cual se opuso Cuvier, que veía en ello un firme apoyo al transformismo, al cual era contrario. Cuvier, si bien no estaba de acuerdo con la unidad de plan, propuso crear cuatro *embranchements* o *ramas* para los animales: vertebrados, radiados, moluscos y articulados, dentro de los cuales sí se podía efectuar comparaciones, pero no entre ellos, y esto último fue lo que aceptó la comunidad científica; ésta es la base de la pluralidad de planes. Más tarde, Richard Owen (*On the Nature of Limbs: A Discourse*, 1849) denominaría partes *homólogas*, u *homologías*, aquéllas que siempre estuvieran conectadas con otras de la misma manera, y cuyo conjunto definiría el arquetipo; V.g. vertebrados, que no tendría entidad material sino que constituiría una idea platónica, residente en la mente del creador (causa primera), y no sería funcional. Sus distintas

materializaciones, bien ajustadas funcionalmente, se darían mediante la intervención de causas segundas o *Naturaleza*. Parece que adoptó tal posición forzado por los imperativos religiosos y sociales vigentes en Inglaterra.

Una segunda manera de abordar los planes corporales fue la embriología. Había dos posiciones contrapuestas: la preformación y la epigénesis, de las cuales triunfó esta última. Durante la primera mitad del siglo XIX, Karl-Ernst von Baer pudo mostrar que organismos correspondientes a un mismo plan estructural –pero con adultos muy distintos; V.g. aves y mamíferos– tenían inicialmente un desarrollo embrionario semejante; posteriormente, divergían al surgir los caracteres del grupo concreto al que pertenecían.

La tercera vía fue la histórica. El registro fósil muestra la historia de la vida al ser estudiado de un modo sistematizado entre finales del siglo XVIII y la primera mitad del siglo XIX. Los grandes planes corporales animales aparecen de un modo aparentemente súbito al principio de los tiempos cámbricos (explosión cámbrica; actualmente se sugiere para ella una duración de  $\approx 30$  Ma). A principios del siglo XX, Walcott descubre los fósiles del Cámbrico medio del Burgess Shale (Canadá), de una conservación excepcional (presencia de tejidos no mineralizados), y cuya variedad es muy grande (para una historia de su descubrimiento, véase Gould, 1989). No así los planes estructurales de las plantas, cuyo surgimiento se situó primero en el Paleozoico superior (Carbonífero) y luego se adelantó a los tiempos devónicos. Hoy hay acuerdo (Harrison, 2017) de que ya existían al inicio del Ordovícico medio, y su despliegue básico duró casi hasta el final del Devónico, un intervalo de unos 110 Ma.

Para Darwin (*On the Origin of Species*, 1859), los anteriores enfoques morfológicos y embriológicos fueron argumentos que sostenían su concepción evolutiva de la vida, puesto que remitían, en cada caso, a la idea de un antepasado común cuya estructura básica (“unidad de tipo”) se mantendría, aunque modificada, en los sucesivos descendientes. Darwin estaba de acuerdo con Owen y Geoffroy en que la estructura básica del arquetipo no tenía significación funcional; es decir, no era debida a selección natural. Al mismo tiempo, la estabilidad arquetípica, así como la semejanza de las primeras fases del desarrollo, la atribuyó a un *fuerte principio de herencia*. Sin embargo, Darwin creía en la uniformidad de la naturaleza de Lyell (*Natura non facit saltum*-Leibnitz) y veía el registro fósil, con sus discontinuidades, como algo imperfecto y no probatorio de su teoría. Según esto, la explosión cámbrica sería un artefacto, ya que no hubo, durante los tiempos precámbricos, evidencia de una progresiva diversificación en el registro de formas hasta llegar a ella; según Darwin, dicho registro desapareció a causa de diversos agentes destructivos (metamorfismo, etc.). El problema fue que tales agentes no habían afectado siempre a las rocas precámbricas y éstas podían haber contenido fósiles de haber existido.

Durante el siglo XX, el conocimiento de los tiempos precámbricos sí ha mostrado fósiles, con un registro inicial de procariotas (hace más de 3000 Ma). Los fósiles de eucariotas unicelulares han sido muy discutidos, aunque parece haber consenso sobre su aparición entre 1100 y 1200 Ma, y sí existen evidencias seguras (Knoll, 2014). En la segunda mitad del siglo XX, desde 1958 (Glaessner y Wade, 1966) se conoce en Australia la biota de Ediacara (Precámbrico superior),

con impresiones de organismos macroscópicos no mineralizados, que luego se vio que tenía extensión mundial (véase Laflamme, Darroch, Tweedt, Peterson y Erwin, 2013). También se han hallado numerosas pistas de actividad animal (huellas, trazas o *icnofósiles*) en el Precámbrico más superior. Se considera que la multicelularidad (propia de animales y plantas) fue el resultado de mantener unidas las células hijas tras la división de una célula inicial. Existen actualmente organismos unicelulares que pasan por una fase multicelular transitoria (*Volvox*, hongos mucosos) y su estudio sirve de modelo para comprender cómo fue la evolución hacia la multicelularidad.

*Definición y problemas.*- El concepto de plan corporal es morfológico y se refiere a multicelulares; se define como *conjunto de rasgos arquitecturales y estructurales homólogos en los adultos, junto a la caracterización morfológica de ontogenias completas* (Valentine, 1986). Plan corporal es más o menos equivalente de los términos *embranchement* –Cuvier–; arquetipo –Owen– o *Bauplan* –Woodger–. El término *Bauplan* se toma como sinónimo de plan corporal, aunque se refiere más específicamente al isomorfismo algebraico que conecta los conjuntos de partes comunes a todos los miembros del plan (Woodger, 1945). *Bauplan* se aplica a las categorías más altas de la jerarquía taxonómica: filo, clase y orden, pero no a las más bajas (familia, género y especie). En realidad, habría que restringirlo a los filos. Para clase y orden se habría de usar *Unterbaupläne* (Valentine, 1986). Las generalizaciones embriológicas de von Baer se cumplen para los *Unterbaupläne*, pero no entre *Baupläne*. Se ha propuesto reservar el término arquetipo para lo que

tienen en común diversos *Baupläne* entre sí (Nuño de la Rosa, 2011); V.g. el arquetipo de los *Baupläne* de los bilaterales: el *Urbilaterio*.

Algunos han propuesto reemplazar esta definición por el patrón de expresión génica (V.g. el zootipo de Slack, Holland y Graham, 1993), pero esto último es la explicación (*explanans*) del patrón morfológico del *Bauplan*, y no ha de ser confundido con aquél (*explanandum*) que trata de explicar. Otra cuestión es que si bien el *Bauplan* se manifiesta claramente en grupos monofiléticos y se hace confuso para los polifiléticos, en los parafileticos vuelve a tener una caracterización clara. Esponjas, anélidos y moluscos, que se consideran filos, para algunos no cumplen con la condición de monofiletismo (Arthur, 1997).

A esto cabe añadir que hay quienes ven una tautología al hacer corresponder a un filo un *Bauplan*, ya que el filo está definido por el *Bauplan* y este último es lo que corresponde a un filo (Scholtz, 2004). Sin embargo, hay que atender a que filo hace referencia a un concepto de la taxonomía mientras que *Bauplan* hace referencia a la morfología (ciencia de la forma). Filo es una categoría taxonómica referida a un grupo de organismos y *Bauplan* denomina una estructura morfológica. Es decir, estamos ante dos conceptos de estatus ontológico y epistemológico diferentes y, por tanto, no existe tal circularidad, ya que una cosa es la organización morfológica de la diversidad y otra, su organización taxonómica (Nuño de la Rosa, 2011).

Otros piensan que el concepto de *Bauplan* está teñido de tipologismo predarwinista, de corte epistemológicamente esencialista, ya que implica unos

rasgos en principio fijos y, por tanto, no susceptibles de cambio (Scholtz, 2004). Esto se debe a que la síntesis moderna ha hecho desaparecer el concepto de forma orgánica, en tanto que su pensamiento es puramente poblacional y contrario a la existencia de tipos (Nuño de la Rosa, 2011). En realidad, estamos ante un aspecto de estabilidad, ya reconocido por Darwin, y que se fundaría en una homeostasis, un concepto de naturaleza no esencialista (Rieppel, 2006).

*Cuándo surgen.*- La explosión cámbrica representa la aparición casi repentina de una innovación: el esqueleto mineralizado, mayoritariamente en celomados. Estos esqueletos tendrían una base común en el mecanismo de biomineralización ancestral más antiguo presente en procariotas (Kirschvink y Hagadorn, 2000). La biota de Ediacara (Precámbrico superior) parece mostrar el surgimiento de los animales no esqueletizados algo anteriormente; Glaessner y Wade (1966) argumentaron que en ella están representados los cnidarios y los anélidos, junto a formas problemáticas. Posteriormente, se pensó también en un filo no animal (Vendobionta), que se extinguió en el Cámbrico (Seilacher, 1996). Todo esto es actualmente tema de discusión y se piensa que dicha biota la integran unos diez planes con muy poco en común (Laflamme, Darroch, Tweedt, Peterson y Erwin, 2013) y se está de acuerdo con el régimen de nutrición osmótrofa de estos organismos. Otro problema lo plantea la biota del Burgess Shale (Cámbrico medio), que en principio también parecía estar compuesta por todos los filos menos los cordados, pero que planteó posteriormente la existencia de otros planes estructurales, extintos en los tiempos inmediatamente posteriores (Gould, 1989), aunque Conway Morris (2003), entre otros, lo pone en duda.

Lo que parece claro es que existieron previamente animales sin esqueleto mineralizado en el Precámbrico; estos dejaron registro de actividades locomotoras –icnófosiles– en los sedimentos. Dichas trazas son contemporáneas de los fósiles de Ediacara y, en principio, se pensó que corresponderían a filos de animales acelomados, pseudocelomados y procelomados (Bergström, 1990); más recientemente, Chen et al. (2013) hablan, para dicha época, de huellas de comportamientos complejos realizadas por animales bilaterales (551-541 Ma). Ahora bien, análisis débiles de reloj molecular parecen confirmar que el *crown-group* Metazoa, así como los filos no bilaterales y los bilaterales surgieron en un breve lapso de tiempo –entre 800 y 720 Ma–, anterior al inicio de las glaciaciones de larga duración (Tierra ‘bola de nieve’) que precedieron a la aparición de la biota de Ediacara (Dohrmann y Wörheide, 2017).

*Mecanismos genéticos y de desarrollo implicados.*- Arthur (1997) ha sugerido la existencia de un paralelo entre la ontogenia (los órganos se esbozan muy al principio del desarrollo embrionario y, a esta fase inicial, le sigue una larga fase de crecimiento alométrico) y la historia geológica de los planes estructurales (aparecen casi repentinamente y luego se establece una larga evolución, durante unos 540 Ma, por variaciones de las distintas estructuras que caracterizan los mismos). En resumen, una primera fase creativa seguida de una segunda, de modelado estructural. Esto último significa que las novedades van ligadas al plan corporal mismo, que, como legado filogenético, impone unas fuertes limitaciones evolutivas (Seilacher, 1991), debido a su enorme estabilidad, consecuencia de una fuerte canalización del desarrollo. En todo ello juegan un papel a) los genes y b)

los aspectos epigenéticos, ambos implicados en la evolución y cuyas relaciones estudia la biología evolutiva del desarrollo (*evo-devo*).

Los genes en los animales se clasifican en genes del desarrollo (*developmental genes*), genes de destino terminal (*terminal target genes*) y genes domésticos (*housekeeping genes*). Los planes corporales los determinan los primeros. Lo que tienen en común los g. del desarrollo es que sus mutaciones dan lugar a malformaciones. Existe una arquitectura genética del desarrollo; en realidad, una red genética (*genetic network*), con retroalimentaciones (*feedback*). Entre los g. que rigen el desarrollo están los genes *Hox*, comunes a todos los animales y básicos en la construcción de los planes.

Es importante destacar que en la arquitectura genética hay cuatro tipos de sub-circuitos génicos reguladores organizados jerárquicamente (Davidson y Erwin, 2006; He y Deem, 2010): los *kernel*, los *plug-in*, los *I/O switches* y las *differentiation gene batteries*. Los primeros, prácticamente inmodificables, tienen que ver con la rigidez del mantenimiento de los planes corporales (la formación de sus distintas partes) desde el Cámbrico (fílos y superfílos). Los *plug-in* son también muy conservadores y están comprometidos en muy distintas redes genéticas. Esta versatilidad es la responsable de la existencia de distintos *Unterbaupläne* en un mismo *Bauplan*. Los *kernel*, sobre todo, justificarían el fuerte principio de herencia de Darwin.

Sin embargo, la relación entre el desarrollo y la expresión de los genes que lo controlan no consiste en una subordinación del primero a la segunda, sino en una

dialéctica genético-epigenético, que confiere carácter cibernético al proceso. El lado epigenético viene marcado por los acontecimientos mecánico-químicos (movimientos celulares y naturaleza de los contactos entre células, procesos de difusión de las moléculas de señalización, etc.), que se heredan por una vía no genética y cuya coordinación da lugar a la canalización y estabilidad del desarrollo; en realidad, la homeostasis invocada por Rieppel (ver más arriba) sería más bien canalización. Además, las homologías se independizan de sus bases genéticas y epigenéticas, y adoptan el rol de *organizadores* (Müller, 2003); esta independización, pues, refuerza la canalización. De todo esto se concluye que no existan unas transiciones continuas de un plan a otro y que, a causa de ese carácter fuertemente canalizado, es probable que la transferencia genética horizontal proporcione pocas novedades, aunque pudo jugar un papel relevante al inicio de los eucariotas para introducir, vía ciertas bacterias, un mecanismo básico de biomineralización común a todos.

*Escenarios de origen y posibles formas iniciales.*- Como ya se vio, los animales han surgido en dos cortos intervalos temporales: el previo a las grandes glaciaciones precámbricas y el de la explosión cámbrica (Cámbrico inferior). En ambos casos se ha generado gran diversidad y disparidad en un tiempo breve; la diversificación se explica por procesos de especiación casi simultáneos e independientes que tienen lugar en esos intervalos (Eldredge & Gould, 1972); la disparidad, por cambios en las redes genéticas de regulación (Davidson y Erwin, 2006), así como también aumento del tamaño genómico (Li y Zhang, 2010). Se trata, pues, de radiaciones.

La radiación cámbrica, sobre todo, necesitaba unos requisitos ambientales muy específicos. Estos eran 1) la necesidad de una concentración de oxígeno adecuada en la atmósfera para sostener los requerimientos metabólicos de animales relativamente grandes, y 2) cantidad suficiente de materia orgánica para sostener su modo heterótrofo de nutrición. Todo ello estaba presente al final del Precámbrico: atmósfera ya altamente oxigenada y tapices cianobacterianos sobre los que pacer (revolución agronómica de Seilacher, 1996).

Al existir nuevos tipos de comportamiento animal a partir del Cámbrico, sobre todo de organismos pacedores y de otros que penetraban activamente en el sustrato, se modificó profundamente el medio bentónico, se eliminaron los tapices y desapareció la posibilidad de alimentarse por vía osmótrofa, lo cual llevó a la extinción de la biota de Ediacara (Laflamme, Darroch, Tweedt, Peterson y Erwin, 2013).

Sin embargo, el abundante oxígeno que consumen animales muy activos (como revelan las pistas de actividad al final del Precámbrico) genera productos muy nocivos (radicales libres), que afectan al ADN. Las células, actualmente, tienen sus defensas para ello, pero entonces no debió ocurrir así. Debido a dicha acción sobre el ADN –consistente principalmente en mutaciones, la creación de genes nuevos y la modificación de la regulación de los genes del desarrollo, sobre todo los *Hox*–, se produciría multitud de variantes con tamaños genómicos mayores y nuevas vías de desarrollo, de las cuales sobrevivirían lo que serían los nuevos planes corporales (Yang, Guo, Xie y Luo, 2018).

Los bilaterales constituyen el grupo más diversificado en términos de planes corporales animales; en él se establecen las morfologías y los comportamientos más complejos. Los bilaterales se dividen en protostomos y deuterostomos. Un embrión de protostomo (*Drosophila*) comparado con uno de deuterostomo (*Mus*) revela 1) una subdivisión en partes del cuerpo muy parecida, y 2) un patrón de expresión de los genes *Hox* muy semejante en dichas zonas, aunque con diferencias. Estas últimas son las responsables de las grandes divergencias morfológicas entre los adultos de ambos grupos, lo cual indicaría la unidad de plan de los mismos sintetizada por su arquetipo (el urbilaterio).

La bilateralidad se debe a la existencia de dos ejes polares de simetría ortogonales, que dividen el cuerpo según dos direcciones: un eje primario anteroposterior (AP) u oral-aboral, que une boca y ano, y otro secundario, dorso-ventral (DV) o director, que localiza unilateralmente el sistema nervioso central. Ambos ejes son regulados molecularmente en fases tempranas del desarrollo; dicha regulación consiste en dos gradientes de moléculas de señalización: el de la proteína *Wnt*, cuya concentración aumenta en sentido anteroposterior en el embrión y determina el eje primario, y la proteína *BMP*, cuyo gradiente se establece perpendicularmente al anterior, con el consiguiente establecimiento del eje director. Ambos gradientes constituyen un sistema de coordenadas de referencia en cuanto a información posicional (Niehrs, 2010), cuyos cambios podrían explicar los patrones de crecimiento y forma corporal observados en la evolución.

Los cnidarios probablemente constituyen el grupo hermano de los bilaterales; de sus cinco clases, la que se relaciona con los bilaterales son los antozoos, ya que también tienen simetría bilateral. En las cinco clases de cnidarios existe un eje AP, determinado por el gradiente de *Wnt*, compartido con los bilaterales; en los antozoos se establece además el eje director regulado por el gradiente *BMP* (Genikhovich y Technau, 2017). Ahora bien, según estos autores, el origen de la bilateralidad no parece tener todavía una respuesta: no se puede decidir todavía si la bilateralidad posee un origen común o si evolucionó convergentemente.

## LITERATURA CITADA

Arthur, W. (1997). *The origin of animal body plans: A study in evolutionary developmental biology*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.

Bergström, J. (1990). Precambrian trace fossils and the rise of bilaterian animals. *Ichnos*, 1(1), 3-13.

Chen, Z., Zhou, C., Meyer, M., Xiang, K., Schiffbauer, J. D., Yuan, X. y Xiao, S. (2013). Trace fossil evidence for Ediacaran bilaterian animals with complex behaviors. *Precambrian Research*, 224, 690-701. doi: 10.1016/j.precamres.2012.11.004.

Cole, F. J. (1944). *A history of comparative anatomy: From Aristotle to the eighteenth century*. London, Great Britain: MacMillan & Co. Ltd.

Conway Morris, S. (2003). The Cambrian “explosion” of metazoans. En G. B. Müller y S. A. Newman (Eds.), *Origination of organismal Form: Beyond the gene in developmental and evolutionary biology* (pp. 13-32). Cambridge, Massachusetts: A Bradford Book, The MIT Press.

Davidson E.H. y Erwin D. H. (2006). Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans. *Science*, 311, 796-800. doi: 10.1126/science.1113832.

Dohrmann, M. y Wörheide, G. (2017). Dating early animal evolution using phylogenomic data. *Scientific Reports*, 7, 1-6. doi: 10.1038/s41598-017-03791-w.

Eldredge, N. y Gould, S. J. (1972). Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. En T. J. M. Schopf (Ed.), *Models in paleobiology* (pp. 82-115). San Francisco, California: Freeman, Cooper & Company.

Genikhovich, G. y Technau, U. (2017). On the evolution of bilaterality. *Development*, 144, 3392-3404. doi: 10.1242/dev.141507.

Glaessner, M. F. y Wade, M. (1966). The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia. *Palaeontology*, 9, 599-628.

Gould, S. J. (1989). *Wonderful life: The Burgess Shale and the nature of history*. New York, United States of America: W. W. Norton & Company.

Harrison, C. J. (2017). Development and genetics in the evolution of land plant body plans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 372, 1-12, 20150490. doi: 10.1098/rstb.2015.0490.

He, J. y Deem, M. W. (2010). Hierarchical evolution of animal body plans. *Developmental Biology*, 337, 157-161. doi: 10.1016/j.ydbio.2009.09.038.

Kirschvink, J. L. y Hagadorn, J. W. (2000). A grand unified theory of biomineralization. En E. Bäuerlein (Ed.), *The biomineralization of nano- and micro-structures* (pp. 139-150). Weinheim, Germany: Wiley-VCH Verlag GmbH.

Knoll, A. H. (2014). Paleobiological perspectives on early eukaryotic evolution. En P. J. Keeling y E. V. Koonin (Eds.) *Additional perspectives on the origin and evolution of eukaryotes*. Cold Spring Harbor, Estados Unidos: Cold Spring Harbor Laboratory Press.

- Laflamme, M., Darroch, S. A. F., Tweedt, S. M., Peterson, K. J. y Erwin, D. H. (2013). The end of the Ediacara biota: Extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat. *Gondwana Research*, 23, 558-573. doi: 10.1016/j.gr.2012.11.004.
- Li, D. J. y Zhang, S. (2010). The Cambrian explosion triggered by critical turning point in genome size evolution. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 392, 240-245. doi: 10.1016/j.bbrc.2010.01.032.
- Müller, G. B. (2003). Homology: The evolution of morphological organization. En G. B. Müller y S. A. Newman (Eds.), *Origination of organismal Form: Beyond the gene in developmental and evolutionary biology* (pp. 51-69). Cambridge, Massachusetts: A Bradford Book, The MIT Press.
- Niehrs, C. (2010). On growth and form: a Cartesian coordinate system of Wnt and BMP signaling specifies bilaterian body axes. *Development*, 137, 845-857. doi: 10.1242/dev.039651.
- Nuño de la Rosa, L. (2011). *El concepto de forma en la biología contemporánea. Examen filosófico* (Tesis doctoral). Universidad Complutense de Madrid y Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne.  
[https://lauranrg.files.wordpress.com/2013/02/lnrg\\_tesis\\_es.pdf](https://lauranrg.files.wordpress.com/2013/02/lnrg_tesis_es.pdf)
- Rieppel, O. (2006). 'Type' in morphology and phylogeny. *Journal of Morphology*, 267, 528-535. doi: 10.1002/jmor.10424.
- Scholtz, G. (2004). Baupläne *versus* ground patterns, phyla *versus* monophyla: aspects of patterns and processes in evolutionary developmental biology. En G.

Scholtz (Ed.), *Evolutionary Developmental Biology of Crustacea* (pp. 3-16). Lisse, Netherlands: A.A. Balkema Publishers.

Seilacher, A. (1991). Self-organizing morphogenetic mechanisms as processors of evolution. *Revista Española de Paleontología*, nº. Extraordinario, 5-11.

Seilacher, A. (1996). Explosive evolution in the Pre-Cambrian/Cambrian Transition. En E. Molina (Ed.), *Evolución: aspectos multidisciplinarios* (pp. 65-78). Zaragoza, España: Seminario Interdisciplinar de la Universidad de Zaragoza, Cuadernos Interdisciplinarios nº 6.

Slack, J. M. W., Holland, P. W. H. y Graham, C. F. (1993). The zootype and the phylotypic stage. *Nature*, 361, 490-492.

Valentine, J. W. (1986). Fossil record of the origin of Baupläne and its implications. En D. M. Raup y D. Jablonski. (Eds.), *Patterns and processes in the history of life* (pp. 209-222). Berlin, Germany: Springer-Verlag.

Woodger, J. H. (1945). On biological transformations. En W. E. Le Gros Clark y P. B. Medawar (Eds.), *Essays on growth and form presented to D'Arcy Wentworth Thompson* (pp. 95-120). Oxford, Great Britain: Oxford at the Clarendon Press.

Yang, D., Guo, X., Xie, T. y Luo, X. (2018). Reactive oxygen species may play an essential role in driving biological evolution: The Cambrian explosion as an example. *Journal of Environmental Sciences*, 63, 218-226. doi: 10.1016/j.jes.2017.05.035.

*Plasticidad fenotípica*

Alma Piñeyro Nelson<sup>1</sup> y Daniela Sosa Peredo<sup>1</sup>

Dentro de la teoría de la evolución por Selección Natural propuesta por Charles Darwin en 1859, Darwin postula que individuos con pequeñas variaciones en diferentes rasgos visibles –el fenotipo- podían presentar ventajas en su supervivencia y reproducción, por lo tanto aumentando su probabilidad de dejar descendencia. Darwin asumía que una fracción de la variación observable entre individuos de una misma especie podía ser de tipo hereditario, mientras que otra fracción podría deberse a las condiciones ambientales a las que estuvieran sujetos los individuos.

El primer tipo de variación fue el que consideró más importante para explicar la evolución, donde pequeños cambios heredables (ahora diríamos mutaciones de efecto pequeño) acumulados a lo largo de muchas generaciones subsecuentes podían dar paso a no sólo procesos de adaptación local e incremento del número de individuos portadores de estos cambios o mutaciones, si no de procesos de especiación. Bajo esta concepción, la evolución es un proceso de cambio gradual.

Darwin no infirió los patrones de transmisión de las partículas que se heredaban de padres a hijos. Esto fue labor de Gregor Mendel, quien se enfocó en investigar características morfológicas discretas (por ejemplo, aquellas que sólo tienen dos variantes o tipos distintos, como son poblaciones de plantas de una misma

especie cuyos individuos sólo tienen flores rojas o blancas), de naturaleza genética simple (donde la base molecular que da paso a un rasgo particular se relaciona con la expresión de uno o pocos genes), dejando de lado rasgos de naturaleza genética más compleja, como son aquellos que presentan una variación continua en una población (por ejemplo la altura y el coeficiente intelectual), cuya base genética involucra varios o muchos genes distintos y es contingente con el ambiente.

La estrategia de Mendel de estudiar rasgos de naturaleza genética simple y con estados discretos fue muy útil para caracterizar y sistematizar regularidades en los patrones de la herencia y proponer mecanismos explicativos, pero dejó de lado el análisis de rasgos de naturaleza genética compleja y/o cuantitativa, que podían variar de manera importante en un mismo individuo dependiendo de cambios ambientales. Los aportes de Mendel no sólo permitieron predecir los patrones de herencia de rasgos simples, un elemento que favoreció la profesionalización del proceso de selección artificial que se realiza en plantas y animales domesticados, si no que desde el punto de vista de la biología evolutiva, la propuesta de Mendel fue interpretada como evidencia a favor de procesos de evolución saltacionistas: eventos donde una o pocas mutaciones podían generar fenotipos novedosos. Esta interpretación ponía en tela de juicio la perspectiva de evolución gradual propuesta por Darwin (Sarkar, 2004). Con el fin de estudiar si este era el caso, diferentes autores se dieron a la tarea de modelar la variación existente en diferentes rasgos de naturaleza genética compleja o cuantitativa, de donde se derivaría eventualmente el concepto de plasticidad fenotípica.

Si bien el concepto de plasticidad fenotípica ha cambiado a través de los años, hoy podemos decir que la definición más general de plasticidad fenotípica se refiere a la “habilidad de un genotipo para producir diferentes fenotipos cuando es expuesto a diferentes ambientes a lo largo de su ontogenia (desarrollo)” (Pigliucci, 2006, traducción nuestra). De esta definición podemos derivar que un rasgo plástico es aquel que puede variar bajo diferentes condiciones ambientales, mientras que un rasgo no plástico es aquel que se desarrolla siempre de la misma manera, sin importar si hay cambios en el ambiente.

A continuación realizamos un breve resumen de los hitos más importantes en la evolución de este concepto.

Una aproximación utilizada desde inicios del S. XX para estudiar la plasticidad fenotípica, fue describir los diferentes fenotipos resultantes de individuos o poblaciones de individuos genéticamente homogéneos (es decir, con el mismo genotipo; como aquellos derivados de la propagación clonal, común en muchas plantas, o de la partenogénesis, que es la producción de embriones a partir de óvulos no fecundados) sometidos a diferentes condiciones ambientales. Con esta información, Woltereck construyó “curvas fenotípicas” para graficar cómo, bajo cambios en un estímulo externo -temperatura- cambiaba el fenotipo de líneas genéticamente homogéneas de pulgas de agua del género *Daphnia*. Más tarde estas curvas serían bautizadas como “Normas de Reacción” (Woltereck, 1909, citado en Sarkar, 2004). Bajo esta concepción, lo que se heredaba de una

generación a otra era una cierta configuración genética que posibilitaba o favorecía una cierta Norma de Reacción (NoR), que podía generar fenotipos más o menos variables o plásticos, más que un rasgo concreto (Woltereck, 1909, citado en Sarkar, 2004). Así, “el genotipo era menos una fuerza determinística, que un agente habilitador de la fenogénesis” (Sarkar, 2004; traducción nuestra). Esta visión fue cambiando, en particular dentro de la escuela anglosajona de genética, donde una vez establecida la “síntesis neodarwiniana”, se favorecieron interpretaciones mucho más genocéntricas para interpretar la construcción del fenotipo, donde las variaciones en rasgos entre individuos genéticamente homogéneos eran atribuidas más al grado de “expresividad” (qué tanto se transcriben los genes bajo estudio en un organismo) y “penetrancia” (cuántos individuos con un genotipo igual desarrollan el mismo fenotipo dentro de una población bajo estudio) de ciertos genes bajo diferentes ambientes, que a la variación que posibilitaba una NoR (Sarkar, 2004).

Otro cambio en la concepción de las NoR fue el considerarlas importantes para entender la variación a nivel de poblaciones, más que de individuos particulares (Sarkar, 2004). A su vez, Schmalhausen introduce la distinción entre las NoR adaptativas y aquellas consideradas no adaptativas (Schmalhausen, 1947, citado en Sarkar, 2004). Las NoR adaptativas se referían a aquellas relacionadas con un genotipo particular que expresaba una gama de variación fenotípica que permitía a una población adecuarse a su ambiente, que eran heredables, y que habían sido previamente favorecidas por selección natural. Las NoR no adaptativas se consideraban aquellas variaciones en el fenotipo que no tenían una base genética

heredable. Las NoR consideradas adaptativas han sido el foco de múltiples estudios y debates teóricos enfocados en entender, modelar y proyectar los efectos de la “plasticidad fenotípica adaptativa” (como sería definida por Bradshaw en 1965) en la evolución de los organismos (Sarkar, 2004; Pigliucci, 2006).

Puede entenderse, por lo tanto, que la plasticidad fenotípica se refiere al desarrollo de rasgos particulares en los seres vivos como respuesta a diferentes condiciones ambientales, no a diferencias genéticas. Además, si la modificación ocurre en etapas claves del desarrollo de los seres vivos, el efecto podrá reflejarse incluso en la historia de vida de los organismos (Sommer y Ogawa, 2011). Es decir, sucesos que pueden afectar la supervivencia y reproducción, como cambios en las etapas de madurez de algunos organismos, en el periodo de latencia de las semillas, en la alternancia de ciclos de vida en algunos organismos parásitos y nemátodos (Sommer y Ogawa, 2011).

Algunos ejemplos de plasticidad fenotípica en animales son los zorros del ártico, que pueden cambiar el color y textura de su pelaje según las estaciones del año (gris oscuro en primavera-verano; blanco en invierno). En los peces de cabeza azul (*Thalassoma bifasciatum*) se ha observado que cuando un macho es eliminado de su harem una hembra puede cambiar su fenotipo al de un macho. (Ejemplos tomados de Moczek et al., 2011). Estos cambios han sido correlacionados con diferencias en las concentraciones de hormonas que moldean diferentes rasgos fenotípicos.

Una de las áreas de la genética que ha estudiado las bases bioquímicas y moleculares de la plasticidad fenotípica es la epigenética (que investiga los mecanismos que regulan la expresión genética y que pueden favorecer el desarrollo de variación fenotípica sin que existan mutaciones en el ADN). Se ha documentado que algunas de estas variaciones fenotípicas pueden tener efectos adaptativos y ser heredables, extendiéndose a toda la población al cabo de varias generaciones (Lema, 2014). La heredabilidad de la plasticidad fenotípica ha replanteado la manera de entender la evolución, ya que además de ser trascendentes a nivel ecológico, las variaciones fenotípicas y su base epigenética pueden facilitar la evolución morfológica de los seres vivos (Sommer y Ogawa, 2011).

El mecanismo mediante el cual se ha explicado cómo un organismo puede generar nuevos fenotipos que eventualmente se pueden heredar, ha sido llamado “asimilación genética” (Waddington, 1953). Este concepto fue propuesto por Conrad H. Waddington, quien en 1953 publicó un experimento donde documentó el proceso de asimilación genética en mosquitas de la fruta (*Drosophila*). En este experimento se expuso a las pupas de la mosquita de la fruta a un estímulo ambiental (alta temperatura), lo que tuvo como efecto la modificación de los patrones de venación en las alas de las moscas adultas. Generaciones subsecuentes de mosquitas fueron expuestas a este estímulo, y la frecuencia de moscas que desarrollaban el patrón de venación anómalo aumentó. Ahora bien, el estímulo se dejó de aplicar y se siguieron más generaciones endogámicas (producto de la cruce entre individuos emparentados) de mosquitas, en las que

Waddington documentó que la modificación se heredaba, aún sin el estímulo que la desencadenó (la incubación a una temperatura alta). Es decir, este rasgo había sido asimilado genéticamente y estaba fijo en las poblaciones de mosquitas analizadas (Waddington, 1953).

Con el fin de representar visualmente cómo las interacciones genéticas y los mecanismos de regulación de la expresión genética (epigenética), podían afectar la variabilidad fenotípica, Waddington propuso que la plasticidad fenotípica se puede explicar a través de hacer un símil con la imagen de un paisaje, compuesto de valles y crestas, los cuales son construidos bajo una amplia posibilidad de reglas de interacción génica y en donde los fenotipos pueden ocupar diferentes lugares. A esta metáfora Waddington le llamó “paisaje epigenético” (Waddington, 1957). Aquí, los valles más pronunciados representan los patrones de desarrollo más probables a los que llegará un individuo, que determinarán su fenotipo. La base molecular aquí está mediada por interacciones genéticas que son más “robustas” (término propuesto por Waddington), es decir menos susceptibles a cambiar por fluctuaciones ambientales (Waddington, 1957). Cuando las fluctuaciones en la expresión e interacción entre genes impactan en el desarrollo de los organismos, a esto se le conoce como plasticidad del desarrollo (Moczek et al., 2011).

En el humano y en otros animales sociales, como es el caso de algunos mamíferos y particularmente en primates, la capacidad de aprendizaje y los mecanismos de transmisión de hábitos son cruciales para mantener o cambiar las condiciones ambientales generación tras generación, mediante cambios

culturales, que pueden ser considerados de manera amplia como epigenéticos (por no ser cambios mediados por ni transmitidos a través del ADN). Por ejemplo, un nuevo y exitoso hábito adquirido por cualquier miembro de una comunidad animal puede extenderse a la comunidad entera, posteriormente es posible que este hábito se vincule con o motive otros hábitos, de tal modo que logre estabilizar una red de hábitos que se transmitan con la crianza y puedan llevar a la comunidad a crear nuevos estilos de vida como se ha documentado en Macacos y chimpancés (Jablonka y Lamb, 2005).

