



50000472548

Biblioteca Depòsit

BID. T 1114

BIBLIOTECA

LA ESTRUCTURA DE LA TEORIA DE LA EVOLUCION

Tesis doctoral presentada por:
D. Andrés Moya Simarro.
Dirigida por el Prof.:
Dr. D. José Sanmartín Esplugues.
Valencia, Septiembre de 1988.



UMI Number: U607325

All rights reserved

INFORMATION TO ALL USERS

The quality of this reproduction is dependent upon the quality of the copy submitted.

In the unlikely event that the author did not send a complete manuscript and there are missing pages, these will be noted. Also, if material had to be removed, a note will indicate the deletion.



UMI U607325

Published by ProQuest LLC 2014. Copyright in the Dissertation held by the Author.
Microform Edition © ProQuest LLC.

All rights reserved. This work is protected against
unauthorized copying under Title 17, United States Code.



ProQuest LLC
789 East Eisenhower Parkway
P.O. Box 1346
Ann Arbor, MI 48106-1346

UNIVERSIDAD DE VALENCIA
FACULTAD DE FILOSOFIA
Y DE EDUCACION
BIBLIOTECA
Reg. de Entradas n° 19.108
Fecha 15-V-1989
Signatura *Festa 215*

BID. T 1114

D. 472544

L. 472548





A Amparo

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al Profesor José Sanmartín, director del presente trabajo, la posibilidad de introducirme dentro del campo de la filosofía general de la ciencia, así como el hacerme ver la función crítica que deben tener los estudios sobre la filosofía de las diferentes ciencias. Su dirección ha sido fundamental para hacer inteligible algunas partes del presente estudio. Los Profesores Francisco J. Ayala, Antonio Prevosti y Carlos López-Fanjul han contribuido de una manera específica en la crítica de todo, en el caso del primero, o parte, los otros dos, el trabajo. El Profesor Miguel de Renzi ha sido mi mejor guía para introducirme en el campo de la macroevolución.

Amparo Latorre, mi mujer, y Fernando González han sido dos continuas fuentes de discusión. Su ayuda ha sido inestimable tanto en cuanto al cuidado de los aspectos formales como de contenido.

En el laboratorio de Genética de la Universitat de Valencia vengo desarrollando mi labor docente e investigadora desde 1979. Allí he tenido la oportunidad de ir consolidando mi formación. Por ello quiero agradecer

colectivamente a todos sus componentes, incluidos aquellos que ya no están ahora, la posibilidad de dedicarme a lo que siempre he querido, sueño que no todos ven realizado. El Comité Conjunto Hispano-Norteamericano me concedió una beca para ir al Departamento de Genética de la Universidad de California en Davis. Allí tuve oportunidad, y tiempo, de desarrollar en esbozo lo que luego sería el grueso del presente trabajo.

INDICE

	Pag.
INTRODUCCION.....	1
I. LAS DIFERENTES DISCIPLINAS EVOLUTIVAS.....	14
1. Clasificación de las disciplinas evolutivas.....	16
2. Objeto y objetivo en teoría de la evolución.....	19
3. Procedimientos metateóricos en evolución.....	27
II. LA NATURALEZA DEDUCTIVA DE LA TEORIA EVOLUTIVA.....	31
1. El sistema axiomático de Williams.....	31
2. La definición operativa de eficacia.....	48
3. Perspectivas para la ampliación del sistema de Williams.....	53
4. Críticas filosóficas al sistema de Williams.....	59
III. GENETICA DE POBLACIONES.....	62
1. Posición de la Genética de Poblaciones en el neodarwinismo.....	62
2. Las preguntas actuales de la Genética de Poblaciones y Evolutiva.....	70
3. Variabilidad en poblaciones naturales.....	73
4. Mecanismos que alteran las frecuencias génicas en las poblaciones.....	76
5. Modelos genéticos múltiples.....	82
IV. LOS GRANDES TEMAS EVOLUTIVOS.....	84
1. Las bases moleculares de la evolución.....	85
2. La teoría neutral de la evolución molecular.....	89
3. Niveles de selección y evolución de otros sistemas genéticos.....	93
4. Especiación y Macroevolución.....	96
5. Historia Natural: origen de la vida y evolución de los grandes grupos.....	100
6. Determinismo genético y Sociobiología.....	103
V. TEORIAS DEL DESARROLLO Y ECOLOGICA.....	114
1. El lugar del desarrollo en la evolución.....	114
2. Procesos del desarrollo y sus constricciones.....	117
3. Estasis y restricciones del desarrollo.....	119
4. Teoría de las historias de vida.....	124

VI. ESTRUCTURA DE LA TEORIA DE LA EVOLUCION.....	129
1. Nota aclaratoria.....	129
2. Concepción heredada.....	131
3. Concepción semanticista.....	137
4. Las concepciones hiperteórica y multinivel.....	151
VII. EL CONCEPTO DE EFICACIA BIOLOGICA.....	164
1. Eficacia como propiedad sobreviniente.....	166
2. La definición propensiva o probabilista de eficacia..	172
3. Eficacia: leyes fuente y leyes consecuencia.....	174
4. Elementos comunes en el análisis filosófico del concepto de eficacia.....	176
VIII. CONCLUSIONES: LA NUEVA SINTESIS.....	178
NOTAS Y COMENTARIOS.....	187
LITERATURA CITADA.....	197

INTRODUCCION

La evolución biológica es algo bien complejo, se le mire desde el punto de vista que se quiera. Ha supuesto un reto histórico el poder llegar a decir que es un hecho. Excepto sectores de la población humana circunscritos a determinadas corrientes ideológicas o, especialmente, religiosas, creo que no hay duda entre el resto de los mortales bien informados sobre el asunto que a lo largo del tiempo ha habido aparición y desaparición de especies, y que unas se han originado por transformación de las otras. Como ya indico, las posibles reticencias se concentran, en la actualidad, en determinados círculos religiosos. Pero hace apenas un siglo las reticencias en torno al hecho evolutivo estaban bastante más extendidas. Buena parte de esta vieja tradición antievolucionista se debía a la imposibilidad de poder aceptar cierto tipo de transformación desde algo no humano, animal, hasta la propia especie humana. Era necesario admitir un esquema inmutable de las especies porque la discontinuidad entre lo animal y lo humano, se decía, es tan grande que resulta difícil imaginar ningún tipo de causa capaz de explicar semejante transformación. Es más, un solo acto creador de tanta diversidad sería la mejor explicación, perfectamente compatible con nuestras

occidentales creencias religiosas. Desde el punto de vista humano es difícil identificar motivos especiales en Dios que le llevaran a crear diferencialmente al hombre, supuesto seamos únicos en el Universo en vez de decantarse por un procedimiento más sencillo e igualmente divino, cual es el de disponer de las condiciones iniciales y los principios de transformación. Una explicación divina y creacionista por una sola vez.

Como es bien sabido, el gobernador del estado de Arkansas en 1981 firmaba una ley por la que se requería de los profesores de biología de las escuelas que dieran igual trato a las hipótesis evolucionista y creacionista. Es más, el estatus científico era idéntico porque ambas eran tituladas de ciencias, la ciencia de la Evolución y la ciencia de la Creación. Creo que alguien que se precie de usar la racionalidad humana, con las limitaciones que le son propias, no puede afirmar que el creacionismo sea una ciencia, a no ser que usemos este término en una forma demasiado laxa. Admitamos que son dos posiciones que se sitúan en diferentes campos, y que se las entiende practicando dos aproximaciones bien diferentes, una científica y la otra no. Es posible que no quede bien claro para un filósofo de la ciencia la delimitación entre ciencia

y no ciencia, y ello probablemente debido a que no hay uniformidad de criterios para la partición exacta. Pero a todos, o buena parte, les anima un convencimiento razonable, basado en la dinámica histórica de la ciencia desde su consolidación definitiva con Galileo y Bacon, de que la ciencia tiene su delimitación en el espacio de los procesos del conocimiento objetivo.

