

# Selección natural

Marta Bertolaso y Anna Maria Dieli

Modo de citar:

Bertolaso, Marta y Dieli, Anna Maria. 2019. "Selección natural". En *Diccionario Interdisciplinar Austral*, editado por Claudia E. Vanney, Ignacio Silva y Juan F. Franck. URL=[http://dia.austral.edu.ar/Selección\\_natural](http://dia.austral.edu.ar/Selección_natural)

La teoría de la evolución por selección natural fue formulada por Darwin para explicar la capacidad de cambiar de los seres vivos en respuesta a los estímulos ambientales. Con su teoría, Darwin ofreció un modelo explicativo que daba razón de ser a la semejanza y a la variedad que, simultáneamente, encontramos en los seres vivos. Aunque desde sus inicios la teoría ha ido experimentando cambios para adaptarse a los progresos de la práctica científica, tras dos siglos desde su formulación constituye un hito en la ciencia y en las reflexiones interdisciplinarias. La exposición recorrerá brevemente las etapas fundamentales con el objetivo de comprender el mecanismo de la evolución natural y su influencia en la concepción de los vivientes y del mundo biológico en general. Esta voz posee una orientación analítica y gravitará sobre cuestiones de filosofía de la biología teniendo presente, principalmente, la bibliografía anglosajona. Para una explicación que permita una proyección de la temática a cuestiones ontológicas y teológicas véase (Asúa 2015) y las voces [Evolución](#) y [Las ciencias naturales en el trabajo teológico](#), en este diccionario.

## 1 La teoría de la evolución por selección natural [↑](#)

La teoría de la evolución por selección natural (TESN) fue formulada por Darwin en la obra *Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural*: "A la conservación de las diferencias y variaciones individuales favorables y la destrucción de las nocivas las he llamado 'selección natural' o 'supervivencia del más apto'" (Darwin 1860, 147). El elocuente subtítulo de dicha obra es "*La preservación de las razas preferidas en la lucha por la vida*", y en ella Darwin expone la hipótesis de una "batalla por la existencia", de una lucha por la vida existente en la naturaleza, en la cual solo los mejores consiguen sobrevivir. La propia naturaleza proporciona los medios para vencer en esta batalla a través de los cambios aleatorios, y entre estos, se encuentran algunos que aumentan la posibilidad de sobrevivir. Por consiguiente, estos cambios se seleccionan y transmiten a la progenie, permitiendo así la evolución de las especies. Un cambio que resulte ventajoso se conservará y se transmitirá a la descendencia, mientras que uno que resulte perjudicial, será eliminado. El término "selección" fue utilizado por Darwin para comparar lo que sucede en la naturaleza con la ganadería. En efecto, los ganaderos seleccionan sus propias reses eliminando las peores y permitiendo que solo las mejores sobrevivan y se reproduzcan. Por contraposición a esta "selección artificial", Darwin denominó a su hipótesis "selección natural".

Por lo tanto, la evolución se debe considerar el resultado de un proceso con dos fases: una de *cambios* y otra de *selección*. Los cambios se verifican de modo totalmente aleatorio, por lo que el objetivo de la selección es garantizar el éxito reproductivo. Todo el conjunto de genes se denomina genotipo de un organismo, mientras que sus manifestaciones constituyen el fenotipo. Por eso, algunos rasgos fenotípicos que se desarrollan de manera casual son después seleccionados si permiten un mayor éxito reproductivo. Sin embargo, para que se pueda hablar de evolución se deben dar las siguientes condiciones: variación fenotípica, éxito reproductivo diferencial y heredabilidad.

Uno de los investigadores que caracterizó de este modo la TESH y se percató de la amplia gama de entidades biológicas que podían ser explicadas desde esta teoría fue Lewontin.

"Según lo visto por los evolucionistas actuales, el esquema de Darwin encarna tres principios:

1. Diferentes individuos en una población poseen diferentes morfologías, fisiologías y comportamientos (variación fenotípica).



2. Diferentes fenotipos poseen diferentes tasas de supervivencia y reproducción en diferentes entornos (aptitud diferencial).

3. Existe una correlación entre los padres y los hijos en la contribución de cada uno a las generaciones futuras (la aptitud es hereditaria).

Estos tres principios encarnan el principio de evolución por selección natural. Mientras se sostengan, la población sufrirá cambios evolutivos". (Lewontin 1970, 1)

En primer lugar, los individuos de una población poseen diferentes características fenotípicas y conductuales. Por ejemplo, dentro de una comunidad algunos miembros son más altos y otros más bajos. En segundo lugar, estas diferencias fenotípicas influyen en el éxito reproductivo (*fitness*) o aptitud. Es decir, la cantidad de prole que genera un individuo se relaciona con su característica fenotípica. Siguiendo con el ejemplo, en una población con individuos de diferentes tamaños, los más bajos podrían poseer una ventaja al esconderse mejor de sus predadores. En este caso, los individuos de menor tamaño tendrán mayor éxito evolutivo al sobrevivir y reproducirse mejor. Finalmente, la aptitud es heredable, de manera que cada generación contribuye a una evolución sucesiva de la especie (para una definición de la especie, véase la voz de este diccionario: [Especie](#)).

## 2 El darwinismo universal [↑](#)

El hecho de que la TESN se pueda describir en términos totalmente abstractos ha dado origen a la hipótesis del darwinismo universal, según la cual, si existe vida en otro lugar del universo, esta responde a los principios del darwinismo. *"La teoría de Darwin sobre la evolución por selección natural es más que una teoría local para explicar la existencia y la forma de vida en la Tierra"* (Dawkins 1998, 15).

De hecho, la TESN es una teoría científica abstracta que admite ser formulada en términos matemáticos sin especificar a qué tipo de objetos se aplica (para profundizar en estas cuestiones epistémicas, véase las voces de este diccionario: [Modelos científicos](#), y [Teorías científicas](#)). Por esta razón se dice que la TESN es una teoría universal. Las aproximaciones analíticas de la filosofía de la biología formulan la TESN mediante la ecuación de Price. Esta ecuación, propuesta por el matemático y genetista George Price en 1972 (Price 1972), es una ecuación algebraica que describe la evolución de una población de una generación a otra indicando la relación de covarianza entre la selección y la evolución de una población.

La teoría de la evolución por selección natural sigue tres criterios: cambio, éxito reproductivo y heredabilidad. Cualquier entidad que respete estas tres condiciones es una unidad de selección potencial. Es decir, cualquier entidad capaz de sufrir cambios heredables que influyan en su éxito reproductivo puede evolucionar. Se trata de criterios abstractos, es decir, no exclusivos de entidades biológicas. Este punto es importante: el pilar del darwinismo, la TESN, no indica a qué entidades se aplica, y por eso se puede afirmar que se trata de una teoría científica, abstracta y universal (Walker y Davies 2013, 1).

## 3 La Síntesis Moderna o neodarwinismo [↑](#)

Con anterioridad a Darwin, Lamarck ya había propuesto la herencia por caracteres adquiridos, es decir, que el uso o el desuso modificaban un carácter, y que este cambio se transmitía después a las generaciones siguientes (Lamarck 1802). Pero a fines del siglo XIX, el biólogo alemán August Weismann descubrió que existen dos tipos de células: las somáticas y las germinales, y que sólo las germinales contribuyen a la reproducción. Como consecuencia de este descubrimiento, Weismann estableció que las mutaciones accidentales o producidas por el ambiente sólo se heredan cuando influyen directamente en la línea germinal (Weismann 1892). Así, pocos años después de la formulación de la TESN, la limitación propuesta por Weismann excluyó la posibilidad de una herencia de los caracteres adquiridos y condujo al rechazo de la hipótesis lamarckiana. Darwin se encontró entonces con una primera dificultad: explicar



cómo se transmiten las variaciones casuales a la prole. En efecto, poco después de la publicación del *Origen de las especies* tuvo lugar un debate sobre la herencia de los caracteres adquiridos (Pichot 1993).