En los humanos hay una estructura más compleja en cuestión de hábitos y diversidad de estilos de vida relacionados con la cultura y el contexto social, en donde la transmisión de la información está vinculada a un sistema de lenguaje oral y escrito que nos diferencia del resto de los animales (Jablonka y Lamb, 2005). Las consecuencias de nuestros hábitos y costumbres indiscutiblemente tienen efectos más notables en las condiciones ambientales y esta relación funciona como sistema de retroalimentación que puede restringir o determinar de diferentes modos la presencia de ciertos fenotipos en una sociedad, ya sea por asimilación genética o por simple selección natural (Jablonka y Lamb, 2005). Hay pocos estudios sobre la retroalimentación que existe entre la cultura, los efectos ambientales y la genética humana. La mayor parte de estos estudios están abocados a entender el componente ambiental (epigenético) vs. el genético en enfermedades complejas no transmisibles, como son la diabetes y diferentes tipos de cáncer (Feinberg, 2007). Otra disciplina donde el impacto de la plasticidad fenotípica es ampliamente debatida es en la psicología clínica y psicopatología en

particular. En estas disciplinas se discute la contribución que pueden tener diferentes tipos de eventos traumáticos en la infancia, con el desarrollo en la adultez de diferentes enfermedades psiquiátricas, adicciones, prácticas suicidas, etc. (Belsky et al., 2009). Estas discusiones se derivan de la controversia en torno a la importancia relativa de la herencia genética (naturaleza) vs. experiencias positivas y negativas durante el crecimiento de un individuo (crianza), enmarcada en un debate que lleva más de siglo y medio dentro de la psicología, entorno a los efectos de la naturaleza vs crianza (nature vs. nurture, en inglés). Es decir, el concepto de plasticidad fenotípica, la definición que se use de la misma y la importancia relativa que se le da en la construcción del fenotipo, impacta no sólo las discusiones evolutivas en organismos silvestres, si no de manera importante, nuestra interpretación sobre lo determinística que es la genética en diferentes condiciones y susceptibilidades humanas.

### Agradecimientos

Las autoras agradecen la invitación a colaborar en este libro a los coordinadores Dr. Jorge Galindo y Dr. Maximiliano Martínez. A.P.N. agradece el apoyo y financiamiento recibido de los proyectos NPTC-PRODEP (UAM-PTC-597) y GPN-CONACYT (2015-01-687), así como del Centro de Ciencias de la Complejidad (C3-UNAM).

### Referencias

Belsky, J., Jonassaint, C., Pluess, M., Stanton, M., Brummett, B., & Williams, R. (2009). Vulnerability genes or plasticity genes?. *Molecular psychiatry*, 14(8), 746.

Davidson, E. H. (2006). The regulatory genome: gene regulatory networks in development and evolution. Burlington, MA:Academic Press.

Feinberg, A. P. (2007). Phenotypic plasticity and the epigenetics of human disease. *Nature*, 447(7143), 433.

Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology*, 7(1), 17-52.

Jablonka E, Lamb M.J. (2005). Evolution in four dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioural, and Symbolic Variation in the History of Life. The MIT Press London, England.

Lema S. (2014). Hormones and phenotypic plasticity in an ecological context: linking physiological mechanisms to evolutionary processes. *Inter Comp Biol*. 2014 Nov;54(5):850-63. doi: 10.1093/icb/icu019. Epub 2014 Apr 21.

Moczek A.P, Sultan S, Foster S, Ledón-Rettig C, Dworkin I, Nijhout HF, Abouheif E, Pfennig D.W. (2011). The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. *Proc. R. Soc. B* 278, 2705–2713

Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9), 481-486.

Sarkar, S. (2004). From the Reaktionsnorm to the evolution of adaptive plasticity. En: DeWitt, T.J., Scheiner, S.M. (Eds.), *Phenotypic Plasticity. Functional and Conceptual Approaches*. Oxford University Press, New York, pp.10–30.

Sommer RJ, Ogawa A. (2011). Hormone signaling and phenotypic plasticity in nematode development and evolution. *Curr Biol*. 21(18):R758-66. doi: 10.1016/j.cub.2011.06.034.

Waddington, C. H. (1953). Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, 7(2), 118-126.

Waddington, C.H. (1957). *The Strategy of the Gene* (London: George Allen and Unwin)

*Pleistoceno de la mente*

Jonatan García Campos, UJED – jongarcam@gmail.com

Paola Hernández Chávez, Centro Lombardo – hcpaola@gmail.com

El estudio de la mente tiene una antigüedad considerable; algunos consideran que éste se debe retrotraer a la filosofía griega antigua, otros más bien al surgimiento de la psicología experimental. Independientemente de dónde veamos el origen del estudio de la mente, mucho del estudio de antes del siglo XIX se centró en la mente de un adulto, misma que se veía como algo estable, estos es, que no cambiaba con el tiempo. El evolucionismo produjo un cambio de perspectiva en el estudio de la mente haciendo ver cómo ésta o sus facultades, al igual que cualquier otro rasgo fenotípico, es producto directo o indirecto de procesos de desarrollo a lo largo de la historia de las especies. De hecho, la aplicación del evolucionismo al campo de lo mental fue relativamente inmediata, aunque no fue tan obvia. Si bien Charles Darwin empezó a ver el estudio de la mente humana como un área en donde la evolución podría echar luz,<sup>1</sup> Alfred Russell Wallace (1889) negó que las facultades mentales pudieran ser explicadas por la evolución (en especial aquellas relacionadas con las matemáticas, el arte y la música). La discusión entre los evolucionistas y otros teóricos que vieron con escepticismo la teoría de la evolución, originó un cuestionamiento respecto al origen y pasado de la mente humana y su relación con la de otros animales no humanos, especialmente otros primates. La pregunta central en ese momento parecía ser: ¿cuál es el pasado de la mente? Pregunta que desde su momento exigió una

respuesta que viniera tanto de las ciencias biológicas como de las ciencias sociales o las humanidades.

Al escenario anterior es necesario agregar un conjunto de estudios en geología y arqueología, los cuales también provienen del siglo XIX. Dichos estudios presentaron distinciones que son relevantes para el evolucionismo y para la concepción de ser humano. Entre ellas están la distinción entre Edad de Piedra, de Hierro y de Bronce, por un lado, y la distinción entre las divisiones geológicas y sus subdivisiones, por el otro. La primera de las distinciones es antropológico-arqueológica, y se elaboró a partir del tipo de herramientas que los seres humanos usaron. La idea es que el ser humano desde su origen hasta la actualidad había pasado por tres etapas en las que las herramientas habían sido fundamentalmente de piedra, posteriormente de bronce y finalmente de hierro (Ponce de León, 2005). La segunda distinción proviene del trabajo geológico que divide entre eras y a su vez en periodos, los cuales son subdivididos en épocas. Por ejemplo, la era cenozoica se separa en tres períodos –cuaternario, neógeno y paleógeno– cada uno de los cuales a su vez se subdividen en épocas. Para los intereses de esta entrada cabe señalar que el Pleistoceno comprende una de las dos épocas que componen el cuaternario. El Pleistoceno, que es el periodo de relevancia aquí, era considerado hasta hace algunos años que abarcaba entre 1.8 millones y 10 mil años (Starratt y Shackelford, 2010), aun cuando recientemente ha sido modificado por la Comisión Internacional de Estratigrafía estableciendo el periodo en 2.5 millones de años hasta alrededor de 11 mil años de antigüedad

(<http://quaternary.stratigraphy.org>). El Pleistoceno fue un periodo de glaciaciones recurrentes que hizo que el norte del planeta se cubriera de nieve que avanza o retrocede repetidamente cambiando con ello el tipo de flora y fauna de dichos periodos. Al principio de ése, además, aparecen los primeros miembros del linaje *Homo* posteriormente, por supuesto, al *Homo neandertalensis* y el *Homo sapiens*.

Con estas distinciones en mano, la pregunta que planteamos anteriormente, esto es, aquella que cuestiona el pasado de la mente, podría adquirir mayor precisión, a saber, cuál es el Pleistoceno de la mente. Dado que en dicha época surge el linaje *Homo*, la pregunta se ha dirigido hacia cuál sería la mente del género *Homo* y en particular del ser humano en ese entonces. En el siglo XX emergieron distintas respuestas a la pregunta anterior, todas ellas provenientes de discursos multidisciplinarios que combinan la psicología, la biología y muchas otras disciplinas, como la geología, la paleoecología, la arqueología cognitiva, la filosofía, etc. A nuestro juicio, hay tres propuestas en los últimos años que han sido especialmente relevantes para la visión del Pleistoceno de la mente. En lo que sigue presentaremos brevemente cada una de estas propuestas, para posteriormente señalar algunas críticas.

El trabajo de Thomas Wynn fue en cierto modo pionero en el estudio del Pleistoceno de la mente. Los primeros trabajos de Wynn (1979) se fundan en la psicología genética de Jean Piaget, con el fin de reconstruir la mente de nuestros

ancestros, en particular del *Homo erectus*. La idea de Wynn es que la visión general de la inteligencia, así como las etapas de desarrollo propuestas por el psicólogo suizo, pueden utilizarse como modelos para entender la mente del Pleistoceno. De hecho la idea general de este arqueólogo cognitivo es que el desarrollo de la mente de los niños guarda estrecha relación con el desarrollo cognitivo de nuestros ancestros. Piaget había dividido el desarrollo ontogenético de la mente en cuatro etapas: senso-motora, pre-operativa, operativa concreta y operativa formal. La última etapa a la cual se llega aproximadamente a los 12 años, requiere del pensamiento hipotético el cual, según Wynn, es esencial para la manufactura de herramientas de piedra, como las hachas de mano. Si nuestros ancestros, en especial el *Homo erectus*, pudieron realizar este tipo de hachas, entonces es posible sostener que dichos ancestros tenían una inteligencia operativa formal.

Una segunda propuesta es la defendida por los psicólogos evolucionistas. La psicología evolucionista es un proyecto que se define como aquel en que los principios de la biología evolutiva son aplicados a la psicología. La psicología evolucionista, según sus defensores (Barkow, Cosmides y Tooby, 1992), no se reduce a un área de la psicología en particular sino que en principio su acercamiento se puede aplicar a distintos tópicos como la percepción, el razonamiento, las emociones, la sexualidad, etc. Para poder acercarse a estos tópicos, estos psicólogos parten de una visión particular acerca de la mente, conocida como la teoría de la modularidad masiva, así como un acercamiento

metodológico particular según el cual los diferentes mecanismos mentales están ahí porque ayudaron a resolver de manera eficiente los problemas a los que nuestros ancestros se enfrentaron. Esta visión de la mente y su acercamiento metodológico se centran en el “descubrimiento” de supuestos módulos mentales que resolvían problemas adaptativos en el Pleistoceno. Esos módulos, además, según los psicólogos evolucionistas, son los mecanismos que los seres humanos contemporáneos tenemos. De ahí su famoso *slogan* de que “el cráneo moderno alberga una mente de la Edad de Piedra.”

Una última propuesta es la defendida por Steven Mithen (2005). Este arqueólogo defiende que la mente actual ha tenido tres grandes etapas de desarrollo y para explicarlas compara su modelo con la construcción de una catedral. En la primera etapa aparece una nave de conocimiento general, que después es seguida de capillas separadas e independientes, en tercer lugar se construye una súper capilla que conecta cada una de las anteriores. Así, la cognición actual surgió a partir de una inteligencia de dominio general, en segundo lugar se agregaron inteligencias particulares de carácter modular que trabajan de manera independiente, para finalizar con una súper-inteligencia que conecta lo que cada una de las inteligencias particulares hace. Cada una de estas tres etapas se dio en distintos momentos. La primera de las etapas la identifica Mithen con el eslabón perdido y la mente del chimpancé en un periodo anterior al Pleistoceno. El segundo periodo lo identifica con un conjunto de ancestros humanos como el *australopithecus* y posteriormente con el género *Homo* (*Homo habilis*, *Homo*

*erectus*, etc.) que contendría el origen del Plesitoceno. La última etapa la identifica con la mente del *Homo sapiens sapiens*, que Mithen calcula pudo haber surgido hace 100,000 años, en un periodo avanzado del Pleistoceno. Siendo así, según Mithen, el Pleistoceno de la mente pasó por diferentes etapas que van desde una inteligencia general hasta la inteligencia acompañada de facultades modulares que fueron unidas por una súper-inteligencia.

Las tres propuestas revisadas ofrecen una arquitectura de la mente en el Pleistoceno un tanto distinta, una se compromete con una visión piagetiana, una modularista y la otra como una combinación entre diversas posturas. Las tres, en distinto modo, dan cuenta de cuál pudo ser la mente de nuestros ancestros y comparten la idea de que la mente actual guarda algunos rastros de esa mente del Pleistoceno. Wynn (1979, p. 371) sostiene, por ejemplo, que la inteligencia moderna se alcanzó 300,000 años atrás.

Los estudios acerca de la cognición en el Pleistoceno han sido ampliamente discutidos. La observación general a estos trabajos concierne a su alto grado especulativo. Lo anterior se debe a que las distintas disciplinas encargadas de la mente en este periodo hacen uso de medios que podríamos denominar “indirectos” para llegar a los resultados que presentan. Ni la arqueología cognitiva ni la psicología evolucionista tienen acceso a los cerebros o las mentes de nuestros ancestros. A veces estos teóricos señalan que el trabajo de varias

disciplinas unidas –como la paleoecología con la geología, los restos fósiles o los mecanismos biológicos– ofrecen posturas coherentes y, en este sentido, suficientemente sólidas. Aunque para críticos como Buller (2005) dichas posturas siguen siendo especulativas. Existen críticas muy particulares, por ejemplo, a la noción de biología que muchas veces asumen tales posturas. Independientemente de la discusión sobre qué tanto podemos conocer legítimamente del Pleistoceno de la mente, también se ha cuestionado qué tanto de esa mente sirve para explicar la del ser humano contemporáneo. El debate entre Starratt & Shackelford (2010) y Downes (2010) sobre si las capacidades básicas de la mente humana fueron moldeadas en el Pleistoceno, es una muestra de esta discusión. Los defensores de los estudios de la mente del Pleistoceno pueden aceptar que algo de la mente humana pudo haber evolucionado antes de ese periodo, o que ha seguido evolucionando después de éste, pero asumen que lo fundamental de la mente se consolidó en dicho época. Los críticos, por su parte, consideran que lo mas significativo de la mente actual es posterior al Pleistoceno, en particular después de hace 10 mil años, cuando los seres humanos cambiaron la caza y la recolección por la agricultura. **Dar un autor**

## Referencias

Barkow, J., Cosmides, L., Tooby, J. (1992). *The Adapted Mind. Evolutionary Psychology and the Generation of Culture*, New York: Oxford University Press

- Buller, D. (2005). *Adapting minds. Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature*, Cambridge MA: The MIT Press.
- Darwin, C. (1859/2004). *The Origin of Species*, Edison NJ: Castle Books.
- Downes, S. (2010). "The basic components of the human mind were not solidified during the Pleistocene epoch" en F. Ayala & Robert Arp (eds.). *Contemporary debates in Philosophy of Biology*, Wiley-Blackwell, pp. 243-252.
- Mithen, S. (2005). *Arqueología de la mente. Orígenes del arte, de la religión y de la ciencia*, trad. Ma. José Aubet, Barcelona: Crítica.
- Ponce de León, A. (2005). *Arqueología cognitiva presapiens*, México: CEFPSVLT.
- Starratt, V. y Shackelford, T. (2010). "The basic components of the human mind were solidified during the Pleistocene epoch" en F. Ayala & Robert Arp (eds.). *Contemporary debates in Philosophy of Biology*, Wiley-Blackwell, pp. 231-242.
- Wallace, B. R., (1889). *Darwinism. An Exposition of the Theory of Natural Selection*, London: MacMillan.
- Wynn, T. (1979). "The Intelligence of Later Acheulean Hominids", *Man*, 14, 3, pp. 371-391.

## *Pleistoceno-Holoceno*

**Mtro. Eduardo García Vázquez**

**Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Cuajimalpa**

La transición del *Pleistoceno al Holoceno (P-H)* corresponde al periodo temporal en el que se tiene registrada una de las últimas etapas y más intensas la evolución humana, sobre todo la evolución de la organización social hacia las sociedades agrícolas. Esta transición ensambla las dos épocas que comprenden el periodo Cuaternario: el Pleistoceno abarca la mayoría del periodo y se caracteriza por la alternancia de periodos fríos con otros cálidos o templados, su límite superior corresponde al primer gran calentamiento climático, posterior a la última glaciación; y el Holoceno es el periodo más reciente, que sucedió al Pleistoceno, dicho término que fue acuñado por el paleontólogo francés Paul Gervais en 1867 para designar los depósitos recientes y postdiluvianos hace aproximadamente 10 mil años.

Existen diferentes formas de periodizar al Pleistoceno y sus límites con el Holoceno, desde los cambios de polaridad del campo magnético de la tierra, por criterios magnoestratigráficos de las paleotemperaturas marinas y los criterios climáticos, pero, también tenemos un criterio de secuencias culturales humanas que componen los registros arqueológicos que hacen referencia a la evolución antrópica o la posición de los diferentes restos paleoantropológicos.

Las cambiantes condiciones climáticas en la transición del *P-H*. causaron que poblaciones humanas se adaptaran o desaparecieran. El florecimiento de la

cultura humana, la agricultura y la domesticación de plantas y animales permitió que existieran sociedades sedentarias para desarrollarse y ser el resultado de la adaptación a un proveniente calentamiento global después de las últimas glaciaciones. Los primeros humanos fueron forrajeros, subsistieron en una vegetación natural, lo cual no estableció parámetros de asentamiento. Posteriormente sus medios de subsistencia se intensificaron en las sociedades de cazadores-recolectores, y fue en la transición del *P-H*. donde se encuentran los primeros asentamientos agrícolas, lo cual representó un avance en la organización social de la especie hacia las formas modernas. La domesticación de plantas y animales comenzó en Asia independientemente, a través del norte de China, el sur de China, África Subsahariana, los Andes y en el este de Norteamérica.

Las repercusiones que estos cambios tienen sobre la especie humana y su adaptación son temas abordados por la biología evolutiva no sólo en este periodo, sino a lo largo de la evolución de la especie humana. En este periodo se da el paso a las formas de organización social modernas de los humanos, por lo que analizar la transición *P-H* ofrece registros claves del proceso de evolución, no sólo en términos biológicos, sino también en otras dimensiones como lo social, lo moral y lo político.

El estudio del periodo de transición del *P-H* sería requerido por las ciencias sociales y las humanidades para encontrar sustentos evolutivos a problemas de sus propias disciplinas, respondiendo al desarrollo de la ciencia y el conocimiento de la segunda mitad del siglo XX que encontró ciertos límites disciplinares y se vio

en la necesidad de ampliar sus enfoques a nuevas propuestas de corte históricas, interpretativas, e interdisciplinarias.

En la filosofía moral ha sido importante adoptar una perspectiva evolutiva para ir más allá del funcionamiento lógico de los juicios morales, y también se ha intentado rastrear el origen de esos juicios y de los sistemas morales que los sostienen en la evolución de la especie humana. En lo que respecta a las ciencias sociales, la injerencia de la biología evolutiva en los estudios humanos ha constreñido para formar nuevos enfoques sobre todo interdisciplinarios que expliquen fenómenos como la evolución de los comportamientos y la conformación de organizaciones modernas políticas, sociales y económicas.

\*\*\*\*

El primer abordaje interdisciplinario desde las ciencias sociales se dio con la sociobiología, la cual su origen con el libro *Sociobiología: la nueva síntesis* de Edward O. Wilson, en donde el autor buscó dar una lectura neodarwinista a los comportamientos humanos. Más que un cambio de paradigma, Wilson intentaría hacer una extensión del modelo evolutivo, y su idea fue que los biólogos pueden dar un tratamiento a los temas sobre el comportamiento moral mejor de lo que los filósofos lo han hecho; pensamiento reflejado en su célebre frase de que era tiempo de mover la ética de las manos de los filósofos para biologizarla. El objetivo principal de la sociobiología fue encontrar una explicación evolutiva a cada uno de los mecanismos y comportamientos sociales, no obstante, el enfoque tuvo muchas críticas por la cercanía con postulados del determinismo genético.

Posteriormente, los postulados evolutivos fueron tomados por la psicología evolutiva, iniciada por David Buller, la cual partía de la psicología para intentar explicar comportamientos de los seres humanos mediante un rastreo evolutivo, y a diferencia de la psicología cognitiva no considera la explicación de los mecanismos psicológicos de manera aislada sino en un contexto histórico evolutivo en un entorno, en este caso social. Se trata de un enfoque robusto que requiere de conocimientos de diferentes áreas como biología evolutiva, la psicología cognitiva, la filosofía de la ciencia y filosofía de la mente. Esta disciplina ha buscado establecerse como referente de las investigaciones al respecto para la sociología como de la psicología.

Paul Griffiths sostuvo la psicología evolutiva reconoce el legado de la sociobiológica tomando el concepto de *mecanismos psicológicos*, pero que además se complementa con la etología. De acuerdo con esto, los comportamientos humanos no son productos internos de la selección natural, sino más bien el producto de los mecanismos psicológicos que fueron seleccionados en la especie. Sin embargo, las críticas al enfoque han venido desde la filosofía de la biología por ser excesivamente celoso del adaptacionismo y por representar un reduccionismo con una laxa noción del *fitness* adaptativo.

Bajo la idea de que la mente humana se ha forjado un diseño estructural y funcional mediante un proceso evolutivo y que ha sido un diseño de respuesta a los problemas de nuestros ancestros, los estudios de la psicología evolutiva se

sitúan principalmente durante el periodo del Pleistoceno en donde se en las sociedades de cazadores recolectores de hace más de 10 mil años.

Leda Cosmides y John Tooby plantearon la posibilidad de que la mente humana contiene adaptaciones cognitivas favorables para la cooperación social que beneficie mutuamente a quienes de ella participan, sosteniendo una adaptación a las presiones de la vida en grupo de los antiguos humanos. Con lo cual se asumiría que los seres humanos no se encuentran capacitados para la solución de problemas en general, sino que más bien se habla de una capacidad para pensar de manera adaptativa, y hablando de una adaptación no a la sociedad actual, sino a la sociedad de cazadores-recolectores del Alto Pleistoceno que tuvo que mostrar sus capacidades para afrontar los cambios en las condiciones naturales de cara al Holoceno.

Robert Trivers, uno de los autores clásicos en la evolución de la cooperación, en su célebre artículo “The evolution of reciprocal altruism” de 1971 buscó representar un modelo para dar cuenta de la operación de la selección natural en el comportamiento recíprocamente altruista. Dicho comportamiento se arguye que es propio de la especie y se debe a un proceso de evolución, pero, dado que dichas conductas se encuentran en diferentes culturas en diferentes contextos, el rastreo de el origen de esos comportamientos lleva al autor postular su teoría tendría lugar al menos en un amplio periodo dentro del Pleistoceno, y que llevarían a los humanos a adaptarse en el Holoceno ya que los homínidos de entonces contarían con condiciones como un determinado periodo de vida largo, poca

dispersión, una composición grupal pequeña de mutua dependencia con cuidado parental. Estas características se pondrían en juego en el combate y las labores de caza y recolección, y darían forma a sus organizaciones. El autor, propone que el inicio de la cooperación estaría sostenido por la selección por parentesco, dicha presión selectiva en sus habilidades psicológicas y cognitivas llevarían a un incremento en el tamaño del cerebro homínidos durante el Pleistoceno, y no cambiaría sus medidas ni su composición para la siguiente época.

Autores como Boyd y Richerson se han encargado de hacer énfasis en que la adaptación cultural sería el motor de la evolución de los comportamientos que los seres humanos tenemos actualmente y que ese proceso se daría principalmente en el periodo del Pleistoceno, y adquiriría su forma moderna en la transición del *P-H*. Debido a las características que señalamos de los grupos de cazadores-recolectores se desarrollarían habilidades para aprender de otros y la posibilidad de una evolución cultural acumulativa. Las derivadas habilidades de competencias, de lenguaje, que ayudarían a la selección natural serían claves para la transición hacia el Holoceno y la constitución de formas de organización más complejas. Lo que actualmente conocemos como cultura sería de igual manera llevado por un proceso evolutivo que se gestaría durante el Pleistoceno y se adaptaría en las sociedades agrícolas del Holoceno. Ante esto, las capacidades psicológicas que permitieron a los humanos aprender de otros evolucionaron durante el Mediano Pleistoceno como una respuesta al aumento de la variación climática rápida y de alta amplitud.

Otro autor que ha retomado el los estudios de la biología evolutiva para analizar la evolución de los comportamientos humanos y que se ha centrado en el periodo *P-H* es Kim Sterelny, quien sostiene que en la historia de la evolución de los humanos existen dos grandes transiciones en la cooperación. La primera transición es la de la vida social de los grandes primates a la vida de los forrajeros durante el Pleistoceno, hace aproximadamente hace unos 100 mil años; y la segunda transición el cambio del “contrato social” en la transición del *P-H* a complejas sociedades jerárquicas. El primero de los movimientos es manejado al menos inicialmente, por las ventajas individuales, es decir la paga individual de la cooperación para el individuo forrajero, inicialmente a través de la interacción mutualista, por lo tanto, a través de la reciprocación; y el segundo movimiento estaría marcado por la organización derivada por el cambio de medio de producción en las nuevas sociedades pastorales y agrícolas. Resulta importante la idea del cambio del “contrato social” pues el periodo analizado brinda potenciales aportes para el análisis en disciplinas como la sociología y las ciencias políticas además de acompañar los estudios de filosofía política y ética.

Atendiendo la preocupación que ha derivado el estudio de las dimensiones social y políticas de los estudios sobre los comportamientos humanos con una base evolutiva, uno de los puntos más importantes a resaltar es que los grupos de cazadores-recolectores se encontraban en un equilibrio de organización igualitaria, por lo que se requiere una explicación compleja para dar cuenta de por qué si existía un equilibrio social en los antiguos humanos, se transitó hacia

organizaciones jerárquicas en la agricultura, basadas en la desigualdad y sustentado por la fuerza coercitiva.

Actualmente, enfocándose en el mismo periodo de análisis, el politólogo y antropólogo James C. Scott busca explicar la configuración política de los primeros Estados modernos y las complejas relaciones que generaron sistemas económicos y morales fincados en la desigualdad de la jerarquía sociopolítica. A partir del análisis de ciertas tecnologías como el dominio del uso del fuego y la siembra y almacenamiento de ciertos alimentos como los granos que ayudaron a forjar élites y estratos sociales que dan forma a la jerarquía en la que se organizan los estados modernos desde el periodo de transición del *P-H*.

### **Obras importantes.**

Sterelny, Kim, Joyce, Richard, Calcott, Brett y Fraser, Ben (eds.). (2013).

*Cooperation and its evolution*. Estados Unidos: The MIT Press

Downes, Stephen M. (2014). "Evolutionary Psychology", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2014 Edition, Edward N. Zalta (ed.).

Disponible en: <<https://plato.stanford.edu/archives/sum2014/entries/evolutionary-psychology/>>

Boyd, Robert y Richerson, Peter. (2001). "Institutional evolution in the Holocen: The rise of complex societies", en *Proceedings of the British Academy*, 110, p. 197-234. 5

## Bibliografía

Axelrod, Robert y Hamilton, William D. (1981). "The evolution of cooperation", en *Science, New Series, Vol. 221, No. 4469 (Mar. 27, 1981)*, Estados Unidos: American Association for the Advancement of Science. P.p 1390-1396.

Boyd, Robert y Richerson, Peter. (1984). "Natural selection and culture", en *BioScience, Vol. 34, No. 7. (7Jul-Aug., 1984)*. Estados Unidos: American Institute of Biological Sciences. P.p. 430-434.

Boyd, Robert y Richerson, Peter. (2001). "Was agriculture impossible during the Pleistocene but mandatory during the Holocene?", en *American Antiquity, Vol. 66. No. 3 (Jul., 2001)*, pp. 387-411.

Boyd, Robert y Richerson, Peter. (2001). "Institutional evolution in the Holocen: The rise of complex societies", en *Proceedings of the British Academy, 110*, p. 197-234.

Boyd, Robert y Richerson, Peter. (2009). "Culture and the evolution of human cooperation", en *Phil. Trans. R. Soc. B. 364*. P.p 3281-3288.

Castro, Laureano, López-Fanjul, Carlos y Toro, Miguel Ángel. (2003). *A la Sombra de Darwin. Las aproximaciones evolucionistas al comportamiento humano*. España: Siglo XXI de España Editores.

Downes, Stephen M. (2014). "Evolutionary Psychology", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2014 Edition, Edward N. Zalta (ed.)). Disponible en: <<https://plato.stanford.edu/archives/sum2014/entries/evolutionary-psychology/>>

FitzPatrick, William. (2016). "Morality and Evolutionary Biology", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2016 Edition, Edward N. Zalta (ed.)),

Disponible en: <<https://plato.stanford.edu/archives/spr2016/entries/morality-biology/>>.

Jordá Pardo, Jesús. (1995). “el Cuaternario: definición, límite inferior y divisiones”, en *Zephyrus*, XLVIII, Universidad de Salamanca, p. 53-74.

Prentice, Richard. “Cultural response to climate change in the Holocene”, Portland State University.

Seabright, Paul. (2013). “The birth of hierarchy”, en Sterelny, Kim, Joyce, Richard, Calcott, Brett y Fraser, Ben (eds.) *Cooperation and its evolution*. Estados Unidos: The MIT Press. P.p. 109-116.

Sterelny, Kim. (2012). *The evolved apprentice. How evolution made humans unique*. Estados Unidos: Massachusetts Institute of Technology.

Sterelny, Kim. (2013). “Life in interesting times: cooperation and collective action in Holocene”, en Sterelny, Kim, Joyce, Richard, Calcott, Brett y Fraser, Ben (eds.) *Cooperation and its evolution*. Estados Unidos: The MIT Press. P.p. 89-108.

Sterelny, Kim. (2016). “Cooperation, culture and conflict”, en *Brit. J. Phil. Sci.* 67, p. 31-58.

Trivers, Robert L. (1971). “The evolution of reciprocal altruism”, en *The Quarterly Review of Biology*, Vol. 46, No. 1 (Mar, 1971). Estados Unidos: The University of Chicago Press. Pp. 35-57.

Wilson, Edward O. (1975). *Sociobiología: la nueva síntesis*, Barcelona: Omega.

## *Primates*

*¿Qué son los primates, en especial los primates no humanos desde una perspectiva evolucionista? ¿Qué sabemos de su evolución? ¿Cómo han sido conocidos y descritos en un continente, el europeo, donde no hubo monos? ¿Cuál fue el impacto de su descubrimiento sobre la epistemología evolucionista? ¿Qué se sabe de la cultura en de primates no humanos y cuál puede ser su impacto sobre el concepto de evolución cultural?* He aquí algunos de los temas que deseamos tocar en este trabajo.

*Primates* constituye un orden taxonómico de mamíferos que agrupa a unas 633 especies y subespecies actualmente presentes en el mundo. Probablemente solo una subespecie –el colobo rojo de “Miss Waldron”– se habría extinguido, pero ninguna especie en tiempos históricos. Evolutivamente hablando, se trata de un grupo bastante reciente pues su ancestro común –un insectívoro nocturno– habría vivido hace sólo unos 54 millones de años (mda) –de 10 a 15 mda después de la extinción de los dinosaurios–, cuando la vida en la Tierra comenzó hace 4,500 mda. Obviamente, los humanos actuales y los homínidos extintos (géneros *Homo*, *Australopithecus*, *Paranthropos*, etc.) somos primates. Es interesante señalar que, geográficamente, los primates son animales originarios de regiones tropicales; son generalistas –con capacidad de adaptación alimentaria y ambiental, por oposición a animales “especialistas”, como el koala, que solo ingiere hojas de algunas especies de eucalipto–; tienen un índice craneal más elevado que los otros animales; han desarrollado la vista más que el olfato; todos han conservado

habilidades arbóreas, aunque sean muy limitadas en los homínidos, único grupo de primates permanentemente bípedo. Su peso varía entre unos 30 gramos en el lémur ratón, hasta más de 200 kg en el gorila macho. En general son de los animales con desarrollo sexual más lento y también son de los más longevos entre los mamíferos. Para situar taxonómicamente a los primates existen, dentro de la dominante perspectiva cladista, las siguientes consideraciones: habría dos subórdenes determinados en función de la estructura de la nariz: el primero, probablemente más cercano al ancestro común, es el de los *Strepsirrhini*, de nariz húmeda (pero, en griego, de “nariz curvada”, en referencia a las hendiduras en “s” de sus narinas), como los lémures (que sí la tienen húmeda), los lorísidos y los tarseros (que la tienen seca); el segundo es el de los *Haplorhini*, de nariz seca, (aunque significa de “nariz simple” en griego), y éste está dividido a su vez en parvórdenes: catarrinos (de nariz abierta hacia abajo), los monos del viejo mundo, (antropoides o póngidos –primates sin cola– y monos con cola no prensil), así como los platirrininos (con nariz hacia los lados), primates del América.

Fue un culto primate, Linneo, quien creó el orden en la décima edición de *Systema naturæ* (1758), libro en el que también se impuso el sistema binario género/especie en la clasificación biológica. “Primates” proviene de *primatis* en latín, los primeros por Dios creados. Uno de los sucesores del sueco, De Blainville, quiso fundar el orden de segundos, terceros, etc., pero semejante idea no prosperó. Por otro lado, Linneo tuvo una deriva racista al tratar de clasificar, en el mismo sentido, a las razas humanas, poniendo a los blancos en el primer lugar de la creación.