La biología se configura de una forma definitiva como ciencia a partir de la formulación causal del cambio evolutivo. Darwin contribuye de una forma sólida y rotunda a la consolidación de la biología, precisamente porque la noción de selección natural es un proceso causal explicativo del origen y transformación de los seres vivos. Más aún, su lógica se aplica, también, al origen de la especie humana. Aunque posteriormente se haya criticado el estatus científico de la teoría de la evolución por selección natural, lo cierto es que su introducción como explicación del cambio orgánico es un hito. No hay recurso alguno a acciones de fuerzas no físicas. Todo, por fin, se circunscribe al ámbito de la acción de las fuerzas físicas y materiales. El concurso de las mismas nos sitúa, al fin, en el mismo terreno en que venían moviéndose siglos atrás otras ciencias naturales. El problema, como en toda ciencia

madura, se encuentra en el poder explicativo de sus teorías.

Por lo dicho hasta aquí cabe distinguir dentro de la evolución como ciencia dos aspectos bien diferenciados: el hecho y la teoría. En lo que queda de trabajo asumiré el hecho evolutivo y la naturaleza material de su explicación. La teoría evolutiva, en cambio, es la cuestión a estudiar. Ruse (1986) distingue un tercer aspecto relevante en la ciencia evolutiva: el proceso evolutivo, el registro que a lo largo del tiempo deja la evolución de los seres vivos. Bien caracterizado, este proceso es parte hecho evolutivo y parte teoría evolutiva. Como hecho, el proceso evolutivo deja constancia de la transformación de las especies, apariciones, extinciones, etc., de seres vivos. La Paleontología, la ciencia evolutiva que se ocupa de la historia orgánica, hasta hace poco se encargaba exclusivamente de catalogar o registrar conforme a un conjunto de principios muy generales los restos fósiles de organismos primitivos. De hecho esos principios eran tan vagos que cabían variadas interpretaciones para las sucesiones fósiles (incluso creacionistas). Pero el registro fósil ha empezado a tener teoría, en el sentido fuerte del término, de tal manera que caben diferentes interpretaciones teóricas del mismo registro orgánico. El proceso evolutivo,

en consecuencia, es un elemento puente entre el hecho evolutivo y la teoría evolutiva.

El presente estudio se centra sobre la teoría evolutiva. Formalmente versa sobre el análisis filosófico de la teoría de la Evolución. Pero creo que hay también un conjunto de reflexiones que pueden tener cierto carácter propedeutico para la investigación en Biología Evolutiva. Aunque hay filósofos de la biología y evolucionistas que son excépticos respecto de que sean instructivas tales investigaciones, espero demostrar que están equivocados. Esa actitud surge de la extraordinaria complejidad de la teoría evolutiva, no sólo como entidad científica, sino también por lo difícil que resulta catalogarla en el contexto de las modernas concepciones sobre la estructura de las teorías científicas. Hay muchas cuestiones que requieren estudio, a saber: ¿cómo se conforma actualmente la teoría de la Evolución?, ¿el neodarwinismo describe el hecho evolutivo o hay partes del mismo que no están suficientemente integradas en él?, ¿hay teorías, subteorías, evolutivas alternativas a la neodarwinista?, ¿qué relación existe entre las diferentes disciplinas evolutivas?, ¿es hipotética-deductiva?, ¿qué papel juega la selección natural: es un principio integrador de toda la teoría, pero con una fuerte falta de

contrastabilidad empírica?, ¿qué es la eficacia biológica: se trata de una propiedad macroscópica de las entidades biológicas?, ¿cuántas formas hay de medirla?. Son sólo una pequeña muestra de las potenciales preguntas que cabe hacerse sobre evolución. Pero hay muchos otros temas que no hacen referencia explícita al carácter de esta teoría, sino que toman la evolución como punto de partida para contestar preguntas clásicas del intelecto humano. Por ejemplo: ¿qué grado de determinación tiene nuestra conducta?, ¿hay bases biológicas para la ética?, ¿qué parecido genético tienen las razas humanas?, ¿qué grado de conexión tenemos con la naturaleza?. Y muchas más. Este tipo de cuestiones ha llevado a muchos pensadores a decir que la teoría de la Evolución, propiamente, es una forma particular de ver el mundo, y que no tiene una base científica rigurosa. Dejando a un lado la gran cantidad de pruebas y subteorías que la apoyan, tales autores han intentado responder estas cuestiones, admitiendo entonces que la Evolución tiene el estatus de una ideología particular. No dudo, por ejemplo, que el darwinismo social o ciertos sectores de la moderna corriente sociobiológica tenga ese estatus. Pero interpretar el darwinismo aludiendo, exclusivamente, al carácter tautológico de su esquema básico de operación y que, por lo tanto, lo más relevante es su carácter ideológico, no deja

de ser una miopía: sólo se aprecia así parte de su inmensa complejidad. Buena parte de su supuesto carácter ideológico se debe a que trata, o puede tratar, asuntos humanos; puede decir algo sobre nuestro origen, nuestra genética, la organización de nuestras poblaciones. Puede llevarse, por lo tanto, al extremo de servir como guía a determinadas políticas de actuación e, incluso, control social. No veo, en cualquier caso, que por tal tipo de prácticas, mínimas en comparación con el conjunto, pueda juzgarse todo el corpus de la Evolución.

Aquí lo que me interesa destacar es la forma en que ese corpus científico se organiza. Para su presentación voy a seguir dos tipos de aproximación. Por una lado están aquellos capítulos que versan sobre la forma en que se organiza la teoría de la Evolución. Por otro lado están aquellos otros que versan sobre el análisis crítico de los conceptos evolutivos o la crítica general, efectuada fundamentalmente por filósofos, de la teoría. Dado que el objetivo fundamental del presente trabajo versa sobre la estructura de la teoría de la Evolución ambas aproximaciones son complementarias y tratan de reflejar que mis opiniones están bien contrastadas con las que actualmente se barajan en torno a tal teoría.

El Capítulo I versa sobre qué disciplinas dentro de la biología están interesadas en evolución. Es cierto que todo en biología cobra sentido dentro del contexto evolutivo, pero hay disciplinas más funcionales que otras, cuya línea de argumentación se centra en responder preguntas sobre organización, estructura o función, y que primariamente tienen por objeto resolver problemas a través de tecnologías más o menos avanzadas. Todas las disciplinas tienen la posibilidad de una perspectiva evolutiva, pero hay algunas que, clásicamente, se interesan más por ella.

El Capítulo II es un estudio detallado del primer sistema axiomático que se ha efectuado para demostrar la estructura hipotético-deductiva de la teoría darwiniana de la evolución por selección natural. El trabajo, para mí fundamental en filosofía de la biología, es debido a Mary Williams. En este apartado trato de presentar su aportación al tiempo que indico posibles formas de mejorarlo teniendo en cuenta nuevas aportaciones de las diferentes disciplinas que configuran la biología evolutiva actual. Las críticas que se han efectuado al sistemas de Williams son debidas, fundamentalmente, a que presenta un enfoque clásico sobre la estructura de teorías, en concreto la concepción heredada.