La llegada de la *Síntesis Moderna* entre los años 1920 y 1950 marcó un punto de inflexión en el estudio de las dinámicas evolutivas. La Síntesis Moderna (también llamada *neodarwinismo*) es la teoría que unifica la teoría de la evolución por medio de la selección natural con la genética mendeliana (Huxley 1942, Mayr y Provine 1980). Las leyes de Mendel describen la distribución de las parejas de alelos en las diferentes generaciones. El neodarwinismo sostiene que el cambio genético de las poblaciones naturales se produce de un modo casual, mediante mutaciones y recombinaciones. La principal contribución de la Síntesis Moderna consistió en mostrar de qué manera la selección natural junto con otros procesos que actúan sobre un gran número de rasgos heredables y en grandes poblaciones pueden dar como resultado acumulativo una evolución que puede reconstruirse a partir de caracteres compartidos entre seres vivos. Esta convicción de fondo fue un argumento unificador entre las diferentes ramas de la biología (por ejemplo, la genética, la citología, la sistemática, la botánica y la paleontología).

Poco después, el descubrimiento del ADN como base material de la herencia (Watson y Crick 1953) ofreció luz sobre los mecanismos hereditarios. La doble estructura helicoidal del ADN y sus procesos dinámicos hicieron posible, al mismo tiempo, la variabilidad y la estabilidad del genoma. Se descubrió que algunas secuencias de ADN, aquellas que denominaron genes (Watson 1965), constituían la base de la herencia y de sus mutaciones, encontrando así el material sobre el que actuaba la selección natural. Actualmente se sabe que las mutaciones están causadas por errores en la reduplicación del ADN. Cada vez que una célula se divide por mitosis, se duplica el ADN para que las células resultantes dispongan el mismo ADN que la célula que les ha dado lugar. Errores en el proceso de duplicación se traducen en células con ADN distinto al esperado, lo que da lugar a una mutación. El entrecruzamiento cromosómico (*crossing-over*) que ocurre durante la formación de los gametos a través de la meiosis tiene un papel crucial para favorecer la variabilidad. Dicho entrecruzamiento es un mecanismo de recombinación del material genético de las células precursoras de los óvulos y de los espermatozoides, recombinación que permite un intercambio de porciones homólogas de este material. De ese modo, el cromosoma de cada gameto (célula haploide, esto es, con sólo un cromosoma de cada par esperado, es decir, con la mitad de cromosomas de las células somáticas, por ejemplo, humanas) es una combinación de fragmentos única del par de cromosomas homólogo de la célula de la que procede (célula diploide, esto es, con los dos cromosomas que constituyen cada par, es decir, con todos los cromosomas). Este intercambio de genes entre cromosomas homólogos es importantísimo, ya que representa una fuente de variabilidad genética. Estas variaciones también se pueden producir por la influencia de factores externos, de los llamados agentes mutagénicos. Estos mecanismos aquí someramente presentados son la condición de posibilidad de la alternancia de los rasgos fenotípicos entre generaciones.

Sin embargo, la relación entre fenotipo y genotipo es compleja. En primer lugar, no se puede atribuir a un solo gen el desarrollo de un carácter: caracteres complejos como la forma del rostro o el peso corporal no dependen de un solo gen, sino que se deben a la acción de diferentes genes y a la interacción con el ambiente. Además, todas las células del mismo organismo tienen el mismo genotipo, pero su expresión varía en los diversos tejidos y según el grado de desarrollo del mismo organismo y del ambiente. En general, la Síntesis Moderna se basa en un concepto de gen anterior a la genética molecular, en el cual la relación genotipo-fenotipo se comprendía de forma lineal. Actualmente no sólo se sabe que no es así, sino que existen variaciones heredables que no son genéticas.

## 4 El debate sobre la unidad de selección [↑](#)

El carácter abstracto del principio de evolución por selección natural está en el origen del debate sobre la unidad de selección donde se trata de establecer sobre qué entidades actúa la selección natural. El término “unidad de selección” fue acuñado por Lewontin (1970) para designar a todas las entidades que serían seleccionadas tras una variación genotípica y fenotípica aleatoria, con posibilidad de ser transmisible con posterioridad por medio de la reproducción. Por lo tanto, las variaciones fenotípicas, la heredabilidad de esas variaciones y la diferencia de aptitud que deriva de dicha heredabilidad son características de la unidad de selección. Lewontin fue precisamente el primero en darse cuenta de que ese término podía aplicarse en la naturaleza a todo tipo de entidades: a las moléculas, a las células, a los organismos, a las poblaciones, e incluso a la especie y a todo el ecosistema.



Para comprender el debate sobre la unidad de selección es necesario establecer la distinción —que se debe originalmente a Hull— entre dos entidades biológicas implicadas en el proceso de evolución por selección natural, el *replicador* y el *interactor*.

*“Así, las dos clases de entidades que funcionan en los procesos de selección se pueden definir de la siguiente manera:*

*Replicador: una entidad que pasa con su estructura intacta directamente en la replicación.*

*Interactor: una entidad que interactúa directamente como un todo cohesivo con su entorno de tal manera que la replicación sea diferencial.*

*Con la ayuda de estos dos términos técnicos, el propio proceso de selección puede definirse como:*

*un proceso en el cual la extinción diferencial y la proliferación de interactores causan la perpetuación diferencial de los replicadores que los produjeron” (Hull 1980, 318).*

Dawkins define el *replicador* como una molécula primordial capaz de crear copias de sí misma (Dawkins 1976). El *replicador* se caracteriza por su longevidad, fecundidad y la fidelidad de las copias que realiza. De hecho, según Dawkins, todo en la naturaleza tiende a la estabilidad. La evolución es, por lo tanto, algo que ocurre, en cierto modo, “contra la naturaleza de las cosas”: sucede a pesar de los intentos de los replicadores de impedirla a través de la fidelidad de réplica más alta posible. Así, la evolución se explica por el hecho de que, a veces, se generan errores de copia, y al acumularse, dichos errores se convierten en algo “grave” en el sentido de constituir una desviación del replicador original. De este modo, el mundo ha empezado a estar poblado por variantes lejanas, cada vez más distintas entre sí, del mismo replicador inicial, dándose así la evolución por selección natural. Los replicadores, de hecho, han empezado a adaptarse de manera diversa al ambiente y la selección ha favorecido a los mejor adaptados. Para Dawkins, los mejores replicadores son los genes: se trata de las unidades que mejor ejemplifican los caracteres de longevidad, fecundidad y fidelidad de réplica. La competición, la lucha por la supervivencia se realiza por lo tanto entre estas unidades primordiales, y durante esas competiciones, los replicadores ponen en acto una mejora progresiva porque mantienen los cambios que aumentan la estabilidad y eliminan todo aquello que los pone en peligro.