No ha habido primates en Europa en los tiempos históricos. Por ello no existe, por un lado, ninguna divinidad o personaje heroico asociado a ellos, como en las culturas asiáticas, africanas o americanas. Más bien lo contrario sucede: los monos y simios son vistos en Occidente como caricaturas de los humanos, como una especie de mensaje divino para invitarlos a la modestia. Por otro lado, para dicha cultura, los monos no servirían para nada, pues no producen, no se comen, son como parásitos. Sin embargo, los primates eran conocidos desde la Antigüedad. Una de las sociedades históricas precursoras de Occidente, la egipcia, los valoraba tanto que uno de ellos, el papión hamadryas, estuvo asociado a una de las dos formas del dios Tot, quien pesaba el corazón de los difuntos para saber si irían o no al paraíso. Juzgando por imágenes y cuerpos embalsamados, los egipcios reconocieron por lo menos 4 especies de monos, todas importadas, pues no los hay endémicos en Egipto. Gracias a Tolomeo, los griegos conocieron de su existencia y los clasificaron. Importado en Europa por mostradores de animales, el macaco de Berbería (*Macaca sylvanus*) fue durante siglos el animal preferido de aquellos; con él se crearía la expresión “moneda de mono”, pues sus dueños los hacían realizar suertes a cambio de no pagar peajes en los puentes. Pero el cambio de creencia en torno a los primates sucede cuando los europeos descubren a los antropoides o póngidos a partir del siglo XVI. Un marinero inglés prisionero de los portugueses, Battell, había hablado, en el siglo XVI, de la existencia –aunque nunca los viera él mismo– de dos “monstruos”: el *jecko* y el *pongo* (chimpancés y gorilas). Es del segundo nombre que el grupo de póngidos obtiene actualmente su denominación para designar a los antropoides o grandes simios (el hombre incluido). Enseguida se descubrirán a los gibones y a

los orangutanes; posteriormente a los chimpancés. El gorila será descrito recién en 1853 y el bonobo en los años 1930. En 1699 se da con Edward Tyson una verdadera revolución científica pues se puede decir que surge la primatología como disciplina, aunque el nombre no será fraguado hasta los años 1940. El anatomista inglés describe a un chimpancé infante como a un animal anatómicamente más cercano a los humanos que a los otros monos. Linneo deberá reconocer que somos primates. La obra de Tyson tendrá un impacto 150 años después cuando Darwin señale, primero, la descendencia de humanos y de simios de un ancestro común y, más tarde, el surgimiento africano de los humanos basado en el hecho de que en ese continente habría dos especies de grandes simios (en realidad hay tres, con los bonobos, pero el inglés no lo supo), mientras que en Asia, sólo una, los orangutanes (al gibón se lo considera un póngido menor, debido a su tamaño y a que tiene callosidades en las nalgas, como otros monos, cosa que no sucede entre los grandes simios). Los dos hechos son ahora incontrovertibles.

Muchos decenios después de la muerte de Darwin, no sólo se desarrolló la primatología de manera exponencial por el número de descubrimientos y de propuestas epistemológicas, sino que lo hizo, tal vez con más impacto contemporáneo, la paleoantropología, disciplina muy ligada con la primatología. Ambas ciencias se han integrado a los estudios darwinianos de tal suerte que se puede hablar ahora de una nueva síntesis que pondría en relación epistemológica a los conceptos de evolución biológica y de evolución cultural. En efecto, se ha demostrado que muchos animales no humanos manifiestan una evolución cultural,

es decir que poseen comportamientos y saberes que se transmiten por emulación o imitación o –sobre todo por aprendizaje mediante la observación visual– en muchos animales no humanos, primates, cetáceos, aves, etc. Lo importante de destacar aquí es que estos descubrimientos se realizaron al principio sobre primates no humanos. Por ello, creemos que hablar de primates también significa analizar la evolución cultural en ellos, a partir de sus capacidades sociales y mentales de transmisión de generación a generación de hábitos y saberes.

¿Cómo surgió el concepto de evolución cultural y dónde? Surgió gracias a un descubrimiento empírico facilitado por una manera nueva de estudiar a los primates no humanos, mediante una observación continua de estos en su medio natural? El ecólogo y filósofo japonés Kinji Imanishi (1902-1992) inaugura, en los años 1940 (1941, 2002), una tradición científica con impacto en la ciencia mundial, diferente de la occidental, más interesada en el comportamiento que en la taxonomía. A partir de 1948, tres años después del fin de la guerra, investiga, junto con sus alumnos Junichiro Itani (1926-2001) y Shunzo Kawamura (1924–2003) la etología de los monos de la isla de Koshima. Fueron ellos fundadores de la primatología japonesa, una de las más importantes en este momento. Más adelante, en 1953, vendrá el descubrimiento en dicha isla de la transmisión cultural de comportamientos positivos a partir de la mona *Imo* (“tubérculo” en japonés), la macaca lavadora de papas, comportamiento que poco a poco se desiminó en la población. Fue el primer descubrimiento bien documentado de EC en animales no humanos. Lo interesante de *Imo* es que no era una mona dominante, no era una alfa entre su tropa y, sin embargo, la observación de su

nuevo comportamiento –acción benéfica pues la papas les eran proporcionadas sucias– observado por los otros macacos, empezando por lo de su familia próxima, se desiminó, primero en su núcleo familiar amplio y luego en toda la comunidad. Si primero la lavó en agua dulce, después surgió con otros monos el lavado en el mar para darle un sabor más salado.

El éxito de este descubrimiento y de la propuesta primero de una proto-cultura y finalmente de simplemente de una cultura en los macacos, como en los humanos, llevó a Itani a iniciar más adelante, en el África, el estudio de los bonobos. Desde entonces se han desarrollado centros en Japón (Inuyama, Hiroshima, Koshima) que trabajan con primates en cautiverio idénticos a los de la vida salvaje y que mantienen simultáneamente instancias en las áreas naturales de las mismas especies (en Japón, macacos; en el África chimpancés y bonobos). Son los únicos primatólogos en el mundo que lo hacen. Todos estos centros pertenecen a la Universidad de Kioto. Su líder científico es el Dr. Tetsuro Matsuzawa.

La tradición empírica occidental reciente (pues ya mencionamos a Tyson) surge en los años 1960, –pero con poca relación con la japonesa debido a los idiomas– tiene obviamente representantes en muchos países. En primatología recordemos brevemente una sucesión de grandes investigadore(a)s a partir del holandés Tinbergen: Desmond Morris, Hans Kummer, Van Hoff, De Waal; a partir de Louis Leakey: Jane Goodall (chimpancés), Dian Fossey (gorilas), Biruté Galdikas (orangutanes de Borneo), publicando en lengua inglesa; la pareja Gautier, en lengua francesa. Desde entonces, podemos hablar de varias nuevas tradiciones, entre ellas la india, la china, la española y la latinoamericana, etc. Se siguen

investigando a fondo por los especialistas. Por otro lado, a partir de los descubrimientos de comunidades de chimpancés rompedoras de nueces en Bossou, Guinea, surgió el estudio comparativo entre primates salvajes y en cautiverio por el grupo encabezado por Matsuzawa, en el centro arriba citado. También Goodall impulsó lo propio en Inglaterra y los EE. UU., así como los alemanes en otras regiones del África: desde entonces se conocen varias culturas diferentes de chimpancés (Martínez-Contreras, ). Matsuzawa también continuó la tradición de enseñanza del lenguaje a póngidos iniciada por David Premack (1925-2015) en Atlanta (creador del concepto de *condicionamiento operante* [1996]) y ha logrado grandes descubrimientos tanto en trabajo de campo como de laboratorio, mostrando que los chimpancés son más rápidos que los humanos en la ordenación memorizada de números naturales.

Si hemos señalado (sólo) parte del universo de la EC en primates no humanos, estudios de donde surgen originalmente los elementos empíricos más sólidos del dicho concepto, esta investigación no se restringirá al estudio de la primatología, pues se abordará la pesquisa de la EC en otras especies animales.

#### Referencias

- Groves, C. (2005) Wilson D. E. & Reeder D. M., eds. *Mammal Species of the World: A taxonomic and Geographic Reference*, Baltimore, Johns Hopkins.
- Leslie, Julian C. (1996). *Principles of Behavioral Analysis*. N. Y: Psychology Press.
- Martínez-Contreras, J. (2011). *O modelo primatológico de cultura*, en Paolo Cesar Coelho Abrantes (Org.), *Filosofia da biologia*, Rio Grande do Sul, ARTMED.

- (2011). *Estudios pioneros en torno al lenguaje natural*, Arbor, Vol. 187, 747: 7-14.
- Matsuzawa, T., Ed. (2001). *Primate Origins of Human Cognition and Behavior*
- (2006). *Cognitive Development in Chimpanzees*. Springer.
- Matsuzawa, T., et al., Eds. (2010) *The mind of the chimpanzee: Ecological and experimental perspectives*. The University of Chicago Press.
- (2011). *The Chimpanzees of Bossou and Nimba*. Springer Japan.
- Premack, D. & Woodruff, G. (1978). *Does the chimpanzee have a theory of mind?* Brain Sc., 4: 515-526.
- Rowe, N. (1996). *The Pictorial Guide to the Living Primates*. N. Y., Pogonias Press.
- Tyson, E. (1699-1894) *A Philological Essay concerning the Pygmies of the Ancients*, Londres, David Nutt.

## PROGRESO

ANA BARAHONA

Los antiguos griegos veían el mundo en términos de ciclos eternos, y no es sino hasta el siglo XVI que se empieza a pensar en la posibilidad de que la historia de la humanidad y de la naturaleza pudieran haber tenido un desarrollo “progresivo”. En esta época, la creencia en el progreso fue asociada con la idea de cambio, desarrollo o dirección (Burry, 1971).

Francis Bacon definió en el siglo XVII un programa para una gran renovación del saber. En este programa, Bacon dió las pautas para un concepto de progreso que esclareció las ideas progresistas: en la esperanza de un gradual crecimiento del saber, el fin del conocimiento sería la utilidad. El legítimo fin de la ciencia para Bacon, era dotar a la vida humana de nuevas invenciones y riquezas, y en el caso de las ciencias naturales, el establecimiento del dominio humano sobre la naturaleza. Para Bacon, era crucial para el progreso la capacidad de la mente humana para descubrir verdades útiles para el confort y mejoramiento de la humanidad. Comenzando con la evidencia de los sentidos y dependiendo de la construcción de instrumentos y el desarrollo tecnológico, Bacon pensaba que podrían establecerse estados progresivos de certeza. Esta idea constituyó un axioma para una doctrina general del progreso que se desarrollaría en los siguientes siglos, y que de manera muy particular, afectaría el desarrollo de la Biología en los siglos posteriores.

La idea de progreso en Biología está ligada al concepto de *scala naturae* o la gran cadena del ser que se puede trazar hasta Aristóteles. Para él, la naturaleza pasaba de los objetos inanimados, hasta las plantas y animales, en una secuencia lineal. Por ejemplo, Aristóteles pensaba que muchos animales marinos, como las esponjas y las anémonas, se parecían más a las plantas que a los animales.

Este concepto tomó formas nuevas en los siglos XVII y XVIII (Lovejoy, 1936), en donde la noción de la escala del ser o escala natural estaba basada en la idea de una continuidad lineal desde el mundo inanimado de objetos, hasta las plantas, los animales inferiores, los animales superiores y el hombre. Al mismo tiempo, esta cadena del ser era estática, ya que fue creada como perfecta, y cualquier cambio era considerado como un deterioro o una degradación.

Los dos elementos de esta idea, por un lado la continuidad y la gradualidad, y por otro, la dirección hacia el progreso, afectaron el desarrollo de la biología, en particular, los conceptos de continuidad y gradualidad constituyeron requisitos indispensables para el desarrollo de la biología evolutiva en siglos posteriores.

El rápido y extenso desarrollo de la geología y la paleontología en el siglo XIX confirmó la idea de que existía una secuencia de poblaciones diferentes en el curso de la historia de la vida en la tierra. A partir de esta idea empezó a desarrollarse la creencia acerca del proceso de desarrollo que sirvió

de base en los debates evolucionistas, siendo la evidencia fósil utilizada tanto por los oponentes como por los seguidores del evolucionismo.

En el siglo XVIII, particularmente en Francia, la idea de progreso (en especial la creencia en el progreso humano) fue muy importante. Algunos de los naturalistas se habían preguntado si podíamos hablar de un patrón definido de desarrollo. Por ejemplo, Georges Louis Leclerc conde de Buffon postulaba en su teoría de la Tierra, que ésta se había enfriado paulatinamente y que las primeras formas vivas tuvieron que adaptarse a temperaturas más altas de las conocidas actualmente. Charles Bonnet y Jean-Baptiste-René Robinet, por su parte, pensaban que la gran cadena del ser podía verse como un plan de desarrollo orgánico, definido en sus etapas por un ser divino que había planeado la jerarquía a lo largo de la cual la vida había progresado.

Esta idea de que la vida necesariamente había progresado a lo largo de una escala, fue también incorporada durante el siglo XIX por Jean-Baptiste Lamarck, con el objeto de explicar dos tipos de cambios, la adaptación y los diferentes niveles de organización. Lamarck pensaba en la progresión de los organismos menos avanzados a los organismos más avanzados. Para este autor, la vida aparecía por generación espontánea en sus formas más simples, siendo éste el punto de partida para el ascenso gradual y progresivo en la escala, hacia formas más complejas. Este ascenso, para Lamarck, podía modificarse a partir de la necesidad de los organismos de adaptarse a las condiciones cambiantes del medio. Lamarck identificó un principio de progreso al que llamó gradación, el cual era responsable por el cambio inmanente en la

organización. La adaptación en este contexto lamarckiano adquirió un segundo plano, al ser un ajuste de las especies a su medio.

No fue sino hasta que se desarrolló la paleontología comparada con Georges Cuvier, que se obtuvo evidencia de que la historia de la vida había sufrido alguna forma de patrón progresivo. Para poder establecer una teoría de la progresión debían incluirse dos componentes básicos: la idea de una jerarquía o escala de organización que defina qué significa ser más avanzado, y una escala temporal donde pueda observarse el progreso.

Una vez aceptada la división de las escalas geológicas originada por Cuvier y perfeccionada por Charles Lyell, el debate básico acerca del progreso se centró en si los fósiles evidenciaban, de manera aceptable, una tendencia hacia las formas superiores. Lyell, de manera representativa entre los paleontólogos del siglo XIX, defendió la idea de que la jerarquía en la organización era clara, sobretodo en el desarrollo de los vertebrados. Los peces más simples, seguidos de los reptiles, las aves y los mamíferos, mostraban una clara progresión hacia la complejidad.

Sin embargo, en el momento de tratar de definir con más detalle la mera sucesión de clases, apareció el debate de si el desarrollo de la vida era un proceso continuo. Esto llevó a los naturalistas del siglo XIX a expresarse con respecto a las causas del progreso. Por un lado, los creacionistas y seguidores de Cuvier, explicaban el progreso como una secuencia de formas vivas que era directamente determinada por las condiciones cambiantes de la superficie de la

Tierra. Para estos naturalistas, la organización jerárquica no definía la historia de la creación, sino que sólo servía como un indicador de las necesidades cambiantes de adaptación.

Por otro lado, Louis Agassiz y otros naturalistas, propusieron una visión alternativa al progreso. Para Agassiz, el progreso no estaba relacionado con los cambios físicos de la Tierra, sino que la progresión era la esencia de un plan de Dios que había decidido seguir durante la creación. El hombre era el objetivo de este plan, y la secuencia progresiva representaba, entonces, un avance hacia la forma humana que hubiera ocurrido independientemente de que las condiciones físicas cambiaran.

Estos dos puntos de vista difieren básicamente en el papel que el diseño de un ser superior juega en la naturaleza: el diseño relacionado con un propósito, y el diseño en el sentido de orden. Cuvier y los catastrofistas que explicaban el progreso de la vida como el resultado de las condiciones cambiantes, siguen el primero. El progreso, entonces, se da en la medida en que, cuando las condiciones cambian, Dios mantiene el estado de adaptación a través de nuevas creaciones.

Agassiz y Robert Chambers, por otra parte, interpretaban el diseño en el sentido de un orden o patrón que podía observarse en la naturaleza como un plan trascendental en el cual todas las formas están relacionadas de tal manera que en la cima se llega al hombre. El desarrollo de la naturaleza y de la mente sigue un plan predeterminado y progresivo hacia el hombre.

La posibilidad de progreso biológico ya había sido dibujada durante el siglo XVIII, pero fue a partir del siglo XIX que obtuvo gran popularidad porque evidenciaba el paralelo con la creencia en el progreso social. Los filósofos sociales del XIX veían el progreso de la vida como un corolario perfecto a sus propias creencias en el progreso social. Esta idea tuvo más influencia en el siglo XIX debido a la inclusión del hombre dentro de la naturaleza gracias a la teoría de la evolución de Charles Darwin, quien no comparte ninguna de las ideas sobre el diseño que se discutían en el siglo XVIII: el diseño relacionado con un propósito, y el diseño en el sentido de orden.

Darwin no sólo tomó la adaptación a las condiciones cambiantes como la medida básica de la historia de la vida, sino que para él, la adaptación era un proceso que eliminaba la necesidad del control de Dios. Para Darwin la creación no tenía un objetivo particular ni representaba el desenvolvimiento de un plan divino.

Darwin ofreció una explicación causal de la evolución en *El origen de las Especies*, en donde el mecanismo de la selección natural operaba sobre las variaciones naturales, escogiendo de entre éstas aquellas que les fueran más beneficiosas a sus portadores, garantizando su reproducción. El resultado de este proceso gradual podría explicar tanto la adaptación de los organismos a su medio, como la diversidad de las especies. A partir de este momento, los fenómenos naturales podían ser ahora explicados como consecuencias de leyes inmanentes, sin necesidad de postular agentes o mecanismos sobrenaturales.

Esta teoría causó grandes polémicas, muchas de las cuales están presentes hoy en día no sólo en biología sino en filosofía de la ciencia. Una de estas polémicas es si existe el progreso biológico. En *El Origen* Darwin explicaba: "La selección natural obra exclusivamente mediante la conservación y acumulación de variaciones que sean provechosas, en las condiciones a que cada ser viviente está sometido en todos los períodos de su vida. El resultado final es que todo ser tiende a perfeccionarse más y más, en relación con las condiciones. Este perfeccionamiento conduce inevitablemente al "progreso gradual de la organización del mayor número de seres vivientes, en todo el mundo" (Darwin)

Sin embargo, Darwin no deja claro qué debería entenderse por "progreso en la organización". Para Darwin sería el criterio de von Baer el más adecuado para hablar de progreso biológico: el grado de diferenciación de las partes del mismo ser orgánico y su especialización para funciones diferentes, o bien, el perfeccionamiento en la división del trabajo fisiológico. Sin embargo, este criterio presentó dificultades obvias para Darwin ya que no explicaba la existencia de especies mucho más desarrolladas que otras, o por ejemplo, no explicaba porqué las formas más perfeccionadas no han suplantado de manera natural a las menos desarrolladas.

Para Darwin la selección natural era la responsable de las continuas mejoras y el aumento gradual de la organización, mientras que al mismo tiempo enfatizaba que la acción de la selección natural no implicaba necesariamente el desarrollo progresivo. Según Michael Ruse (1988) en Darwin encontramos dos

vertientes. La primera es la idea darwiniana de competencia. La selección natural lleva a la adaptación, pero relativa, ya que se es tan bueno como la última victoria. Cuando se entra en contacto con otros organismos, la lucha por la existencia continúa, el más apto gana, y mientras más a prueba se ponga una característica, mejor es capaz de funcionar. La segunda se refiere a la tendencia a la divergencia y especialización como evidencias de progreso biológico. Combinando estas dos vertientes, Darwin concluye que la competencia lleva precisamente a la especialización, en la cual el progreso se obtiene a través de la selección natural como la fuerza motriz de la evolución.

Robert Richards (1988) opina que, aunque Darwin habla de progreso evolutivo muy cautelosamente, sí piensa que la selección natural puede construir el progreso biológico y la perfección moral. De acuerdo a Richards, para Darwin la selección constante en ambientes diversos produciría necesariamente organismos más evolucionados. Este concepto de "evolución progresiva", dice Richards, podría explicar la visión teleológica de muchos naturalistas de su época quienes creían que los organismos más antiguos eran inferiores en la escala de la vida que los organismos más recientes. Tal es el caso de Lamarck y Herbert Spencer.

Lamarck veía a todos los organismos formando parte de una escalera en movimiento, en donde el cambio era progresivo, desde el momento en que por generación espontánea aparecían los organismos "inferiores", hasta los "superiores", y el hombre. La conexión entre los organismos inferiores y los superiores no era el cambio azaroso sino la necesidad inmanente del cambio.

Spencer, contemporáneo de Darwin, se convirtió en uno de los darwinistas más radicales del siglo XIX y principios del XX. Para Spencer la idea de progreso se aplicaba no solo al mundo biológico sino que era parte de una ley general, que dirigía lo simple hacia lo complejo, de lo homogéneo a lo heterogéneo (Spencer, 1857). Spencer fue quien extendió la idea de sobrevivencia del más apto que Darwin introduciría en *El Origen* a las actividades económicas y sociales conformando lo que se conoce como Darwinismo Social. Otras interpretaciones (Gould, 1988) aseguran que Darwin utilizaba como sinónimo de cambio la palabra progreso y que sólo recurría a ésta en pocas ocasiones, manteniéndose dubitativo al respecto, tanto del progreso en el registro fósil, como del papel de la selección natural en el "mejoramiento" de las especies.

Después de Darwin, la polémica acerca de la existencia o no del "progreso biológico" continuó. Un gran defensor del darwinismo en Alemania, Ernst Haeckel, era un progresionista declarado. Las concepciones de Haeckel con respecto al progreso incluían la idea de que la embriología estudia las formas emergentes, pero incorporando relaciones causales entre las formas inferiores y las superiores, hasta llegar al hombre como la forma superior de desarrollo de la vida. Haeckel recurre a una vieja teoría, la recapitulación, explicándola a la luz de la concepción transformista y nombrándola "ley biogenética". Con esta ley pretendía explicar los cambios evolutivos de los seres vivos, partiendo del desarrollo del individuo (la ontogenia) para explicar la historia de las series de organismos (la filogenia). Las secuencias históricas

provocaban efectos causales, explicando el desarrollo de organismos superiores como recapitulación de los estados permanentes de la vida adulta de organismos inferiores. Haeckel fue criticado por los embriólogos de finales del siglo XIX, quienes sostenían que no podían compararse embriones (formas temporales), con adultos (formas permanentes), y que su idea de que un organismo sucede a otro, daba cabida a una concepción de evolución lineal, de una continuidad material a través del tiempo. Mientras más alejado en el desarrollo está un organismo, está más avanzado.

Esta concepción continuista de los seres vivos, expresada en una idea de continuidad hereditaria a través del tiempo, fue revolucionada a principios del siglo XX por la genética mendeliana que incorporó la visión de un material hereditario particulado responsable de las variaciones presentes en los organismos.

De esta forma, y como producto de la síntesis entre la genética y la teoría evolutiva de Darwin, Ronald Fisher en su libro *Teoría Genética de la Selección Natural* (1930) propuso que el teorema fundamental de la selección natural debe entenderse como un mecanismo causal-progresivo. Para Fisher era claro que existe el progreso tanto relativo, es decir, la noción de éxito en la competencia de Darwin, como el absoluto, es decir, como un proceso que culmina en el hombre.

Posteriormente, Julian Huxley, Theodosius Dobzhansky, Ernst Mayr, George Gaylord Simpson y Ledyard Stebbins, conocidos como los arquitectos

de la Síntesis Moderna, comparten una visión progresionista de la evolución biológica. Otros evolucionistas como John Maynard-Smith, Richard Dawkins y O. B. Wilson comparten la idea de que existe el progreso biológico.

La noción de progreso evolutivo en la actualidad, es sumamente controversial, y se pueden distinguir básicamente tres diferentes perspectivas. La primera, defendida por Michael Ruse y David Hull entre otros, sostiene que no existe evidencia científica que nos lleve a aceptar cierta “direccionalidad” en la evolución biológica. Una segunda visión, defendida por Stephen J. Gould, sostiene que, en la medida en que reemplacemos el término de progreso (ya que éste es antropocéntrico), por el de “noción operacional de direccionalidad”, tendremos un concepto sin valores o evaluación humanos. La tercera posición, defendida por Francisco J. Ayala, John Maynard Smith y William Wimsatt entre otros, sostiene que la noción de progreso evolutivo puede purgarse de sus conotaciones antropocéntricas y que podemos hablar de progreso desde el punto de vista científico, en base a las evidencias existentes.

En estos debates, la discusión se centra en dos aspectos fundamentales. El primero, la idea de que el progreso implica una proyección de los valores humanos, y el segundo, la idea de direccionalidad en la evolución. Para William Provine la idea de progreso de la Síntesis Moderna proviene de Thomas Henry Huxley en su famoso libro *Evolution: The Modern Synthesis* (1942), pues impuso los valores humanos al proceso evolutivo como una manera de explicación extra-científica sobre la aparición y desarrollo de la mente en el curso de la evolución, y con el propósito de fundar una fe secular a partir del

darwinismo biológico, basada en los valores morales del hombre (Provine, 1988).

Otro de los aspectos más debatidos, es la idea de si existe una direccionalidad en la evolución. Como el progreso es obviamente definido a partir de valores subjetivos, los biólogos en la actualidad lo han cambiado por el concepto de dirección. El concepto de dirección implica que las series de cambios han ocurrido y pueden acomodarse en una secuencia lineal de tal forma que los elementos posteriores de la secuencia son resultado de los anteriores o intermedios. Por otra parte, el concepto de progreso no es un concepto estrictamente científico. Ayala considera que es posible hablar de cambio direccional en contextos particulares, que puedan ser observados como estados avanzados (Ayala, 1988). Sin embargo, se pueden distinguir dos componentes en la noción de progreso, uno descriptivo que se refiere al hecho mismo del cambio, y otro axiológico o juicio de valor que nos indica si el cambio implica un mejoramiento o un empeoramiento.

Estos debates no han agotado las discusiones acerca de si la noción de progreso pertenece al dominio del discurso científico, o si ha ocurrido de hecho, el progreso en el curso de la evolución de la vida.

## **Bibliografía**

Ayala, F.J. (1988). Can "Progress" be defined as a Biological Concept? En: *Evolutionary progress*. Matthew H. Nitecki (Ed.) pp.75-96.

Bury, J. (1971). *La Idea del Progreso*. Alianza Editorial, Madrid.

Darwin, C. *El Origen de las Especies*. Conacyt, pp. 195-196.

Gould, S.J. On Replacing the Idea of Progress with an Operational Notion of Directionality. En: *Evolutionary progress*. 1988. Matthew H. Nitecki (Ed). Chicago Press. pp.319-138.

Lovejoy, A. O. (1936). *The Great Chain of Being*. Harvard Univ. Press.

Provine, W. (1988). Progress in Evolution and Meaning of Life. En: *Evolutionary Progress*. Matthew H. Nitecki (Ed.).

Richards, R. J. (1988). The Moral Foundations of the Idea of Evolutionary Progress: darwin, Spencer, and the Neo-Darwinians. En: *Evolutionary Progress*, M. H. Nitecki (Ed). Chicago Press. pp.129-148.

Ruse, M. (1988). Molecules to men: Evolutionary Biology and Thoughts of Progress. En: *Evolutionary Biology*. Matthew H. Nitecki (ed.). Chicago press. pp 97-126.

Spencer, H. (1857). Progress: Its law and cause. *Westminster Review*, s.n. 9:445-85  
 Spencer, 1942. Letters on the proper sphere of government. *The Nonconformist*, june 15-23 november.

Gustavo Leal Toledo

Professor da Universidade Federal de São João del-Rei (Brasil)

<https://ufsj.academia.edu/GustavoLealToledo>[lealtoledo@ufsj.edu.br](mailto:lealtoledo@ufsj.edu.br)

A psicologia evolutiva, como o nome indica, não é nada mais do que a psicologia somada aos dados e conceitos da teoria da evolução. Leda Cosmides, John Tooby e Jerome Barkow, podem ser considerados os fundadores da psicologia evolutiva com o livro *The Adapted Mind* (1992), embora já existissem pesquisas neste sentido desde a década de 60, com um considerável aumento de publicações na década de 80. O ponto arquimediano da psicologia evolutiva é a constatação de que a mente humana só pode ter surgido pela evolução. Nas palavras de Mithen:

O ponto de partida dessa argumentação é a mente ser uma estrutura funcional complexa que não poderia ter surgido pelo acaso. Se estamos dispostos a ignorar a possibilidade de uma intervenção divina, o único processo conhecido que pode ter dado origem a tamanha complexidade é a evolução por seleção natural (Mithen, 1996, p.68).

Steven Pinker, um dos maiores divulgadores desta abordagem, define a psicologia evolutiva como o “estudo da história filogenética e das funções adaptativas da mente” (Pinker, 2004, p.81). O próprio Darwin já falava que “as faculdades mentais são seguramente variáveis, e as variações são hereditárias” (Darwin, 2002, p.702). Pode-se dizer que ela não está interessada nos comportamentos e sim nos mecanismos psicológicos que produzem tais comportamentos. Deste modo, os comportamentos podem ser bastante diversos entre as pessoas e culturas, embora seus mecanismos sejam os mesmos. Seu princípio básico é uma explicação para a existência de comportamentos contemporâneos que podem ser mal-adaptativos. Segundo eles, tais comportamentos eram adaptativos quando surgiram durante a evolução do homem, mais precisamente durante o Pleistoceno, quando os homens eram caçadores-coletores. Dada a rápida evolução do homem, e a mais rápida ainda evolução cultural, ficamos com um cérebro que contém estruturas para tratar de problemas antigos em um mundo moderno. Neste ponto ela diverge de outras visões darwinistas da cultura que tentam buscar as atuais causas adaptativas dos comportamentos humanos, como a sociobiologia e a ecologia comportamental.

Talvez o mais interessante da psicologia evolutiva seja a sua capacidade de incentivar a integração conceitual entre os diferentes campos das ciências sociais e comportamentais. Tal integração implica defender que as teorias destas áreas devem ser consistentes e coerentes umas com as outras, tal como tendem a ser nas ciências exatas e biológicas. Assim, aquilo que estudamos na sociologia não deve contradizer o que estudamos em pedagogia, ou psiquiatria, ou antropologia e

demais áreas. Isso não implica em redução de uma disciplina às outras, mas apenas que elas trabalhem em conjunto.

Uma das grandes propostas da psicologia evolutiva é a modularidade da mente (Fodor, 1983). Embora existam divergências de quão modular a mente seja, e exista até mesmo psicólogos evolutivos que acreditam que esta modularidade foi significativamente reduzida com a evolução do homem (Mithen, 1996). Mas mesmo assim, a modularidade permanece como um ponto central da psicologia evolutiva:

Cosmides e Tooby (1987) caracterizaram a diferença entre a visão padrão da ciência social e sua própria perspectiva em termos de uma escolha entre dois modelos da mente, um que enfatiza um número pequeno de processos de domínio geral, e outro que sublinha um grande número de módulos de domínios específicos (Laland & Brown, 2002, p.182).

Dizer que a mente é modular significa dizer que ela trabalha como um canivete-suíço, ou seja, que ela é formada de partes diferentes e especializadas (*domain-specific*), cada parte com o intuito de achar uma solução eficiente e rápida para um determinado problema que nossos ancestrais poderiam ter encontrado (cf. Plotkin, 2004, p.142). Cosmides e Tooby o chamaram de Modelo Causal Integrado (ICM em inglês). Além de serem especializados e informacionalmente fechados, tais módulos também seriam opacos, significando

que seus processos internos são fechados uns para os outros e não seriam conscientemente escolhidos pela pessoa.

O oposto da mente modular seria uma mente tipo “esponja”, algo único capaz de absorver tudo sem fazer distinções. Chamada de Modelo Padrão das Ciências Sociais (SSSM em inglês). É a ideia de uma mente única, mas multiuso, capaz de absorver o que quer que seja com o que é conhecido como “aprendizagem”. Tal modelo se baseia na tradicional visão empirista de “Tábula Rasa” (Pinker, 2004) onde o cérebro é apenas o receptor passivo dos comportamentos culturalmente transmitidos. Existem evidências que indicam que a mente não funciona assim. Podemos destacar, por exemplo, a rapidez de aprendizado de uma criança, mesmo de conteúdos complexos, que dificilmente seriam obtidos dentro de um processo baseado em algo tão neutro e vazio. O exemplo mais tradicional é o da própria linguagem (Pinker, 2000). Outra tradicional evidência são as semelhanças entre comportamentos de gêmeos idênticos que foram criados em lares diferentes desde cedo. Em muitas das características comportamentais medidas eles são mais semelhantes entre si do que gêmeos diferentes na mesma situação, o que indica claramente um componente hereditário do comportamento (Ridley, 2004; Pinker, 2004). Tal observação de que há um forte fator hereditário no comportamento é cotidianamente observada em animais, mas ainda é polêmica em humanos. Raças de cães, por exemplo, são normalmente classificadas por diferenças nos comportamentos, como: pastores, pointers, setters, hounds etc (Ridley, 2004).

Além disso, é difícil de compreender como uma mente tipo “esponja” poderia ter surgido na evolução biológica. Assim, alguns exemplos de quais poderiam ser tais módulos mentais são dados por Tooby e Cosmides:

Um para reconhecimento do rosto, um para as relações espaciais, um para a mecânica de objetos rígidos, um para o uso de ferramentas, um para o medo, um para as trocas sociais, um para emoção-percepção, um para a motivação associada ao parentesco, um para a distribuição do esforço e recalibração, um para o cuidado das crianças, um para as inferências sociais, um para a amizade, um para a aquisição da gramática, um para a comunicação e pragmática, um para a teoria da mente, e assim por diante! (Tooby & Cosmides, 1992, p.113)

Uma objeção surge imediatamente, pois não percebemos nossa mente como sendo modular e nem nos percebemos como presos a módulos com os quais já nascemos. Ainda mais quando levamos em consideração que em um sistema modular a informação não é facilmente passada de um módulo para o outro. Mas um exemplo comum pode ilustrar facilmente o que significa que tais módulos são “opacos”: são as ilusões de óptica. Mesmo sabendo que estamos vendo uma ilusão, não conseguimos deixar de vê-la. A questão é que o fato do cérebro ser modular não significa que ele não possa trabalhar em conjunto. Nas palavras de Pinker:

Os humanos comportam-se de maneira flexível porque são programados: suas mentes são dotadas de software combinatório capaz de gerar um conjunto ilimitado de pensamentos e comportamentos. O comportamento pode variar entre as culturas, mas a estrutura dos programas mentais que geram o comportamento não precisa variar (Pinker, 2004, p.67).

Alguns dos experimentos psicológicos mais intrigantes que indicam que já nascemos com conteúdo integrado em nossa mente envolvem bebês que nem mesmo são capazes de falar. Neste caso utiliza-se uma técnica que se baseia na capacidade da criança de prestar atenção em algo. Com base nesta técnica pode-se descobrir que certos conceitos da física e da matemática, que normalmente considerariamos como aprendidos, já fazem parte de conteúdos inatos dos bebês (Bloom, 2004 & 2013). Por ser irrazoável supor que tais bebês já teriam aprendido propriedades físicas e matemáticas, a conclusão que os psicólogos podem chegar é da existência de um módulo mental para uma física básica e outro para uma matemática básica. Sendo que os experimentos servem mesmo é para descobrir quais exatamente seriam os conteúdos de tais módulos.

Outros supostos módulos foram descobertos: crianças na mesma idade já têm uma biologia intuitiva também, sendo capazes de atribuir uma espécie de “essência” para seres vivos, pois entendem que mudanças na aparência não são mudanças na “essência”: um cavalo com pijama listrado, por exemplo, não é uma

zebra, e um cachorro mudo e só com três pernas ainda é um cachorro (cf. Mithen, 1996, p.81).