Aunque en el capítulo VI trato el tema de las ventajas e inconvenientes de esta y otras concepciones en un estudio de filosofía especial de la ciencia, aquí esbozo una posible mejora lo que podría ser una teoría que introdujera el efecto que el azar puede tener en aquellas poblaciones con umbrales de eficacia menores que los definidos por la autora para el concurso efectivo de la selección natural.

Los capítulos III y IV son programáticos. El primero de ellos versa sobre la estructura de una disciplina evolutiva por excelencia, la Genética de Poblaciones. Trato de demostrar el carácter hipotético-deductivo de esta ciencia a través del planteamiento de un modelo y su forma de contrastación empírica. También desarrollo, básicamente porque se ha convertido en la disciplina central del neodarwinismo, cuáles son los temas de que se ocupa en la actualidad. Con ello quiero justificar que la teoría clásica de las frecuencias génicas, y los clásicos experimentos en cajas de poblaciones, son sólo una pequeñísima parte de lo que la teoría de la Genética de Poblaciones da de sí en el presente. Al igual que se critica de reduccionista el enfoque de los sustentadores del neodarwinismo, hay que criticar como simplista la visión que algunos tienen de esta disciplina. Como se demuestra en el Capítulo IV hay muchos

temas que han salido a la palestra de los grandes debates científicos y filosóficos precisamente porque ha habido una teoría con capacidad explicativa suficiente como para poder lanzarlos. Es así que ha aparecido el tema de la teoría neutral de la Evolución Molecular, la polémica en torno a las unidades de selección o la teoría sociobiológica.

El capítulo V trata de delinear lo que pueden ser las teorías alternativas (o complementarias, depende del punto de vista en que se le mire) a la neodarwiniana. En él trato de justificar el retraso de la aparición de una teoría fuerte de los procesos del desarrollo y su valor explicativo en el contexto de los hechos evolutivos (tasas variables de evolución, estasis morfológica, etc.), así como una teoría de historias vitales. Esta última considera la realidad de los organismos en una forma mucho menos abstracta que la teoría de la Genética de Poblaciones. Como indicaba anteriormente el carácter alternativo o no de estas teorías depende, básicamente, de si estamos mirando por una teoría general de la Evolución Orgánica o de si estamos mirando hechos evolutivos que admiten una doble interpretación, o son consistentes con una doble interpretación, dependiendo de qué teoría. La realidad actual es que asistimos a la consolidación científica de la teoría evolutiva precisamente

por el hecho de que aparecen teorías alternativas de explicación. No obstante no es cierto que el carácter alternativo de las mismas implique un conjunto de parámetros de transformación evolutiva totalmente diferentes a los del neodarwinismo. No es cierto. Así, por ejemplo, la selección natural sigue jugando un papel clave, aunque su generalidad puede ser discutida en el plano de la teoría del desarrollo o la macroevolutiva. Del mismo modo la selección se hace mucho más accesible, más empírica, en el contexto de la teoría de las historias vitales. Sigue operando sin lugar a duda.

El Capítulo VI versa sobre la polémica, reciente, entre dos concepciones de la teoría evolutiva: la heredada y la semanticista. Toda la argumentación que hago en este capítulo está encaminada a demostrar que ambas, al menos en un estudio de filosofía especial de la ciencia, se complementan, básicamente porque la primera habla de una teoría general de la Evolución y la segunda se concentra en disciplinas evolutivas concretas. Por ello la polémica, aunque de interés para determinar qué concepción sobre la estructura de teorías responde mejor a lo que las teorías son, cómo se organizan y cambian, es algo estéril en cuanto a su aportación al conocimiento de la teoría evolutiva.

Trato de demostrar, por ejemplo, que si los semanticistas abogan por un conocimiento más concreto de las diferentes teorías, ellos mismos siguen moviéndose en un terreno aún muy ambiguo. En el binomio espacio-estado y leyes de transformación aún existe un gran desconocimiento, faltan muchas leyes por descubrir, fundamentalmente de desarrollo desde el espacio de genotipo al de fenotipo. Por ello no creo que el nivel de concreción que se adjudican los semanticistas tenga ventajas. Siguen, en realidad, con sistemas muy ideales. Pero la aproximación de Williams, en el seno de la concepción heredada (un sistema axiomático para la teoría de la evolución), es, tiene que ser general, porque general es la teoría darwiniana de Evolución por selección natural.

Un estudio menos comprometido teóricamente con las escuelas de filosofía de la ciencia y sí más en la línea de las modernas corrientes teóricas del pensamiento evolutivo es el de Tuomi (1981). Este autor desarrolla una aproximación muy acabada a la estructura global de la teoría evolutiva. En la medida en que Tuomi habla de teoría general y de subteorías, de diferentes disciplinas y programas de investigación en Biología Evolutiva, creo que recoge muy bien los múltiples niveles en los que podemos movernos en su

seno. Aunque su aproximación es un tanto descriptiva (el mismo descarta planteamientos deductivos como los de Williams o Van Valen) tiene la enorme virtud de tratar de abarcar toda la teoría evolutiva.

El capítulo VII es como un apéndice para el análisis del concepto de eficacia biológica. No pretende ser exhaustivo con el tema, pero sí tratar de recoger aquellos elementos comunes que guardan las diferentes interpretaciones filosóficas actuales del concepto.

El capítulo VIII vuelve sobre todo lo dicho anteriormente y a mantener el estatus teórico de la selección natural como principio regulador del proceso evolutivo. No obstante dejó abierto el tema de la integración del principio evolutivo con las ciencias físicas. Aunque no hay duda del carácter causal y material de los parámetros del cambio evolutivo, no dejan de ser los parámetros de una ciencia concreta, una ciencia que cubre el intervalo de los seres vivos.

I. LAS DIFERENTES DISCIPLINAS EVOLUTIVAS

El profesor Niles Eldredge en su libro sobre el pensamiento evolutivo moderno (1985) indica que los ejes centrales de lo que se llama teoría sintética de la evolución están en cuatro obras fundamentales, a saber: Genetics and the Origin of Species de Theodosius Dobzhansky, en sus dos ediciones de 1937 y 1941, Systematics and the Origin of Species de Ernst Mayr (1942) y Tempo and Mode in Evolution de George G. Simpson (1944). Las obras en cuestión son representantes de tres campos donde la teoría de la Evolución tiene relevancia específica: la Genética, la Zoología y la Paleontología. La adscripción que hago no supone que otras ciencias no hablen de la teoría de la Evolución, ni mucho menos. Es conocido que ciencias como la Embriología, la Biogeografía, la Sistemática, las Ciencias de la Conducta, y otras, se han formulado y se formulan con expresiones que tienen que ver con la teoría de la Evolución. Tendré más adelante oportunidad de precisar algo sobre ellas. Pero no podemos, tampoco, pensar que la teoría de la Evolución está implícita en cualquier aserción hecha en Biología. La Biología funcional no se interesa por el origen de las funciones sino por saber cómo son, cuáles son las estructuras que las promueven. El enfoque funcional

puede ser complementario del evolutivo, a pesar de que los practicantes de ambos tipos de aproximaciones se ignoran mutuamente, muchas veces, en el ejercicio concreto de su trabajo. Es posible, incluso, que se llegue a extremos de querer imponer el sentido de los estudios biológicos desde una sola de las dos perspectivas. Esto, históricamente, ha generado escuelas de investigación que se han visto abocadas a callejones sin salida. Es cierto, como decía Dobzhansky, que "nada en Biología tiene sentido si no es bajo la luz de la Evolución". Pero hay que añadir que la Evolución, como teoría, nos dice más a medida que comprendemos mejor la estructura y función de todo lo biológico, en cualquiera de sus múltiples niveles. Por tanto hemos de concluir que hay ciencias en Biología que tienen interés primordial en estudiar la Evolución, y que no todas las disciplinas biológicas consideran la perspectiva evolutiva en sus objetivos de estudio. Veamos, por lo tanto, las ciencias de la Biología Evolutiva.