Para sobrevivir y reproducirse, los replicadores construyen, según Dawkins, verdaderas y auténticas máquinas de supervivencia: los *vehículos*. Cuando la lucha por la supervivencia se hizo más dura, los replicadores encontraron más útil empezar a cooperar para formar unidades complejas dentro de las cuales fuese más fácil sobrevivir y reproducirse. Con el término *vehículo*, Dawkins designa a cualquier entidad relativamente discreta que albergue replicadores de los cuales servirse para reproducirse y propagarse. Esa definición se refiere particularmente a los organismos. De esta manera, Dawkins reconoce el papel que tiene el fenotipo en la transmisión del genotipo.

El término “replicador” es también usado por Hull (Cfr. 1980). Después de hacer una síntesis de la concepción de Dawkins del replicador y sus caracteres, Hull introduce el concepto de *interactor*. Las “unidades primordiales” de las que habla Dawkins pueden tener dos tipos de interacción con el ambiente circundante: reproducirse de modo fiel e interactuar con el ambiente para aumentar su capacidad de supervivencia. En el primer caso de interacción, las unidades primordiales se reproducen directamente e interactúan con el ambiente solo indirectamente; en el segundo caso, la interacción con el ambiente es directa y la reproducción indirecta. El replicador es, por lo tanto, la entidad que transmite su estructura durante la replicación; un interactor es, en cambio, una entidad que interactúa de modo cohesivo con su ambiente, de tal modo que esa interacción causa las diferencias de valores adaptativos. Hull recurre a la hipótesis de los orígenes de la vida para explicar cómo se pueden desarrollar las diferencias entre interactores y replicadores. Sostiene que, originariamente, las dos tareas de replicación e interacción con el ambiente las llevaba a cabo la misma entidad. A lo largo del tiempo, esos procesos tan diferentes dieron origen a dos entidades distintas. Por lo tanto, es correcto definir como replicadores a las unidades involucradas en el proceso de replicación, pero es necesario distinguirlas de las estructuras que interaccionan con el ambiente, de los interactores. En líneas generales, podríamos decir que el interactor de Hull corresponde al vehículo de Dawkins: se trata de esa entidad superior que contiene dentro a los replicadores, transmitiendo y haciendo de intermediaria en la interacción de estos últimos con el ambiente. Hull define el replicador como una entidad que transmite su estructura durante el proceso de replicación; el interactor es, en cambio, una entidad que interactúa como un todo con su ambiente con el fin de causar diferencias en



la replicación. La selección es, por lo tanto, el proceso en el que la diferente proliferación de los interactores causa una perpetuación distinta de los replicadores que los han producido. Por consiguiente, la evolución por selección natural requiere una interconexión entre replicación e interacción: la selección actúa sobre el replicador y el interactor muta.

Las hipótesis y explicaciones sobre la naturaleza de las unidades de selección forman parte del intento de proporcionar una conceptualización filosófica de las entidades de la biología. Quizá por eso, el debate sobre la unidad de selección ha sido uno de los más intensos y duraderos en la filosofía de la biología, y ha interesado tanto a los filósofos como a los biólogos, que se han afanado durante años en una clarificación conceptual que hiciese posible la definición de la unidad de selección. El debate continúa hoy, al menos en parte, abierto (véase Okasha 2010).

## 5 La epigenética [↑](#)

El descubrimiento de que el genoma es un sistema complejo y dinámico, y el de que igual de compleja y dinámica es su relación con el fenotipo, deberían ser tenidos en cuenta en una concepción más integral de la evolución. En este sentido, podrían ser relevantes los aportes que pueda ofrecer el avance en los estudios de cómo pueden ser heredados algunos cambios epigenéticos.

El término “epigenética” fue acuñado hacia la mitad del siglo XX por el biólogo escocés Conrad Waddington. Dicho término ha llegado a designar con el tiempo la rama de la genética que estudia las modificaciones que alteran las expresiones de los genes, sin modificar el patrimonio genético. Esas modificaciones pueden eventualmente ser heredables y por lo tanto es sostenido por algunos investigadores que podrían contribuir a la evolución de la especie por selección natural. De este modo, el estudio de la epigenética contribuyó a comprender la importancia del ambiente en el desarrollo del organismo y muy posiblemente en la evolución de la especie. Los experimentos de Dmitry Belyaev (Belyaev 1969) son célebres por el desarrollo de dicha disciplina: en los años 50 empezó a domesticar zorros de Siberia. Puso en cautividad a estos animales, a los que después aplicó el método utilizado para la cría selectiva, que consistía en alimentar solo a los zorros que no mostraban un comportamiento agresivo respecto al hombre. En la siguiente generación no solo notó que los zorros habían modificado su comportamiento, haciéndose menos agresivos, sino que también presentaban cambios en el aspecto fenotípico, por ejemplo, en el color del pelo o de los ojos. Además, respecto al patrimonio genético, muchos zorros tenían cromosomas de más. Con esos experimentos, Belyaev descubrió que la máxima latina según la cual “la naturaleza no da saltos”, ya que todo en la naturaleza ocurre de modo lento y gradual, no siempre es verdadera, al menos en biología: algunos cambios se pueden verificar en el plazo de una sola generación.

Por tanto, la epigenética implica un cambio no a nivel de información genética sino, en cierto sentido, en el modo en que esta se organiza. No se puede hacer aquí una exposición rigurosa del significado de epigenética (para ello, véase la voz de este diccionario [Epigenética](#)), pero se dejarán brevemente apuntadas algunas claves. Los mecanismos más conocidos hoy en día, que se encuentran en la base de la epigenética son la metilación del ADN y la modificación de las histonas. Estos mecanismos influyen en la expresión genética, aunque no supongan una mutación en la secuencia génica. Los estudios de epigenética se originaron con el estudio de la evolución. Una de las aplicaciones de la epigenética es en el campo de la diferenciación/especificación celular. Este campo de investigación permite comprender cómo células que nunca han sido genéticamente idénticas dan origen a una serie de órganos y tejidos diversificados y altamente especializados. El epigenotipo o epigenoma se encuentra entre el genotipo y el fenotipo: interacciona con el ambiente y con el genotipo al mismo tiempo, influyendo en el desarrollo del organismo.

Un canal particular de transmisión epigenética son los cuidados parentales. Se ha demostrado que los cuidados de la madre tienen una influencia epigenética en el desarrollo de la prole. M. J. Meaney dirigió una serie de estudios que demostraron que la variación en el grado de los cuidados maternos o la separación de la madre induce cambios epigenéticos que se han visto estrechamente relacionados con respuestas endocrinas y conductuales tales como el estrés, los que pueden por ejemplo observarse en el adulto (Meaney 2010). Dicho de otro modo, los animales que han recibido menores cuidados, reproducen a su vez este comportamiento con su propia cría (para profundizar, véase la voz de este diccionario [Evo-devo - Biología evolutiva del desarrollo](#)).



## 6 Las transiciones evolutivas [↑](#)

Uno de los recientes desafíos de la historia de la teoría de la evolución por selección natural es explicar el surgimiento de entidades formadas por una agregación de entidades más pequeñas, como por ejemplo, el origen del organismo pluricelular a partir de un conjunto de células. Así nacieron las tesis de las *transiciones evolutivas*, término que indica precisamente el desarrollo de una entidad mayor a partir de un agregado de entidades menores bajo el impulso de la selección natural (Cfr. Maynard-Smith y Szathmáry 1995, 227; Bouchard y Huneman 2013, 144). Se trata de explicar la formación de un individuo a partir de un grupo, es decir, cómo algunos colectivos proceden de la agrupación de individuos y mantienen su individualidad e identidad a lo largo del tiempo.