Mas os experimentos não se restringem a crianças. Podem discutir enjoos gestacionais, diferenças em habilidades espaciais, diferenças em cuidados parentais e muitos outros. Um dos tópicos mais controversos são as diferenças nas escolhas dos parceiros sexuais (Ridley, 2004). Alguns experimentos feitos com mais de duas dúzias de culturas diferentes mostram semelhanças entre preferências masculinas e femininas. Por exemplo, homens preferem juventude e certa proporção entre quadril e cintura, enquanto mulheres preferem status social e altura. No entanto, tais dados quando olhados de perto são menos controversos do que parecem, mostrando grandes diferenças entre culturas e pouca aplicabilidade do questionário utilizado a certas culturas (Buss, 2005).

Um dos experimentos mais conhecidos da área foi desenvolvido por Peter Wason, em 1966, e depois melhorado por Leda Cosmides. Wason queria discutir até que ponto somos lógicos, ou melhor, queria saber se pensamos da maneira aprovada por Popper (cf. Plotkin, 2004, p.139)<sup>1</sup>. Eram mostradas para estudantes universitários somente uma face de cada carta, de um conjunto de quatro cartas, cada uma contendo uma letra em uma face e um número na outra. Em seguida, estabelecia-se uma regra e as pessoas tinham que, através da lógica, saber quais cartas, no mínimo, deveriam ser viradas para confirmar esta regra. Dennett nos dá o seguinte exemplo: são apresentadas quatro cartas com as seguintes faces “D, F, 3, 7” e a seguinte regra “se uma carta tem ‘D’ em uma das faces, ela tem um ‘3’ na outra” (Dennett, 1998, p.513). A questão é a seguinte: quais cartas é preciso virar

de modo que seja virado um número mínimo de cartas? Surpreendentemente menos da metade dos alunos universitários, alguns versados em lógica, acertou o desafio. Em alguns casos, menos de um quarto acertou (cf. Laland & Brown, 2002, p.166).

No entanto, o mais surpreendente não está aí, se fossem dados a esses mesmos alunos exatamente o mesmo teste, mas com os seguintes textos escritos nas faces das cartas “bebendo cerveja; bebendo refrigerante; 25 anos; 16 anos”. Sendo que em cada uma delas foi colocado a idade em uma face e o que o indivíduo estava bebendo na outra. Neste caso seria feita a seguinte pergunta: que carta deve ser virada para descobrir se alguém com menos de 21 está bebendo bebida alcoólica?

Desta vez a resposta parece bastante óbvia para todos e cerca de 75% acertaram<sup>1</sup>. Em ambos os testes a resposta é a primeira e a última carta. Ambos seguem o mesmo raciocínio, com a mesma estrutura lógicas e a mesma resposta. A diferença é só o que está escrito na carta e nada mais. Mas, mesmo aqueles que acertaram ambas, demoraram muito mais para acertar a primeira do que a última. Isto continuou sendo verdade mesmo depois que Cosmides adicionou alguns outros experimentos de controle para impedir explicações alternativas do tipo “pessoas se saem melhor em contextos mais familiares que elas encontram no dia-a-dia”.

O que a psicologia evolutiva procura ver com isso é que “os raciocínios humanos mudam, dependendo do assunto a respeito do qual estão raciocinando”

(Laland & Brown, 2002, p.168). Ou seja, mais uma evidência de módulos mentais que são específicos para um determinado conteúdo, para resolver um determinado problema evolutivo. É bastante improvável que existissem módulos mentais para resolver problemas lógicos como o mencionado, mas problemas sociais, especificamente problemas que dizem respeito a descobrir quem está trapaceando, devem ter sido bastante comuns. Mesmo que ambos os problemas tenham a mesma estrutura lógica, nós só desenvolvemos módulos mentais para resolver aqueles tipos de problemas que de fato surgiram na nossa história evolutiva.

No entanto, cabe notar que apesar da ambiciosa arquitetura conceitual e poderosa capacidade empírica para tratar o comportamento e a cultura, a psicologia evolutiva ainda precisa ser mais amplamente discutida para responder a problemas como, por exemplo: nossa dificuldade de saber como os caçadores-coletores efetivamente viviam, sobre a possibilidade de termos evoluído desde o Pleistoceno, sobre como alguns comportamentos humanos podem ser anteriores aos próprios humanos e outras críticas que podem ser feitos à sociobiologia e também ao programa adaptacionista como um todo.

### **Bibliografia Utilizada:**

BARKOW, J., COSMIDES, L., TOOBY, J. (1992) *The Adapted Mind*. New York: Oxford University Press.

BLOOM, P. (2013), *Just Babies*. Broadway books: New York

------. (2004), *Descartes' Baby*. Basic Books: New York

BUSS, D. ed., (2005) *The Handbook of Evolutionary Psychology*. Nueva Jersey, Wiley: Hoboken

DARWIN, C. (2002), *A Origem do Homem e a Seleção Sexual*. Curitiba: Hemus.

DENNETT, D.C. (1998), *A Perigosa Idéia de Darwin*. Rio de Janeiro: Rocco.

FODOR, J. (1983), *The Modularity of Mind*, Cambridge, MA: MIT Press

LALAND, K.N. & BROWN, G.R. (2004), *Sense & Nonsense, evolutionary perspectives on human behaviour*. Oxford: Oxford University Press.

MITHEN, S. (1996), *The Prehistory of the Mind*, Thames & Hudson: Londres

PINKER, S. (2004), *Tabula Rasa: a negação contemporânea da natureza humana*. São Paulo: Companhia das Letras.

------. (1998), *Como a Mente Funciona*. São Paulo: Companhia das Letras.

------. (2000), *The Language Instinct*. HarperCollins: New York

PLOTKIN, H. (2004), *Evolutionary Thought in Psychology*. Oxford: Blackwell.

RIDLEY, M. (2004), *O Que Nos Faz Humanos*. Record: São Paulo

### **Bibliografia Básica:**

BARKOW, J., COSMIDES, L., TOOBY, J. (1992) *The Adapted Mind*. New York: Oxford University Press.

BUSS, D. ed., (2005) *The Handbook of Evolutionary Psychology*. Nueva Jersey, Wiley: Hoboken

PINKER, S. (1998), *Como a Mente Funciona*. São Paulo: Companhia das Letras.

*REDUCCIONISMO EN BIOLOGÍA*: Implicaciones para la relación ciencia sociedad

Sergio F. Martínez

Universidad Nacional Autónoma de México

El reduccionismo es indudablemente uno de los temas filosóficos que es ampliamente discutido entre los científicos y los científicos sociales en particular. Esto no es casual. El tema del reduccionismo tiene que ver con las maneras en las que las ciencias se pueden entender como un cuerpo de conocimiento integrado y por lo tanto el sentido en el cual la ciencia, a diferencia del conocimiento específico de ciencias particulares, puede servirnos de guía para el desarrollo social. Hay varias versiones del concepto de reduccionismo. A) Las diferentes nociones **metafísicas del reduccionismo** están ligadas con intentos por formular la tesis fisicalista de que todos los hechos están fijados por los hechos físicos, o por algún tipo de ontología que sirve de fundamento a toda la ciencia. Una versión muy conocida del reduccionismo metafísico busca caracterizar un tipo de hechos como aquellos de los que trata la ciencia en última instancia. B) Un reduccionismo epistémico busca caracterizar el tipo de estructura epistémica que debe tener el conocimiento para ser conocimiento científico. Por ejemplo un tipo de reduccionismo epistémico consiste en sostener que todas las explicaciones en la ciencia tienen una misma forma. De acuerdo a una tesis desarrollada por el empirismo lógico de mediados del siglo XX, las explicaciones científicas son argumentos que tienen una determinada forma lógica y un ideal de la ciencia es

llegar a formular las explicaciones de toda la ciencia en ese formato. C) Finalmente, una tercera manera de entender el reduccionismo es como un **programa de investigación**. Desde esta perspectiva el reduccionismo es un proyecto que busca entender la ciencia como un tipo distintivo de actividad o conocimiento que busca la integración de conocimiento proveniente de diferentes prácticas científicas.

Un programa reduccionista de investigación involucra algún tipo de reduccionismo epistémico y metafísico, pero estos reduccionismos no tienen que comprometerse con supuestos epistémicos, como que el conocimiento científico tiene que ajustarse a normas definibles previamente, ni con supuestos metafísicos respecto al tipo de entidades que la ciencia investiga.

Hablar de programas reduccionistas entonces permite reconciliar a éstos con la idea que la ciencia no es un todo unificado en el sentido que se pretende “reducir” todo proceso a un nivel fundamental. La idea es que la unificación que es importante en el avance de la ciencia es provisional y derrotable y se refiere a la integración de procesos complejos que tienden a apoyarse mutuamente en la generación de explicaciones y predicciones exitosas. Hay diferentes propuestas en esta dirección. Carl Craver, por ejemplo, sugiere que la unidad de la ciencia debe entenderse como un mosaico: una diversidad de explicaciones (mecanicistas) diferentes que encajan unas con otras en la medida que contribuyen a entender procesos complejos en diferentes niveles de organización

(ver Craver, 2007, en particular capítulo 7). Ideas similares han sido sugeridas por Wimsatt (ver por ejemplo Wimsatt, 2007 parte III), quien recalca que **diferentes teorías y explicaciones muchas veces no pueden reducirse una a la otra en el sentido que no pueden entenderse como reducibles a un nivel fundamental. Más bien, deben verse como recursos complementarios, requeridos para entender un proceso complejo.**

La estrecha conexión que usualmente se hace entre reduccionismo y mecanicismo nos ayuda también a entender otra distinción entre dos tipos de reduccionismo, un primer tipo que podemos llamar “horizontal” y otro reduccionismo que podemos llamar “vertical”. El reduccionismo horizontal es el tipo de reduccionismo que lleva a Descartes a pensar que somos máquinas (complejos de mecanismos) con un alma agregada. El cuerpo se explica en términos de algunos elementos caracterizados de manera simplificada como poleas o correas y se explica el comportamiento como el funcionamiento de una máquina. Por otro lado, el reduccionismo vertical es el tipo de reduccionismo que busca explicar la relación entre teorías. Un ejemplo de este tipo de reduccionismo es la relación que se buscó establecer entre la genética y la biología con el llamado determinismo genético. El programa reduccionista genético pretendía explicar todo fenómeno biológico en términos de estructuras de genes.

Es claro que hay muchos tipos de reduccionismo y que en particular en cada ciencia el reduccionismo toma formas muy diferentes dependiendo del contexto en el que se pretenda utilizar. Lo que es importante reconocer es que el

reduccionismo es un término que no tiene porqué entenderse con carga despectiva. El reduccionismo es útil como parte del desarrollo de estrategias para la generación de modelos novedosos con capacidad explicativa; así como para la generación de heurísticas útiles en la predicción y evaluación de propuestas alternativas respecto a cómo avanzar en un tipo de investigación particular. Wimsatt ha mostrado muy claramente cómo el reduccionismo muchas veces tiene que ver con el desarrollo y calibración de herramientas conceptuales requeridas para generar predicciones exitosas (Wimsatt, 2006). Esto sugiere que el núcleo importante de la discusión sobre reduccionismo, en sus diferentes vertientes, gira alrededor de la preocupación respecto a cómo plantear el avance de un programa de investigación, o cómo justificar un cambio de programa, dado un cierto ámbito de recursos que pueden reordenarse y un cierto horizonte de valores que se considera deben de guiar el avance de la ciencia.

Planteamientos como el de Wimsatt parten de supuestos filosóficos importantes. En primer lugar, se tiene la idea de que la ciencia no tiene una unidad metodológica – ni metafísica – de la que podamos partir para dar cuenta de la ciencia como un tipo de actividad sobre la cual puedan darse títulos de propiedad a las diferentes disciplinas. La filosofía de la ciencia sería, de acuerdo a esta idea, un tipo de actividad filosófica dependiente de visiones que van cambiando respecto al lugar de la ciencia en la sociedad. La discusión contemporánea respecto a las maneras en las que las ciencias cognitivas o la biología pueden o deben ser parte de un estudio de la estructura y dinámica social son parte de esa

discusión en un determinado contexto. Pero eso no quiere decir que la discusión sobre reduccionismo es vacía o poco importante para entender el lugar de la ciencia en la sociedad, y para discusiones en las ciencias sociales respecto al tipo de factores que deben de ser tomados en cuenta en una discusión disciplinaria.

Por ejemplo, Shostak (un biólogo evolucionista) caracteriza el reduccionismo como la práctica de tomar lo que sabemos y aplicarlo al pasado en tanto que la evidencia no produzca contradicciones; o como la práctica de tomar lo que sabemos sobre sucesos en una escala micro para entender procesos en una escala macro, a menos que confrontemos incongruencias (Shostak, 2002). A primera vista esto parece una manera muy extraña de caracterizar el reduccionismo. Pero su propuesta sugiere entender el reduccionismo como una estrategia de investigación falible que puede servir al avance de la ciencia en la medida que tiene el potencial de explicar relaciones entre teorías en diferentes niveles de organización sin tener que asumir que esas descripciones tienen primacía epistémica una sobre otra.

Es claro que, por lo menos entre científicos, la discusión respecto a si el reduccionismo es la manera de hacer ciencia o un obstáculo a la investigación valiosa no es una cuestión meramente teórica; involucra juicios respaldados por prácticas científicas que promueven o desalientan maneras de investigar

científicamente en aras de ciertos valores. Un libro, muy conocido y muy influyente, crítico del reduccionismo mecanicista implícito en las prácticas científicas propias de la biología molecular es “The Dialectical Biologist” (Levins y Lewontin, 1985). El libro empieza diciendo que si bien el reduccionismo mecanicista de la biología molecular ha sido muy exitoso, no debemos ver este reduccionismo como la única manera de llegar a la verdad. Se requiere -nos dicen Levins y Lewontin- una posición epistémica alternativa. En ese libro ellos proponen una visión dialéctica de la relación entre ciencia y naturaleza. En un libro posterior (Lewontin y Levins, 2007) examinan diferentes aspectos de la naturaleza dual de la ciencia, la dualidad que se manifiesta por un lado en la cada vez mayor sofisticación en laboratorios y proyectos de investigación, y por otro lado, en una creciente irracionalidad en la empresa científica como un todo:

Esto nos da un patrón de entendimiento y ceguera, de conocimiento e ignorancia, que no viene dictado por la naturaleza, y que nos deja indefensos respecto a los grandes problemas que tenemos que confrontar hoy día. Esta naturaleza dual nos da una ciencia impulsada por su desarrollo interno y por resultados tan diversos que nos obligan a poner a la complejidad como el problema intelectual central de nuestro tiempo. (Lewontin y Levins, 2007, p. 9)

El problema del reduccionismo no es solo un problema que debe de preocuparles a los científicos. Regenmortel muestra las consecuencias de una metodología reduccionista en relación con el desarrollo de nuevas drogas y vacunas (Regenmortel, 2000). Regenmortel nos hace ver que el número de drogas aprobadas por la FDA, la agencia encargada de su aprobación en los EEUU (US Food and Drug Administration), ha declinado sistemáticamente. Esto se ha achacado a muchas causas, aumento en regulaciones, malos manejos y en la tendencia a sólo enfocar la investigación a drogas que prometen un cierto nivel de ganancias. Regenmortel considera que si bien las estrategias de investigación en cuestión incluyen muchas teorías y prácticas científicas novedosas, como lo son la genómica, la proteómica y la bioinformática, los resultados no son los esperados. Muchos proyectos biotecnológicos en la generación de vacunas contra el cáncer y enfermedades virales, por ejemplo, han sido considerados un fracaso. El diagnóstico de Regenmortel es que si bien hay muchos factores que pueden verse como contribuyendo a esta situación, una razón fundamental para este estado de cosas es el uso (exclusivo) de metodologías reduccionistas en la planeación y evaluación de proyectos. Muchas enfermedades resultan de la interacción de muchos productos génicos y por lo general, no tenemos conocimiento de todos los productos génicos involucrados en una función biológica particular. No obstante, los investigadores tienden a hacer descansar sus investigaciones en experimentos que involucran la remoción de un único gen. Este tipo de reduccionismo que critica Regenmortel se le conoce como eliminacionista.

En las ciencias sociales el término reduccionismo tiende a usarse despectivamente, y la acusación de reduccionista biológico tiende a asumir que el reduccionismo en cuestión es eliminacionista. Cuando se acusa a alguien de reduccionista biológico se asume que de alguna manera el acusado pretende explicar un fenómeno social totalmente en términos biológicos. Pero el reduccionismo puede no ser eliminacionista, y en ese caso un reduccionista no tiene que comprometerse con explicaciones del tipo del todo o nada. Por ejemplo hay también varias propuestas que proponen que debemos de dejar de lado la discusión sobre que teoría se reduce a qué otra teoría y reconocer que en realidad los diferentes fenómenos que quieren explicar tanto la biología como las ciencias sociales deben ser explicados en término de interacciones entre sistemas complejos, que no se prestan a ser vistas como reducciones unidireccionales, ya sea en una dirección u otra. Desde una perspectiva como ésta podemos hablar de reducción entre teorías como parte de nuestros recursos por integrar nuestras diferentes maneras de conocer el mundo, sin ser eliminacionistas. En resumen, el reduccionismo es un arma de dos filos. La integración de diferentes tipos de conocimiento, en particular conocimiento de fenómenos en diferentes niveles de organización (a nivel molecular y celular, por ejemplo) requiere de algún tipo de reduccionismo, pero ese reduccionismo no tiene que ser eliminacionista, es decir no tiene que comprometernos a pensar que, por ejemplo, todo lo que podemos saber sobre las células puede, y debe, en última instancia, explicarse en términos moleculares.

El problema del reduccionismo en la ciencia tiene que ver con el hecho que no es fácil saber de antemano el alcance epistémicamente productivo de una relación de reducción entre dos teorías o cuerpos de conocimiento. Y lo que la historia de la ciencia muestra es que muchas veces incluso cuando se piensa que ya se tiene claridad sobre una relación de reducción entre dos teorías o modelos esa relación puede ser cuestionada en cualquier momento.

#### Referencias citadas:

Levins, R. y Lewontin, R. (1985). *The Dialectical Biologist*, Cambridge: Harvard University Press.

Lewontin, R. y Levins, R. (2007). *Biology Under the Influence: Dialectical Essays on Ecology, Agriculture, and Health*, Monthly Review Press, New York.

Van Regenmortel, M. y Hull D.L. comps. (2002). *Promises and Limits of Reductionism in the Biomedical Sciences*, Chichester: John Wiley and Sons.

Shostak, S. (2002). ¿Who is Afraid of Reductionism? I Am! Capítulo 6 en Regenmortel y Hull comps. 2002.

Wimsatt W. (2006). "Reductionism and its heuristics: Making methodological reductionism honest", en *Synthese*, vol. 151, no.3, pp. 445-475

## SELECCIÓN DE GRUPO

***Irma Catherine Bernal Castro<sup>1</sup>***

### **1. Introducción**

El debate de la selección de grupos cuenta hoy con una historia estándar, en la que se puede rastrear la extraordinaria resistencia de esta idea, que, a pesar de haber sido desacreditada en varias oportunidades de la escena científica, se ha ido transformando y enriqueciendo con aportes empíricos y teóricos de las diferentes áreas de la biología, llegando a capturar la atención de los filósofos quienes, también, participan de la discusión.

La idea de selección de grupo es característicamente asociada con el debate sobre la naturaleza del altruismo, porque se reconoce a la selección de grupo como un mecanismo para la evolución de dicho comportamiento; es bien sabido que para que el altruismo se disemine por selección natural las interacciones deben correlacionarse, es decir, los altruistas deben asociarse unos con otros.

Los debates de la selección de grupo los podemos organizar en tres aspectos cruciales para la agenda de la biología: i) Selección: según la perspectiva tradicional la selección actúa sobre los organismos individuales, aquellos que poseen rasgos favorables que tienen mayor probabilidad de transmitir sus genes a las generaciones siguientes. La pregunta es si la selección puede visualizarse entre grupos como unidades de selección. ii) Adaptación: se asume que las

adaptaciones evolucionan por selección natural, y por supuesto aumentan la aptitud de los individuos que las poseen. La cuestión es analizar si la selección de grupo favorece los rasgos que maximizan la aptitud relativa de los grupos, en otras palabras, si los grupos se benefician de sus miembros altruistas y se reproducen de una manera que les asegure la heredabilidad del altruismo. iii) Transiciones evolutivas: la historia de la vida muestra una clara tendencia a una jerarquía estructural; se destaca la transición de organismos solitarios a grupos sociales (colonias, sociedades). El problema es entender cómo surgen y se mantienen los grupos.

## **2. Breve historia**

Darwin en *On the Origin of Species* se ve enfrentado a considerar la posibilidad de que la selección puede actuar a un nivel diferente del individuo, esto cuando reconoce la dificultad de explicar por selección individual la existencia de castas neutras y la esterilidad de los insectos sociales, dado que, aun siendo estériles, ayudaban a otros miembros de la colonia mediante actos altruistas. Varias fueron las conjeturas que él ofreció para resolver este problema, entre ellas, la posibilidad de que la selección operara a nivel de familias. Posteriormente, Darwin (1871) arguye que la presencia de ciertos comportamientos prosociales otorga ventaja a un grupo sobre otro, y explica la desigualdad en la tasa de reproducción en los grupos humanos apelando a la moralidad. Dichos comportamientos prosociales pueden surgir a través de la selección natural, específicamente a través de la competencia entre los grupos: los que tienen más individuos altruistas presentarían una ventaja sobre los grupos que tienen muy pocos altruistas, por

tanto, los grupos egoístas estarían destinados al declive y tendría lugar la evolución de comportamiento de tipo altruista por el beneficio que confiere a los grupos. Sin embargo, su propuesta no es robusta totalmente: siguiendo su lógica, el altruismo mejoraría la adecuación del grupo, pero deterioraría la adecuación de los individuos.

Con las apreciaciones de que ciertos rasgos confieren ventajas evolutivas a una tribu sobre otra, Darwin no ofrece una mayor discusión que permita argumentar a favor de una selección de grupo, dado que la presencia de un rasgo que beneficie al grupo no es razón suficiente para justificar que la selección opera a nivel de grupo. Ciertamente, Darwin contemplaba la posibilidad de que la selección natural actúe en un nivel diferente al del individuo. Sin embargo, nunca abordó explícitamente el problema sobre el nivel en el que opera la selección natural y sólo parece recurrir a la selección de grupo (tribus) en unos pocos pasajes de sus obras.

Para autores como Borrello (2010) Darwin genera ambigüedad sobre el nivel en el que actúa la selección natural, contribuyendo a un ambiente intelectual donde las afirmaciones sobre “el bien de la especie” o “el beneficio de la comunidad” fueron aceptadas sin ser examinadas, como consecuencia a finales del siglo XIX y principio del siglo XX, las explicaciones que los biólogos daban sobre adaptaciones y comportamientos sociales postulaban indiscriminadamente un beneficio para la especie, comunidad o grupo.

Definitivamente, Darwin deja pendiente el tema de la naturaleza del altruismo. No obstante, un siglo después W. Hamilton (1960) ofrece una explicación robusta sobre el altruismo asegurando que este comportamiento se presentaba a nivel individual para favorecer los genes que comparte con sus parientes, lo que lo lleva a proponer el concepto de *fitness inclusivo* donde la selección natural no sólo actúa maximizando el éxito reproductivo individual, sino que llega más lejos tratando de extender el máximo número de copias de genes de un individuo en generaciones futuras. En consecuencia, Hamilton cuestionó la posibilidad de la evolución del altruismo por selección grupal debido a la lentitud de esta frente a la selección individual.

### **3. Disputa entre Wynne Edward y G.C Williams**

Las opiniones más claras sobre la selección de grupo se desarrollaron en los años treinta y cuarenta por los fundadores de la genética de poblaciones (Fisher, Haldane y Wright), que presentaron modelos esquemáticos de la selección de grupo en lugar de tratamientos totalmente desarrollados (Sober y Wilson, 1998). Específicamente, Wright concedió una gran importancia a la selección de grupo, contempló la posibilidad de rasgos que beneficiaran a todo el grupo, **incluyendo a los individuos que los expresan**. Sin embargo, dichos rasgos poseen un costo individual que no se comparte. No obstante, a medida que el papel de la adaptación se hizo cada vez más acentuado a través del espectro biológico, muchas de las interpretaciones flexibles sobre la acción de la selección natural se fueron eliminando en publicaciones posteriores (Borrello, 2010).

Wynne Edward (1962) es el primero en formalizar la idea de selección de grupo. Apelando a los trabajos de Wright, consideraba que si cada especie mantiene una densidad poblacional óptima de manera autónoma, esto propiciaría las condiciones favorables para su propia supervivencia y ofrecería mejores condiciones a las especies que dependieran de ella. Este sistema no podría basarse en la selección individual, sino que presupone la selección grupal que implica que todos los animales se conviertan en miembros de sociedades organizadas capaces de proporcionar competencia, lo que es posible porque las especies animales tienden a agruparse en poblaciones más o menos aisladas que dependen de los recursos alimenticios localizados en un territorio. De esta manera los grupos conservan los recursos locales y salvaguardan su supervivencia y la de sus descendientes. Gracias a la selección de grupo se limita o suspende temporalmente la reproducción de algunos individuos, logrando así que no se produzca el colapso de la población por sobreexplotación de los recursos.

G. C. Williams refuta la propuesta de Wynne-Edwards argumentando una carencia e inconsistencia en la justificación de su trabajo: Si todos los individuos en una población redujeran su tasa de reproducción debido a los recursos alimenticios limitados, esto podría apoyar dos ideas distintas: i) los individuos redujeron su tasa reproductiva para que toda la población pudiera sobrevivir y prosperar (selección de grupo) o; ii) cada individuo redujo su tasa reproductiva para evitar su propia muerte, revelando un comportamiento inherentemente egoísta (selección génica). Para Williams (1966) la selección de grupo debe estar presente por defecto, en el sentido que la selección genética o individual no actuarían. A diferencia del modelo

de Wynne Edwards donde es posible que opere la selección de grupo y la selección individual.

A pesar de la formalización que Wynne Edwards hace de la selección de grupo, su idea perdió fuerza, en parte por la manera como integró sus puntos de vista sobre la selección con su comprensión de la regulación del tamaño de la población, y también por la falta de base empírica que demostrara la veracidad y utilidad de su propuesta. Estos elementos incidieron significativamente para que su nuevo modelo de selección grupal no fuera reconocido como tal; tendría que esperar dos décadas para que algunos trabajos empíricos sacaran a la luz la importancia de esta idea.

La propuesta de Wynne Edwards sugería que un proceso genuino de selección del grupo daría lugar a la evolución de un rasgo de grupo (una adaptación). Sin embargo, la existencia de rasgos que benefician al grupo no es suficiente para demostrar que estos sean adaptaciones; para ser una adaptación, desde este punto de vista, el rasgo debe evolucionar por selección natural, a lo que Williams argumenta que los beneficios grupales no existen, en general, porque el beneficio al grupo no tendría una historia causal apropiada.

Williams defiende el llamado punto de vista del gen, que marcaría el trabajo de las décadas de los 70 y 80 del siglo pasado, considerando que, para explicar la adaptación, “debemos dar por sentado la idoneidad de la forma más simple de selección natural, la que acontece entre alelos alternativos en poblaciones

mendelianas” (1966, p. 5), afirmando que “sólo el gen es lo suficientemente estable como para ser efectivamente seleccionado”, dejando así la selección a nivel de alelos como la regla más importante. También introdujo una manera de probar el proceso de selección grupal en un nivel empírico: “Nuestra búsqueda debe dirigirse específicamente a encontrar adaptaciones que promuevan la supervivencia del grupo, pero son claramente neutrales o perjudiciales para la supervivencia reproductiva individual en la competencia dentro del grupo” (Williams, 1966).

De esta manera, vemos como la disputa entre Wynne-Edwards y Williams da apertura a uno de los temas más polémicos en filosofía de la biología; la unidades y nivel en el que opera la selección, especialmente al debate sobre la asignación (o no) de la realidad a los procesos causales en que, supuestamente, estaría involucrada una unidad de selección.

Por otro lado, la propuesta de selección de grupo también recibe críticas por parte Maynard-Smith (1964) quien compartía el concepto de grupo de Wright y Haldane como unidades multigeneracionales aisladas en el espacio. En este sentido, para que el altruismo surja debe aparecer en unos cuantos grupos mediante deriva genética. Los grupos altruistas deben imponerse por competencia a los otros grupos, dividiéndose más deprisa. Para estudiar la probabilidad de aparición de la selección de grupo, propone el modelo del pajar (*haystack model*): En un granero hay una hembra de ratón preñada que porta un alelo que determinará su altruismo o egoísmo, los organismos altruistas carecen del alelo dominante que es el

comportamiento egoísta. Al transcurrir varias generaciones los ratones se dispersan y formar nuevos grupos, basta con que en un nuevo grupo haya un cruce inicial con un organismo egoísta para que el altruismo desaparezca. El modelo de Maynard-Smith supone que el gen altruista no solo disminuirá su frecuencia, sino que se extingue por completo en todos los grupos que son mixtos al inicio. Solo los grupos iniciados por una hembra altruista fertilizada por un macho altruista propagarían el altruismo. Con este tipo de selección Maynard-Smith concluye que el altruismo no podría evolucionar por selección de grupo.

Las discusiones sobre los diferentes modelos de selección de grupo reflejan la confusión entre procesos y enfoques. Por ejemplo, no hay claridad en las nociones de grupo, o la aptitud del grupo defendida en cada modelo. Sober y Wilson (1998) concluyen que todas las teorías que se presentaron como alternativas a la selección de grupo son sólo diferentes formas de considerar la evolución en poblaciones estructuradas como grupos.

#### **4. Debate contemporáneo**

A pesar de las propuestas imperantes de la segunda mitad del siglo XX, la idea de selección de grupo ha presentado resistencia, y a finales de los años setenta algunos investigadores reexaminaron independientemente modelos de la selección de grupos, como David S. Wilson (1975), Michael Wade (1976, 1978), Dan Cohen y Ilan Eshel (1976), Carlo Matessi y Suresh Jayakar (1976). Sumado a este trabajo es importante destacar que filósofos de la biología (Hull, 1980, Sober y Lewontin, 1970, Mishler y Brandon, 1987, Sober, 1984, Griesemer y Wade,

1988, Lloyd, 1988) se involucraron gradualmente en los debates de selección grupal, que caen bajo la denominación de selección multinivel, convirtiéndose en una visión respetable en la filosofía de la biología (Lloyd, 2001; Okasha, 2006).

Uno de los protagonistas en el resurgimiento de la selección de grupo fue D.S. Wilson quien por varios años trabajó en un modelo de selección de rasgos (utilizó el término “rasgos de grupo” para destacar que los individuos pertenecen al mismo grupo por sus interacciones, no porque estén juntos). Demostró, además, que incluso cuando un altruista pierde aptitud en relación con un egoísta dentro de cada grupo, la variación en la aptitud entre los grupos favorece a los grupos con más altruistas. Para comprender las implicaciones de esta forma de selección de grupo, Sober y Wilson (1998) presentan un modelo formal, para dar respuesta a las críticas esgrimidas inicialmente por Hamilton. A través de un ejemplo sencillo, muestran como el altruismo no resulta ser un rasgo adaptivo de los individuos, pero sí del grupo.

Sober y Wilson (1998) asumen que la selección natural puede actuar simultáneamente en los distintos niveles de la jerarquía de los sistemas biológicos: entre los genes dentro de los individuos, entre los individuos dentro de los grupos, entre los grupos dentro de las poblaciones e incluso en niveles más altos.

Con el resurgimiento de la discusión de la selección de grupos, se genera la posibilidad de discutir la selección a múltiples niveles, considerando que, en cada nivel de la jerarquía, la selección natural favorece un conjunto distinto de

adaptaciones. En este sentido, al generarse una adaptación en un nivel X, se requiere un proceso correspondiente de selección en ese nivel que no está completamente determinado por las presiones de selección a niveles más bajos. Es importante destacar que no se busca defender que cada rasgo sea el resultado de presiones selectivas que operan en un solo nivel, sino que éste puede estar simultáneamente sujeto a presiones selectivas en distintos niveles. Actualmente, estos postulados reciben el nombre de Teoría de la Selección Multinivel y en la actualidad muchos biólogos sostienen que ésta constituye una propuesta sólida, bien sustentada por la evidencia empírica.

### **Literatura Sugerida**

Borrello, M. E. (2010). *Evolutionary Restraints: The Contentious History of Group Selection*, Chicago, IL: University of Chicago Press.

Okasha, S. (2006). *Evolution and the Levels of Selection*. New York: Oxford University Press

Sober, E. & David S. W. (1998). *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Cambridge MA: Harvard University Press.

*SELECCIÓN SEXUAL*

Joao Muñoz-Durán, PhD.

Profesor Asociado

Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia

## Origen del Concepto:

¿Cómo explicar la disparidad fenotípica entre hembras y machos de una especie? ¿Por qué los machos de la mayoría de las especies de mamíferos tienden a tener tamaños corporales mayores que los de las hembras? ¿Cuál es el significado de las estructuras exageradas que exhiben los machos? ¿Cuál es la razón de portar colas largas que parecen limitar las habilidades para volar, y astas y cuernos hipertróficos que restringen la movilidad al interior de los bosques? ¿A qué se deben los cantos a manera de serenata romántica, algunos de los cuales son tan fuertes, o emitidos a ciertas frecuencias, que pueden ser escuchados a kilómetros de distancia, no sólo por hembras y machos de la misma especie, si no por los depredadores que fácilmente localizan una presa que parece colaborar? ¿Por qué los nidos adornados con pétalos de múltiples colores, las danzas, los cortejos nupciales y todos estos despliegues que los machos utilizan para seducir y ganar la oportunidad de copular con una hembra? ¿Cuál es la causa de la danza de aromas para señalar territorios, informar sobre estado reproductivo e invitar posibles parejas de apareamiento? ¿Por qué la proliferación de estructuras anatómicas que sirven como armas en machos? ¿De dónde tanto ruido de cornamentas que chocan? ¿Cuál es la causa de los colmillos y garras con la

sangre de rivales de la misma especie y del mismo sexo? ¿Por qué arriesgar a perder la vida por una única oportunidad de aparearse? Portar y desplegar estos rasgos no pareciera contribuir a mejorar las probabilidades de sobrevivencia de los individuos que los portan o los despliegan. Por el contrario, todos estos rasgos son demandantes desde el punto de vista energético de quienes los exhiben. Algunos de ellos incluso pueden limitar la habilidad de sus portadores para desarrollar las actividades cotidianas de las cuales depende su sobrevivencia, entre ellas las de forrajeo, confrontación de competidores y escape de depredadores. Más aún, si las interacciones ecológicas de machos y hembras en una especie son similares y, por tanto, deben confrontar presiones de selección natural semejantes entonces: ¿por qué existe el dimorfismo sexual?; ¿qué razón explica que sean los machos de las especies los que generalmente presentan ornamentos elaborados y exagerados que parece reducir sus probabilidades de sobrevivencia?