El tratamiento que puede hacerse de la estructura de la Biología Evolutiva es múltiple, dependiendo ello básicamente de los objetivos que tengamos cuando deseemos abordar su estudio desde un punto de vista filosófico. Preliminarmente indicaré que voy a ocuparme de la estructura de la Biología

Evolutiva, entendiéndola como un conjunto de teorías con algún tipo de relación (sintáctica y semántica). Desde la perspectiva del análisis filosófico mi interés se centra en el estudio de aquellas teorías que, sobre la estructura de la ciencia, se han o se están desarrollando, y cuál de ellas tiene mayor grado de adecuación con la estructura de la Biología Evolutiva. Enfoques de filosofía de la ciencia para el estudio de la Biología Evolutiva hay varios, pero aquí voy a recoger y criticar algunos que, en el presente, gozan de mayor credibilidad entre biólogos y filósofos. No niego, por lo tanto, que otros procedimientos sean igualmente válidos en cuanto a su intento de descripción estructural. No obstante sí puedo afirmar que tales procedimientos no se han aplicado aún, o si lo han hecho no han sido considerados relevantes por la comunidad de expertos interesados, es decir los filósofos de la ciencia y los propios biólogos evolutivos.

1. Clasificación de las disciplinas evolutivas

Antes de entrar en las aproximaciones formales a la estructura de la teoría de la evolución convendría pensar en aquellas ciencias que, como comentaba antes, se integran en el campo de la Evolución. La finalidad de ello radica en

tratar de poner de manifiesto la complejidad de lo que en Biología se denomina Evolución. Y ello, simplemente, a través de la enumeración de las ciencias que participan del estudio de la Evolución. Siguiendo la clasificación algo modificada de Ruse (1973), y sin asumir las relaciones de dependencia teórica que él establece entre las diferentes ciencias de la Evolución, se puede distinguir entre Genética de Poblaciones, Ecología Evolutiva, Biogeografía, Sistemática, Paleontología, Morfología, Embriología y Ciencias del Comportamiento. He de observar que los estudios sobre Evolución Molecular se integran en el campo de la Genética Molecular de Poblaciones o en la Sistemática. Del mismo modo, los avances en relación con las teorías del desarrollo, directa o indirectamente, están contemplados en Embriología, Morfología y Paleontología.

Dado que las otras ciencias de las que he hablado anteriormente han alcanzado su estadio de madurez (medida ésta, indirectamente, a través de sus libros, revistas, congresos, financiaciones, etc.), he pensado que una manera adecuada de presentar sus logros teóricos podría ser por medio del procedimiento que en ciencia se considera más programático: a través de los libros de texto. La Tabla 1 presenta las obras programáticas que he seleccionado para

Tabla 1.- Algunos textos programáticos de las diferentes disciplinas que están implicadas en la Biología Evolutiva*.

Ciencia	Autor(es)	Año	Título
1. Biología Evolutiva	T. Dobzhansky, F.J. Ayala, G.L. Stebbins y J.L. Valentine	1977	<u>Evolution</u>
	D.J. Futuyma	1986	<u>Evolutionary Biology</u>
2. Genética de Poblaciones	P. Hedrick	1983	<u>Genetics of Populations</u>
3. Ecología Evolutiva	J. Roughgarden	1979	<u>Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology</u>
	J.M. Emlen	1984	<u>Population Biology</u>
4. Biogeografía	R.H. MacArthur y E.O. Wilson	1967	<u>The Theory of Island Biogeography</u>
5. Sistemática	P.H.A. Sneath y R.R. Sokal	1973	<u>Numerical Taxonomy</u>
6. Paleontología	D.M. Raup y S.M. Stanley	1971	<u>Principles of Paleontology</u>
	S.J. Gould	1977	<u>Ontogeny and Phylogeny</u>
7. Morfología	W. Arthur	1984	<u>Mechanisms of Morphological Evolution</u>
8. Embriología	G. de Beer	1968	<u>Embryos and Ancestors</u>
	R.A. Raff y T.C. Kaufman	1983	<u>Embryos, Genes, and Evolution</u>
9. Etología	K. Lorenz	1978	<u>Grundlagen der Ethologie</u>
10. Sociobiología	E.O. Wilson	1975	<u>Sociobiology</u>
	C.J. Lumsden y E.O. Wilson	1981	<u>Genes, Mind and Culture</u>

*Para una referencia completa véase la literatura final.

las respectivas ciencias. La elección no es arbitraria; todo lo contrario. Los textos presentados son los que comúnmente se usan como fuentes de obligatoria lectura en muchas universidades. Es cierto que podemos encontrar más de una obra, incluso muchas, por disciplina evolutiva (véase, por ejemplo, en relación con la teoría sintética de la Evolución, las cuatro indicadas anteriormente). A efectos de brevedad, y pensando que las obras importantes no son, a pesar de todo, muchas, lo que he hecho es presentar textos programáticos recientes que reflejan -si es que no son ellos mismos- la filosofía de los autores principales. Por ejemplo, en el caso de la Genética de Poblaciones he escogido un texto de Hedrick (1983). No menciono la obra de Fisher (1956) The Genetical Theory of Natural Selection; no obstante sus logros, al menos aquellos más relevantes, están implícitos en el libro de Hedrick. De igual manera también están implícitos los trabajos de autores como Haldane, Wright, Kimura, etc., diferentes formuladores de teorías en el campo de la Genética de Poblaciones. Opcionalmente sí que presento para cada ciencia particular más de un texto programático. Es, por ejemplo, el caso de la Biología Evolutiva, donde sugiero los textos de Dobzhansky et al. (1977) y Futuyma (1986).

2. Objeto y objetivo en teoría de la evolución

Dos criterios he considerado para llegar a la clasificación esbozada en la Tabla 1. El primero de ellos es el del objeto que se estudia. La mayor parte de las ciencias de la Evolución utilizan el organismo biológico como objeto de estudio. Dentro de la polémica en torno a cuáles son los objetos sobre los que actúan los parámetros evolutivos siempre se considera como una de las alternativas la que toma el organismo como objeto. De hecho es el organismo el objeto de estudio más común entre todas las ciencias indicadas.