El debate se consagró en la obra de J. Maynard Smith y E. Szathmáry (1995) que, con el título *Major Evolutionary Transitions*, analiza cuáles han sido las mayores transiciones en la historia evolutiva. Según los autores, las principales transiciones que se han verificado en el camino de la evolución son ocho. En primer lugar, (1) nos encontramos con el paso de una sola molécula a un grupo de moléculas, que son capaces de replicarse como un todo. Después, (2) aparece el nacimiento de los cromosomas a partir de un conjunto de replicadores autónomos. Más adelante, (3) encontramos la evolución del ARN al ADN. Seguidamente, (4) nos encontramos con la transición de células procariotas a células eucariotas, (5) de la reproducción asexual a la sexual, (6) de los individuos singulares a las colonias y, por último, (7) de los grupos de primates y (8) de las sociedades humanas. En resumen, el nacimiento de los cromosomas, de los eucariotas, de la reproducción sexual, de los organismos pluricelulares y de los grupos sociales son las principales etapas en la historia de la vida, y se trata de fases no solo sucesivas desde el punto de vista lógico, sino también cronológico.

A pesar de constituir transiciones muy diferentes, todas tienen un común denominador: en el origen de la transición hay una cooperación entre entidades que, bajo la presión de la selección natural, se unen para formar una unidad integrada. Por lo tanto, la cooperación es un mecanismo fundamental para el nacimiento de nuevas entidades biológicas. Los organismos unicelulares primordiales habrían estado dotados de todos los mecanismos que les habrían permitido unirse para responder a algunos estímulos ambientales. Entre estos mecanismos destacan la adhesión celular, la muerte celular programada y la comunicación intercelular, indispensables para la formación de un organismo pluricelular.

Cuando las entidades se unen entre sí, se verifica el incremento de dimensiones: se forma así un todo integrado cuyas partes dependen mutuamente las unas de las otras y al mismo tiempo se diferencian claramente y colaboran para mantener la cohesión del grupo. La integración entre las entidades parece aumentar cuando los beneficios derivados de la cooperación superan, en términos evolutivos, a los que derivan de sus costes. La cooperación es, por lo tanto, la primera característica de una transición exitosa. El papel de la cooperación corre a veces el riesgo de ser infravalorado en los estudios de las dinámicas evolutivas cuando se piensa que éstas estarían fundamentalmente basadas en las relaciones de competencia y predación. El fenómeno de la cooperación es más difuso y relevante de lo que se piensa, hasta el punto de que también el origen de la pluricelularidad podría atribuirse a él (Cfr. Michod 1999, Dupré y O'Malley 2009, Queller y Strassmann 2009). Es precisamente el desarrollo de la cooperación lo que permitiría el paso de la aptitud de un nivel inferior (en el que solo hay coste) a la de un nivel superior (en la que hay un beneficio) (Cfr. Michod 2007).

Sin embargo, la integración no bastaría para que pudiera tener lugar una transición evolutiva. Por ejemplo, para que pudiera perpetuarse esta nueva forma de vida sería crucial la adquisición de una capacidad reproductiva. De hecho, un individuo vivo llega a ser tal si y sólo si se reproduce como tal, es decir, de manera unitaria, dando lugar a una entidad semejante a él. Lo que se verifica durante una transición evolutiva es que una entidad que antes era capaz de reproducirse de manera autónoma ya no es capaz de hacerlo, y se replica solamente como parte de la entidad mayor de la que forma parte. Es, por ejemplo, el caso de las bacterias que llegaron a formar parte de una célula eucariota. Se acepta como probable hipótesis que algunas células procariotas habrían sido fagocitadas por otras células, de las que después habrían llegado a formar parte integrante, y que un mecanismo similar habría tenido lugar en el origen de las mitocondrias o cloroplastos. Una vez ocurrida la transición, las mitocondrias y los cloroplastos habrían perdido o habrían limitado su capacidad de replicarse autónomamente, de manera independiente de las células de las que forman parte.





Otra característica de estas transiciones sería, por lo tanto, su irreversibilidad: esto se verifica porque las entidades, una vez unidas, pierden la capacidad de replicarse de modo autónomo. Por ejemplo, una mitocondria ya no puede replicarse fuera de una célula, así como una abeja obrera no puede fundar una colonia; un mamífero que se reproduce por vía sexual ya no puede reproducirse por partenogénesis. Sin embargo, la irreversibilidad no es absoluta: no es un factor necesario para que se origine la transición, sino que únicamente se produce como consecuencia contingente. Además, sostener que la transición es irreversible no bastaría para explicar cómo puede mantenerse el nuevo individuo (Maynard Smith y Szathmáry 1995, 9).

Otro carácter de las transiciones es la división del trabajo. Esta división sirve, en primer lugar, y como sostenía Adam Smith respecto a la economía, para favorecer una especialización del trabajo. Por ejemplo, al principio el ácido nucleico habría cumplido funciones de material genético y de enzima; en cambio, actualmente la función enzimática es cumplida mayormente por proteínas (Maynard y Szathmáry 1995, 227). La diferenciación entre las células somáticas y las germinales sería otro ejemplo de la división del trabajo, siendo estas últimas las únicas que intervienen en la generación de nuevos organismos pluricelulares, mediante la reproducción sexual, o de especialización del trabajo, que ha tenido lugar a distintos niveles biológicos.

Dicha separación sirve también para contrastar la presencia de posibles desertores o “tramposos” (en inglés, *cheaters*), es decir, entidades que se han agregado solo para obtener ventajas individuales actuando de un modo “egoísta” con el fin de conseguir un beneficio inmediato en términos evolutivos. Por ese motivo, llegada la transición, en el nuevo individuo se instauran mecanismos capaces de controlar los conflictos evolutivos de nivel inferior. De hecho, la selección que actúa sobre entidades subyacentes no suele minar la cohesión a nivel superior (Cfr. Godfrey-Smith 2009). Es decir, hay que suprimir la tendencia natural de las entidades de nivel inferior a competir entre ellas. Solo gracias a la puesta en marcha de estos mecanismos represivos puede emerger una aptitud de grupo que permita a esa nueva unidad configurarse como un nuevo individuo. Dicho de otro modo, para que un grupo de células o tejidos llegue a convertirse en un individuo, es necesario que coincidan los intereses del grupo y de las partes. La división por meiosis es un ejemplo de este tipo de mecanismo, pues sirve para tener bajo control la posible “tendencia egoísta” del gen, asegurando a cada alelo la misma probabilidad de supervivencia a través del nuevo gameto (Michod 2009, 8).

El mantenimiento de la individualidad también se verifica, por tanto, gracias al desarrollo de un mecanismo de control parecido, que impide a las partes trabajar por su propio beneficio en detrimento del grupo. De hecho, vivir en grupo puede tener ventajas, pero tiene un costo y el riesgo de que las entidades se unan solamente para obtener beneficios. Pero en este último caso, el grupo que se formara de ese modo no tendría muchas posibilidades de sobrevivir.

En el marco previsto por las tesis de las transiciones mayores, la cooperación, la integración, la reproducción unitaria, la irreversibilidad y la regulación de los conflictos son los caracteres principales que definen el origen de un individuo a partir de un grupo de individuos. Se podría decir, por tanto, que lo que define al nuevo individuo es su integración funcional, es decir, la capacidad de sus partes de cooperar en la supervivencia del conjunto (Cfr. Okasha, En Calcott y Sterelny 2011, 55. Cfr. Michod 1999, 32). Todas estas características se encuentran, sin embargo, de manera diversificada en los varios tipos de transiciones anteriormente enumerados.