En el *Origen de las Especies* (1859), Darwin propuso que el principal, aunque no exclusivo, mecanismo de cambio evolutivo es la selección natural. Darwin argumentó que en las poblaciones los organismos expresan variación respecto de sus rasgos fenotípicos, de tal manera que, bajo condiciones ambientales particulares y constantes a lo largo de múltiples generaciones, algunos grupos de organismos que comparten un mismo fenotipo tienen probabilidades consistentemente más altas de sobrevivencia y reproducción que otros grupos de organismos con fenotipos alternos. En términos modernos, esto significa que la frecuencia de los alelos, genotipos y factores de herencia epigenética, incluidos

aquellos que se heredan de manera cultural en especies sociales como la nuestra, que codifican para los rasgos morfológicos, fisiológicos y comportamentales favorables aumentará a lo largo de las generaciones. Esto es lo que en pocas palabras conocemos como evolución por selección natural.

Darwin explicó que para que la evolución ocurra se requiere de varias condiciones, sobre las cuales deben operar ciertos mecanismos que producen cambio. La primera de estas condiciones es que exista variabilidad entre los organismos que conforman una población respecto de sus rasgos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento. La variación es una condición sine qua non para la evolución. También se requiere que las características fenotípicas se hereden, ya sea mediante mecanismos de tipo genético o, en especies sociales, de manera cultural. Ahora, el mecanismo de selección opera dado que algunos individuos en la población comparten variantes fenotípicas que les permiten sobrevivir y reproducirse a tasas relativamente mayores, lo que les permite dejar más descendientes en la siguiente generación. Si la relación entre las condiciones ambientales y las variantes fenotípicas que confieren ventajas se mantiene constante a lo largo de múltiples generaciones, entonces se espera que la población evolucione a lo largo del tiempo.

Debemos notar que las variables claves que definen el éxito biológico relativo de los organismos son sobrevivencia y reproducción. Al final, la variable relevante es

la reproducción, porque en términos prácticos, para la mayoría de las especies, a excepción de aquellas en las que hay herencia cultural como la nuestra, casi que de nada sirve sobrevivir si no hay reproducción y no se transmiten los rasgos que confieren éxito biológico a la siguiente generación. De esta manera, la selección natural favorecerá los individuos con rasgos fenotípicos que les permiten alcanzar la fertilización. Ahora, cabe preguntarse: ¿es esto posible incluso cuando esos mismos rasgos pueden reducir las probabilidades de sobrevivencia de sus portadores?

En el *Origen de las Especies* (Cap. VI, pág. 201) Darwin advirtió: “si se prueba que alguna parte de la estructura de cualquier especie ha sido formada para el bien exclusivo de otra especie, eso aniquilaría mi teoría, porque esto no podría ser el resultado de la selección natural”. Bien, pues parece que algunos caracteres sexuales secundarios, tanto morfológicos como de comportamiento, desarrollados de manera exagerada y llamativa, y que portan los machos de una gran diversidad de especies, hacen precisamente eso: los tornan más vulnerables a la acción de sus depredadores. Es cierto que estos mismos rasgos los hacen más atractivos para las hembras y además podrían mejorar su éxito en la confrontación con otros machos, todo lo cual aumenta sus probabilidades de reproducción. Sin embargo, en algunos casos el mantenimiento de estos rasgos es costoso energéticamente, puede limitar la habilidad para el desplazamiento y hacer a sus portadores más visibles. Todo esto resulta en machos fáciles de ser descubiertos y cazados por sus predadores y, en general, con probabilidades reducidas de

sobrevivencia y reproducción. A los ojos de Darwin, la existencia de estos rasgos parecía poner en jaque la teoría de evolución por selección natural.

La respuesta ingeniosa de Darwin a esta paradoja fue que estos rasgos exagerados pueden, de manera simultánea, reducir las probabilidades de sobrevivencia y aumentar las de reproducción. Recordemos que estos son los dos componentes de la eficacia biológica. Como mencionamos antes, desde el punto de vista evolutivo más básico, parece que sólo fuera necesario sobrevivir hasta lograr la reproducción. Los caracteres sexuales secundarios de los machos tienen el objetivo de informar a las hembras acerca de su aptitud como pareja. En otras palabras, conllevan el mensaje que a pesar del costo y el riesgo para la sobrevivencia que implica poseer esos rasgos, ellos son lo suficientemente fuertes, saludables y experimentados en el arte de la sobrevivencia cotidiana, tanto que han llegado hasta el punto de poder cortejarlas y tener la oportunidad de compartir los genes responsables de su éxito. En este punto, las hembras eligen cuál macho, entre los disponibles, tienen los méritos para fertilizar sus óvulos de tal manera que justifique la posterior inversión de tiempo y energía para incubar o gestar, cuidar, alimentar y proteger a sus crías. Así, sus descendientes portarán el 50% de sus propios genes y el 50% de los genes de un macho que logró sobrevivir para reproducirse, a pesar de todo.

Darwin propuso el mecanismo la selección sexual para explicar la evolución del dimorfismo sexual, y de los rasgos que funcionan para cautivar a las hembras y

confrontar a otros machos de la misma especie (1859, Capítulo IV, pag. 88 – 89). Darwin definió la selección sexual como “la lucha entre machos por la posesión de las hembras....el resultado no es la muerte del derrotado, pero la producción de una menor cantidad de descendientes, o de ninguno”. Darwin argumenta que la selección sexual opera de dos maneras. La primera es la competencia entre machos que resulta en la evolución de rasgos que aumentan la capacidad de confrontación. La segunda, es la selección de pareja ejercida por las hembras y que resulta en la evolución de rasgos conspicuos en machos que los hacen más o menos atractivos. Para la sociedad inglesa creyente, conservadora y machista de mediados del siglo XIX, la teoría de la evolución por selección natural causó curiosidad y conmoción, pero la posibilidad de que la selección de pareja por parte de las hembras pudiera afectar la historia evolutiva de las especies parecía, más que exuberante, una verdadera exageración. Darwin elaboró más sobre la selección sexual y la evidencia que sustenta este argumento en su libro “El Origen del Hombre y la Selección en Relación al Sexo” (1871). En esta obra explica que la selección sexual es un proceso especial que moldea los rasgos anatómicos, fisiológicos y de comportamientos relacionados con la consecución de pareja, incluso llega a proponer que la selección sexual es la base para entender el origen de diversas razas en nuestra especie.

Alfred Wallace (1892), el codescubridor del principio de evolución por selección natural, inicialmente se mostró escéptico respecto de la relevancia del mecanismo, particularmente la posibilidad de selección de pareja ejercida por las hembras. Sin

embargo, su apreciación parece haber cambiado hacia finales del siglo XIX. En una entrevista al “Daily Chronicle”, Wallace argumentó en favor de una forma de evolución de las sociedades humanas mediante el mecanismo de selección de pareja que podrían efectuar las mujeres en una sociedad en la que hombres y mujeres son iguales respecto de sus derechos, deberes y oportunidades. Wallace argumentó que en estas sociedades la “esperanza de un mejor futuro depende de las mujeres”. Las mujeres educadas e independientes económicamente estarán en disposición de seleccionar a los mejores entre los hombres, a aquellos que realmente pueden amar y estimar, para ser sus compañeros y los padres de sus hijos. De esta manera, a lo largo de las generaciones el bienestar y la calidad promedio de la humanidad se vería beneficiada.

La idea de la selección sexual no recibió mucha atención si no hasta mediados del siglo pasado después de que Fisher publicara dos ediciones de su libro titulado “The Genetical Theory of Natural Selection”, la primera en 1930 y la segunda en 1958. El sexto capítulo de esta obra se titula “reproducción sexual y selección sexual”. Ya antes, en 1915, Fisher había propuesto la hipótesis de la “Selección auto-reforzante” para explicar el posible mecanismo mediante el cual evolucionan de manera correlacionada tanto la preferencia de las hembras por ciertos atributos de los machos, como los rasgos que hacen a los machos más atractivos para las hembras. Otra reflexión que estimuló ese nuevo aliento en la investigación en selección sexual fue la posibilidad que algunos rasgos extravagantes en machos pudieran disminuir su probabilidad de sobrevivencia. Este escenario evolutivo

demandaba tanto una revisión de su explicación desde el punto de vista de la teoría clásica, como la colección de evidencia que permitiera comprobar o refutar esta hipótesis.

#### El Argumento Central de la Selección Sexual:

La selección sexual se fundamenta en el hecho de que para una gran diversidad de especies las hembras producen pocos óvulos de gran tamaño que son energéticamente costosos. En contraste, los machos producen muchos gametos pequeños, móviles y que además son muy económicos metabólicamente. Por ejemplo, mientras en nuestra especie las hembras producen en promedio un único óvulo cada 28 días, los machos producen en promedio 200 millones de espermatozoides cada 4 días. Es decir, en nuestra especie por cada óvulo se producen unos 1400 millones de espermatozoides. La diferencia en la inversión reproductiva conlleva a diferentes estrategias reproductivas para machos y hembras: las hembras que producen un recurso escaso, los óvulos, escogen machos con aptitud biológica mayor al promedio poblacional y los machos que producen espermatozoides en abundancia, compiten por el acceso a las hembras.

Las hembras seleccionan los machos que fertilizan sus gametos – Selección Intersexual:

Las hembras pueden alcanzar su potencial reproductivo y encontrar suficientes

espermatozoides para fecundar todos sus huevos en una sola cópula. Sin embargo, la teoría indica que más allá de la fertilización se debe considerar la eficacia biológica de la descendencia, por lo que las hembras deben seleccionar un macho con la suficiente aptitud biológica. Entre los rasgos que las hembras utilizan para establecer la aptitud biológica de los machos están, por ejemplo, la presencia de parches de coloración brillante y contrastante, la presencia de ornamentos bien desarrollados, el tamaño corporal, el aroma, la habilidad y destreza con la que realizan ritos de cortejo que incluyen danzas, cantos, regalos nupciales y construcción de nidos, entre otros aspectos. Estos se consideran indicadores honestos de la posesión de buenos genes que les confieren a los machos resistencia a enfermedades, a la acción de parásitos, y habilidades en la obtención y defensa de recursos. Las hembras parecen preferir machos con “buenos genes”, así aseguran que su descendencia heredará parte de ellos y, por tanto, tendrán buenas probabilidades de sobrevivir y reproducirse.

Lo anterior no excluye la posibilidad de que bajo ciertas circunstancias las hembras sean receptivas al cortejo de los machos de manera menos selectiva y más oportunista. Esto puede suceder por ejemplo en poblaciones pequeñas susceptibles a procesos estocásticos de tipo demográfico en las cuales no hay suficientes machos entre los cuales escoger; o cuando el nivel de hormonas reproductivas está en su pico, o en las ocasiones en que la estación reproductiva está muy avanzada y las hembras aún no han logrado la fertilización de sus gametos de manera que se tornan menos exigentes ya que es mejor reproducirse

que no hacerlo.

Ahora, asumamos que la preferencia de las hembras y los caracteres que hacen a los machos atractivos para ellas están determinados genéticamente. En este escenario, cada vez que una hembra se aparea con un macho con los rasgos de su predilección, los descendientes heredan de manera conjunta esos dos grupos de genes. Así, la preferencia de las hembras y los rasgos atractivos en los machos evolucionan de manera correlacionada a lo largo de las generaciones, lo que establece un mecanismo de retroalimentación positiva y acentúa aún más el efecto de la selección intersexual. Este mecanismo resulta en un patrón de selección direccional, cuyo efecto acumulado a través de múltiples generaciones es la transformación de la población respecto de la población ancestral. Este es el modelo de “Selección auto-reforzante” que propuso Fisher en 1915.

Competencia entre machos – Selección Intrasexual:

En la otra cara de la moneda, están los machos con el doble reto de portar las características fenotípicas que les permiten atraer a las hembras y ser exitosos en la competencia con otros machos para acceder a ellas. Algunos de los rasgos que les permiten atraer a las hembras, también les sirven para informar a otros machos sobre su presencia, tenencia de territorio y disponibilidad para luchar, defender recursos y competir por las hembras. La competición de los machos por

el acceso a las hembras se expresa de diversas maneras. Entre las que se destaca la confrontación física directa, cuyo resultado es la evolución de mayores tamaños corporales en machos, el desarrollo de estructuras anatómicas que se utilizan como armas y de estrategias de marcación e indicación de posesión de territorio. Sin embargo, y de manera contrastante, la confrontación directa también puede resultar en la evolución de polimorfismos en el fenotipo de los machos; así, mientras unos machos en la población tienen fenotipos que les dan capacidad para la confrontación, otros portan rasgos que reducen la probabilidad de interacciones agonísticas, por ejemplo: tamaños corporales pequeños, comportamiento de aproximación a hembras de tipo clandestino y sigiloso, e incluso comportamientos que asemejan el de las hembras. La competencia entre machos también puede resultar en la evolución de comportamientos agresivos para forzar a las hembras a copular que, como en los leones, incluyen el infanticidio, lo que acelera el estro de las hembras. Otros rasgos asociados con la selección intrasexual, algunos de los cuales juegan un papel después de la cópula y aumentan la probabilidad de fertilización son: producción de un gran número de espermatozoides por eyaculación, mecanismos para remover el esperma de machos que copularon previamente con la hembra, estructuras a manera de tapones para impedir o limitar el ingreso de espermatozoides de machos que copulan posteriormente con las hembras, y comportamientos de vigilancia de las hembras para impedir el contacto con otros machos después de la cópula.

Puesto que los machos producen espermatozoides en abundancia, su potencial

reproductivo aumenta de manera proporcional al número de hembras con las que copulan. Esto hace que los machos sean menos selectivos y más oportunistas a la hora de elegir sus parejas. Es posible que el efecto de fertilizar los huevos de una hembra con una condición biológica baja no tenga un impacto negativo significativo sobre la aptitud biológica promedio de todos los descendientes que un macho puede producir. A pesar de lo anterior es posible que, en algunas especies, como la nuestra, los machos también elijan con mayor frecuencia cortejar hembras con un potencial de fertilidad y capacidad de cría de sus descendientes mayor al promedio de la población. Esto puede ser indicado tanto por los rasgos fenotípicos externos de las hembras, como por su edad y comportamiento.

#### Selección sexual y sistemas de apareamiento:

La selección intra e intersexual es más intensa en especies con sistemas de apareamiento poligínico (harenes) y promiscuos. Esto se refleja en un grado mayor de desarrollo del dimorfismo sexual, en el que el tamaño corporal promedio de los machos es significativamente mayor que el de las hembras. En estos sistemas de apareamiento las hembras también expresan una mayor intensidad de selección por los rasgos que hacen a los machos más atractivos. De tal manera que en estas especies las armas, ornamentos, vocalizaciones y despliegues de cortejo de los machos se desarrollan de manera más marcada. En las especies poligínicas y promiscuas los machos no invierten en el cuidado de las crías o de las hembras durante la gestación, ni después del nacimiento. En contraste, la

intensidad de competición entre machos y de la selección ejercida por las hembras es menor en sistemas de apareamiento monogámico. En estas especies el dimorfismo sexual no es muy marcado, las hembras están más dispersas espacialmente, y los machos proveen recursos y cuidado para las hembras y las crías durante y después de la gestación.

¿Qué ocurre respecto de nuestra propia especie?

En nuestra especie la cultura, en especial los mitos, la religión, las tradiciones, el lenguaje, el desarrollo acelerado de la tecnología, la ciencia y de la estructura social entre muchos otros factores, que en conjunto podríamos llamar el socioma, agrega nuevos niveles de sutileza a la manera en que opera la selección sexual y una gran diversidad a los resultados de este mecanismo.

En términos puramente biológicos, los machos en nuestra especie tienen un tamaño promedio mayor que las hembras, son en promedio más fuertes físicamente y sus confrontaciones físicas más agresivas y violentas, todo esto indica dimorfismo sexual. El dimorfismo sexual involucra múltiples rasgos de tipo morfológico, fisiológico y comportamental, lo que hace que su evolución suceda a tasas relativamente lentas. En otras palabras, el dimorfismo sexual podría ser un rasgo que refleja condiciones de selección sexual que operaron en poblaciones ancestrales, en contextos ambientales y estructura social diferentes a las que

tenemos en el presente. Nuestros parientes evolutivos más cercanos, los chimpancés, gorilas y orangutanes, expresan un grado de dimorfismo sexual e intensidad de competencia entre machos más marcados comparados con nuestra especie, y sus patrones de apareamiento corresponden a modelos de tipo promiscuo o poligínico. En nuestra especie los machos también proveen recursos y cuidado a sus hijos, lo que estimula la formación de parejas estables. Lo anterior, parece indicar que en el linaje evolutivo de nuestra especie ocurrió una transición relativamente temprana de un sistema de apareamiento poligínico o promiscuo hacia uno de monogamia.

En nuestra especie la selección de pareja que efectúan las mujeres también parece más elaborada. La selección de pareja parece variar en un rango que oscila entre los hombres atractivos que posiblemente portan “buenos” genes, y aquellos en los cuales las mujeres pueden confiar como compañeros permanentes, como padres ejemplares que participan en el cuidado, protección y provisión de los hijos. Estos dos rangos no son necesariamente excluyentes. En nuestra especie, la formación de parejas y su estabilidad en el tiempo está influenciada por muchos otros factores como las habilidades sociales, la expresión artística, el buen sentido del humor, la fluidez verbal, la manera de vestir, de hablar, de llevarse en público, la habilidad de ser empáticos, las capacidades mentales, y todas las demás sutilezas de las interacciones humanas que nos ayudan a impresionar a parejas potenciales y nos hacen sentir cómodos y placenteros en la compañía de ciertas personas más que de otras.

Además de la atracción mutua, la confianza de una mujer en la cooperación que puede recibir de un hombre, y la seguridad que éste experimenta respecto de la paternidad de los hijos, es posiblemente la relación que estimula el establecimiento de sistemas de apareamiento monógamo, común en muchas sociedades humanas. Esta inversión compartida por los padres en la crianza de los hijos genera un escenario, un contexto familiar, en el que se refuerzan los lazos de solidaridad, de cooperación, de ayuda mutua, y que afianza el compromiso de pareja. Todo esto enfocado en un objetivo común y una prioridad inequívoca: el bienestar de la descendencia compartida. Esto nos lleva al concepto de familia y su papel central en la estructura de las sociedades humanas.

#### Referencias:

Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: Murray. [1st ed.].

Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. 1st ed. New York: D, Appleton and Company.

Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Pp. 272.

Wallace, A. R. (1882). Note on Sexual Selection. *Natural Science*, S459.

Wallace, A.R. (1893). *Woman and Natural Selection*. Interview with Dr.

Alfred Russel Wallace. An anonymous interview printed on page three of the 4 December 1893 number of the Daily Chronicle. Editor Charles H. Smith's (<http://people.wku.edu/charles.smith/wallace/S736.htm>).

La historia evolutiva de la vida terrestre empezó con microorganismos explorando todas las oportunidades materiales y energéticas que ofrecía el planeta. Esta historia se debe interpretar no solo en términos de competencia por los recursos, sino también de explotaciones metabólicas mediante la colaboración entre especies de microorganismos que por separado no podrían conseguirlas. En ese sentido, la colaboración metabólica debió aparecer muy temprano. De hecho, los modelos vigentes del origen de la célula eucariótica tienen en común la hipótesis de que las arqueas y las bacterias que originaron los eucariotas mantenían relaciones metabólicas mutuas. Más allá de los efectos patogénicos de los microorganismos sobre los organismos más complejos, las relaciones cooperativas con microorganismos han seguido desempeñando un papel central durante la evolución y diversificación de los eucariotas unicelulares y pluricelulares. Hoy en día reconocemos que estas fusiones de ramas alejadas del árbol de la vida forman parte de una explicación evolutiva comprehensiva. La noción de simbiosis se originó en un contexto sociopolítico proclive a adoptar una posición antidarwinista (en el sentido de enfrentada a la visión maltusiana de competencia entre individuos como principal motor evolutivo) y fue también la

base de ciertas extrapolaciones de las observaciones naturalistas hacia las ciencias sociales. En épocas más recientes, el término simbiosis, utilizado con profusión en el lenguaje corriente, tiene una aplicación más estricta y fiel a su significado científico en el ámbito de la ecología industrial.

### *Perspectiva histórica*

El origen del término “simbiosis”, referido a las interacciones entre especies diferentes y, en particular, a la conceptualización de lo que es un líquen, estuvo muy ligado a conceptos y metáforas antropomórficas. Los líquenes ya tenían un lugar reconocido en la sistemática botánica y en la nomenclatura linneana binominal a mediados del siglo XIX. Sin embargo, su naturaleza era objeto de controversia. En 1868 Simon Schwendener propuso que los líquenes eran el resultado de la asociación de un alga y un hongo, algo que repugnaba a muchos botánicos para quienes la clasificación de un organismo dual era imposible. A pesar de ello, esta idea no dejó de ganar adeptos entre algunos botánicos ilustres del último tercio del siglo, como Anton de Bary, Gaston Bonnier o Andrei Famintsyn. En paralelo a la observación detallada de los líquenes y los intentos de separar sus organismos asociados, se desarrolló una terminología, influida por metáforas antropomórficas. La idea de “cooperación” entre organismos diferentes necesitaba un término que excluyera las relaciones de parasitismo, como sugirió Albert Bernhard Frank en 1877 al usar la palabra “symbiotismus”, aunque el crédito de la primera utilización del término “simbiosis” (“symbiose”) se otorga a

Anton de Bary que lo usó en una conferencia en 1878, para referirse a “la vida conjunta de organismos con diferente nombre”. El término “mutualismo” fue introducido en 1873 por Pierre-Joseph van Beneden en el contexto sociopolítico de las ideas de Pierre-Joseph Proudhon. Más tarde, van Beneden también acuñaría los términos “comensalismo” y “parasitismo” en un intento de caracterizar los tipos de relaciones establecidas en las sociedades animales a semejanza de los comportamientos humanos.

### *Simbiosis y biología evolutiva*

El historiador de la biología Jan Sapp ha señalado varias causas del retraso, a lo largo del siglo XX, en la aceptación de la simbiosis como mecanismo de innovación evolutiva. Estas incluyen: (i) la visión de los microorganismos como causantes de enfermedades, en lugar de agentes beneficiosos; (ii) la concepción nucleocéntrica de la herencia que entraba en conflicto con la posibilidad de heredar características codificadas fuera del genoma nuclear; (iii) la confrontación con las tesis más estrictas del neodarwinismo, basado en la evolución a través de la acumulación gradual de mutaciones, y (iv) el carácter eminentemente especulativo que se asignaba a las teorías evolutivas basadas en la simbiosis, pues esta se consideraba un fenómeno muy excepcional. Sin duda alguna, la bióloga norteamericana Lynn Margulis no solo elaboró las ideas sobre el origen endosimbiótico de la complejidad eucariótica –rescatando viejas propuestas consideradas excéntricas, ampliando y actualizando el modelo y sugiriendo una

diversidad de predicciones verificables—, sino que toda su vida defendió el papel central de las simbiosis, extensas y ubicuas, como fuente de novedad evolutiva durante la historia de la vida.

Así, no solo hay que reconocer en la simbiosis un papel central en el origen de la complejidad eucariótica, sino a lo largo de todo el proceso de evolución desde el mismo origen de la vida y, especialmente, durante la evolución de los organismos pluricelulares más complejos (por ejemplo, animales y plantas), que tuvo lugar en los últimos 600 millones años en un planeta totalmente dominado por los microorganismos. No hay una relación lineal en estos procesos evolutivos sino una emergencia múltiple de casos en los cuales la relación con los microorganismos se ha establecido mediante asociaciones intracelulares (endosimbiosis) o en las superficies internas y externas del organismo (ecto- o episimbiosis), de manera más o menos laxa (simbiosis obligadas o facultativas) o con balances de costes y beneficios diversos —desde el mutualismo, en el que se reconocen beneficios mutuos, hasta el parasitismo, si se detecta algún perjuicio en alguno de los socios del consorcio, pasando por el comensalismo, cuando no identificamos ni beneficios ni perjuicios. No siempre es fácil reconocer estas relaciones. Pero a veces el caso es muy elocuente, como sucede en el mutualismo de los endosimbiontes bacterianos de insectos en los que se establecen relaciones metabólicas muy íntimas entre el insecto (hospedador) y las bacterias intracelulares. Ambos (insecto y endosimbiontes) coevolucionan como

un nuevo individuo compuesto por seres muy diferentes a sus antepasados de vida libre, formando una nueva unidad evolutiva sometida a selección natural.

Desde una perspectiva epistemológica, resulta relevante estudiar los consorcios más desde el punto de vista de unos acoplamientos dinámicos, funcionales y metabólicos, y su efecto sobre la aptitud evolutiva del conjunto, que poniendo el foco en las relaciones taxonómicas. La persistencia evolutiva de las simbiosis a todas las escalas biológicas nos habla de la ambigüedad y promiscuidad en las relaciones funcionales entre especies que vemos como taxonómicamente diferentes. Quizá es el momento de revisar los conceptos de los potenciales evolutivos o evolucionabilidad (“evolvability”) en micro- y macro-organismos y considerar las interacciones entre ellos como un nuevo nivel de estudio.

### *Simbiosis más allá de la biología*

Margulis hizo contribuciones científicas muy notables a la biología evolutiva pero también criticó el uso de las palabras, dentro y fuera del ámbito estricto de la ciencia. Denunció el antropocentrismo de muchos términos que, según ella, dificultaba la plena apreciación del papel de la simbiosis en la evolución por parte de muchos miembros de la comunidad científica, especialmente los defensores del neodarwinismo más ortodoxo. Lo que parece innegable es que términos

ampliamente usados en biología evolutiva (cooperación, mutualismo, parasitismo, etc.) surgieron en determinados contextos sociopolíticos que favorecieron estos sesgos. Así, durante el siglo XIX, las ideas de competencia y lucha por la vida tuvieron éxito tanto en el contexto de las ciencias naturales como en las sociales. La interpretación más maltusiana de la teoría de Darwin –incluyendo la expresión “supervivencia del más adaptado” usada por Herbert Spencer en el marco de su ideología individualista– fue, en cambio, confrontada por visiones que ponían el énfasis en la cooperación, tanto en Francia, con el éxito de las propuestas de Proudhon, como en Gran Bretaña, donde Peter Kropotkin desarrolló sus ideas y publicó “La ayuda mutua: un factor de evolución” (1902).

El príncipe Kropotkin nació en una familia noble de Moscú y durante sus años universitarios se involucró en la lucha revolucionaria contra el zarismo. Se exilió a Inglaterra donde prosiguió su investigación y su activismo anarquista. Rechazó cargos académicos y desarrolló una obra independiente que tuvo mucho éxito. Su libro más popular fue, sin duda, “La ayuda mutua”, una serie de artículos en respuesta a los textos de Thomas Huxley en los cuales enmendaba la doctrina spenceriana más dogmática de la lucha por la existencia y trataba de engarzar el anarquismo en la teoría evolutiva. Kropotkin no aceptaba el carácter amoral de la evolución, sino que reconocía el comportamiento altruista como el resultado del progreso evolutivo. Algunos autores han visto en Kropotkin no solo un “anti-maltusianismo” incubado en el ambiente de la Inglaterra industrial, sino un “a-maltusianismo” amasado en su juventud en Rusia, a partir de sus propias

observaciones naturalistas y antropológicas, y en el contexto de una cultura evolucionista que consideraba irrelevante la competición entre individuos de la misma especie. A pesar de que su modelo ideal eran las sociedades animales y de que no se inspiraba en la simbiosis entre especies diferentes, muchas discusiones posteriores sobre el fenómeno simbiótico se enmarcaron en el concepto de “ayuda mutua”.

Así pues, la historia del término simbiosis y sus asociados (mutualismo, parasitismo, comensalismo) está entrelazada con consideraciones antropológicas, ideológicas y culturales desde sus inicios. La extensión a las ciencias sociales y las humanidades se ha llevado a cabo, la mayoría de las veces, de forma puramente metafórica, aunque es cierto que en ocasiones se han extrapolado observaciones naturalistas a modelos y teorías sociales de modo inadecuado. Con todo, el uso mayoritario del término “simbiosis” se sigue dando en las ciencias naturales. En una búsqueda con el gestor bibliográfico Scopus (llevado a cabo el 20 de marzo de 2018) de los más de 37.000 documentos que contenían el término “simbiosis” en el título, el resumen o las palabras clave, solo cerca de un 8% aparecían en documentos asociados a las ciencias sociales y a las humanidades (los porcentajes son aún menores con los términos “mutualismo” o “parasitismo”).

No obstante, si hay una disciplina social que ha usado la simbiosis como algo más que una metáfora es la de la ecología industrial. Esta basa su enfoque en la

analogía entre objetos ecológicos (ecosistema, metabolismo, simbiosis, biocenosis, etc.) y los sistemas industriales. Sin duda, estas analogías han tenido una función heurística en el contexto de la economía y de la ingeniería industrial, pero sigue siendo motivo de controversia epistemológica la cuestión de hasta qué punto se aplican como auténticos modelos predictivos o como meras metáforas descriptivas. El concepto de “simbiosis industrial” se usó por primera vez en 1947 en la bibliografía sobre geografía económica para caracterizar las relaciones entre industrias diferentes en las que los productos de desecho de unas podían ser materia prima de otras. A partir de la década de 1960, la ciudad danesa de Kalundborg se convirtió en el paradigma de la simbiosis industrial gracias al desarrollo de la colaboración entre varias empresas importantes (la refinería Statoil, la central energética Asnaes, la farmacéutica Novo). En general, se acepta actualmente como una definición canónica de simbiosis industrial –aunque sometida a permanente revisión– la de Marian Chertow (2000):

[...] parte de la ecología industrial que compromete a industrias, tradicionalmente separadas, en un enfoque colectivo hacia la ventaja competitiva, que implica el intercambio físico de materiales, energía, agua y subproductos. Las claves de la simbiosis industrial son la colaboración y las posibilidades sinérgicas ofrecidas por la proximidad geográfica.

Un punto clave es no solo que la presencia de cada industria incrementa la viabilidad de las otras, sino que el conjunto atiende a las demandas sociales de uso racional de los recursos y de protección ambiental. Así, algunos autores

consideran que la ecología industrial –y la simbiosis industrial, en particular– son el principal fundamento de una economía sostenible. No obstante, si hay alguna discrepancia fundamental entre las simbiosis naturales y las industriales, quizá sea que la visión ingenieril de esta última pone el énfasis en la optimización del uso y reciclaje de los recursos, algo que no parece ser el objetivo de una simbiosis natural en la que el éxito se debe medir por el aumento en la aptitud evolutiva del conjunto respecto de los participantes simbiotes por separado. Aunque el término simbiosis se usa generalmente como sinónimo de mutualismo, ese efecto beneficioso es algo que rara vez se ha comprobado de manera directa. Está claro que la simbiosis es un fenómeno que ha sido y es relevante en la evolución biológica, pero la extensión del concepto a otras disciplinas se ha de hacer con las debidas cautelas científicas y filosóficas.

### *Referencias*

Chertow, M. R. (2000). Industrial symbiosis: Literature and taxonomy. *Annual Review of Energy and the Environment* 25, 313–337.

Lazcano, A., Peretó, J. (2017). On the origin of mitosing cells: A historical appraisal of Lynn Margulis endosymbiotic theory. *Journal of Theoretical Biology* 434, 80-87.

Margulis, L. (1990). Words as battle cries: symbiogenesis and the new field of endocytobiology. *BioScience* 40, 673-677. Traducido al español en: Margulis, L.

(2003) *Una revolución en la evolución*. Peretó, J. (ed.). València: PUV, p. 163-176.

Moya, A., Peretó, J. (2011). *Simbiosis: seres que evolucionan juntos*. Madrid: Editorial Síntesis.

O'Malley, M. A. (2014). *Philosophy of microbiology*. Cambridge: Cambridge University Press.

Sapp, J. (1994). *Evolution by association*. New York: Oxford University Press.

## *Sistema Complejo*

M<sup>a</sup> José Ferreira (UBA) & Jon Umerez (UPV/EHU)

### **Introducción**

El concepto de sistema complejo, así como la propia idea de complejidad, es particularmente arduo de caracterizar puesto que, más allá de la dificultad que pueda entrañar la correcta definición o descripción de cualquier concepto usado en ciencia, presenta la circunstancia de que es un término que se usa también en el lenguaje ordinario, consecuentemente con un sentido hasta cierto punto vago, y se incorpora desde ahí a contextos científicos muy diferentes, sea sin precisar explícitamente su significado, sea adquiriendo significados, seguramente afines, pero heterogéneos.

Para intentar una primera aproximación, podemos acudir a dos textos introductorios. Uno de ellos (Waldrop, 1992) data del momento, a principios de los años 90 del siglo pasado, en el que la investigación sobre los sistemas complejos y la opción de formular una teoría o ciencia de la complejidad habían ya irrumpido con fuerza en el ámbito científico y comenzaban a ser trasladados a una audiencia más amplia divulgando sus resultados y enfoques más notorios y exitosos. El otro (Mitchell, 2009) es más reciente y proporciona una visión panorámica de lo que ha dado de sí ese campo desde entonces hasta casi el presente, desde la perspectiva de alguien que ha contribuido directamente a su desarrollo, abordando

el pasado y el futuro de los estudios sobre sistemas complejos en lo que la autora denomina un *tour* por un territorio novedoso.

Waldrop comienza su libro sobre la *ciencia emergente de la complejidad* con un listado de cuestiones que “desafían las categorías convencionales” (Waldrop, 1992: 9-11) y afirma que muchas de las cuestiones en ciencia de las que no tenemos respuesta tienen bastante en común como, en particular, que se trata de sistemas que son complejos en el sentido de que “muchos agentes independientes interactúan entre sí de muchas maneras” (Waldrop, 1992: 11). En este sentido, se refiere a lo que tienen en común, por ejemplo, las interacciones entre las muchas proteínas, lípidos y ácidos nucleicos que constituyen una célula viva, entre las muchas neuronas interconectadas que dan lugar al cerebro o entre los millones de individuos mutuamente interdependientes que forman la sociedad humana (Waldrop, 1992: 11). En este primer acercamiento, Waldrop destaca que los casos que menciona son fruto de la auto-organización espontánea, son adaptativos y son sistemas dinámicos, lo que les permite mantener un tipo especial de equilibrio entre el orden y el caos, frecuentemente caracterizado como “al filo del caos” (*edge of chaos*), en una frase que hizo fortuna como slogan (Waldrop, 1992: 12).