El segundo criterio lo denomino el del objetivo. Parece cierto que lo que configura las diferentes ciencias de la Evolución no es sólo trabajar con unidades infra- o supraorgánicas como objetos de estudio lo que, como ya tendré oportunidad de precisar, está muy relacionado con los diferentes niveles donde puede operar la selección, sino también con los diferentes objetivos que se persiguen a la hora de describir los cambios de los niveles escogidos. La Genética de Poblaciones, por ejemplo, en su versión más ortodoxa, estudia el cambio de la frecuencia de los alelos de un gen. Es decir, objetivo primordial en Genética de

Poblaciones es describir la transformación espacial y temporal de las frecuencias de los genes de los organismos. En Ecología Evolutiva interesa, primordialmente, descubrir las causas de variación del tamaño de las poblaciones, clásicamente sin referencia a la composición genética de la misma. La Biogeografía, por otro lado, se centra en la descripción y posible causa de la distribución geográfica de las especies. Aunque pueda parecer que en todas ellas las causas determinantes de los objetos de estudio son comunes, lo que está por demostrar, voy a partir de la hipótesis de trabajo opuesta: los objetivos de estas ciencias son, primariamente, distintos. Si los objetivos los consideramos como los del estudio de las causas de los cambios espacio-temporales de los objetos, entonces queda por demostrar cuál es la relación lógica entre los objetivos de estas ciencias; es decir, ¿qué hay en común entre todas ellas?. Como podrá advertirse, el criterio del objeto y el objetivo trata de ser, exclusivamente, una clarificación metodológica para ver qué hay en todas estas ciencias si echamos una mirada panorámica. Parece que los objetos de estudio presentan mayor similitud que los objetivos. No obstante a cada teoría dentro de una ciencia evolutiva particular le corresponden objetos de estudio que se constituyen en variables, y objetivos que tienen relación

con los parámetros de transformación, es decir con el conjunto de factores que inciden en el cambio cuantitativo y cualitativo de las variables de la teoría. No pretendo indicar con esto que, sistemáticamente, dentro de una ciencia las variables de las teorías o los procesos causales de transformación sean diferentes, como parece ser el caso, entre teorías de diferentes ciencias evolutivas. En efecto, hay veces que las teorías describen diferentes procesos de transformación para las mismas variables. Es, por ejemplo, el caso de la deriva genética o la selección natural (procesos causales), sobre la frecuencia génica (variable), siendo ambos procesos piezas clave de las teorías neutralista¹ y selectiva de la Evolución en Genética de Poblaciones. O, también, casos donde el mismo proceso actúa sobre diferentes variables. Por ejemplo, la selección como un proceso donde están inmersas algunas de las posibles causas de transformación de las frecuencias de alelos, de cromosomas, de organismos, de poblaciones, de especies, etc. Aunque algunas de estas variables se agrupan dentro de la teoría neodarwinista de la Evolución no queda tan claro, como Lewontin (1974) comenta, que la Genética de Poblaciones haya ofrecido aún una teoría cuantitativa de la especiación. La especie como variable es un hueco a cubrir con una teoría de la Genética de Poblaciones. La especie, sin embargo, es

una variable en Macroevolución, otra ciencia evolutiva, y la selección un proceso que puede estar implicado en la especiación. En cualquier caso parece que el número de variables cualitativamente distintas entre teorías de la misma o diferentes ciencias evolutivas es menor que los procesos relacionados con su transformación. Y esta situación es un hecho del que se debe partir a la hora de considerar la teoría general de la Evolución. Las teorías, con sus objetos y objetivos, ya están desarrolladas. Obviar esta evidencia ha conducido, y conduce, a descalabros explicativos, pues más que desarrollar una síntesis, lo que provoca su ignorancia es un encorsetamiento. Las variables de Evolución se pueden agrupar, genéricamente, en el término de unidades de evolución. A éstas se les puede añadir el de las causas de evolución implícitas en los procesos que describen el cambio evolutivo y su hipotética identidad entre diferentes teorías dentro y entre ciencias evolutivas. Creo que para el análisis filosófico de la teoría de la evolución hemos de delimitar cuál o cuáles son las unidades de evolución y determinar si los parámetros evolutivos, esos que aparecen en los procesos de cambio descritos por diferentes teorías y ciencias de la evolución, guardan algún tipo de similitud. Pero las teorías ya están formuladas. Mirado desde el punto de vista del biólogo evolucionista, y

no del filósofo de la ciencia, lo que se nos presenta al ojear textos estándar de Biología Evolutiva y sus ciencias particulares, son niveles de organización donde la investigación biológica puede llevarse a cabo. Estos niveles de organización son como el prelude a la existencia de jerarquías biológicas, las cuales necesitan una adecuada teorización para evitar los problemas de finalidad (al menos finalidad no interpretable científicamente). En cualquier caso, la existencia de niveles de organización y la posibilidad de jerarquías son buenos indicadores de que las ciencias de la evolución que se desenvuelven en esos determinados niveles son ciencias con autonomía suficiente como para poder dar información, en forma de teorías, sobre los procesos y mecanismos evolutivos. Por lo tanto, y mientras no demostremos la viabilidad de la reducción epistemológica (Ayala, 1974), todas las ciencias de las que he hablado en la Tabla 1 participan "por igual" en el estudio de la Evolución. Más adelante intentaré ejemplificar el carácter hipotético-deductivo de las ciencias evolutivas.

A la luz del esquema presentado de ciencias de la evolución no parece fácil pensar en una ciencia entre ellas con un valor superior, aglutinante de las demás. El supuesto, en cambio, de una ciencia específica aglutinadora

no debe pensarse como imposible, al menos por las ventajas metodológicas que ello supone. Cuando hablo de una ciencia específica aglutinadora de las restantes me refiero a un conjunto de teorías (teoría), así como variables y parámetros de esa ciencia, que permitan la reducción del resto de teorías de otras ciencias. Por lo tanto, si seguimos el desarrollo histórico de estas disciplinas, hemos de aceptar que todas ellas han dicho y dicen algo sobre Evolución, que por lo menos existen en cada una de ellas teorías, variables, parámetros, procesos, etc., que se refieren a cambios evolutivos. En una primera aproximación no puede hablarse de una sola disciplina evolutiva, ni de una "teoría" de la evolución. Tal y como están configuradas las disciplinas de investigación evolutiva, existen diferentes tipos de ellas que hablan sobre evolución, y lo hacen de una manera relativamente autónoma.

Podría argumentarse que existe una ciencia de la Evolución, es decir, aquella cuya base es, por ejemplo, la teoría darwiniana de la Evolución, o incluso un par de teorías antagónicas. No obstante, la aproximación crítica a este supuesto revela que hay algo que falta en él. En efecto, en primer lugar deberíamos saber si la explicación darwiniana es identificable en todas las ciencias

evolutivas, o hay algunas de ellas donde no hay referencia explícita a tal tipo de proceso evolutivo. En segundo lugar, qué valor tienen otros procesos evolutivos y su grado de compatibilidad con el proceso de selección natural. Desde luego no conocemos texto o disciplina alguna que se articule deductivamente hasta formar lo que queremos decir con "teoría" de la Evolución. Es cierto, por ejemplo, que la teoría del cambio de frecuencias génicas en Genética de Poblaciones viene a ser un campo deductivo. No obstante esta ciencia ya no se perfila pensando sólo en términos de las consecuencias previsibles bajo un proceso de selección natural ni, por supuesto, exclusivamente en términos de otros procesos que describen el cambio evolutivo, como es el caso de la deriva. La posible teoría en cuestión es amplia a la hora de considerar las causas de evolución. Pero queda por averiguar hasta qué punto son amplias sus consideraciones sobre causas evolutivas. En efecto, la teoría en su versión deductiva nos habla de cambios en las frecuencias de los genes. Pero no llega a decirnos qué pasa con la aparición de especies, o unidades taxonómicas superiores. Es cierto que ha habido y hay una tendencia a considerar la Genética de Poblaciones como una ciencia central entre las ciencias de la Evolución. Aunque con valor metodológico, la aproximación es insuficiente, máxime si

tenemos presente cuál es su estado y nivel actual.