## 7 La selección multinivel [↑](#)

El estudio de las transiciones evolutivas muestra, por lo tanto, cómo se pueden desarrollar nuevos niveles de selección y, como consecuencia, cómo se crean nuevos niveles en la jerarquía de las entidades biológicas. Usando el esquema conceptual de las unidades de selección es posible comprender cómo emergen propiedades darwinianas de la interacción de individuos de nivel inferior. La cuestión no se limita a individualizar a qué nivel actúa la selección, sino a explicar cuáles son los mecanismos que dan origen a la jerarquía de las entidades biológicas. En concreto, se trata de explicar por qué la selección a nivel inferior no prevalece sobre la selección a nivel superior. Esto ha dado origen a la hipótesis de la selección multinivel. La teoría de la selección multinivel ha contribuido a reavivar la temática de la selección de grupo (Queller y Strassmann 2009).

Con el término “selección multinivel” se alude a la hipótesis de que la selección pueda actuar sobre más de un nivel



de la jerarquía de las entidades biológicas (Brandon 1982). De hecho, esto es lo que parecen demostrar las transiciones evolutivas (Maynard Smith y Szathmáry 1995).

El debate sobre dichas transiciones se puede considerar un estudio de la perspectiva diacrónica de la selección multinivel, en cuanto trata de entender cómo han evolucionado históricamente los individuos colectivos a partir del todo y de las partes. Problemas tales como comprender el origen del ADN o del ARN, o el surgimiento de los insectos sociales, pertenecen a esta perspectiva diacrónica. Nos encontramos ante la tarea de intentar entender cómo, a lo largo de la historia, la evolución ha favorecido, por un lado, el nacimiento de grupos cada vez más complejos e integrados y, por otro lado, el desarrollo gradual de aptitudes de grupos hasta llegar, en algunos casos, a no ser directamente proporcionales a la aptitud de sus componentes singulares.

Pero el debate sobre la selección multinivel tiene también una formulación sincrónica: entender a qué nivel actúa la selección. Durante los últimos años, los filósofos de la biología se han centrado más bien en este aspecto: han intentado desarrollar los modelos que explican cómo puede darse la selección en más niveles.

Se pondrá aquí un ejemplo examinando un escenario con dos niveles de selección (Cfr. Okasha 2006, 47 y ss.). Se puede considerar un conjunto de partes: el conjunto es el individuo de nivel superior y las partes son los individuos de nivel inferior. Los criterios para la evolución por selección natural son las variaciones fenotípicas, la diferencia de aptitud y la heredabilidad. Sostener que las dos entidades —la de nivel superior y la de nivel inferior— evolucionan, significa afirmar que las dos satisfacen estos tres requisitos. Por lo tanto, hay un escenario en el que se verifican simultáneamente diferencias de *aptitud* a todos los niveles.

Esto implica comprender cómo las variaciones de caracteres, aptitud y heredabilidad de las partes influyen en las variaciones de caracteres, aptitud y heredabilidad del grupo; y viceversa. Veamos de qué modo se realizan estos elementos en las partes y en el grupo. Hay casos en los que el valor de un carácter cualquiera en un colectivo viene dado por la media de los caracteres de sus partes: se trata de agregados de partes más sencillas como, por ejemplo, el arrecife de coral. En este caso, la frecuencia de un cierto carácter en las partes que lo componen influye directamente en las expresiones de ese carácter en el grupo: por ejemplo, en algunos modelos de selección de grupo, es frecuente referirse a la expresión génica de un carácter como a la media de la frecuencia del gen en el grupo. Sin embargo, en otros casos, el carácter del grupo no es expresión directa de las partes: esto es lo que define al grupo como algo más que un agregado de partes.

Un caso muy estudiado en este ámbito es el de las algas *Volvocine*. Se trata de un alga verde que vive en colonias y que presenta diversas formas de vida: de una parte, encontramos la *Gonium pectorale*, que, aunque viva en colonias, mantiene la capacidad de sobrevivir y reproducirse autónomamente. Por otra parte, encontramos la *Volvox carteri* que, aun siendo siempre una forma colonial, exhibe una separación entre germa (es decir las células que contienen material genético que puede ser transmitido a un descendiente y de las cuales se forman los gametos) y soma (es decir las células que conforman el crecimiento de los tejidos y órganos) y una especialización en las células que la acercan mucho más a un organismo pluricelular. En este caso se puede decir que la *Gonium pectorale* responde a la primera definición, a la de un agregado de partes: para estudiar la expresión de un carácter, como por ejemplo la presencia de flagelos, bastará observar ese carácter en los organismos singulares que la componen. Por el contrario, la *Volvox carteri* es algo más que un agregado: presenta caracteres emergentes, que no se pueden reducir a los de las partes singulares, como por ejemplo la reproducción sexual. Se puede distinguir, por lo tanto, un agregado de un conjunto emergente: la diferencia radica en la diversa relación entre las partes y el todo.

En lo que se refiere a la reproducción y la diferencia de aptitud se pueden verificar diversas situaciones. En primer lugar, se puede dar el caso de que la reproducción de las partes y la del todo vayan de la mano: es el caso de la replicación de los cromosomas y de las células. La replicación de los cromosomas se realiza durante cada ciclo celular: de hecho, cada vez que una célula se reproduce, se tiene que duplicar todo el genoma para que se pueda transmitir a la progenie. Por lo tanto, hay tantas reduplicaciones de células como de cromosomas. También puede haber casos en que la replicación de las partes y del todo no estén sincronizadas. Por ejemplo, las mitocondrias se dividen más veces durante la vida de una célula. De hecho, las mitocondrias son orgánulos semiautónomos, ya que tienen la capacidad de dividirse de modo binario, independientemente de la replicación celular. Cuando, como en este último caso, la reproducción no es sincronizada, los diversos tipos de partes pueden variar a lo largo del ciclo vital de un grupo precisamente gracias a las diferencias entre sus tiempos de supervivencia y reproducción.





Los tipos de reproducción de colectivos pueden variar enormemente. En primer lugar, se pueden reproducir por vía asexual, es decir, por fisión o generando propágulos (haploides o diploides). También pueden producir esporas que se unan después mediante reproducción sexual. Todos estos tipos de reproducción se encuentran en la naturaleza de las entidades colectivas.

A modo de ejemplo, se puede considerar el caso de la ameba *Dictyostelium*, que se forma a partir de la agregación de un elevado número de amebas unicelulares. Dicho organismo, en condiciones ambientales favorables, presenta una reproducción asexual; sin embargo, cuando no tiene comida es capaz de reproducirse sexualmente. De este modo produce una forma agregada (por lo tanto, un organismo pluricelular) llamado *pseudoplasmodio*, semejante a un caracol, con la capacidad de moverse hacia un ambiente más rico en nutrientes. Cuando encuentra una atmósfera adecuada, el *pseudoplasmodio* da origen al cuerpo fructífero que produce esporas; estas, al germinar, originan nuevas amebas, y en este punto, se reanuda el ciclo vital desde un estadio celular.

Lo que interesa es ver cuál es la relación de la aptitud entre los dos niveles. La *fitness* de una parte de nivel inferior viene dada por la cantidad de progenie que origina. En cambio, la del grupo se puede definir de dos modos. En primer lugar, puede proceder de la media de las aptitudes de sus partes. Entonces, el grupo con mayor aptitud sería el que tiene el mayor número de partes con una aptitud elevada. Es el caso de los grupos de agregados. En cambio, la medida de la aptitud del grupo en cuanto tal (y no la aptitud de sus partes) será el número de grupos que produce como progenie. En este caso el grupo con las partes que originan un mayor número de progenie no tendrá necesariamente mejor aptitud de grupo, es decir, no se reproducirá más. Estos son los colectivos integrados, los del tipo *Volvox carteri*, *Physalia physalis* o los organismos pluricelulares complejos. En definitiva, un organismo pluricelular está mejor adaptado que otro cuando se reproduce más que este, no cuando sus células se reproducen más que las células de otro organismo. Encontramos, con lo dicho, que hay diferencia reproductiva tanto a nivel celular como a nivel de organismo, pero ambas no siempre están vinculadas de manera directa.