Mitchell a su vez comienza su libro de forma similar, con el análisis de varios sistemas naturales que consideramos complejos y adaptativos, bastante diferentes

entre sí (como cerebros, colonias de insectos, el sistema inmune, células, la economía global, la evolución biológica o la red/web:WWW), pero que presentan interesantes propiedades en común (Mitchell, 2009: 3-13). Las propiedades comunes abstractas que la autora extrae de esos ejemplos son el comportamiento colectivo complejo, el procesamiento de señales e información y la adaptación. A partir de ahí propone la siguiente definición:

“Un sistema complejo es un sistema en el que grandes redes de componentes sin control central y con reglas operativas simples dan lugar a comportamiento colectivo complejo, procesamiento de información sofisticado y adaptación a través de aprendizaje o evolución” (Mitchell, 2009: 13)

o su versión alternativa en términos de auto-organización y emergencia: “(...) sistema que exhibe comportamientos emergentes y auto-organizados no triviales” (ibid: 13).

### **Sistemas complejos.**

Uno de los primeros aspectos a subrayar, por obvio que pueda parecer, es que al hablar de sistemas complejos nos referimos a entidades, eventos o procesos de muy diverso tipo que, por decirlo de alguna manera, no comparten el *qué* son sino *cómo* son. Hay sistemas complejos en todo tipo de fenómeno: físicos o ecológicos,

químicos o sociales, biológicos o cognitivos, computacionales o económicos, técnicos o lingüísticos, etc. Lo único que comparten es, precisamente, esa caracterización de *complejos* que se deriva no de cualquier rasgo atribuible a la naturaleza específica de sus componentes, sino de algunos rasgos, más menos generales o vagos, relativos al tipo de relación que tales componentes establecen entre sí y con el conjunto. Y ese tipo de relaciones, esas propiedades, al ser comunes, son las que se convierten en objeto directo de estudio.

Así, algunas de las características más genéricas y representativas de estos sistemas serían, en el campo físico-químico, la imposibilidad de deducir comportamientos globales a partir de comportamientos individuales de los componentes del sistema (**sistemas no-lineales**); la extrema dependencia de las condiciones iniciales que hace que una mínima variación en ellas pueda dar lugar a una inmensa variedad de comportamientos subsecuentes (**sistemas caóticos**); las propiedades auto-organizativas que dan lugar a la aparición de fenómenos de estabilidad a partir de situaciones inestables (**sistemas auto-organizativos**); los fenómenos disipativos y de aparición de orden en condiciones alejadas del equilibrio termodinámico (**sistemas disipativos o alejados del equilibrio**), etc. En los campos biológicos y psico-sociales esos rasgos se acentúan con la aparición de fenómenos emergentes, regulativos, funcionales y organizacionales o, sobre todo, informacionales y simbólicos. También en sistemas artificiales podemos observar comportamientos complejos (aprendizaje, adaptación, ...).

A excepción de los fenómenos caóticos, **los demás** aparecen en estrecha dependencia de una específica relación micro/macro entre comportamientos

individuales y globales o colectivos. Esto es, advertimos que subyace un problema clásico como es el de la relación entre las partes y el todo, la emergencia de comportamientos globales y, consecuentemente, un problema de niveles. Esta cuestión va ser determinante para definir el tratamiento epistemológico que vienen a requerir tales sistemas.

En definitiva, cuando nos ocupamos de sistemas complejos partimos de la premisa de que puede haber algunos principios o propiedades que son comunes a muy diferentes tipos entidades o procesos y que, precisamente por ello, podríamos, al menos en potencia, usar los conceptos, explicaciones o modelos que se han desarrollado y funcionan para alguno de esos sistemas (por ejemplo, para esos procesos de auto-organización físico-química o para procesos adaptativos biológicos) en la investigación de otros tipos de sistemas (por ejemplo sociales o culturales) o incluso, como se ha intentado, desarrollar conceptos y herramientas propios de la complejidad para aplicarlos a todo tipo de sistema que manifieste ese atributo. Este último afán ha sido lo que ha llevado a la búsqueda de principios, propiedades o leyes abstractas de la complejidad en general incluyendo diversas propuestas y candidatos, más o menos desarrollados, en el marco de lo que se han denominado las teorías o ciencias de la complejidad.

### **Antecedentes e historia reciente.**

Como se menciona en la introducción, al referirnos al libro de Waldrop, las últimas décadas del siglo XX asisten a una explosión de interés por los sistemas complejos. Pero, aún renunciando a hacer una historia exhaustiva, no sería justo dejar de mencionar que una serie de precursores, tanto individuales como colectivos, ya habían tratado buena parte de las cuestiones que hoy en día se abordan habitualmente desde el prisma de las teorías de la complejidad, si bien, lógicamente, con las diferencias tanto de temática como de posibilidades conceptuales y de modelización propias de su tiempo.

Entre los antecedentes más inmediatos, tanto en el tiempo como conceptualmente, de esos enfoques que han abordado la definición y la investigación de los sistemas complejos en tanto que tales, se han de mencionar la Cibernética y la Ciencia de Sistemas y enfoques relacionados que, aunque con orígenes y desarrollos diferenciados, acaban por converger en un corpus común. Las diversas visiones emergentistas que se han ido desarrollando en épocas diferentes y las variantes del organicismo en biología (y ciencias sociales) forman también parte del fundamento teórico más o menos implícito de los nuevos enfoques contemporáneos. Es común a todas estas corrientes el intento por salir del estrecho margen de los planteamientos deterministas y reduccionistas, haciendo un serio esfuerzo por abordar científicamente fenomenologías más complejas. Así, procuran iniciar tratamientos más amplios de la causalidad, de la relación entre niveles y de los aspectos globales de los sistemas objeto de estudio. En este contexto, si tomamos dos de los elementos centrales de las

características comunes señaladas por Waldrop y Mitchell: la interacción *efectiva* de muchos elementos interdependientes y la adaptación evolutiva, podemos seleccionar dos hitos reseñables que los representan: los artículos “Science and Complexity” de Warren Weaver (1948) y “The Architecture of Complexity” de Herbert Simon (1962) (ver Umerez, 2005).

La actual conformación del ámbito de las ciencias de la complejidad proviene, sobre todo, de dos factores entrelazados que se han dado en las últimas décadas: por un lado, la identificación en las ciencias físicas de fenómenos muy característicos y, por otro lado, el desarrollo de nuevas herramientas computacionales y de simulación para el tratamiento de esos y otros casos (Umerez, 2005).

En lo que se refiere a las ciencias naturales, ya hemos mencionado el tipo de fenómenos estudiados. En cuanto a la Informática (ciencias de la computación en general), el desarrollo tanto de su capacidad bruta de cálculo (velocidad, tareas paralelas, ...) como de nuevas técnicas de simulación, han permitido ofrecer tratamientos formal-cuantitativos (o cuasi) a la descripción y análisis de esos comportamientos que desbordaban las metodologías precedentes. Se trata de progresos vinculados a la posibilidad de calcular las ecuaciones que describen el comportamiento caótico u otros modelos computacionales (Montecarlo, etc.) o al desarrollo de nuevas herramientas como las redes neuronales o los algoritmos genéticos, así como del desarrollo de otras aplicaciones preexistentes con un

potencial de simulación muy general, como los autómatas celulares (desde *Life* de Conway hasta cualquier modelo posterior).

Todo ello desemboca de alguna manera en la explosión de mediados de los 80 hasta convertirse en una verdadera palabra de moda (*buzzword*) en los años 90. La atención por parte de un público más general que ya iban suscitando esos avances se concentra y explota, por decirlo así, en torno al icono que supone la fundación en la primera mitad de los años 80 (en 1984) del *Santa Fe Institute* (SFI) y su dedicación al estudio de sistemas complejos, así como una serie de libros de alta divulgación científica que van surgiendo a su sombra, escritos tanto por académicos adscritos de alguna forma al Instituto (SFI) como por divulgadores científicos profesionales (“science writers” en terminología inglesa más apropiada). Asimismo, el SFI comienza a editar una serie de libros en una colección denominada “The Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity”, en la que recogen los resultados de numerosos seminarios y congresos auspiciados por el Instituto acerca de muy diversos aspectos relevantes para el estudio tanto global como particular de los sistemas complejos. Así, por poner un ejemplo significativo, comienzan a surgir conferencias periódicas en ámbitos tan significativos como la Vida Artificial, la computación emergente o la simulación de comportamientos adaptativos (ver bibliografía incluida en Umerez, 2005).

La sociobiología es un campo de la biología evolutiva contemporánea que tuvo un gran auge desde la segunda mitad de los años 70 del siglo XX y hasta fines de los 80 del mismo siglo. Su principal exponente es el entomólogo de la universidad de Harvard Edward Osborne Wilson.

A lo largo del evolucionismo ha existido una preocupación constante por comprender el comportamiento “social” de los seres vivos, el origen de la sociabilidad y la formación de grupos cooperativos, principalmente entre animales. Pero es hasta que Wilson publica en 1975 su ya clásico *Sociobiology: The New Synthesis*, una extensa obra de casi 700 páginas, cuando se aportan los elementos suficientes como para construir una teoría mucho más global e integral que las de sus precedentes.

Wilson mismo, en el glosario de su magna obra, define escuetamente a la sociobiología como “*El estudio sistemático de las bases biológicas de todo comportamiento social*” (Wilson, 1975., p. 595) y afirma que es el producto de la fusión o síntesis de ramas de la biología antaño separadas pero que han mostrado una tendencia a unificarse, tales como la biología celular, la biología de

poblaciones, la ecología conductual, la etología, la psicología fisiológica y la neurofisiología (*Ibid.*, p.5), evidentemente la biología molecular ocuparía también un lugar central en esta fusión.

El antecedente más directo e inmediato de este texto es la publicación del propio Wilson en 1971 del trabajo intitulado *The Insect Societies*. Más anteriormente, entre los antecedentes importantes tenemos desde luego la obra los etólogos Konrad Lorenz Y Niko Tinbergen, quienes ejercen una fuerte influencia sobre Wilson. Sin embargo las dos aportaciones más fundamentales para la sociobiología provienen, por un lado, de W. D. Hamilton (1964) y su concepto de “Adecuación Inclusiva” (inclusive Fitness); entendida como “*La suma de la adecuación de un individuo mas toda su influencia sobre las adecuaciones en sus parientes distintos a los descendientes directos; por tanto, es el efecto total de la selección de familia en referencia a un individuo.*” (Wilson, *op. cit.*, p. 586). Por el otro, de Robert Trivers (1971) y su modelo de Altruismo Recíproco, entendido como un acto altruista llevado a cabo por algún individuo de una especie social, y que se efectúa esperando que en el futuro se le recompense con otro acto similar (Wilson., *op. cit.*, p. 593). Ambas tesis enfatizan que existe una tendencia natural a la cooperación entre individuos de una población biológica, cercanamente emparentados y por lo tanto compartiendo una cantidad importante de genes. Dicha cooperación es una estrategia fundamental para la competencia contra poblaciones de otras especies y para salir airoso en el proceso de selección

natural. El objetivo es el incremento de la adecuación y la producción de una progenie más numerosa.

El modelo de Wilson respeta y defiende enteramente los postulados fundamentales de la Síntesis Moderna: toda característica de todo individuo es producto de la secuencia que comienza con la variación azarosa, el sometimiento a la selección natural, y la adaptación como producto final. Wilson defiende esto con una rigidez propia de las leyes de la física clásica, es decir: sin admitir irregularidades o excepciones a estas reglas. El comportamiento social es una adaptación producto de la selección natural; la necesidad de la cooperación social por parte de amplios grupos de animales se evidenciaría por el hecho de que ha aparecido en grupos filogenéticamente tan separados como insectos y vertebrados. Y esa es la tesis que se defiende no solo en Wilson sino en toda la escuela de sociobiólogos. Todo esto es visto concibiendo que el objetivo último de todo ser vivo es, en vista de la inevitabilidad de la muerte individual, la reproducción y la preservación de la especie, claro, en las mejores condiciones posibles.

Al final de su texto de 1975, Wilson incluyó un capítulo dedicado a la sociobiología humana, en donde eran claras todas estas naturalizaciones. Wilson hace una lectura literal y fundamentalista de la tesis de Darwin, plasmada en *“El Origen del Hombre”* de que *“No obstante, la diferencia entre el hombre y los animales*

*superiores, con todo lo grande que es, es una diferencia de grado, no de clase.”*(Darwin, 1981, p. 105). Y en esta línea, Wilson aseverará que no existe propiamente ninguna característica humana que no sea biológica: la cultura, la conducta lo son, y como no se puede entender ninguna característica de los seres vivos mas que como producto de la selección natural y la adaptación entonces tenemos, siguiendo una regla de tres simple, que en el ser humano todo, incluidas la conducta y la cultura, son adaptaciones producto de la selección natural. Wilson va más lejos cuando desdeña todo conocimiento del ser humano que no pase por su modelo sociobiológico. Así, afirma que *“Los éticos y humanistas deben considerar la posibilidad de que ha llegado el momento de retirar temporalmente la ética de manos de los filósofos y biologizarla.”* (Wilson, *op. cit.*, p. 562)

En 1976, cuando el interés y el debate sobre la obra de Wilson estaban en un punto muy elevado, apareció publicado un libro que desde ese momento se convirtió en un verdadero *best seller* de la biología y de la ciencia en general: *El Gen Egoísta*, del zoólogo Richard Dawkins. Aunque no es una obra propiamente de sociobiología, sí coincide con las tesis fundamentales de ésta: Determinismo genético estricto a todos los niveles en todos los seres vivos, y comportamiento egoísta, agresivo, territorial. Dawkins utiliza una metáfora sexista, racista y clasista que caracteriza también la obra de Wilson. Hay una identificación muy profunda entre las dos obras y los dos autores. Pero Dawkins es mucho más directo. En el primer párrafo de esta obra afirma lacónicamente y sin rubor alguno: *“Somos máquinas de supervivencia –vehículos robotizados, ciegamente programados para*

*preservar las moléculas egoístas conocidas como genes. Esta es una verdad que aun ahora me produce un gran asombro.*” Esta tesis es muy similar a la de Wilson, cuyo primer capítulo de su Sociobiología, se intitula: “*La Moralidad del Gen*”. Para ambos autores el gen es no sólo la unidad básica del mundo vivo sino la única que posee una voluntad y un interés auténtico: Su propia preservación.

En 1978 Wilson volvió a la carga. Reafirmando su posición de 3 años antes, y para dejar claro su punto de vista sobre los seres humanos, publica *La Naturaleza Humana*. Ahí establece que si bien el ser humano puede gozar de ciertas libertades, no puede ir más allá de lo que los genes han determinado, y que esa determinación, objetivamente hablando, es justo la de un carácter cooperativo al interior de las poblaciones y competitivo al exterior. La cooperación humana sólo se entiende por la predominancia final de su espíritu competitivo.

La publicación del texto de Wilson provocó inmediatamente uno de los más intensos y vehementes debates de que se tenga memoria en la biología desde los tiempos de la síntesis moderna. Esta provino de las entrañas mismas de la Universidad de Harvard y se extendió a muchas partes del mundo; fue encabezado por Elizabeth Allen, Stephen Jay Gould y Richard Lewontin, entre otros, quienes publicaron una encendida diatriba contra la sociobiología en la edición del 13 de noviembre de 1975 del *New York Review of Books*. Desde la revista *Science for the People*, surgió otra fuerte oposición, organizada alrededor

del “*Grupo de estudio de la sociobiología de Ciencia para el Pueblo*”, encabezado por los propios Lewontin y Gould y añadiendo a Richard Levins, entre los más conocidos y con una clara orientación marxista. Dicho grupo publica en la revista *Bio Science*, de marzo de 1976 un verdadero manifiesto contra la sociobiología. Los autores de estos pronunciamientos acusaron a Wilson de haber construido una teoría darwinista vulgar, caracterizada por un estricto determinismo biológico y un lenguaje a todas luces clasista, sexista y racista, de manera que las desigualdades sociales quedaban, una vez más, naturalizadas en el discurso de Wilson. Se denuncia que el modelo de éste, al naturalizar el comportamiento humano, propugna una aceptación y un aval a las formas injustas de organización social, bajo el manto de una nunca probada determinación genética de la conducta. De ese modo, ninguna acción humana podría solucionar estas desigualdades, injusticias y relaciones opresivas, limitantes de la libertad, puesto que ya están determinadas por la acción de los genes. En uno de los textos más emblemáticos del mencionado grupo, se dice: “*Mas aun, este determinismo dota de una justificación directa para el status quo como algo ‘natural’ aunque algunos deterministas se separen de algunas de las consecuencias de sus argumentos*”

Sin abandonar su concepción central, Wilson (1976) replicó señalado lo injusto que era criticar el conjunto de una obra tan extensa poniendo atención en las últimas 50 páginas y resaltaba la importancia de los resultados objetivos de su investigación, hechos al margen de toda consideración política. Lo cierto es que ese lenguaje sexista y opresor atraviesa toda la obra de Wilson llena de metáforas

militaristas y de un discurso de dominación. Wilson alegó refiriéndose a la agresión y la violencia que *“...presento la guerra letal en los grupos primitivos como una hipótesis de trabajo, no como un hecho... Y esta hipótesis es totalmente consistente con la evidencia: la actividad militar y la expansión territorial han sido concomitantes a través de la historia y a todos los niveles de la organización social.”*

En esta situación el debate sobre la sociobiología y el determinismo genético, ya con Dawkins incluido en éste, adquirió tintes más agresivos entre los protagonistas. Los ataques a Wilson fueron tan fuertes y reiterados que en compañía de Charles Lumsden, publicó un par de libros (Lumsden y Wilson, 1981, 1983) en los que intentó suavizar su posición un tanto y admitió la importancia de la epigénesis en la construcción de la cultura, los autores acuñaron el término “gen cultural” (*culturgene*, en inglés). Sin embargo, en el fondo su posición permaneció invariable desde el momento en que se afirmó la subordinación completa de los genes culturales a los genes moleculares. Esta aparente “suavización” no fue suficiente para detener el debate. En 1984 Richard Lewontin, Steven Rose y Leon Kamin publican su clásico *“No Está en Los Genes”*, en el que lanzan una fuerte crítica, con claros contenidos políticos, a lo que nombran las pseudociencias del determinismo biológico. Allí le dedican un extenso capítulo a la crítica de la sociobiología, ampliando la argumentación que en años anteriores habían desarrollado.

Con el paso de los años la intensidad del debate aminoró. Imposible sostenerlo con esa vehemencia por mucho mas tiempo. A inicios de los años 90 del siglo XX surgió la psicología evolutiva, como discípula predilecta de la sociobiología, pero ya no provocó las discusiones tan encendidas como las de su predecesora, y es materia de otro texto.

Después de varias décadas de ocurrido todo esto, se puede decir que lo que el debate sobre la sociobiología aportó fue, en el ámbito de lo biológico, una reflexión sobre las consecuencias de intentar universalizar y de extender a todos los ámbitos de la existencia biológica, los principios de la teoría darwinista de la evolución, es decir ¿Es lo mismo hablar de selección natural y adaptación para características morfológicas y fisiológicas que para características conductuales y culturales? ¿Existe una universalidad de la selección natural y la adaptación? ¿La herencia dura y sus mecanismos son lo único existe para todos los niveles en los seres vivos? El debate sobre estos asuntos permanece hasta ahora. En lo filosófico, este debate confrontó dos posiciones que pueden remontarse a fines del siglo XVIII: ¿Qué es lo mas adecuado: Hablar de las esencias en los seres vivos como concentradas en una partícula última que contiene las propiedades que, unidireccionalmente transmite a todos los demás niveles de organización de los seres vivos o más bien la comprensión de éstos se debe dar enfatizando las relaciones a todos los niveles y desde una visión de la multidireccionalidad y la complejidad? En lo sociológico, se mostró que se trató de una discusión entre comunidades científicas con sus intereses curriculares, de programas de

investigación y prestigios colectivos e individuales (Segestråle, 2000). Finalmente, el debate mostró la vigencia de las reflexiones sobre las relaciones entre ciencia, ideología y política y la falsa idea de la neutralidad de la ciencia con respecto a las otras dos esferas.

## BIBLIOGRAFIA

Allen, E, et al. (1975). Against "Sociobiology", *The New York Review of Books*. November 13, 1975, pp. 182, 184-186, reimpresso en Caplan, E. D. (ed, 1977): *The Sociobiology Debate: Readings on the Ethical and Scientific Issues Concerning Sociobiology*, pp. 259-264.

Darwin, C . (1981) [1871]. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, Princeton NJ: Princeton University Press.

Dawkins, R (1976). *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.

Hamilton, W. D. (1964). The Genetical Evolution of Social Behavior, *The Journal of Theoretical Biology* 7: 1-16.

Lewontin, R. C., Rose, S y Kamin. L (1984). *No Está en los Genes: Ideología, Política y Racismo*. México DF: CONACULTA.

Lumsden, C, y Wilson, E. O. (1981). *Genes, Mind and Culture*, Cambridge, MA: Harvard University Press.

Lumsden, C. Y Wilson, E. O. (1983). *The Promethean Fire*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Segestråle, U. (2000). *Defenders of the Truth: The Battle for Science in the Sociobiology Debate and Beyond*. Oxford: Oxford University Press.

Sociobiology Study Group of Science for the People. (1976). Sociobiology – Another Biological Determinism, *Bio Science*, no. 3, Reimpreso en reimpreso en Caplan, E. D. (ed, 1977). *The Sociobiology Debate: Readings on the Ethical and Scientific Issues Concerning Sociobiology*, pp. 280-290.

Trivers, R. L. (1971). The Evolution of Reciprocal Altruism, *The Quarterly review of Biology* 56: 35-39, 45-47.

Wilson, E. O. (1971). *The Insect Societies*. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press.

Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Wilson, E. O. (1976). Academic Vigilantism and the Political Significance of Sociobiology, *Bio Science* no 3 (Marzo de 1976), pp: 183, 187-190, Reimpreso en reimpreso en Caplan, E. D. (ed, 1977): *The Sociobiology Debate: Readings on the Ethical and Scientific Issues Concerning Sociobiology*, pp. 291-303.

Wilson, E. O. (1977). *Sobre la Naturaleza Humana*. México DF: Fondo de Cultura Económica.

## *Sustainability*

Felipe Lima<sup>1</sup> and Nei Nunes-Neto<sup>1</sup>

Sustainability is certainly one of the most pervasive concepts in societies around the world. It is present in our daily lives, so that we can assume, with some confidence, that the reader has had contact with one or more of its different aspects. She has probably heard this word, for example, in the advertising of a multitude of self-styled sustainable companies. It is quite possible that she also encountered this word on TV when, in a moment of insomnia, she found herself watching one of the rare environmental education programs at 5:00 a.m. She may have heard of sustainable economies, sustainable architectures, sustainable societies, or even a sustainable world. Sustainability may also have penetrated into her daily practices, when she suddenly noticed herself being invited by a street pamphlet or a poster in her condominium to save water, or to separate recyclable waste in favor of this highly honored concept.

Besides being a concept tailored to the daily life, sustainability is very present in the academic discussions. Faced with the polysemy of this word, one of the most important academic discussions is also the most initial: what is sustainability? Several authors have sought to organize their multiple meanings over time and encountered a wide range of definitions. Each author who dealt with this question opted for a different ordering strategy. Some authors have chosen to list the

various definitions (a grueling task, since there are hundreds of them) in an attempt to map the discussion on the topic. Others decided to explain the evolution of the term. Dobson (1996) was persuasive in arguing that these strategies cannot be at all satisfactory in generating a broad understanding of the concept, since they have a necessarily limited scope in the face of the incessant new contexts to which they have associated.

In order to foster such understanding, but without the pretension to formulate a typology, we chose to inscribe the discussion of this concept in its original context through an ethical analysis. This strategy - we believe - allows us to see issues of relevance prior to many discussions on this subject. In this sense, sustainability concerns, first and foremost, the relations of the human beings with the environment that shelters it and, above all, the understanding of the moral status of this environment and/or its components.

From the perspective of sustainability, we could go back to different moments in history to explain the relationships of different societies with the environment. However, in order to understand their meanings, we must insert them in the context that gave meaning to this concept: the capitalist process of production (Caradonna, 2014). Although it is possible to report concerns related to the current understanding of what we call sustainability in earlier periods of human history (Mebratu, 1998; Caradonna, 2014), it is only with the environmental consequences

of the modern alliance between economic growth and technology (Harari, 2015) that environmental concerns typically related to the concept of sustainability have emerged (Caradonna, 2014).

The great environmental pressure provoked more and more by the capitalist production evidenced two dissident movements on the relation between human beings and nonhuman nature: the conservationism and the preservationism. The central discussions on sustainability revolve around this split, a contribution made by Bergandi & Blandin (2012).

For conservationism, the environment (or some of its elements) is seen as a natural resource to be wisely managed in pursuit of the socioeconomic goals of present and future generations (Bergandi & Blandin, 2012). The concept of sustainability emerged with the conservationist movement in the sciences devoted to the management of natural resources, particularly in forestry and fisheries engineering and, in this context, meant maintaining the regenerative capacity of these resources in front of their exploitation, which fed the unceasing economic/technological progress (Caradonna, 2014 and Veiga, 2015). Gifford Pinchot, a French forester who helped to structure US conservation policy at the turn of the nineteenth century into the twentieth century, was one of the enablers of this idea (Bergandi & Blandin, 2012). This meaning of sustainability remains to this day and is central to the political discussions around the concept.

For preservationism, nature is not limited to a resource, but is understood as an autonomous space, worthy of respect and admiration for its own importance. John Muir, naturalist and writer, was one of the emblematic representatives of this movement. He criticized the dominant anthropocentric view of his time and recognized nature and its components as holders of the same human moral and spiritual level (Bergandi & Blandin, 2012).

As we can see, these two forms of conceiving the relationship with nature differ, first of all, within the scope of ethical justifications. For conservationism, nature is only useful, that is, its existence can only be justified by a purpose external to itself (in this case, human purposes such as economic development). Axiologically, we can refer to this appreciation of nature as recognizing only its extrinsic values, especially its instrumental value to the economy. For preservationism, on the contrary, there is the recognition of the importance of nature itself. This may mean, depending on the ethical reasoning employed, the recognition of its intrinsic value, which we recognize in something that is autonomous, unique and irreplaceable, which justifies the existence of something independently of an external valuation, regardless of utility (Jax, 2013; Kant [1785] 2007).

Recognizing the intrinsic value of something implies considering it directly in moral terms (Vaz & Delfino, 2010). Typically we consider other humans in this way. Thus, when we think that some action of ours may cause harm to another human being

(e.g. compromising one's physical integrity), we often choose not to do so on the account of that individual (we think it wrong to harass another human because of his or her own importance like person). We can also consider something morally in an indirect way, that is, the consideration for this something only occurs because of a previous direct moral consideration (Vaz & Delfino, 2010). For example, we consider it wrong to destroy the property of someone (say, a car) not because of the property itself (to harm the car only has a figurative meaning), but because, in doing so, we disrespect its owner. Conservationists and preservationists differ concerning the moral status of nature as a whole or its components (animals, species, ecosystems, living beings, etc.). While the former only consider them indirectly, the latter consider them directly.

The meanings of sustainability, though commonly related to conservationism, may allude to these two ways of thinking, acting, and being. How is this possible? How can the same concept be associated with such different perspectives? This is possible because the word sustainability carries the literal sense of "maintenance" that is employed in the most different contexts (Brown, 1987; Lélé, 1991). Depending on what you consider important to maintain, be it nature, economic growth, your society, your company, humanity, or almost anything else, you will find in this concept the mantle of legitimation. The flexibility in its uses has made some authors characterize the plurality of sustainability meanings, as a battle for the centrality of the concept (Daly, 1996; Mebratu, 1998; Hove, 2004).

Faced with this plurality, two crucial questions to any understanding of sustainability are "what should we sustain (maintain)?" and "for what?" (Dobson, 1996). As conservationists consider nature only indirectly, what must be sustained is never limited to nature itself and the answers to these questions vary according to the assumptions of each conservationist lineage. The economists, direct descendants of Pinchot's environmental thinking, are divided into two groups with regard to these questions: there are those who argue that what is to be sustained is not nature but human productive capacity for present and future generations. They divide this productive capacity into three types of capital: natural (natural resources), human (human labor), and produced (Veiga, 2015). These three capitals could perfectly substitute for each other, but often it is the capital produced that is referred to as the one that replaces the other two (Veiga, 2015). This chain of thought, which grants the unrestricted substitutability of all natural components of the world, is called weak sustainability. Behind this thinking, there is optimism about human inventiveness and the resulting technologies, which would always be able to overcome any environmental challenges (Veiga, 2015).

The other group of economists, proponents of the idea of strong sustainability, understands that there are some natural processes that are not substitutable, but complementary to human and produced capital (Veiga, 2015). These processes are all those necessary to support the human lifestyles of present and future generations. Such processes are commonly represented through ecological concepts, such as support capacity, resilience and ecosystem functions. For these

authors, sustainability is about the maintenance capacity of the economy, in view of the maintenance of these basic processes (Veiga, 2015).

Faced with this reality, economists who advocate strong sustainability diverge about the limits of the economy: because current economic growth requires the input of increasing material and energy inside a materially finite ecological system, a minority current asserts that the condition for sustainability is the steady state of the economy, or zero-growth condition (Daly, 1996; Veiga, 2015). In other words, in order to sustain the ecological processes that sustain human life and the way of life, the economy would have to stop growing at some point. Advocates of a zero-growth economy, unlike conventional economists, view economics as a subsystem of the ecological system, that is, it cannot grow infinitely without this growth harming the integrity of the ecological system in which it is included. For such economists, a functional ecological system is a condition of possibility for the maintenance of society and its economy (Daly, 1996; Veiga, 2015).

However, most proponents of strong sustainability see no need for a steady state economy. They believe that the environmental destruction promoted by economic growth will be mitigated by the decoupling of economic growth from material and energy inputs. This belief is supported by some examples of production that demand less energy and material than in the past in relation to the production unit (Veiga, 2015).

The academic descendants of environmental thinking represented by Muir are present above all in environmental ethics and conservation ecology. They challenge the idea of sustainability as the maintenance of natural resources and are their main critics. When we ask what we should sustain and why, the answers are never limited to human interests.

Roughly, such authors are averse to the merely extrinsic valuation of non-human nature. Defenders of animals (domesticated and wild) are against animal exploitation and all the resulting suffering and death. They argue that a moral considerability that exclude animals is not morally justifiable, since animals have characteristics and capacities similar to human ones with regard to moral considerability, such as sentience (Felipe, 2009, Regan, 2013, Singer, 2002). In turn, biocentrists such as Taylor (1986) argue that each living being has its own good coming from the organic disposition in favor of its own maintenance. We should thus have an attitude of respect for all individual living beings and foster their own good whenever possible. Holistic-ranging ethics, like that of Rolston III (2012) see nature as a whole a system of production of intrinsic values. Respect for this system would be characterized by the preservation of its capacity to produce life.

Although divergent, the two lines of environmental thought presented (conservationism and preservationism) may find some common ground in the

concept of sustainability, since to some extent our relation to nature is necessarily a relation of use. It is up to us to discern its form and intensity (Noss, 1991). Of course, this meticulous path of communion between these two lineages will require the compatibility of their underlying types of ethics (Larrère, 2013) and a factual/normative framework with which we can judge in detail our influence on nature (see Nunes-Neto et al. al., 2016, as a promising example). In the end, sustainability could be summed up in the human conflict between being in the world and having to use it for ourselves, and at the same time having to preserve it from our own actions.

## References

BERGANDI, Donato; BLANDIN, Patric. (2012). From The Protection of Nature to Sustainable Development: The Genesis of na Ethical and Political Oxymoron. *Revue d'Histoire des Sciences*. v. 65, n. 1, pp. 1 – 38.

BROWN, Becky J.; HANSON, Mark E.; LIVERMAN, Diana M.; MERIDETH JR., Robert. (1987). W. Global Sustainability: Toward a Definition. *Environmental Management*. v. 11, n. 6, pp. 713 – 719.

CARADONNA, Jeremy L. (2014). Sustainability: A history. Oxford University Press.

DOBSON, Andrew. (1996). Environment Sustainabilities: An Analysis and a Typology. **Environmental Politics**, v. 5, n. 3, pp. 401–428.

FELIPE, Sônia. (2009). Antropocentrismo, Sencientismo e Biocentrismo: Perspectivas Éticas Abolicionistas, Bem-Estaristas e Conservadoras e o Estatuto de Animais Não-Humanos. *Revista Páginas de Filosofia*, v. 1, n. 1.

HARARI, Yuval Noah. (2016). Homo Deus: A brief history of tomorrow. *Random House*.

HOVE, Hilary. (2004). Critiquing Sustainable Development: a Meaningful Way of Mediating the Development Impasse. *Undercurrent*, v. 1, n. 1, pp. 48-54.

JAX, Kurt *et al.* (2013). Ecosystem Services and Ethics. *Ecological Economics*, v. 93, pp. 260–268.

KANT, Immanuel. (2007) [1785]. Fundamentação da Metafísica dos Costumes. Lisboa: Edições 70 Ltda.

LARRÉRE, Catherine. (2013). Two Philosophies of The Environmental Crisis. In: BERGANDI, Donato. **The Structural Links between Ecology, Evolution and Ethics: The Virtuous Epistemic Circle**. Paris: Springer.

LÉLÉ, Sharachchandra. (1991). Sustainable Development: A Critical Review. *World Development*. v. 19, n. 6, pp. 607-621.

MEBRATU, Desta. (1998). Sustainability and Sustainable Development: Historical and Conceptual Review. *Environmental Impact Assessment Review*. v. 18, n. 6, pp. 493–520.

NOSS, Reed F. (1991). Sustainability and wilderness. *Conservation Biology*, v. 5, n. 1, p. 120-122, 1991.

NUNES-NETO, Nei de Freitas *et al.* (2016). Function and Normativity in Social-Ecological Systems. São Paulo: **Filosofia e História da Biologia**. v. 11, n. 2, pp. 259–257.

REGAN, Tom. In: BERGANDI, Donato. (2013). The Structural Links between Ecology, Evolution and Ethics: The Virtuous Epistemic Circle. Paris: Springer. pp. 117 – 126.

ROLSTON III, Holmes. (2012). Values in Nature and The Nature of Value. In: LIGHT, Andrew; ROLSTON III, Holmes. Environmental Ethics: An Anthology. Malden: Blackwell Publishing, pp. 143–153.

SINGER, Singer. (2002). Animal Liberation. New York: HarperCollins Publishers Inc.

TAYLOR, Paul W. (1986). Respect for nature. Princeton: Princeton University Press.

VAZ, Sofia Gedes; DELFINO, Ângela. (2010). Manual de ética ambiental. Lisboa: Universidade Aberta.

VÁZQUEZ, Adolfo Sánchez. (2014) Ética. Rio de Janeiro: Civilização Brasileira.

VEIGA, José Eli da. (2015). Para entender o desenvolvimento sustentável. Editora 34.