La consideración de disciplinas independientes no supone, no obstante, que no se dé la utilización de teorías de otras disciplinas en el desarrollo de disciplinas particulares. Por ejemplo, los mismos procesos de especiación de los que he hablado anteriormente pueden ser parcialmente teorizados siguiendo aproximaciones específicas de la Genética de Poblaciones. La obra de Mayr, por ejemplo, va en esa línea. Carson (1968), por ejemplo, ha formulado una teoría de especiación rápida que parece adecuada para la explicación de cómo han aparecido las especies de Drosophila de Hawai. Pues bien, Templeton (1980), entre otros, ha detallado la Genética de Poblaciones de estos procesos de especiación rápida e incluso sugerido líneas de trabajo experimental en el laboratorio. Otro ejemplo: los procesos de dependencia de la densidad, que se han desarrollado en Ecología de Poblaciones (por ejemplo los crecimientos poblacionales en medios de recursos limitados) han sido aplicados sobre la estructura genética de esas mismas poblaciones, asociando dinámicas de crecimiento distintas a los diferentes tipos genéticos implicados. Son éstos algunos ejemplos que sirven para poner de manifiesto que hay algo en la consideración de la estructura de las ciencias evolutivas

que se sitúa a mitad de camino entre el aislamiento completo de todas ellas y la existencia de una teoría evolutiva por excelencia. De ese algo quiero tratar.

3. Procedimientos metateóricos en Evolución

Una forma de abordar la estructura de la teoría evolutiva es, como he indicado, a través del estudio de las disciplinas evolutivas, sus objetos y objetivos, así como el intento de ver el grado de interdependencia teórica que existe entre ellas. Otra posible forma de abordar el problema estructural es por medio del estudio de los conceptos más usuales en todas las disciplinas evolutivas. Por ejemplo, es frecuente oír entre filósofos y científicos de la evolución que términos tales como adaptación, eficacia, selección natural, etc., tienen un papel clave en la comprensión de estas ciencias. ¿Es esto cierto?, y si lo es ¿cuál es su ámbito de aplicación?, ¿con qué grado de generalidad?. Buena parte de las cuestiones relativas a estos conceptos han sido planteados por los filósofos, especialmente al criticar el estatus teórico de la evolución darwiniana (Scriven, 1959; Smart, 1963; Manser, 1965; Popper, 1974; Laudan, 1977). En parte esta primera línea de ataque ha determinado una segunda línea de defensa de la

teoría evolutiva y de los conceptos implicados en ella (véase, por ejemplo, Williams, 1973a, 1973b; Ruse, 1973, 1976; Hull, 1974; Brandon, 1978; Endler, 1986). La labor de esta segunda línea de filósofos de la ciencia y biólogos evolutivos ha consistido, principalmente, en la aclaración lógica y filosófica de los conceptos implicados en la teoría de la Evolución, especialmente en sus intentos por demostrar el carácter no tautológico de los términos "adaptación" y "eficacia", así como su no intercambiabilidad. Ha habido otra labor importante de esta segunda línea: aplicar diferentes concepciones teóricas sobre la estructura de la ciencia a la propia teoría evolutiva. Resultado de ello han sido las presentaciones axiomáticas en forma de la denominada concepción heredada (Williams, 1970), los estudios de la teoría de la Evolución siguiendo el esquema de los programas de investigación (Michod, 1981; Tuomi, 1981), o la concepción semanticista (Lloyd, 1984). Como puede observarse, los primeros intentos por estudiar sistemáticamente la estructura de la teoría de la Evolución son relativamente recientes, ello especialmente cierto en el caso de las aplicaciones alternativas a la concepción heredada. No obstante, y como tendré oportunidad de demostrar, se trata de primeras aproximaciones, que no recogen la complejidad de lo que implica la Biología

Evolutiva. Los recientes formuladores de estas primeras aproximaciones ya indican que van a trabajar con sectores o ciencias específicas (Genética de Poblaciones, Sistemática, Ecología Evolutiva, Biogeografía, Paleontología, etc.). Son conscientes de lo que he tratado de reflejar en la Tabla 1: sondear estructuras o concepciones metateóricas de la ciencia en ciencias particulares de la Evolución. ¿Qué pasa, entonces, con la concepción global? ¿Hay alguna teoría sobre la ciencia que sea capaz de dar forma o estructurar el complejo cuerpo evolutivo y todas sus ciencias? El panorama que presento sugiere la inmensa riqueza que tiene el estudio de la Evolución en su esfera filosófica. El destacado filósofo de la ciencia biológica M. Ruse apunta que esta tarea es ardua y, probablemente, estéril. La razón que da es más bien de índole práctica: ¿qué valor tiene para los biólogos evolutivos el que se les dé una estructura de la Biología Evolutiva desde alguna de las concepciones estándar? Creo que más de una. Hay puntos oscuros que pueden ser aclarados. No es cierto que tengan los biólogos evolutivos una teoría de la Evolución bien constituida. Y ello no depende, solamente, de si se proponen teorías nuevas. Hay muchos problemas sintácticos y semánticos: no sabemos a ciencia cierta si hablamos de los mismo cuando usamos términos, ya referentes a objetos ya a objetivos, de

diferentes ciencias evolutivas. Y esta labor debe hacerse. En este punto pueden y deben intervenir los filósofos de la ciencia. Sus resultados pueden ser importantes para los teóricos de la evolución que, por otro lado, son los más interesados en la formulación de una síntesis "acabada" (Eldredge, 1985). El estudio filosófico lo precisé anteriormente: delimitar los niveles de evolución y estudiar la similitud de los procesos del cambio evolutivo, y sus parámetros, entre las diferentes teorías que se integran en las disciplinas evolutivas.

II. LA NATURALEZA DEDUCTIVA DE LA TEORIA EVOLUTIVA

No es excesivamente conocido dentro de la Filosofía de la Ciencia y probablemente menos dentro de la Biología Evolutiva, el preliminar e importante trabajo que sobre la axiomatización de la teoría darwiniana de la Evolución efectuó M.B. Williams en 1970. El precedente de la obra de Williams es la de Woodger (1952). Este presenta un sistema axiomático de la teoría de la evolución. Es quizá el primer intento serio de utilizar el cálculo lógico como aplicación a enunciados procedentes de la Biología. El hecho de su precocidad ha determinado, en parte, su esterilidad. No voy a entrar aquí en los detalles de su aportación (Ruse, 1975; Moya, 1982), aunque es probable que en un futuro no muy lejano sea más apreciada por los propios biólogos, especialmente su procedimiento de análisis lógico.

1. El sistema axiomático de Williams.

Voy a tratar de resumir y explicar los aspectos más relevantes de la aportación de Williams. En primer lugar indicar que trata de exponer en forma deductiva y a partir

de un conjunto dado de axiomas la teoría darwiniana de la selección natural, y sólo esta teoría. Por lo tanto muchas de las críticas que se hacen a dicho sistema por cuanto no considera específicos mecanismos de herencia, no son inherentes al propio sistema formal de Williams, sino a la teoría darwiniana de la Evolución.