Existen, por lo tanto, dos modelos de selección multinivel. El primero es aquel en el que la aptitud de las partes influye directamente en la del grupo: se puede denominar "selección multinivel 1" (MLS1). En el segundo caso, en cambio, la aptitud del grupo es emergente. Se trata de la "selección multinivel 2" (MLS2) (Cfr. Okasha 2006). Este último caso es el que se verifica al final de una transición evolutiva. En la transición se pasa de MLS1 a MLS2. En realidad, la idea de que se dé una transferencia de aptitudes es crucial para las transiciones evolutivas. Por poner un ejemplo, se puede pensar en el organismo pluricelular. Está compuesto de diferentes células, pero cuando se quiere considerar su éxito reproductivo, se cuenta la progenie del organismo como un todo y no la de las células singulares. Si un organismo al reproducirse da lugar a otros dos organismos, la aptitud total no se obtiene a partir de la suma de la aptitud de todas las células presentes en ambos organismos: es, simplemente, la de los dos organismos resultantes.

Por lo tanto, una transición se puede definir como un proceso durante el cual diversos individuos se reagrupan en un colectivo que al final del proceso se convierte en una unidad potencial de aptitud (Huneman, en Huneman y Bouchard 2013, 143).

Por consiguiente, la selección multinivel parece la hipótesis más plausible para explicar el fenómeno de las transiciones evolutivas dentro de las evoluciones por selección natural. La selección multinivel se empezó a sostener a partir de los años 80, sobre todo para explicar los fenómenos del altruismo y de la presencia de rasgos desventajosos a nivel individual (como la esterilidad) en los insectos sociales. Esos rasgos se explican precisamente a través de la selección multinivel como resultado de una selección dentro del grupo y otra del grupo como un todo. De hecho, la selección entre los componentes del grupo favorece un comportamiento egoísta, mientras que la selección en el grupo favorece un comportamiento altruista (para ello, véase la voz de este diccionario [Altruismo biológico](#)). La primera fase de la transición tendrá por tanto un agregado cuya aptitud viene dada por la suma de las aptitudes de sus elementos (MLS1). Después, ese colectivo asume su propia aptitud que luego transmite a su descendencia (MLS2).

Un ejemplo de altruismo como muelle para la transición evolutiva es el mecanismo de muerte celular programada o apoptosis (en inglés, *programmed cell death*). La apoptosis es un fenómeno muy común en los organismos pluricelulares. Se trata de un "suicidio celular" programado que requiere la utilización de energía y actúa a través de mecanismos fisiológicos y metabólicos. Dicho fenómeno ha sido muy utilizado en el ámbito de las hipótesis sobre las transiciones evolutivas ya que parece estar en el origen de la pluricelularidad y de fenómenos asociativos que permiten el paso de la aptitud de nivel individual a la de grupo. Si en los organismos pluricelulares este fenómeno se



puede explicar recurriendo al beneficio que proporciona a todo el organismo, el mismo resulta sin embargo misterioso en los organismos unicelulares. De hecho, surge la pregunta de por qué un organismo unicelular debería elegir este tipo de muerte en lugar de esperar a que le llegue la muerte no programada. Para entender si el mecanismo de muerte celular programada puede, en estos casos, aventajar a las células que rodean a la que se dirige al proceso de suicidio, se ha llevado a cabo un experimento. Durante meses se han comparado dos grupos de células del alga verde unicelular *Chlamydomonas reinhardtii* (Cfr. Durand, Rashidi y Richard 2011). El primer grupo de células se destruyó sometiéndolo de improviso a ondas acústicas. Al segundo, en cambio, se le indujo a un mecanismo de muerte celular programada. En este punto se han verificado las consecuencias sobre la aptitud en los dos grupos diferentes. Si la muerte de una célula aumenta la aptitud de las células circunstantes, ese mecanismo se puede explicar recurriendo a la hipótesis de la selección de grupo. Para verificarla se ha estudiado el efecto que tienen las sustancias emitidas durante la muerte de la célula, en los dos casos, sobre las células circunstantes. De este modo se ha podido observar que, en el caso de muerte programada, las sustancias se liberan de modo organizado, y esto influye positivamente en la aptitud de las demás células. Se verifica por tanto la hipótesis de una ventaja evolutiva para las células que circundan a la que sufre el proceso de apoptosis: durante dicho proceso se emiten sustancias que favorecen la aptitud de grupo. De este modo, la necesidad de una muerte programada en un organismo unicelular se explica a través de los beneficios que esta provoca en los otros organismos unicelulares que lo circundan.

La temática de la selección multinivel es, por lo tanto, la heredera del debate sobre la unidad de selección. El problema que hay en el núcleo del debate sobre los niveles de selección es si esta actúa sobre las partes o sobre el grupo en su totalidad. Hay que tener presente que estamos considerando un escenario simplificado, con solo dos niveles, uno dentro del otro, sin embargo, en la naturaleza puede haber un mayor número de niveles de complejidad.

Para algunos, la selección del nivel es solamente convencional y depende de quién formule dicha pregunta. Por ejemplo, un médico considerará el organismo como un todo; mientras que un etnólogo se interesará por cómo evoluciona una especie; y así sucesivamente. Naturalmente, según el nivel que se escoja, la descripción de los fenómenos cambia. Se puede mantener, sin caer en convencionalismos, que la hipótesis de que la selección natural actuaría sobre diversos niveles parece comprobada; de este modo, el mecanismo de selección natural afectaría a varios niveles de la vida.

## 8 Las funciones: de la teleología a la exaptación [↑](#)

Otro problema con el que se enfrenta la TESN es el de la definición de función en biología. La TESN parece poder ofrecer una definición de función que prescindiera de la causa final. La naturalización (es decir eliminar cualquier referencia a la causa final) de la noción de función es posible a través de una aproximación etiológica: la función tiene sentido en relación al pasado que la ha llevado a ese estado, es la consecuencia de algo que se ha verificado en el pasado. La explicación se denomina etiológica en cuanto explica el motivo, la causa por la que una determinada función está presente. Decir cuál es la función de un órgano equivale a explicar la causa por la que se ha desarrollado dicho órgano. Por ejemplo, decir que el corazón tiene la función de bombear sangre quiere decir que ha sido seleccionado para realizar esa tarea (para profundizar, véase la voz de este diccionario [Finalismo](#)).

Sin embargo, la idea de que la selección natural sea la causa de la función ha sido fuertemente criticada (Gould y Lewontin 1982). Según Gould es necesario distinguir entre la función como adaptación modelada directamente por la selección natural y una adaptación que viene, por el contrario, empleada por un nuevo uso, y por lo tanto, no es el resultado directo de la selección natural. En este caso la función que no es un producto directo de la selección natural es un subproducto de esta o su resultado accidental. Para distinguir este ejemplo de función de la función como adaptación, Gould ha propuesto el concepto de exaptación. Esta noción estudia la relación entre estructuras y funciones, poniendo en tela de juicio el paradigma adaptacionista en biología. Con esta hipótesis se rechaza la idea de que pueda haber un diseño inteligente que guíe la selección natural.