## TELEOLOGÍA

*Dra. Erica Torrens Rojas*

La palabra “teleología” se refiere a las explicaciones por causas finales, la cual fue acuñada por Christian Wolff en 1728 para aludir al estudio de los fines o propósitos de los objetos o los seres. Las raíces etimológicas de la palabra *teleología* se remontan a la Grecia antigua (del griego τέλεος, fin, y λογία, discurso, tratado o ciencia), particularmente a Platón (427-374 AC) y Aristóteles (384-322 AC), quienes influyeron muy profundamente el desarrollo de la ciencia en siglos posteriores. La popularización posterior del término se debió a Immanuel Kant cuando introdujo la palabra en su *Crítica del juicio* y fue ampliamente divulgada en los siglos XVIII y XIX (Lennox, 1992).

La teleología o el pensamiento teleológico ha estado presente en las discusiones acerca de las explicaciones biológicas en la historia de las ciencias de la vida desde Aristóteles hasta nuestros días, y representa un problema fundamental para la filosofía de la biología. Por un lado, porque una creencia generalizada en la actualidad es aquella que postula que la ciencia es objetiva en tanto busca a los agentes causales de los fenómenos naturales, y basa sus explicaciones en leyes. Bajo esta creencia, la idea de una finalidad en la naturaleza está ligada a la participación de un ente divino, con las explicaciones metafísicas que hablan de propósitos y fines, y que son incompatibles con la ciencia moderna. Por otro lado, porque existen científicos que tienen una idea distinta sobre la naturaleza de la

biología y sostienen que dicha ciencia utiliza patrones de explicación diferentes a los empleados en la física y la química, y por ello la teleología es una herramienta metodológica que permite explicar una variedad de problemas del mundo vivo.

Historizando el concepto de teleología, la idea de un propósito o fin en la naturaleza, de un *telos*, no es original de Aristóteles, pues Sócrates y Platón ya sostenían que nada en la naturaleza y en el mundo puede explicarse por el azar o la casualidad, sino que las creaciones de la naturaleza se dan porque son necesarias y porque son lo mejor.

Para Platón, el mundo natural es el producto final de un diseñador o conciencia universal que ordena todo en el mejor lugar posible, un artesano del cosmos, el demiurgo. Esta visión de una teleología externa significa que el agente que lleva a cabo sus propósitos es externo al objeto que está siendo explicado teleológicamente y que el valor conseguido es del agente y no del objeto. Esta visión platónica es utilizada, por ejemplo, para describir la aplicación de lenguaje teleológico a los artefactos, en lo que es conocido como teleología cósmica, según la cual el cosmos está ordenado por un agente racional hacia un fin o fines.

Aristóteles usa *aítia* (que suele traducirse como “causa”, pero que más bien significa “principio de explicación” o “cosas a considerar para conseguir entender un objeto o proceso en su totalidad”) en su filosofía para dar cuenta de todos los factores que deben ser considerados para llegar a entender un ente, sea natural o artificial. Estos factores necesarios son de cuatro clases,

material y formal (internos al ente), eficiente y final (externos al ente). La causa final es aquello para lo que todo se organiza, la finalidad determinada e inmanente de las cosas y de los seres, la cual siempre se encuentra en la naturaleza.

Conocer la causa final o *telos* para Aristóteles, es el objetivo principal de toda investigación, puesto que sólo se pueden conocer las cosas y los acontecimientos individuales cuando comprendemos la causa final de cada uno de ellos. Así, Aristóteles adopta una visión teleológica de la naturaleza en donde ésta no deja nada al azar y tiene una finalidad, pero a diferencia de Platón, no es impuesta por agentes externos a ella. Para este personaje no hay fuerza sobrenatural operando en la naturaleza, sino que la fuente de movilidad, de direccionalidad o de impulso potencial, reside en cada animal; la finalidad es parte de su naturaleza misma.

Para Krieger, cuando el filósofo natural escribe acerca del desarrollo de los seres vivos, lo hace de manera opuesta a la noción externa de teleología platónica. “A este respecto, las explicaciones de Aristóteles se parecen a las que usan los biólogos contemporáneos, las cuales no contienen referencias a un creador externo” (Krieger, 1998, p. 7). Los argumentos aristotélicos de una teleología natural no forman parte de la tradición teleológica de los siglos XVII, XVIII y XIX, basada en la idea del universo como producto de un diseño inteligente. Las raíces de la *teleología natural* son platónicas.

En los siglos posteriores la influencia de las ideas teleológicas de Platón y Aristóteles fueron permeando hasta el Renacimiento. En el siglo XVII, sin embargo, las explicaciones teleológicas fueron muy discutidas, en gran parte por las diferentes acepciones del término. Gracias a Tomás de Aquino es que la metafísica aristotélica, la física y la historia natural fueron incorporadas a los dogmas de la Iglesia, sin embargo, la teleología lo hizo con un énfasis platónico. Dios, además de ser la causa primera y la causa final, participa activamente en el mundo. Copérnico y Galileo se opusieron a la física de Aristóteles, pero sin hacer mención a la visión teleológica de la Iglesia. Posterior a ellos, las leyes de la física de Newton requerían la operación continua de Dios, en clara reconciliación de la física con la teología (Hull, 1973). La visión neoplatónica del mundo newtoniano impactó de manera sobresaliente a la biología en los trabajos de Georges Cuvier, Richard Owen, Louis Agassiz y Karl Ernst von Baer, por mencionar a los más prominentes.

Por otro lado, el surgimiento del mecanicismo cartesiano empezó a explicar la estructura y la función de los organismos por medio de analogías con la estructura y función de una máquina. Para René Descartes, el pensamiento teleológico descansa en el escepticismo de las intenciones de Dios y la ciencia no tiene que ver con ese tipo de explicaciones. Toda explicación científica para Descartes tiene que formularse en términos de las leyes de la mecánica que son deducibles de la perfección de Dios. La separación entre las explicaciones por causas finales y las explicaciones por

medio de mecanismos, entre las causas finales y el mundo material, tendrá implicaciones epistemológicas en la ciencia desde el siglo XVII hasta nuestros días (Barahona y Martínez, 1998).

A finales del siglo XVIII, Kant reconoce que todos los procesos naturales deben explicarse únicamente por medio de leyes mecánicas, pero reconoce que los propósitos y fines distintivos de la naturaleza humana y de la organización y el comportamiento de los seres vivos en general, no puede entenderse en términos de meras leyes mecánicas. Es necesario, según Kant, una suerte de entendimiento teleológico (Ruse, 1999). Para evitar la contradicción aparente entre ambos principios, Kant recurre a principios regulativos de la investigación. La búsqueda de explicaciones mecanicistas no excluye la contemplación de los sucesos naturales desde el punto de vista de causas finales, es decir, como no podemos entender realmente la operación de las causas finales más allá de nuestras propias acciones, las explicaciones basadas en fines no pueden ser sino maneras de hablar metafóricamente sugerentes, pero que no pueden considerarse como fuentes confiables de conocimiento científico. La aceptación de causas finales y leyes mecánicas sólo es posible en una teleología externa neoplatónica (Barahona y Martínez, 1998).

En el siglo XIX, particularmente en Inglaterra, se da un consenso acerca de los alcances de las explicaciones científicas y el dominio de la teología que permite una cómoda coexistencia entre ésta y la ciencia. Esta es la concepción predominante en la Inglaterra en donde Charles Darwin

postula su teoría de la evolución por selección natural. Debido a que la alianza entre teología natural y la ciencia presentaba la gran dificultad de buscar la objetividad a la par de invocar intervenciones supernaturales, Darwin buscaría demostrar cómo la selección natural podía dar cuenta del diseño en los organismos sin la necesidad de un “diseñador inteligente” (Ayala, 2003).

A finales del siglo XIX, la creencia de que la evolución ocurre como un hecho era ampliamente generalizada. Sin embargo, había muchos naturalistas que dudaban al pensar en la selección natural como el mecanismo que podía modificar a las especies. No fue sino hasta las décadas de 1930 y 1940, con el desarrollo de la síntesis moderna, que la selección fue ratificada y aceptada como el mecanismo central, pero no el único, de la evolución. En lo que concierne a la teleología, la teoría neodarwiniana no resolvió el problema.

En el caso de las ciencias naturales, algunos autores han argumentado que la visión teleológica fue abandonada con las teorías evolutivas, particularmente con la de Darwin (véase Ospovat, 1978; Mayr, 1983, 1988; y Ghiselin, 1994), mientras que otros autores perciben la presencia de una visión teleológica en esa teoría (Dobzhansky *et al.*, 1980; Lennox, 1993; Ayala, 1999), o identifican simplemente metáforas teleológicas (Young, 1993; Ruse, 1999). Ayala, Beckner y Wimsatt, y relativamente Mayr, parecen coincidir en que una de las grandes aportaciones de Darwin fue la incorporación de la teleología como un recurso explicativo en la ciencia. Otros, como Gould,

rechazan cualquier aspecto teleológico del proceso evolutivo (Gould, 1985). Para Ayala y Mayr, una posición como la de Gould intenta resolver el problema simplemente ignorándolo. Para ellos, el uso del lenguaje teleológico debe reducirse a ciertos usos específicos claros, y el resto de la discusión debe abandonarse por confusa. No obstante, las conclusiones de estos autores difieren.

Mayr sugirió que una solución es abandonar el concepto de teleología y sólo rescatar aquellos aspectos relevantes para la biología utilizando una terminología novedosa, que en este caso sería la de “teleonómico”, término propuesto por primera vez por Pittendrigh para referirse a procesos dirigidos hacia un fin (Pittendrigh, 1958). La teleonomía en Mayr es un proceso o comportamiento que debe su direccionalidad a la operación de un programa. Un sistema u objeto puede tener un propósito, pero no necesariamente ser teleológico o estar dirigido a un fin.

Por otro lado, Ayala piensa que la propuesta de Mayr no nos ayuda para dilucidar la cuestión principal, a saber, que existen fenómenos en biología que están dirigidos hacia un fin sin ser autorregulados. Según Ayala, en los sistemas homeostáticos hay un fin, por ejemplo, la regulación de la temperatura del cuerpo de los mamíferos está dirigida al mantenimiento de la temperatura del cuerpo. En este sentido estricto, son sistemas teleológicos. Por lo tanto, las características de los organismos que pueden denominarse teleológicas son aquellas que pueden identificarse como adaptaciones (estructuras, órganos, comportamientos,

etc.) producidas por selección natural, en la medida en que cumplen ciertas funciones y de ese modo incrementan el éxito reproductor de sus portadores (Ayala, 1970).

En conclusión, la noción de causa final no es tratada amablemente por muchos científicos, ya que se le asocia con la idea de un Dios creador. Sin embargo, existe la discusión de hasta qué punto el uso del lenguaje teleológico podría ser incorporado en las explicaciones biológicas, mostrando que no es sólo un problema del lenguaje, sino que es un problema epistemológico, en la medida en que las explicaciones teleológicas pueden verse como explicaciones funcionales y causales. Una de las controversias más importantes en la biología evolutiva es hasta qué punto las características de los organismos son evidencia de la adaptación y, por lo tanto, de la actuación de la selección natural.

Muchos autores han señalado sus objeciones al uso de la palabra “teleología”, argumentando que sus diferentes usos generan confusión. Otros han manifestado que las explicaciones teleológicas son objetivas y están libres de significados metafísicos, además de ser heurísticamente importantes, por ejemplo, para el estudio de la adaptación y las funciones de los organismos.

Es importante notar, por último, que la teleología ha sido parte importante del pensamiento científico desde la Grecia antigua hasta nuestros días y que aún sigue siendo punto de debate y discusión. En la filosofía de la biología este punto ha jugado un papel importante, y su

dilucidación ayudará a entender el tipo de explicaciones que son necesarias en la biología moderna.

## Referencias

A. and G. G. Simpson, *Behaviour and Evolution*. New Haven: Yale University Press, pp. 390-416.

Ayala, F. J. (1970). "Teleological explanations in evolutionary biology," *Philosophy of Science* 37: 1-15.

Ayala, F. J. (1999). "Adaptation and novelty: Teleological explanations in evolutionary biology," *History and Philosophy of the Life Sciences* 21: 3-33.

Ayala, F. J. (2003). "Intelligent design: The original versión," *Theology and Science*, 118: 97-117.

Barahona, A. y Martínez, S. (1998). "Teleología y biología," en Martínez, S. y A. Barahona (eds.), *Historia y explicación en biología*. México: Fondo de Cultura Económica, pp. 419-430.

Dobzhansky, Th., Ayala, F. J., Stebbins, L., y Valentine, J. (1980). *Evolución. Evolutionary Biology*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 324-333.

Ghiselin, M. T. (1994). "Darwin's language may seem teleological, but his thinking is another matter," *Biology and Philosophy* 9: 484-492.

Gould, S. (1985). *The Flamingos Smile*. Ney York: Norton & Company.

Hull, D. (1973). *Darwin and his Critics. The Reception of Darwin's Theory of Evolution by the Scientific Community*. Chicago: The University of Chicago Press.

Krieger, G. J. (1998). "Transmogrifying teleological talk?" *History and Philosophy of the Life Sciences* 20: 3-34.

Lennox, J. G. (1992). "Teleology" in Keller, E. F. and E. Lloyd, *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 324-333.

Lennox, J. G. (1993). "Darwin was a teleologist," *Biology and Philosophy* 8: 409-421.

Mayr, E. (1983). "The Concept of Finality in Darwin and after Darwin," *Scientia*, 1: 9-32.

Mayr, E. (1988). *Towards a New Philosophy of Biology*. Cambridge: Harvard University Press.

Mayr, E. (1998). "The multiple meanings of 'teleological'," *History and Philosophy of the Life Sciences* 20: 35-40.

Ospovat, D. (1978). "Perfect adaptation and teleological explanation: Approaches to the problem of the history of life in the mid-nineteenth century," *Studies in the History of Biology* 2: 33-56.

Pittendrigh, C. S. (1958). "Adaptation, natural selection and behavior," in Roe,

Ruse, M. (1999). "Teleology and biology: Some thoughts on Ayala's analysis of teleology," *History and Philosophy of the Life Sciences* 21: 187-194. Traducción española. Barcelona: Omega.

Young, R. M. (1993). "Darwin's metaphor and the philosophy of science," *Science as Culture* 3: 375-403.

La teoría de la mente (TM), también conocida como ‘psicología popular’ o ‘psicología de sentido común’, es la capacidad de ‘leer la mente’ de las personas atribuyéndoles estados mentales con el propósito de explicar, predecir y evaluar su conducta.<sup>1</sup> ¿Por qué Lupe fue al supermercado? Para comprar alimentos. Esta es la razón, propósito o meta por la que Lupe actuó de esa forma. El propósito o razón que explica la conducta de un agente puede ser especificada en términos de sus estados mentales: Lupe fue al supermercado porque *deseaba* o *planeaba* comprar alimentos y *creía* o *pensaba* que en el supermercado los podía encontrar. Sabiendo lo que Lupe desea y cree podemos también *predecir* lo que haría en circunstancias similares y *evaluar* retrospectivamente si su acción fue apropiada dada sus metas, creencias y circunstancias. La importancia de la TM radica en su indispensabilidad para la interacción y comunicación social y para el desarrollo psicológico normal.<sup>1</sup>

El origen del concepto se remonta al estudio clásico de Heider y Simmel (1944), en el que participantes expuestos a eventos animados entre formas geométricas invariablemente interpretan estas formas como agentes intencionales, sugiriendo así la existencia de una capacidad automática para la atribución mental. Una década después, Sellars (1956) propuso que los conceptos de la psicología popular constituyen una proto-teoría científica de la conducta humana. Como otras teorías científicas, la psicología popular postula entidades inobservables, estados mentales, para producir generalizaciones que nos

permiten explicar y predecir un fenómeno observable, la conducta de las personas. Dos años después Heider (1958) distinguió entre explicaciones intencionales de la conducta, las cuales apelan a las *razones* del agente, y las no-intencionales. Esta distinción resultó ser muy influyente en la psicología social. Sin embargo, el concepto de TM se consolidó en la psicología del desarrollo con el descubrimiento de Wimmer y Perner (1983) de que la capacidad de atribución mental emerge alrededor de los cuatro años de edad. Su célebre “experimento de la falsa creencia” consiste en presentar a infantes una escena con marionetas en las que primero un personaje, Matilde, deja un chocolate en el mostrador y luego se marcha. En su ausencia, otro personaje, Xóchitl, toma el chocolate y lo coloca dentro de una caja. Los infantes tienen que predecir dónde buscará Matilde el chocolate cuando regrese, atribuyéndole así a Matilde una *creencia* sobre la localización del chocolate. Mientras que infantes de cuatro años tienden correctamente a predecir que Matilde buscará el chocolate en el mostrador a pesar de que, de hecho, esta en la caja, infantes de tres años tienden incorrectamente a predecir que Matilde buscará el chocolate en la caja donde lo movió Xóchitl.

La idea es que la capacidad de atribuir una creencia falsa constituye evidencia de poseer una TM.

La TM es hoy en día objeto de estudio interdisciplinario en ciencias cognitivas: ¿En qué consiste la capacidad de TM? ¿Cuáles son los mecanismos neurológicos y/o computacionales causalmente responsables de esta capacidad? ¿Cuáles es la arquitectura de esta capacidad? ¿Es una capacidad adquirida o

innata? ¿Cómo se relaciona TM con otras capacidades mentales tales como la empatía o la imitación? Hay dos principales familias de explicaciones que buscan dar respuesta a algunas de estas preguntas, la 'teoría-teoría' y la explicación por 'simulación'.

De acuerdo a la *teoría-teoría*, la capacidad de atribuir estados mentales consiste en el desarrollo de una teoría 'tacita' o internamente representada en el cerebro, la psicología popular. Leer la mente es una capacidad de raciocinio teórico en la que inferimos el estado mental de la persona a partir de su conducta observable mediante principios o reglas tacitas que conectan estímulos sensoriales con estados mentales y respuestas conductuales. Lo que explica la diferencia en la capacidad de atribución mental en infantes de tres y cuatro años es la formación o sofisticación de una teoría mental interna. Los teóricos de la teoría-teoría están divididos con respecto a la arquitectura mental que subyace a la TM. Una propuesta sostiene que la TM es producto de una capacidad teórica de dominio general. La idea es que TM se desarrolla en la infancia de forma comparable al modo en que se desarrollan teorías científicas: observando correlaciones probabilísticas y proponiendo hipótesis causales para explicarlas (Gopnik & Wellman, 1992; Gopnik & Meltzoff, 1997). Esta propuesta implica que la TM es capacidad adquirida durante el desarrollo. La otra propuesta afirma que la TM es resultado del desarrollo de un órgano mental o módulo de dominio específico (Leslie, 1994; Scholl & Leslie, 1999). En esta versión, el estatus de la TM es análogo al de la Gramática Universal que Chomsky (1965) postula para explicar el aprendizaje lingüístico. Esta propuesta implica que la TM es innata.

En contraste, de acuerdo a la explicación por *simulación* leer la mente consiste en re-crear o re-imaginar la mente del otro usando la propia mente (Gordon, 1986; Goldman, 1989; Goldman, 2006). La atribución mental no es una inferencia teórica a partir de un dato observable sino una inferencia analógica a partir de una simulación interna.<sup>1</sup> Lo que explica la diferencia en la capacidad de atribución mental en infantes de tres y cuatro años no es entonces la formación de una teoría interna sino el desarrollo de la capacidad de “ponerse en los zapatos del otro”.<sup>1</sup> No es necesario postular una teoría interna informacionalmente rica y computacionalmente costosa si podemos simplemente simular la vida mental del otro. La teoría por simulación afirma entonces ser más económica o parsimoniosa que la teoría-teoría.

Los defensores de esta propuesta difieren con respecto a si la simulación mental debe ser definida en términos de *semejanza* entre el estado mental simulado y el estado mental que lo simula (Heal, 2003; Goldman, 2006) o en términos de *re-uso* de los mecanismos usados en la generación de los estados mentales simulados (Hurley, 2008; Gallese & Sinigaglia, 2011). La semejanza entre el estado mental simulado y el que lo simula puede ser con respecto a su rol funcional en la cognición, a saber, ser un deseo en lugar de una creencia; su contenido, tal como **comparar alimentos en lugar de salir a caminar**; su fenomenología, es decir, la experiencia subjetiva de tener dicho estado mental; o su base neurológica. En cambio, la propuesta de simulación por re-uso apela no sólo a los *estados* mentales relevantes sino a los *mecanismos* mentales que le subyacen. La idea es que un mecanismo mental es ‘usado’ cuando ejecuta su

función primaria (ej. la percepción visual), y es 'reusado' cuando ejecuta una función diferente (ej. imaginación visual). Actualmente los teóricos de la simulación tratan de integrar los méritos de ambas definiciones (Goldman, 2012).

Recientemente la tendencia ha sido hacia un modelo *híbrido* en el que tanto la teorización como la simulación están involucradas en la capacidad de leer la mente (Botterill & Carruthers, 1999; Currie & Ravenscroft, 2002; Nichols & Stich, 2003; y Perner & Kühberger, 2002). Por ejemplo, mientras que la simulación de estados mentales intelectualmente sofisticados, como las creencias y los deseos, parece involucrar mecanismos de teorización, los estados mentales más simples como las emociones básicas parecen depender de mecanismos neuronales que simplemente *reflejan* la conducta del otro. Esto sugiere que mientras la teoría por simulación necesita de la teoría-teoría para dar cuenta de la simulación de 'alto nivel', la teoría-teoría necesita a la teoría de la simulación para dar cuenta de la capacidad de leer la mente de 'bajo nivel'.

El estatus ontológico de los estados mentales que la TM postula ha sido objeto de debate en filosofía. De acuerdo a la interpretación *realista*, las generalizaciones de la psicología popular son empíricamente exitosas y explicativamente indispensables. Debemos entonces inferir que los estados mentales inobservables que estas generalizaciones postulan existen independientemente de su atribución: Son representaciones internas que codifican información sobre el mundo externo y que pueden ser manipuladas computacionalmente (Fodor, 1987). Pero de acuerdo a la interpretación *instrumentalista*, la indispensabilidad de estas generalizaciones no implica la

existencia de entidades mentales independientemente de ser atribuidas por un intérprete. Los estados mentales pueden ser concebidos como idealizaciones o ficciones útiles que nos permiten predecir patrones complejos de conducta. La psicología popular no es entonces una teoría sino una postura metodológica (Dennett, 1987). Finalmente, la interpretación *eliminativista* niega la indispensabilidad de la psicología popular y por lo tanto niega la existencia de las entidades que estas generalizaciones postulan, comparándolas con entidades teóricas obsoletas como el flogisto y el calórico (Churchland, 1989).

### **Bibliografía:**

Baron-Cohen, S., Tager-Flusberg, H., & Cohen, D. J. (Eds.). (1994). *Understanding other minds: Perspectives from autism*. New York, NY, US: Oxford University Press.

Botterill, G. & Carruthers, P. (1999). *The Philosophy of Psychology*, Cambridge: Cambridge University Press.

Chomsky, N. (1965). *Aspects of the Theory of Syntax*, Cambridge, Massachusetts: MIT Press.

Churchland, P.M. (1989). *A Neurocomputational Perspective, The Nature of Mind and the Structure of Science*, Cambridge, Mass.: MIT Press.

Currie, G, & Ravenscroft, I. (2002). *Recreative Minds: Imagination in Philosophy and Psychology*. Oxford: Oxford University Press.

Dennett, D. (1987). *The Intentional Stance*. Cambridge, Mass.: MIT Press.

Dilthey, W. [1894] (1977). *Descriptive Psychology and Historical Understanding*. Richard M. Zaner and Kenneth L. Heiges (trans.), with an introduction by Rudolf A. Makkreel, The Hague: Martinus Nijhof.

Fodor, J.A. (1987). *Psychosemantics*, Cambridge, Mass.: MIT Press.

Gallese, V. & Sinigaglia, C. (2011). "What is so Special about Embodied Simulation?" *Trends in Cognitive Science*, 15(11): 512–9.

Goldman, A. (1989). "Interpretation Psychologized", *Mind and Language*, 4(3): 161–185.

Goldman, A. (2006). *Simulating Minds: The Philosophy, Psychology, and Neuroscience of Mindreading*. Oxford: Oxford University Press.

Goldman, A. (2012). "Theory of Mind", in Eric Margolis, Richard Samuels, and Stephen P. Stich (eds.), *The Oxford Handbook of Philosophy of Cognitive Science*, Oxford: Oxford University Press, 402–424.

Gopnik, A., & Meltzoff, N.M. (1997). *Words, Thoughts, and Theories*, Cambridge, MA: Bradford Books/MIT Press.

Gopnik, A., & Wellman, H.M. (1992). "Why the Child's Theory of Mind Really Is a Theory", *Mind and Language*, 7(1–2): 145–71.

Gordon, R.M. (1986). "Folk Psychology as Simulation", *Mind and Language*, 1(2): 158–171.

Heal, J. (2003). *Mind, Reason and Imagination*, Cambridge: Cambridge University Press.

Heider, F. & Simmel, M. (1944). "An experimental study of apparent behavior." *American Journal of Psychology* 57: 243–259.

Heider, F. (1958). *The psychology of interpersonal relations*. New York: John Wiley & Sons.

Hume, D. (1739). *A Treatise of Human Nature*, edited by L.A. Selby-Bigge, 2<sup>nd</sup> edition, revised by P.H. Nidditch, Oxford: Clarendon Press, 1975.

Hurley, S. (2008). "Understanding Simulation", *Philosophy and Phenomenological Research*, 77(3): 755–774.

Hutto, D.D. (2008). *Folk Psychological Narratives: The Sociocultural Basis of Understanding Reasons*. Cambridge, MA, MIT Press.

Leslie, A.M. (1994). "Pretending and Believing: Issues in the Theory of ToMM", *Cognition*, 50(1–3): 211–238

Nichols, S., & Stich, S. (2003). *Mindreading: An Integrated Account of Pretense, Self-awareness, and Understanding Other Minds*, Oxford: Oxford University Press.

Perner, J. & Kühberger, A. (2002). "Framing and the theory-simulation controversy. Predicting people's decisions. *Mind and Society* 3 (2): 65-80.

Sellars, W. (1956). "Empiricism and the Philosophy of Mind," in *Minnesota Studies in Philosophy of Science*, 1: 253–329.

Scholl, B.J. & Leslie, A.M. (1999). "Modularity, Development and Theory of Mind", *Mind and Language*, 14(1): 131–153.

Smith, A. (1759). *The Theory of Moral Sentiments*, D.D. Raphael and A.L. Macfie (eds.), Oxford: Oxford University Press, 1976.

Wimmer, H., & Perner, J. (1983). "Beliefs About Beliefs: Representation and Constraint Function of Wrong Beliefs in Young Children's Understanding of Deception", *Cognition*, 13(1): 103–128.

## *Teoría de los Sistemas de Desarrollo*

Vivette García Deister

La Teoría de los Sistemas de Desarrollo (mejor conocida en su forma abreviada, DST, de sus siglas en inglés: Developmental Systems Theory) es una postura crítica hacia las explicaciones dicotómicas y usualmente genocentristas del desarrollo y la evolución de los organismos. La DST considera, en cambio, una diversidad de recursos provenientes de distintos niveles de organización que constituyen un sistema complejo el cual se replica durante el desarrollo. Si bien la DST tiene un objetivo claro, es heterogénea en sus ideas componentes. En este texto ofrezco una aproximación general de la DST. Primero reviso los orígenes históricos de la DST, luego presento los documentos fundadores de la Teoría y a partir de ello hago una caracterización epistemológica de la DST, desarrollando tanto su crítica como su propuesta explicativa. Finalmente, hago un comentario sobre la actual relevancia del enfoque en los sistemas de desarrollo.

### **1. Orígenes históricos de la DST**

Distintos planteamientos críticos animaron el proyecto de la DST a lo largo del siglo XX. Por ejemplo, la oposición entre lo innato y lo adquirido fue utilizada para explicar los orígenes del comportamiento por la psicología y la etología a principios del siglo XX. La tesis de que el comportamiento es una característica heredable permitía vincularlo con la noción de instinto, entendido como algo inherente, inalterable o esencial al individuo. El psicólogo y ornitólogo Daniel S. Lehrman

proveyó en la década de 1950 argumentos teóricos y evidencia empírica en contra de estos planteamientos y en contra de la idea, avanzada décadas antes por Konrad Lorenz, de que siempre sería posible discriminar entre un comportamiento puramente innato y uno puramente adquirido dependiendo de si su desarrollo estaba determinado por los genes o por el ambiente. En lugar de ello, Lehrman propuso analizar el desarrollo de cada patrón de comportamiento en términos de una interacción continua entre el organismo y el ambiente. La búsqueda de explicaciones del desarrollo en las interacciones que tienen lugar al interior del organismo y entre el organismo y su ambiente, así como el repudio informado de las dicotomías innato/adquirido, gen/ambiente son puntos de partida de la DST.

Otra influencia importante es la crítica que hicieron los autodenominados “biólogos dialécticos” Richard Levins y Richard Lewontin a la tesis, comúnmente atribuida al neodarwinismo, de que “los genes proponen y el ambiente dispone” (Levins y Lewontin, 1985, p. 88). La DST se propone erradicar esta idea que tanto permeó la biología durante el siglo XX, de que el interior y el exterior de un organismo son dominios de causalidad separados que operan de manera autónoma e independiente (por lo que también se concibieron desde la síntesis moderna como objetos de estudio independientes de la biología del desarrollo y de la evolutiva, respectivamente). Esta visión está fundada en dos metáforas: la del programa genético y la de la mano que selecciona. La primera, nos recuerda Lewontin (2001), tradicionalmente describe al desarrollo como “un desdoblamiento de un programa interior que determina la historia de vida del organismo desde su origen como un cigoto hasta su muerte”; la otra afirma que “la evolución es una mano

seleccionadora autónoma que moldea a las especies en función de los requisitos de un ambiente exterior” (Lewontin, 2001, p. 55). La DST busca reemplazar esta perspectiva con una visión de sistemas, donde los factores causales son al mismo tiempo interdependientes y mutuamente restrictivos, y donde la evolución y el desarrollo se conciben como procesos interrelacionados de entidades dinámicas.

## **2. Documentos fundadores de la DST**

En su artículo titulado “*Developmental Systems and Evolutionary Explanation*”, Russell Gray y Paul Griffiths (1994) aglutinaron estas ideas y ofrecieron una caracterización de la evolución en términos de sistemas de desarrollo: “la evolución es mejor concebida como la replicación diferencial de procesos del desarrollo totales, o ciclos de vida” (p. 278). Un año más tarde, en 1995, se publicó la primera edición del libro *The Ontogeny of Information*, de Susan Oyama, considerado como un texto seminal de la DST. Tal como lo sugiere el título, el libro se opone a la concepción de la evolución como la transmisión de información genética entre generaciones, y propone en cambio la construcción ontogenética de la información en cada generación a partir de recursos provenientes de distintos niveles de organización (desde el molecular hasta el biogeográfico).<sup>1</sup>

Oyama comienza su libro criticando una serie de supuestos compartidos que subyacen las explicaciones acerca de cómo los organismos adquieren su forma. La manera ortodoxa de explicar, nos dice, es asumir que la forma de alguna manera preexiste su desarrollo y es anterior a la apariencia del organismo, y que

esta forma preexistente es causalmente poderosa y en última instancia, explicativa. Mientras que los preformistas del siglo XVIII plantearon que la estructura biológica estaba encapsulada en el interior del organismo, la información –plantea Oyama- es la fuente de la forma en la versión moderna del preformismo. Dado que ningún científico contemporáneo está dispuesto a negar la existencia de influencias causales no genéticas (ya que si estas no existieran, los genes no tendrían nada que dirigir, regular o controlar), surge una concepción dual de las causas del desarrollo: podemos trazar una distinción entre causas genéticas y “otros tipos” de causas. Este dualismo causal “soporta la oposición entre procesos biológicos y culturales” sobre la que se erigen “el determinismo biológico y todo el complejo natura-nurtura” (Oyama, 2000 [1985], p. 13). La imagen de la causalidad que emerge de este esquema es uno en el que “las flechas de la causalidad van de los genes a los humanos y de los humanos a la humanidad” (Levins y Lewontin, 1985, p. 18). Así, se privilegia una única unidad de explicación, los genes, y se nos ofrecen locuciones del tipo “el gen para” como explicaciones para todo tipo de rasgos: el gen de la agresión, el gen de la diabetes, etc. Los genes se vuelven las causas canónicas del desarrollo de la forma y las “otras causas” son relegadas a un segundo plano, responsables solamente de alterar el curso “normal” del desarrollo y desviarlo del resultado fenotípico esperado.

Para los proponentes de la DST, combatir el determinismo genético implica reconocer que “la información es contingente al desarrollo en maneras que están

ordenadas pero no predefinidas”, lo cual a su vez requiere modificar “muchas de nuestras maneras de pensar el fenómeno de la vida” (Oyama, 2000 [1985], p. 3). ¿Cómo se les ha hecho frente a las oposiciones gen/ambiente, natura/nurtura? Un intento estándar es lo que Oyama (2001) denomina “interaccionismo convencional”. En una de sus versiones, dice lo siguiente: dado que nadie niega que todo fenotipo es el producto conjunto de genes y ambiente, el debate real no es si un rasgo particular se debe a los genes o al ambiente, sino cómo repartimos la responsabilidad causal entre uno y otro. Por ejemplo, no es que la inteligencia sea innata o adquirida, sino en qué porcentaje puede deberse a los genes o al ambiente (¿50%-50%; 30%-70%?). De este modo, nos dicen los proponentes de la DST, “el debate se resuelve, en apariencia, de manera cuantitativa” (Oyama, Gray y Griffiths, 2001, p. 1).

Otra versión del interaccionismo convencional sugiere una distinción vaga entre causas “privilegiadas” y causas “auxiliares”. Formula explicaciones bajo el supuesto de que debemos abrazar natura y nurtura ya que cada fenotipo es el resultado de una interacción entre causas protagónicas (generalmente factores genéticos) y causas de respaldo. Aun cuando parezca deflacionario respecto del dualismo causal, este tipo de interaccionismo refuerza categorías explicativas dicotómicas. Combina la “naturaleza codificada” con dosis variables de “nurtura contingente”, lo que solidifica en vez de disolver la oposición. La DST ofrece como alternativa el “interaccionismo constructivista”, es decir, el trabajo interactivo e interdependiente de relaciones causales en la construcción del desarrollo del ciclo de vida de un organismo.