Siendo b una entidad biológica, " \triangleright " una relación del tipo "es padre de" y " \neg " la negación lógica, Williams define un axioma inicial válido para cualquier $b_i \in B$ (el conjunto de entidades biológicas):

Axioma_1.- Ninguna entidad biológica es padre de sí mismo.

$$(1) \quad \forall b_i \in B \left[\neg (b_i \triangleright b_i) \right]$$

El siguiente axioma hace referencia a relaciones de ancestralidad. Esta relación se puede definir a partir de una cadena de relaciones de parentesco (o paternidad). En efecto:

Definición_1. b_1 es ancestro de b_x ($b_1 \triangleright b_x$) si y solo si b_1 es padre de b_x ($b_1 \triangleright b_x$) o existe un conjunto finito no vacío de entidades biológicas $\{ b_2, b_3, \dots, b_{k-1}, b_k \}$ tal que $b_1 \triangleright b_2 \triangleright$

$b_n \triangleright \dots b_k \triangleright b_{k-1} \triangleright b_x.$

El axioma 2 es como sigue:

Axioma 2.- Si una entidad biológica es ancestral de otra, ésta no lo es de la primera.

$$(2) \quad \forall b_i, b_j \in B [(b_i \triangleright b_j) \rightarrow \sim (b_j \triangleright b_i)]$$

Para poder plantear la teoría de Darwin de la selección natural es necesario, según Williams, encontrar una clasificación más fina del conjunto B de entidades biológicas. Para ello introduce las nociones de clan y subclán por medio de diez definiciones, que a continuación presento, y algunos teoremas.

Definición 2.- Una descendencia desde b' hasta b'' ($R(b', b'')$) es un conjunto ordenado de entidades biológicas $b_1, b_2, b_3, \dots, b_k, b_{k+1}$ tal que $b' = b_1$, $b'' = b_{k+1}$, $k \geq 1$ y para cualquier i $1 \leq i \leq k$, $b_i \triangleright b_{i+1}$.

Esta definición complementa la definición 1, ya que si esta última sirve para indicar si un individuo es un ancestro de otro, la definición 2 nos indica qué es una

línea de descendencia.

Definición_3.- La longitud de una línea de descendencia es el número de ancestros presentes en esa línea. Así $R(b', b'')$ es una descendencia de longitud k con $k+1$ entidades biológicas.

Definición_4.- Dado b' , un descendiente b_1 está a i generaciones de b' ($b' = b_1 \triangleright b_2 \triangleright b_3 \triangleright \dots b_i \triangleright \dots \triangleright b_k$). A tal descendiente se le llama i -descendiente.

Definición_5.- El inverso del i -descendiente es el i -ancestro. Así, si b_1 desciende de b' hace i generaciones, b' es el ancestro de b_1 hace i generaciones.

Definición_6.- b'' es un i -descendiente del conjunto S de entidades biológicas si existe un b' en S tal que b'' sea un i -descendiente de b' .

Ahora estamos en condiciones de definir un clan y un subclán.

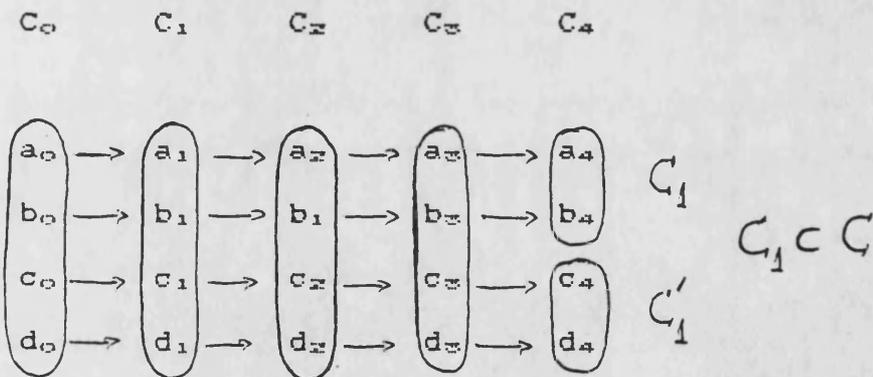
Definición_7.- El clan C de un conjunto S es el conjunto de todos los descendientes de S . Así $C(i)$ es el conjunto de

descendientes del clan en la generación i .

Definición 8.- b' es un i -descendiente en $C(i)$ si existe en $C(0)$ un i -ancestro de b' .

Definición 9.- C_1 es un subclán de C si y solo si está en C y para cualquier $b_1 \in C$ existe una descendencia $R(b', b_1)$ tal que b' está en $C(0)$ y cualquier elemento de $R(b', b_1)$ está en C_1 . C_1 es o el clan total o uno del que han desaparecido algunas ramas (descendencias).

El siguiente esquema ayudará a la comprensión de la definición anterior:



Como puede verse $C(0)$ no implica el que esté formado por un solo ancestro. Del mismo modo el proceso de transformación del clan requiere que podamos definir un

subclán que pueda llegar a implantarse en todo el clan tras m generaciones. Para ello:

Definición 10.- Un subclán derivado de $C_1(j)$ está formado por los descendientes y ancestros de $C_1(j)$. Es decir:

$$C_1 = \bigcup_{k=0}^{\infty} C_1(k)$$

donde si $k > j$, $C_1(k)$ son los $(k-j)$ descendientes de $C_1(j)$; si $k=j$, $C_1(k)=C_1(j)$; y si $k < j$, $C_1(k)$ es el conjunto de los $(j-k)$ ancestros de $C_1(j)$ en C .

Definición 11.- Un subclán C_1 está fijado en un subclán mayor C_2 si en la generación m no hay organismos que no sean $C_1(m)$. Si C_2 es un clan entonces C_1 está fijado en C_2 .

Con los dos axiomas anteriores, las once definiciones, y algunos teoremas que no voy a desarrollar aquí, Williams caracteriza un biocosmos. Este ya no es solo un conjunto de organismos y sus predecesores. En él hay también clanes y subclanes que se estructuran según las leyes que se derivan de los axiomas, definiciones y teoremas. En cualquier caso (B, \triangleright) denota un biocosmos. ¿Cuáles son, no obstante, las condiciones necesarias para poder decir que un biocosmos es darwiniano?. El biocosmos darwiniano está sometido a la

selección natural. En términos más precisos un biocosmos darwiniano está formado por clanes y subclanes, darwinianos, sometidos o dirigidos en el tiempo por las leyes de la selección natural. Las leyes en cuestión las formula Williams con cinco axiomas más.

Veamos ahora los axiomas que permiten precisar qué conjunto de entidades biológicas se ven sometidas a un proceso darwiniano de selección. En primer lugar tenemos un axioma de conexión que dice que un subclán darwiniano D es un subclán de un clan constituido por individuos del conjunto B y bajo la relación de parentesco \triangleright . La introducción de subclán es solo para indicar que dentro de un conjunto darwiniano pueden aparecer subconjuntos darwinianos. En cualquier caso, y como ocurrirá posteriormente con la eficacia, el subclán darwiniano es un término primitivo del sistema.

Axioma 3. Cualquier subclán darwiniano D_1 es subclán de un clan en un biocosmos (B, \triangleright) .

El axioma 4 nos indica que existe un límite numérico en el tamaño de cualquier clan (límite al crecimiento que determina la lucha por la existencia). En efecto, si:

Definición 12. - $v(C_1, k)$ es el número de entidades biológicas en la generación k del subclán C_1 , entonces

Axioma 4. Para cualquier subclán D existe un entero positivo $\mu(D)$ tal que $v(D, k) \leq \mu(D)$ para todo k .

El axioma 5 es quizá el más complicado. Este trata de diferenciar las ventajas relativas de unos organismos respecto de otros en medios dados. La manera de hacerlo es atribuyendo a tales organismos en tales medios un valor numérico de eficacia, siendo la eficacia una cualidad de los organismos en los ambientes. Williams caracteriza extrateóricamente el término eficacia y dentro del sistema, es decir dentro de la teoría darwiniana de la evolución, la eficacia es un término primitivo. El axioma 5 queda como sigue:

Axioma 5. Cualquier entidad biológica $b \in B$ tiene una eficacia $\psi(b)$ que es un número real positivo.