Veamos un ejemplo de exaptación. El autor habla de las juntas de la bóveda de San Marcos (Gould y Lewontin 1982). En arquitectura, las juntas son elementos de empalme entre la cúpula y la estructura que hay debajo. Estas se originan por la conformación de la estructura de la cúpula: en cierto modo es un producto secundario, un derivado de



la construcción de la cúpula. Una vez construida la cúpula, en esas juntas se colocaron las figuras de los apóstoles, pero sería equivocado sostener que la junta se creó para representar a un apóstol. Se comete el mismo error cuando se afirma que un rasgo ha evolucionado con un determinado propósito; el rasgo en cuestión podría haber evolucionado independientemente de su función actual, y sería, por lo tanto, el fruto de una exaptación.

Un ejemplo de exaptación son las suturas en el cráneo de los mamíferos jóvenes: generalmente se explican en relación al parto, porque un cráneo más flexible facilitaría el paso por el canal del parto. Sin embargo, semejantes suturas se encuentran también en pájaros y reptiles, por lo tanto, no pueden haber evolucionado como necesarias para el parto. Más bien se trataría de estructuras preexistentes y readaptadas en los mamíferos, para facilitar el parto. La exaptación, con lo dicho, es un rasgo que contribuiría al aumento de aptitud de modo accidental respecto a su objetivo original. Una vez que se ha producido la exaptación, el rasgo en cuestión experimentaría una ulterior adaptación a fin de hacerlo funcional para un objetivo. Se trata de estructuras usadas por un aumento de *fitness*. La funcionalidad de un rasgo evolucionado por exaptación sería por lo tanto algo fundamentalmente aleatorio.

La exaptación se debería al hecho de que las entidades de la biología se ordenan de modo jerárquico. De hecho, en un mundo de entidades no dispuestas jerárquicamente, la selección natural y el éxito reproductivo irían de la mano. Se podría por tanto sostener tranquilamente y sin temor a equivocarse que un rasgo ha sido seleccionado porque permite un éxito reproductivo. Sin embargo, "(...) en un mundo jerárquico hecho de entidades que actúan como individuos evolutivos (*genes, organismos y especies*) a diferentes niveles de inclusión creciente, el éxito diferencial entre entidades que están a un cierto nivel puede tener una amplia gama de causas potenciales" (Gould y Vrba 2008, 56). Un efecto que se verifica a un determinado nivel (por ejemplo, a nivel del organismo) se puede deber al efecto de la selección natural en ese nivel; sin embargo, esta es solo una de las explicaciones posibles. Más bien resulta necesario mirar la historia de ese rasgo para entender si se trata en realidad de una adaptación. Podría haberse generado una transferencia de causalidad de un nivel a otro, en un movimiento de causalidad de arriba abajo (en inglés *downward causation*) o de abajo arriba (*upward causation*).

Pongamos un ejemplo. Un mismo gen puede tener diferentes valores de aptitud según el fenotipo del que forma parte. Es el caso del gen responsable de la anemia falciforme. Se trata de una enfermedad de la sangre en la que los glóbulos rojos asumen una forma falciforme que puede provocar dificultades a nivel circulatorio. Dicha enfermedad está causada por una mutación puntiforme del gen de la cadena  $\beta$  de la hemoglobina, que determina la sustitución de la adenina por la timina. En el caso de sujetos que poseen la mutación en el cromosoma de origen materno y paterno (esto es, en los dos cromosomas del par, lo que se denomina mutación homocigótica), esta mutación se manifiesta como una enfermedad con un cuadro clínico grave. Sin embargo, en el caso de sujetos donde la mutación sólo se encuentra en uno de los dos cromosomas (heterocigótica), no solo no se manifiesta, sino que puede además ser ventajosa en algunos casos, por ejemplo, en individuos que viven en zonas donde es frecuente la difusión del *Plasmodium falciparum*, parásito responsable de la malaria. Ese parásito tiene un ciclo de reproducción muy largo y no es capaz de sobrevivir lo suficiente como para reproducirse en los glóbulos rojos deformes. Por lo tanto, el mismo gen (el responsable de la anemia falciforme) puede influir de modos diversos sobre el éxito evolutivo del fenotipo según el ambiente circunstante. En esta concepción jerárquica propuesta por Gould se puede leer una crítica a Dawkins (Dawkins 1976).

El interés de la concepción de Gould consiste en evitar equiparar selección y éxito reproductivo, equiparación que comportaría negar la jerarquía entre entidades biológicas. De hecho, si se asume tal equiparación, el éxito diferencial de un nivel podría ser solo el indicio de causas (no necesariamente selectivas) que obran a otro nivel. El concepto de Gould permite, por lo tanto, establecer una distinción entre la función como resultado de la selección natural y un mero efecto debido a la readaptación sucesiva de un rasgo para un propósito diferente. Cabe apuntar que la distinción entre la noción de adaptación y la de exaptación es solamente histórica y hace referencia al modo en que surgiría un rasgo y su funcionamiento. En definitiva, el mérito de esta distinción es haber redimensionado el papel de la selección natural al no poder considerarla como la única causa capaz de generar rasgos funcionales.

A través del concepto de exaptación, Gould aborda aspectos relacionados con los dos pilares del darwinismo. En primer lugar, critica lo que él llama el principio de la creatividad, es decir, la idea postulada por algunos investigadores de que la selección natural sería la fuerza que dirige el cambio. En realidad, los cambios ocurrirían de modo totalmente aleatorio y la selección actuaría después en ellos. Por este motivo también reprueba el adaptacionismo, es



decir, la idea de que la selección natural confiera forma a las estructuras biológicas para hacer que se adecúen al ambiente. La selección natural, desde el planteamiento de Gould, no sería la fuerza que dirige el cambio, sino más bien un *bricoleur* que actuaría sobre un material preexistente. El segundo pilar al que se enfrenta Gould es el reduccionismo, según el cual la selección actuaría a nivel individual. Para Gould, la selección actuaría a más niveles, y esto viene demostrado por el hecho de que un rasgo puede surgir como resultado de la selección a un nivel inferior.

Las discusiones sobre la selección natural en el marco de la filosofía de la biología muestran que el darwinismo necesita ser ampliado para poder entender mejor la complejidad del mundo de la biología.

## 9 Conclusión [↑](#)

Han transcurrido dos siglos desde que Darwin formuló su teoría, que desde entonces ha constituido el bastión de la biología y de la filosofía de la biología. Esta no deja de suscitar discusiones, respecto a su estatuto, sus objetos y las posibilidades y límites de su aplicación. Desde el punto de vista epistemológico plantea la cuestión del mismo estatuto de la biología en la filosofía de la ciencia. Se trata de la cuestión perennemente discutida de la validez de la teoría de la evolución por selección natural. De hecho, normalmente se mantiene que una ley es científica cuando es universal, es decir, válida sin excepciones. Sin embargo, no todos los filósofos reconocen que la TESN tenga estatuto de ley científica. De hecho, para algunos, la biología es una disciplina histórica que solo hace generalizaciones conceptuales. Lo que según ellos llamamos erróneamente “leyes de la biología” no serían más que hipótesis, abstracciones válidas en el ámbito restringido desde el punto de vista espacio-temporal que ocupa la vida en el universo. De hecho, los seres vivos representan una porción muy limitada tanto en el espacio como en el tiempo dentro del cosmos y de su historia. Sin embargo, parece correcto considerar la TESN como un modelo que describe la realidad y no como un conjunto de proposiciones que permiten hacer predicciones. El hecho de que no se pueda prever cuántos hombres tendrán los ojos azules dentro de doscientos años no quiere decir que no sea una ley científica (Cfr. Hull 1978, 354). Las descripciones que la TESN lleva a cabo pueden tomarse como ciertas con independencia de su incapacidad de predecir fenómenos futuros, al igual que ocurre con algunas leyes de la física.