### 3. Caracterización de la DST

He presentado las ideas básicas que motivan el proyecto DST, pero ¿qué exactamente es la Teoría de los Sistemas de Desarrollo? Robert, Hall y Olson (2001) la describen como siendo “no tanto una teoría singular sino un conjunto de perspectivas teóricas y empíricas sobre el desarrollo y la evolución de los organismos (p. 954). La DST es también descrita por Oyama, Gray y Griffiths (2001) como “una perspectiva teórica general sobre el desarrollo, la herencia y la evolución; una guía para hacer investigación científica y para comprender el significado más amplio de los hallazgos de esas investigaciones” (p. 2). Por su parte, Bateson (2001), Nijhout (2001) y Neumann-Held (2001) usan el término “aproximación” de forma intercambiable con “teoría” y “perspectiva” al referirse a la DST. Godfrey-Smith (2001), en cambio, ofrece una caracterización de la DST de manera más detallada, ya sea como programa de investigación o como filosofía de la naturaleza; mientras que Griesemer (2000) la considera una perspectiva teórica en un sentido muy específico.

#### 3.1 La DST como programa de investigación/filosofía de la naturaleza

En su contribución al libro *Cycles of Contingency*, Peter Godfrey-Smith sostiene que la DST -en tanto conjunto de ideas científicas y filosóficas- puede contribuir a dos proyectos intelectuales diferentes: como programa de investigación la DST podría sugerir heurísticas positivas y negativas aplicables en la investigación biológica, y como filosofía de la naturaleza puede ofrecer un comentario sobre la imagen del mundo que surge del quehacer biológico (Godfrey-Smith, 2001: 284).

Según Godfrey-Smith, es posible evaluar si DST como programa de investigación ofrece heurísticas y estrategias que faciliten la investigación empírica (tal como sugiere Gray 2001) o si estas mismas obstaculizan la investigación, como alerta Kitcher (2001). Pero la DST en tanto filosofía de la naturaleza no debería ser “una herramienta útil en el laboratorio ni una buena guía para la investigación” (Godfrey-Smith 2001, p. 289). Una filosofía de la naturaleza es posterior a la ciencia empírica. También es autónoma respecto de la ciencia por cuanto formula sus propios conceptos y sus propias preguntas. El objetivo de una filosofía de la naturaleza, entonces, no es contribuir a la empresa científica de manera significativa, sino evaluar críticamente la manera en la que nos aproximamos al mundo y las descripciones que hacemos de él.

### **3.2 Los sistemas de desarrollo como perspectiva teórica**

También en busca de claridad acerca del proyecto de los sistemas de desarrollo, James Griesemer (2000) hace una distinción entre teoría y perspectiva teórica. Las perspectivas teóricas coordinan las maneras en las que se descompone, modela y representa un fenómeno, pero no ofrecen lo que las teorías, esto es, modelos específicos para representar, interpretar y explicar los fenómenos. A la luz de esta distinción, lo que Oyama planteó en 1985 fue una perspectiva de los sistemas de desarrollo (DSP) y no una teoría (DST).

Decir que “las perspectivas no explican”, sostiene Griesemer, no debe confundirse con la idea de que una perspectiva teórica no contribuye al proyecto global de formular explicaciones. Mientras que las teorías generan modelos explicativos, las

perspectivas teóricas generan guías para teorizar y para modelar. Si las perspectivas teóricas no proveen productos finales, sí proveen supuestos guía y favorecen compromisos teóricos que, una vez asumidos, pueden constituir recursos explicativos.

#### **4. Resistir el dualismo causal y rechazar el fundamentalismo explicativo**

En esta sección identifico los compromisos que adquiere la DST en su esfuerzo por resistir el dualismo causal y rechazar el fundamentalismo explicativo. Para ello, regreso a la comparación entre determinismo genético y sistemas de desarrollo.

El determinismo genético implica:

(a) una distinción binaria entre genes y “otros tipos” de causas, donde los primeros son causas fundamentales y los segundos meros auxiliares, y

(b) que los mecanismos genéticos son las principales unidades de explicación del desarrollo, la herencia y la evolución

mientras que el enfoque de los sistemas de desarrollo rechaza:

(a) la dicotomía entre genes y otros recursos del desarrollo a favor de una democracia causal donde muchos tipos de recursos son equitativamente necesarios para producir los resultados del desarrollo, y

(b) el privilegiar los genes sobre otros recursos del desarrollo en las explicaciones causales del desarrollo y la evolución

Podemos decir que se asumen simultáneamente dos tipos de compromisos en

cada una de estas posturas: un compromiso ontológico con una imagen causal (a) y un compromiso epistemológico con una o más unidades de explicación (b).

Para recapitular, el determinismo genético es una perspectiva teórica que asume un dualismo causal y promueve un fundamentalismo explicativo. La imagen causal con la que se compromete es una en la que “la información fluye en una sola dirección” y proviene de una sola fuente, “de los genes a la estructura de las proteínas” (Gottlieb, 2001, p. 46). Para la DST en cambio, la información útil para el desarrollo de un organismo no proviene únicamente de los genes. Esto no significa que los mecanismos genéticos no sean importantes para explicar el desarrollo biológico, simplemente que no son las unidades fundamentales de explicación. De hecho, desde el enfoque de sistemas no existe una causa fundamental ni una unidad privilegiada de explicación:

El papel del ensamblaje vasto y heterogéneo de interactantes que contribuye a un curso de vida es dependiente del sistema y cambia con el tiempo. Así que la DST crea un contexto inhóspito para maniobras que buscan adelantarse a la investigación de los procesos al identificar una fuente o tipo de causa como directriz de dichos procesos, relegando el resto de los interactantes a funcionar como condiciones de fondo, materias primas o fuentes de perturbación (Oyama, Gray y Griffiths 2001, p. 5).

Para los proponentes de la DST, los mecanismos genéticos juegan un rol causal importante toda vez que forman parte de “los procesos que colectiva y sucesivamente constituyen el sistema de desarrollo” (Oyama, 2000 [1985], p. 169).

Los procesos, según la DST, son configuraciones relativamente estables de factores causales relevantes; los procesos son notablemente regulares o invariantes, y esta es la razón por la cual constituyen unidades de explicación apropiadas para el desarrollo.

## **5. Promover la paridad causal y la simetría explicativa**

Hasta ahora he me he ocupado sobre todo de los aspectos críticos de la DST. En esta sección me concentro en su contribución positiva con base en dos de sus tesis principales: la paridad causal y la simetría explicativa.<sup>1</sup>

La paridad causal niega que algunos factores causales (como genes) posean, en principio, “poderes especiales directivos, formativos o informativos” (Oyama, 2001, p. 178). La simetría explicativa niega la atribución de un rol privilegiado en las explicaciones a ciertos factores causales (como genes), en otras palabras, “el que se traten a algunas causas como más iguales que otras” (Oyama, 2001, p. 178). Dado que, como vimos en la sección anterior, el compromiso ontológico con una imagen causal y el compromiso epistemológico con una unidad explicativa se asumen de manera conjunta, la DST insiste en que tanto la paridad causal como la simetría explicativa entran en juego a la hora de investigar y analizar los fenómenos del desarrollo. Estas tesis demandan, respectivamente, una imagen causal en la que “la causación es contingente de múltiples maneras, y las influencias causales se seleccionan unas a otras y sus mutuos efectos” (Oyama, 2000 [1985], p. 24), y que la explicación del comportamiento de un sistema no se haga en términos de una sola unidad fundamental.

Es importante notar que la tesis de la paridad “no dice que todas las fuentes de influencia causal juegan el mismo papel, ni que todas ellas son igualmente importantes (Oyama, Gray y Griffiths, 2001, p. 2). Asimismo, la paridad causal no descarta la posibilidad de distinguir entre distintos tipos de causas. La tesis, entonces, no es que no podamos asignarles poderes causales a distintas partes de sistemas, sino que al asignarles poderes causales no deberíamos olvidar que esas asignaciones son frecuentemente heurísticas y que pueden o no hacer visibles a las causas relevantes. La revisión y la justificación de estas asignaciones nos obliga a replantear nuestras nociones causales de forma que trae al sistema de vuelta a la vista.

Al enfatizar un conjunto de recursos ontogenéticos amplio y heterogéneo, y al ampliar también los mecanismos mediante los cuales estos recursos se reproducen a través de los linajes, la DST provee una concepción ampliada de la herencia, misma que es retomada por discusiones contemporáneas en torno a la epigenética, síntesis extendida, evolución cultural, construcción de nicho, Evo-Devo, etc.

## **Referencias**

Bateson, Patrick. (2001). “Behavioral Development and Darwinian Evolution,” in Oyama, Susan, Paul E. Griffiths and Russell D. Gray (eds.), *Cycles of Contingency*, MIT Press, Cambridge, pp. 149-166.

Godfrey-Smith, Peter. (2001). “On the Status and Explanatory Structure of Developmental Systems Theory,” in Oyama, Susan, Paul E. Griffiths and Russell

D. Gray (eds.), *Cycles of Contingency*, MIT Press, Cambridge, pp. 283-298.

Gottlieb, Gilbert. (2001). "A Developmental Psychobiological Systems View: Early Formulation and Current Status," in Oyama, Susan, Paul E. Griffiths and Russell D. Gray (eds.), *Cycles of Contingency*, MIT Press, Cambridge, pp. 41-54.

Gray, Russell D. and Paul Griffiths. (1994). "Developmental Systems and Evolutionary Explanation," *The Journal of Philosophy*, Vol. XCI, no. 6, pp. 277-304.

Griesemer, James. (2000). "Development, Culture, and the Units of Inheritance," *Philosophy of Science* 67 (Proceedings), pp. S348- S368.

Keller, Evelyn Fox. (2005). "DDS: Dynamics of developmental systems", *Biology and Philosophy* 20: 409-416.

Kitcher, Philip. (2001). "Battling the Undead: How (and How Not) to Resist Genetic Determinism," in Singh, Rama S., Costas B. Kimbas, Diane B. Paul and John Beatty (eds.), *Thinking About Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 396-414.

Levins, Richard and Richard Lewontin. (1985). *The Dialectical Biologist*, Harvard University Press, Cambridge.

Lewontin, Richard. (2001). "Gene, Organism and Environment," in Oyama, Susan, Paul E. Griffiths and Russell D. Gray (eds.), *Cycles of Contingency*, MIT Press, Cambridge, pp. 55-58.

Neumann-Held, Eva M. (2001). "Let's Talk about Genes: The Process Molecular

Gene Concept and its Context,” in Oyama, Susan, Paul E. Griffiths and Russell D. Gray (eds.), *Cycles of Contingency*, MIT Press, Cambridge, pp. 69-84.

Nijhout, Frederik H. (2001). “The Ontogeny of Phenotypes,” in Oyama, Susan, Paul E. Griffiths and Russell D. Gray (eds.), *Cycles of Contingency*, MIT Press, Cambridge, pp. 129-140.

Oyama, Susan. (2000). *The Ontogeny of Information*, Second Edition, Duke University Press [primera ed. 1985].

Oyama, Susan. (2001). “Terms in Tenison: What Do You Do When All the Good Words Are Taken?” in Oyama, Susan, Paul E. Griffiths and Russell R D. Gray (eds.), *Cycles of Contingency*, MIT Press, Cambridge, pp. 177-194.

Oyama, Susan, Paul E. Griffiths and Russell D. Gray. (2001). “Introduction: What is Developmental Systems Theory?” in Oyama, Susan, Paul E. Griffiths and Russell D. Gray (eds.), *Cycles of Contingency*, MIT Press, Cambridge, pp. 1-12.

Robert, Jason Scott, Brian K. Hall, and Wendy M. Olson. (2001). “Bridging the gap between developmental systems theory and developmental biology,” *BioEssays* 23, pp. 954-962.

Schaffner, Kenneth F. (1998). “Genes, Behavior, and Developmental Emergentism: One Process, Indivisible?” *Philosophy of Science*, Vol. 65, no. 2, pp. 209-249.

**Historia del concepto**

Antes de que la teoría evolutiva irrumpiera en su ámbito, el fundamento original de la teoría de juegos era la teoría de la decisión racional. Los pioneros Von Neumann y Morgenstern pensaban originalmente que su esfuerzo algún día permitiría especificar cuál es el acto racional y único para cualquier tomador de decisión en cualquier situación. Según los presupuestos de la versión original, cada agente es racional y, además, cualquier agente sabe que los otros lo son y que ellos mismos se saben racionales. También se asumía que los agentes identifican correctamente las situaciones de decisión (que no creen que juegan póquer en un juego de blackjack, por ejemplo). En pocas palabras, la teoría de la decisión clásica suponía que la racionalidad es conocimiento común. Las metas originales de la teoría fueron prácticamente alcanzadas en la teoría de juegos de suma cero. Un juego de suma cero es aquél en el cual la ganancia de un participante está equilibrada exactamente con la pérdida de los demás. Veamos ahora un juego de suma no cero. Dos jugadores deben escoger independientemente un color de una lista de tres. Si escogen el mismo color, ganan un premio; de lo contrario, ambos pierden. Como se puede imaginar fácilmente pensando al respecto, la simetría de la situación impide cualquier prescripción única razonable. Aquí la teoría de juegos clásica es inútil.

Cuando cada jugador maximiza su recompensa dado el conocimiento de lo que hacen los otros jugadores, se puede alcanzar un equilibrio de Nash. Éste se define

como la especificación de un acto para cada jugador, de tal modo que ninguno puede ganar por un cambio unilateral. Sólo en algunos juegos se pueden alcanzar uno o varios equilibrios de Nash.

En 1973, como equivalente del equilibrio de Nash en biología, Maynard-Smith y Price introdujeron con gran éxito el concepto de estrategia evolutivamente estable, la cual hace referencia al tipo de comportamiento que, cuando es compartido por toda una población, le permite a ésta enfrentar exitosamente a invasores. Suponiendo que la población fuese invadida por individuos que jugasen una estrategia diferente, gracias a la estrategia evolutivamente estable tales extraños recibirían una rentabilidad promedio menor que la de los nativos.

Sin embargo, antes de que Maynard-Smith y Price popularizaran dicho concepto con la publicación de "The Logic of Animal Conflict", de 1973, hubo textos seminales que vale la pena evocar. En 1930, Fisher ya había empleado una explicación de juegos evolucionista para dar cuenta del índice de masculinidad y femineidad en los mamíferos. A pesar de que la mayoría de los machos de una especie nunca se aparean, la aptitud (*fitness*) individual depende de la frecuencia relativa de hombres y mujeres en una población. A más machos, las hembras tienen una mayor esperanza probabilista de tener nietos. Y la recíproca ocurre cuando hay más hembras: los machos tienen mayor aptitud individual. En China, por ejemplo, a principios del siglo XXI, hay mucho más varones que mujeres por razones sociopolíticas, pero ese desequilibrio genera millones de hombres sin pareja, lo que provoca que, en el futuro, se pueda corregir el desequilibrio.

En 1961, Lewontin aplicó explícitamente la teoría matemática de juegos a la evolución biológica. En 1972, Maynard-Smith había definido por primera vez el concepto de estrategia evolutivamente estable. En 1982, Maynard-Smith publica el libro *Evolution and the Theory of Games*. Axelrod, poco después, *The Evolution of Cooperation*, de 1984.

En la actualidad no existe una teoría evolucionista de juegos unificada. Aparte de la tradición popularizada por Maynard-Smith y Price y que gira alrededor del concepto de estrategia evolutivamente estable, el otro gran enfoque no pretende definir una noción de estabilidad evolutiva. En cambio, se especifica un modelo de la dinámica de una población, describiendo el sistema particular de cambio de estrategias. Jonker en 1978 y Zeeman en 1979 fueron pioneros al respecto.

Una parte de la investigación reciente se ha concentrado en la evolución cultural y en la iteración de los juegos, aplicándose a la filosofía política y a las teorías del contrato social (Binmore y Skyrms). Otra se dirige hacia la psicología conductual (Gintis). Finalmente, hay trabajos sobre la relación de la teoría de juegos evolucionista y las teorías de la racionalidad limitada (Simon, Carpenter, Van Valen). Veremos más adelante descripciones de estas variantes.

### **Análisis epistemológico**

La teoría de juegos evolucionista es una teoría matemática de los procesos evolucionistas (sean biológicos, económicos, culturales o de otro tipo). No es, en estricto sentido, una subdisciplina de la teoría de juegos clásica, dado que

conceptos fundamentales de ambas, como “equilibrio de Nash” y “estrategia evolutivamente estable”, no son reducibles el uno al otro; además de que la primera es dinámica y, la segunda, estática en su versión original. Veamos cómo tratan el famoso dilema del prisionero ambas teorías.

Sean *Primus* y *Secundus* dos jugadores. El dilema es un juego clásico en el cual existe una ventaja mayor (de la magnitud que sea) en la acción de *Primus* de no colaborar con *Secundus* cuando éste sí colabora, seguida de la ventaja obtenida por la acción de *Primus* de cooperar cuando *Secundus* coopera. Como tercera acción, por orden de utilidad, se encuentra la acción de *Primus* de no cooperar cuando *Secundus* no coopera. Finalmente, la peor de las acciones que puede hacer *Primus* consiste en colaborar cuando *Secundus* no coopera. El orden de utilidad es el mismo, como en espejo, desde la perspectiva de *Secundus*, dadas las acciones de *Primus*. Como se sabe, una gran lección del dilema del prisionero es mostrar que, aunque la cooperación recíproca sería en abstracto mutuamente benéfica, suele ser superada por la falta de cooperación como estrategia más racional cuando éste es seguro y aquélla es riesgosa. Dicho de otro modo, el dilema del prisionero hace chocar la racionalidad maximizadora de una computadora con la racionalidad utilitarista que busca el mayor bienestar colectivo.

Una gran esperanza de los científicos sociales que aprecian la cooperación social y que temían el matrimonio de racionalidad con individualismo fue la idea de iterar o repetir las interacciones del dilema del prisionero, con los mismos jugadores. Se pensaba que, ante la perspectiva de volver a encontrarse, *Primus* y *Secundus* tendrían el incentivo de ser cooperativos. Sin embargo, la cooperación simple no

es una estrategia ganadora ni siquiera tratándose de juegos iterados. “Toma y daca” o “Tit for tat” (cooperación inicial seguida de la regla de castigar la falta de cooperación y perdonar cuando la cooperación es retomada) es considerada la mejor. La teoría de juegos evolucionista confirmó malas noticias. Jonker y Zeeman han mostrado que, dentro de una gran población, solamente la estrategia de no cooperar produce un equilibrio estable en el dilema del prisionero para las generaciones futuras. Pero también hay buenas noticias: bajo el modelo espacial con interacciones locales desarrollado por Nowak y May, cuando la magnitud de las ganancias de cada una de las acciones del dilema cambia, tratándose de interacciones locales entre vecinos, entonces cambian también las poblaciones futuras. Hay tres posibles resultados: (1) Los cooperadores se extinguen en el modelo tradicional porque las ganancias de no cooperar son grandes. (2) Los cooperadores no se extinguen en contextos en los que las ganancias por no cooperar son moderadas (la “traición” no reporta gran ventaja). (3) No existe ninguna estrategia estable en la situación intermedia y se produce un ciclo caótico de focos de cooperación y no cooperación.

Para ilustrar la gran importancia de estos últimos resultados, pensemos en las crisis de inseguridad, con aumento del número de crímenes, que ocurren por la transición de un sistema de justicia penal a otro (como ocurre en México, al escribir estas líneas, desde 2013). El modelo de Nowak y May muestra que los delitos pueden aumentar hasta erosionar las conductas cooperativas en la sociedad o reducirse gradualmente con la estabilización de la reforma o, finalmente, que los grupos criminales pueden invadir ciudades seguras al huir de

la policía (efecto cucaracha), mientras otras se pacifican. La graduación de las penas importa. Esos resultados también nos muestran la importancia de la igualdad social para el surgimiento y estabilidad de la cooperación, pues las recompensas y penas extremadamente diferenciadas inhiben la cooperación.

### **Desarrollo de la entrada**

Los teóricos de juegos evolucionistas han mostrado que no actuamos como máquinas racionales con gran poder calculatorio, sino que poseemos disposiciones que afloran en contextos familiares y repetitivos. La gente que comparte una misma cultura, por ejemplo, tiende a coordinarse eficientemente y a alcanzar equilibrios de Nash. Ello es así porque sus estrategias suelen estar correlacionadas: dos comunistas, por ejemplo, quizá elegirán simultáneamente el rojo en el juego sobre colores citado antes (en el cual no había un equilibrio de Nash). Así, la crítica que se hace a la teoría de juegos clásica por los límites de la racionalidad humana, es superada en la versión evolucionista ya que los procesos adaptativos conducen a estrategias evolutivamente estables. Según Binmore, las creencias acerca de lo que es justo expresan simplemente la historia de cómo se ha logrado la coordinación; y la moral es, para él, sólo un dispositivo institucional que permite estabilizar la coordinación.

Como mencionamos antes, Ken Binmore aplica la teoría evolutiva de juegos a cuestiones normativas de filosofía política. Él sostiene que la coordinación social gracias a negociaciones eficientes (de Nash) es posible incluso en nuestras

complejas sociedades urbanas contemporáneas. Esos equilibrios se alcanzan porque la gente aprende a ser egoísta cuando es racional serlo (al menos cuando no interactúa con parientes o camaradas extremadamente cercanos). La modelación matemática de los agentes a través de funciones de utilidad, para Binmore, debe reflejar preferencias reveladas a través de juegos conocidos culturalmente o repetidos (no mediante situaciones artificiales como el dilema del prisionero jugado una sola vez). Las normas sociales acerca de la equidad serían el resultado de la habituación cultural.

Por su parte, Herbert Gintis, economista conductual asociado con la izquierda en economía normativa, sostiene que a lo largo de su historia evolutiva los humanos nunca han enfrentado la eliminación recurrente de individuos cooperadores en su vida diaria. Por ello, incluso en juegos en los que la estrategia dominante es la traición, según la teoría de juegos clásica, se observan en la realidad comportamientos cooperativos. Dado que la deserción y el engaño sistemáticos son eventos poco probables en algunos contextos, las personas enmarcan el dilema del prisionero y otros encuentros artificiales como si fueran situaciones familiares y, por eso, de hecho cooperan. En vez de presuponer que la racionalidad es de conocimiento común, debemos asumir, dice Gintis, que la humanidad es conocimiento común.

Finalmente, mencionaremos la relación de la teoría de la racionalidad limitada iniciada por Herbert Simon y la teoría de juegos evolucionista. Aquella ha cuestionado los supuesto idealizados de la teoría clásica de la racionalidad. En vez de suponer que los agentes tienen capacidades cognitivas ilimitadas, modelan

a sujetos falibles y que se guían mediante estrategias heurísticas, en vez de realizar cálculos aparatosos. La racionalidad en estos casos es local y responde al entorno inmediato. Se trata de la llamada racionalidad “ecológica”. Por ejemplo, las heurísticas rápidas y frugales son estrategias de decisión que aconsejan seguir el interés inmediato. Estas heurísticas son óptimas en ambientes donde basta con determinar una estrategia estrictamente dominante, sin necesidad de tener que prever lo que harán otros jugadores. Contra lo que nos podría hacer pensar el modelo clásico de la racionalidad, los procesos de ajuste que favorecen a los actores más aptos en perjuicio de los menos aptos no siempre parecen congelarse de manera duradera mediante un conjunto de equilibrios de Nash o de estrategias evolutivamente estables. La hipótesis de la “reina roja” (Van Valen) sugiere que en el mundo natural existe una carrera armamentista entre seres que no se detiene y que puede provocar la extinción de cualquiera de los jugadores. Esta hipótesis es central en ecología contemporánea.

## **Bibliografía**

Axelrod, R. (1984). *The Evolution of Cooperation*. New York: Basic Books.

Gintis, H. (2000). *Game theory evolving: A problem-centered introduction to modeling strategic behavior*. Princeton University Press.

Smith, J. M. y Price, G. R. (1973). The logic of animal conflict. *Nature*, 246(5427), 15-18.

## Variación

En la naturaleza existe una gran diversidad de organismos, los hay de diferentes formas, tamaños, colores y estilos de vida. En una misma especie o población también encontramos individuos con diferentes características, a esto se le llama variación. Es posible que la primera vez que vemos una parvada de tucanes pensemos que todos son iguales, pero después de observarlos detenidamente podremos distinguir a cada uno de ellos, pues cada uno es distinto. En los tucanes, lo más evidente serán las sutilezas del pico mientras que en bacterias serán las diferencias metabólicas.

Darwin dedica los dos primeros capítulos de *El origen de las especies* a describir las diferencias entre los individuos de la misma especie, tanto aquellos que han sido domesticados como aquellos que viven en vida libre. En su libro, la variación es fundamental para explicar cómo las poblaciones de individuos van cambiando en el tiempo, por ejemplo, en las Islas Galápagos los pinzones de cada isla tienen picos diferentes, los cuales están adaptados a los diferentes alimentos que hay en cada isla. La explicación a esta observación es que en los pinzones había variaciones preexistentes, en cada isla los pájaros con picos mejor adaptados al ambiente particular se reprodujeron más, lo cual hizo que con el tiempo surgieran diferentes especies de pinzones en cada isla. Darwin, a pesar de dedicar dos capítulos al tema de la variación no explica ni propone mecanismos que den lugar a las variaciones de los individuos, sin embargo reconoce la existencia y

relevancia de la variación biológica; más aún insinúa que hace falta un mecanismo para que la variación siga sucediendo.

*“Es preciso que una variedad ya formada quizás, después de un largo intervalo de tiempo, siga variando o presentando diferencias individuales” (Darwin, 1859)*

Mendel, con un diseño experimental brillante, propone un mecanismo de variación: la combinatoria de los caracteres como resultado de la reproducción sexual. Mendel acierta al proponer a las unidades de la herencia como un ente discreto, dónde cada carácter (característica observable) se hereda de manera independiente a los otros, y el estado del carácter depende tanto del componente materno como del paterno de manera discontinua y no mezclada. Propone la existencia de elementos recesivos, que en presencia de elementos dominantes no se observan pero sí se heredan. De ahí que surjan dos conceptos muy relevantes para la Biología: el fenotipo, que son los estados de carácter que vemos, y el genotipo, que es la información (genes, genoma) que se puede heredar. En algunos casos la relación entre fenotipo y genotipo es directa pero en casos como los caracteres recesivos, los caracteres que dependen de muchos genes o aquellos que son muy susceptibles al ambiente, hacen la que la relación genotipo-fenotipo se intrinque y deje de ser evidente.

Sin embargo, los mecanismos que explican cómo se puede seguir variando durante largos periodos de tiempo, que permitan proponer incluso el surgimiento de nuevos linajes provienen de muchos experimentos de Biología Molecular. La idea fundamental es que el DNA es la molécula de la herencia y esta tiene una secuencia de bases ordenada, como *Cien años de soledad* en el que las letras sólo tienen sentido por estar ordenadas en palabras, frases, párrafos, etc.

¿Cuál es el mecanismo por el cuál surge la variación?

Las mutaciones son los cambios en la secuencia del **DNA**, estos cambios son relevantes cuando se heredan, pues es la forma de tener nuevas variantes de manera infinita. Hay mutaciones que no se heredan, ya sea porque el organismo no se reprodujo, se reprodujo antes de la mutación, o la mutación no sucedió en una célula germinal. Las mutaciones pueden ser de muchos tipos, el cambio de una base por otra, el aumento o la pérdida de una secuencia de bases, el reacomodo de las secuencias de DNA, el aumento o disminución de cromosomas o la franca duplicación de genomas completos.

La palabra mutación en algunos contextos puede tener una connotación normativa, en el entendido que existe lo normal, lo correcto y aquello no normal resultado de errores en algún proceso. En algunos casos se habla de

polimorfismos, ya sea por quitar la connotación normativa o bien por no saber cual forma es la preexistente y cuál es la derivada.

Las mutaciones causadas por procesos biológicos suelen estar relacionadas con alguno de los siguientes procesos altamente regulados: replicación, recombinación o segregación de cromosomas. Las mutaciones también pueden producirse por la exposición a luz ultravioleta o a rayos X, así como por sustancias químicas como el gas mostaza.

La replicación es el proceso mediante el cual se copia el DNA, la enzima DNA polimerasa es la encargada de unir los nucleótidos usando como molde el DNA existente. La DNA polimerasa se equivoca una de vez de cada  $10^7$  nucleótidos y posteriormente existe un sistema de reparación que hace que este número se reduzca mil veces más a un cambio de cada  $10^{10}$  nucleótidos copiados. Estos errores generan mutaciones puntuales, es decir el cambio de una base por otra. La mayoría de las mutaciones puntuales no tiene un efecto en el fenotipo, sin embargo, la mutación de una base particular puede producir la tolerancia a la lactosa y la de otra puede causar la anemia falciforme. Durante la replicación también puede ocurrir el desplazamiento de hebra ocasionando que regiones repetidas aumenten en tamaño, estas dan lugar a enfermedades genéticas como la atrofia muscular espinal.

La recombinación es cuando dos cromosomas intercambian información, en **eucariontes** sucede durante la meiosis, los pares de cromosomas se encuentran y el cromosoma de origen materno intercambia una o varias secciones con el de origen paterno. En general durante este proceso es como si cambiáramos la definición de árbol de un diccionario por la de otro. El intercambio de información puede ser desigual, de vez en cuando sucede una recombinación no simétrica que da lugar a que un cromosoma tenga más información que otro o que una sección del cromosoma cambie de lugar. A estas mutaciones se les llama rearrreglos cromosómicos. El chimpancé tiene solo una copia de amilasa, mientras que el humano tiene diez copias de ese mismo gen, estas duplicaciones son producto de estos rearrreglos.

La segregación de cromosomas sucede en la división celular, durante la mitosis y la meiosis los cromosomas se separan, ambas células hijas quedan con un juego de cromosomas; sin embargo esto no siempre es así, a veces una célula se queda con más cromosomas que la otra. Este tipo de mutaciones han sido indispensables para el desarrollo de la civilización: la alta producción de granos del trigo y del maíz se debe (en parte) a un aumento del número de cromosomas.

#### Transferencia horizontal

Otra forma de obtener variabilidad es a través de transferencia horizontal de genes, esto sucede cuando un organismo incorpora DNA de otro organismo,

pueden ser pequeñas secuencias de DNA o incluso genomas completos de otras especies. Constantemente los organismos se alimentan de otras células, incluido su DNA, pero de vez en cuando en lugar de degradar el DNA y usar las partes para rehacer nuevas moléculas, se incorpora al material genético y se empieza a copiar junto con el DNA propio. Un ejemplo que sucede a menudo y resulta un problema de salud pública, es la transferencia de genes de resistencia a antibióticos entre dos bacterias, dos bacterias que pueden ser de especies totalmente diferentes. Uno de los casos más dramáticos de transferencia horizontal es el cambio ocurrido a través de la endosimbiosis de lo que ahora conocemos como mitocondria y la célula eucariota. Esta endosimbiosis abrió las puertas a muchas opciones de formas y sus variantes que antes no podrían haber sucedido.

#### Variación independiente de la herencia: Plasticidad fenotípica

Hay muchas variaciones en los individuos que no son el resultado de secuencias diferentes de DNA. Hay variaciones que dependen la de la interacción del organismo con el medio ambiente y no son heredables por lo que son menos relevantes para los procesos evolutivos pero muy relevantes para los procesos fisiológicos. Un ejemplo sencillo de entender es el riego de una planta. En época de lluvias una planta tendrá turgencia y un verde brillante, esa misma planta en época de secas se verá diferente. Algunas de estas variaciones pueden responder a cuestiones meramente físicas, la luz quema las hojas, otras variaciones

responden a la regulación fisiológica, los estomas se cierran, mientras que otras dependerán de la expresión génica, que es una manera molecular de detectar y responder a las condiciones ambientales. La regulación de la expresión genética le permite a la planta controlar cuánta clorofila produce y por lo tanto determina qué tan verde es. La plasticidad fenotípica de los organismos es una gran ventaja adaptativa, depende de la regulación de la expresión génica y le permite a los organismos sobrevivir en diferentes condiciones ambientales. Algunas especies y algunas variantes son más plásticas que otras. La pérdida de la plasticidad es común en organismos que han vivido por muchas generaciones en ambientes muy estables, tal es el caso de los simbioses que viven en un ambiente que está regulado por otro organismo.

#### Otras formas de herencia: Epigenética

En su momento se pensó que la única forma de herencia era a través de la secuencia de las moléculas de DNA, actualmente también se reconocen otras formas de herencia llamadas epigenéticas, también se hereda la estructura tridimensional de DNA, que tan compactado está un segmento de DNA, si tiene modificaciones químicas (metilaciones), o qué tipo de proteínas y RNA hay en el óvulo. Este tipo de herencia no permanece por muchas generaciones, pero resulta necesario para el desarrollo embrionario de los organismos multicelulares, las células del hígado darán lugar a más células del hígado de tal forma que no

tenemos células de ojo en el riñón a pesar de que las dos tengan el mismo genoma.

### Aumento y disminución de la variación

Cuando en una población desaparecen algunas variantes y solo queda un estado para un carácter determinado, decimos que el carácter se fijó en la población e implica una disminución en variación. Hay diferentes fuerzas evolutivas que cambian la variación al interior de una población, dependiendo del caso estudiado alguna de estas fuerzas puede ser más importante que la otra. Las mutaciones y la migración de individuos de otras poblaciones aumentan la variación mientras que la Selección Natural y la Deriva Génica disminuyen la variación. Estas mismas fuerzas actúan diferente si pensamos en la variación entre diferentes poblaciones, en este caso la migración de una población A a una población B, resultará en que ambas poblaciones se parezcan más entre sí. De igual manera, si los ambientes se parecen, la Selección Natural hará que las dos poblaciones se parezcan cada vez más (convergencia). Mientras que diferentes procesos de Deriva Génica harán que las poblaciones se parezcan menos entre sí.

### Variación en humanos

Cada humano es diferente, en general nos reconocemos a partir de la forma de la cara o del sonido de la voz. Las huellas digitales nunca son iguales y los genomas

sólo son iguales en el caso de gemelos idénticos. En el caso del genoma humano se han observado diferencias de un solo nucleótido al interior de los genes, pero la mayoría de las diferencias se encuentran en regiones repetidas no codificantes. La mayoría de las variaciones en el genoma no se han podido asociar a fenotipos determinados. Actualmente se estudian los genomas de grupos de personas con alguna característica común y mediante análisis estadísticos se encuentran los genes y sus variantes asociadas. De esta manera se han encontrado muchas características poligénicas tal como, la altura de las personas y la diabetes tipo I que están asociadas a decenas de genes. Este tipo de estudios han dado lugar a la medicina personalizada y a plantear nuevas formas de diagnóstico, prevención y tratamiento de enfermedades.

## **Bibliografía**

Darwin, C. (1859). Capítulo III.- La lucha por la existencia. En *El origen de las especies*.

## **Lecturas recomendadas**

Carlin, J. L. (2011). Mutations Are the Raw Materials of Evolution. *Nature Education Knowledge* 3(10):10

Clancy, S. (2008). Genetic mutation. *Nature Education* 1(1):187

Kingsley, D.M. (2009). Del átomo al carácter. *Investigación y Ciencia*, 388, 26-33.

Gompel, N., & Prud'homme, B. (2009). The causes of repeated genetic evolution. *Developmental biology*, 332(1), 36-47.