Sin embargo, desde el punto de vista de la ciencia, la TESN se ha ido ampliando para poder dar razón de los descubrimientos que gradualmente ha ido mostrando la biología, más concretamente, los de la genética, la biología molecular y la epigenética. Hoy resulta más evidente la necesidad de una ampliación de la teoría de la evolución por selección natural, teoría que, por una parte, viene dictada por su generalidad y, por otra, por los nuevos descubrimientos científicos. La notable generalidad de la teoría permite su aplicabilidad a una vasta serie de entidades más allá del mundo vivo, como los *software* y los algoritmos, sobre cuya capacidad de evolucionar encontramos multitud de bibliografía. Por lo tanto, si bien la TESN es capaz de proporcionar una explicación sobre muchos fenómenos de la biología, no puede ser la única fuente de conocimiento de las entidades biológicas. Por otra parte, los recientes desarrollos de la biología han hecho evidente la necesidad de superar una visión reduccionista de la TESN tradicional, según la cual, el cambio tiene origen en la genética y la selección es capaz de dirigir el cambio. Comprender la complejidad del mundo natural parece ser el principal desafío de los debates actuales sobre la TESN.

## 10 Bibliografía [↑](#)

Asúa, M. de. 2015. *La evolución de la vida en la Tierra. Ciencia, filosofía y religión*. Rosario - Pilar: Logos - Universidad Austral.

Belyaev, D. K. 1969. “Domestication of animals”. *Science Journal* (U.K.) 5:47-52.

Brandon, R.N. 1982. “The levels of selection”. En *The Role of Behavior in Evolution*, editado por H.C. Plotkin, 51-71. Cambridge, MA: MIT Press.

Calcott, B. y Sterelny, K. (eds). 2011. *The Major Transitions in Evolution Revisited*. Cambridge, MA: MIT Press.



- Darwin, C. 1860. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: John Murray.
- Dawkins, R. 1976. *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press; traducción al italiano a cargo de G. Conte y A. Serra. 1995. *Il gene egoista: la parte*.
- Dawkins, R. 1982. *The Extended Phenotype. The gene as the Unit of Selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Dawkins, R. 1998. "Universal Darwinism". En *The Philosophy of Biology*, editado por D. L. Hull y M. Ruse, 15-37. Oxford: Oxford University Press.
- Dobzhansky, T. 1973. "Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution". *The American Biology Teacher* 35: 125-129.
- Dupré, J. y O'Malley, M. 2009. "Varieties of Living Things: Life At The Intersection of Lineage And Metabolism". *Philosophy and Theory in Biology* 1: 1-25.
- Durand, P.M., Rashidi y A., Richard R.E. 2011 "How an Organism Dies Affects the Fitness of Its Neighbors". *The American Naturalist* Vol. 177, No. 2: 224-232.
- Gardner, A. y Grafen A. 2009 "Capturing the superorganism: a formal theory of group adaptation". *Journal of Evolutionary Biology* 22 (4): 659-671.
- Godfrey-Smith, P. 2000. "The Replicator in Retrospect". *Biology and Philosophy* 15: 403-423.
- Godfrey-Smith, P. 2007. "Conditions for Evolution by Natural Selection". *Journal of Philosophy* 104: 489-516.
- Godfrey-Smith, P. 2009. *Darwinian Populations and Natural Selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Gould, S.J. y Vrba E.S. 2008. *Exaptation. Il bricolage dell'evoluzione*, traducción de T. Pievani. Torino: Bollati Boringhieri Editore.
- Hamilton, W. D. 1963. "The Evolution of Altruistic Behaviour". *The American Naturalist* 97, n. 896: 354-356.
- Hull, D. L. 1980. "Individuality and selection". *Annual Review of Ecology and Systematics* Vol. 11: 311-332.
- Hull, D. L. 2001. "Replicators and interactors". En *Science and Selection*, 13-32. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Bouchard, F. y Huneman P. (eds.). 2012. *From Groups to Individuals: Perspectives on Biological Associations and Emerging Individuality*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Gould, S. J. y Lewontin, R. C. 1982. "The Spandrels of San Marco and Panglossian Paradigm: A Critic of the Adaptationist Program". *Science* 216: 581-598.
- Jablonka, E. y Lamb, M.J. 2005. *Evolution in Four Dimensions*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Huxley, J. S. 1942. *Evolution: The Modern Synthesis*. London: Allen and Unwin.
- Lamarck, J. B. 1802. *Recherches sur l'organisation des corps vivants*. Paris: Fayard.
- Lewontin, R. 1970. "The Units of Selection" *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 1- 18.
- Maynard Smith, J. y Szathmáry, E. 1995. *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Mayr, E. 1970. *Population, Species and Evolution. An abridgement of Animal Species and Evolution*. Cambridge, MA: Belknap Press.





Mayr, E. y Provine, W. B. 1980. *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Meaney, M.J. 2010. "Epigenetics and the biological definition of gene x environment interactions". *Child Development* 81(1): 41-79.

Michod, R.E. 1999. *Darwinian Dynamics: Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*. New Jersey: Princeton University Press.

Michod, R.E. 2007. "Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life". *PNAS* 104: 8613-8618.

Okasha, S. 2004. "Multi-level Selection and the Major Transitions in Evolution". En *Philosophy of Science Assoc. 19th Biennial Meeting - PSA2004: Contributed Papers*.

Okasha, S. 2006. *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford: Oxford University Press.

Okasha, S. 2010. "The Levels of Selection Debate: Philosophical Issues". En *Philosophy of biology. An anthology*, editado por A. Rosenberg y R. Arp, 327-334. Chichester: Wiley-Blackwell.

Pichot, A. 1993. *Histoire de la notion de vie*. Paris: Gallimard.

Queller, D.C, Strassmann, J.E 2009. "Beyond society: the evolution of organismality". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364 (1533): 3143-3155.

Ruse M. 1973. *The Philosophy of Biology*. London: Hutchinson Publishing Group, (Reimpreso en 1998 por Prometheus Books).

Sober, E. 2004. *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. Cambridge, MA: MIT Press.

Watson, J.D. e Crick, F.H.C. 1953 "Molecular structure of Nucleic Acid. A structure for Deoxyribose Nucleic Acid". *Nature* 171: 737-738.

Watson, J.D. 1965 *The Molecular Biology of the Gene* 171: 737-738.

Weismann, A. 1892. *La prétendue transmission héréditaire des mutilation. Essais Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle*. Paris: Reiwald.

Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. NJ: Princeton University Press.

## 11 Cómo Citar [↑](#)

Bertolaso, Marta y Dieli, Anna Maria. 2017. "Selección natural". En Diccionario Interdisciplinar Austral, editado por Claudia E. Vanney, Ignacio Silva y Juan F. Franck. URL=[http://dia.austral.edu.ar/Selección\\_natural](http://dia.austral.edu.ar/Selección_natural)

## 12 Derechos de autor [↑](#)

DERECHOS RESERVADOS Diccionario Interdisciplinar Austral © Instituto de Filosofía - Universidad Austral - Claudia E. Vanney - 2017.

ISSN: 2524-941X