Parece no haber en el biocosmos darwiniano una eficacia nula o neutra, lo que se traduce en interpretaciones de no neutralidad ni de los genes, ni de los organismos, ni de las

poblaciones, ni, eventualmente, de las especies.

Mas adelante veremos que, a través del axioma 5 pueden definirse eficacias relativas de los organismos a la eficacia media de sus respectivas generaciones así como la eficacia media de un subclán respecto de otros subclanes darwinianos del mismo clan.

Los dos restantes axiomas son, uno relativo a las expansiones de los más eficaces frente a los menos eficaces y otro a una posible base hereditaria de las diferencias en la eficacia. Veamos sus formulaciones y definiciones previas. Para la introducción del axioma 6, que hace referencia a la expansión del más eficaz, se necesitan dos definiciones adicionales.

Definición_13.- D_1 es un subclán derivado de $D_1(j)$ si y solo si es un subclán darwiniano del clan C y $D_1 = D \cap C_1$, donde C_1 es el subclán derivado de $D_1(j)$.

Definición__14.- $\bar{\Phi}(b,D,k)$ es la eficacia del organismo b dividida por la eficacia media de los organismos en $D(k)$. Es decir:

$$\bar{\Phi}(b, D, k) = \frac{\varphi(b)}{\frac{1}{v(D, k)} \sum_{b_i \in D(k)} \varphi(b_i)} \quad \text{si } b \in D(k)$$

$$= 0 \quad \text{si } b \notin D(k)$$

Definición 15. - $\bar{\Phi}(D_1, D, k)$ es la eficacia media de los organismos de $D_1(k)$ (en la generación k del subclán D_1) dividida por la eficacia media de los organismos de $D(k)$. Es decir, si $D_1(k) \subseteq D(k)$

$$\bar{\Phi}(D_1, D, k) = \frac{1}{v(D_1, k)} \sum_{b_i \in D_1(k)} \bar{\Phi}(b, D, k) \quad \text{si } v(D_1, k) \neq 0$$

$$= 0 \quad \text{si } v(D_1, k) = 0$$

Veamos ahora el axioma 6.

Axioma 6. Consideremos un subclán D_1 de D . Si D_1 es superior en eficacia al resto de D durante un número suficientemente grande de generaciones, entonces la proporción de D_1 con respecto a D crecerá.

La expresión matemática del axioma 6 es como sigue:

Para cualesquiera par de generaciones j_1 y j_2 tal que $j_1 < j_2$, si existe un subclán D_1 derivado de $D_1(j_1) \subset D(j_1)$, tal que

$$\sum_{k=j_1}^{j_2} v(D_1, k) = \left[\Phi(D_1, D_1, k) - 1 \right] \geq 1$$

entonces existe una generación j_* , $j_1 < j_* \leq j_2$, tal que si D_2 es un subclán derivado de $D(j_1) - D_1(j_1)$, entonces o $v(D_2, j_*) = 0$ ó

$$\frac{v(D_1, j_*)}{v(D_2, j_*)} > \frac{v(D_1, j_1)}{v(D_2, j_1)}$$

Aunque sea algo reiterativo considero necesario, por su importancia, insistir en el significado de las dos últimas definiciones y en el axioma 6. En efecto, $v(D, k)$ indica, como sabemos, el número de individuos que constituyen un clan o subclán dado; $D_1(j_1) \subset D(j_1)$ indica que el subclán D_1 es un subconjunto del clan D en la generación j_1 ; $D(j_1) - D_1(j_1)$ es una operación de diferencia de conjuntos o conjunto que excluye los elementos $D_1(j_1)$. Pues bien, como ya sabemos por la definición 15 lo que es $\Phi(D_1, D, k)$, es decir la eficacia de un subclán D_1 respecto de un clan D , entonces

$$(4) \quad \Phi(D_1, D, k) = \frac{\sum_{b \in D_1} \Phi(b, D, k)}{v(D_1, k)} \quad \text{si } v(D_1, k) \neq 0$$

$$= 0 \quad \text{si } v(D_1, k) = 0$$

donde $\bar{\Phi}(b, D, k)$ es la eficacia de los organismos pero referida a la eficacia media de los organismos de D. En efecto:

$$(5) \quad \bar{\Phi}(b, D, k) = \frac{\Psi(b)}{\frac{1}{v(D, k)} \sum_{b_i \in D(k)} \Psi(b_i)} \quad \text{si } b \in D(k)$$

$$= 0 \quad \text{si } b \notin D(k)$$

Pero $\Psi(b)$ es un valor de eficacia ya introducido. Si desarrollamos (5) con mas detalle vemos que el denominador es la suma de las eficacias de todos los miembros de D dividido por el número de miembros de D; es decir una eficacia media. Como el numerador es la eficacia de un miembro de D_1 el cociente es una medida relativa de la eficacia de un b dado respecto de la eficacia media de la población.

Por lo tanto el numerador de la expresión (4) es la suma de las eficacias relativas de todos los miembros del subclán D_1 . Como el denominador es el número de miembros de ese subclán, entonces $\bar{\Phi}(D_1, D, k)$ es la eficacia media de los miembros del subclán D_1 , bien sabido que la eficacia de sus miembros es relativa a la eficacia media de los miembros del

clan D. Si desarrollamos la expresión (4) podemos llegar a una expresión algo más clara que la dada por Williams. En efecto, primero el numerador:

$$\begin{aligned}
 \sum_1^{v(D_1, k)} \Phi(b_i, D_1, k) &= \Phi(b_1, D_1, k) + \dots + \Phi(b_{v(D_1, k)}, D_1, k) = \\
 (6) \quad &= \frac{\varphi(b_1)}{\frac{1}{v(D_1, k)} \sum_1^{v(D_1, k)} \varphi(b_i)} + \dots + \frac{\varphi(b_{v(D_1, k)})}{\frac{1}{v(D_1, k)} \sum_1^{v(D_1, k)} \varphi(b_i)} = \\
 &= \frac{v(D_1, k)}{\sum_1^{v(D_1, k)} \varphi(b_i)} \sum_{i=1}^{v(D_1, k)} \varphi(b_i)
 \end{aligned}$$

Por lo tanto:

$$(7) \quad \Phi(D_1, D_1, k) = \frac{\sum_1^{v(D_1, k)} \Phi(b_i, D_1, k)}{v(D_1, k)} = \frac{v(D_1, k)}{v(D_1, k)} \cdot \frac{\sum_1^{v(D_1, k)} \varphi(b_i)}{\sum_1^{v(D_1, k)} \varphi(b_i)}$$

o también

$$(8) \quad \Phi(D_1, D_1, k) = \frac{\sum_1^{v(D_1, k)} \varphi(b_i) / v(D_1, k)}{\sum_1^{v(D_1, k)} \varphi(b_i) / v(D_1, k)}$$

Es decir, como el numerador de (8) es la eficacia del subclán D_1 y el denominador la eficacia media del clan D , entonces el cociente es solo la eficacia relativa del subclán D_1 con respecto al clan D , que es lo que queremos aclarar. Veamos ahora la extensión temporal de este valor relativo en el tiempo generacional según indica el axioma 6:

$$\begin{aligned}
 & \sum_{k=j_1}^{j_2} v(D_1, k) [\Phi(D_1, D, k) - 1] = v(D_1, j_1) [\Phi(D_1, D, j_1) - 1] + \\
 (9) \quad & + \dots + v(D_1, j_i) [\Phi(D_1, D, j_i) - 1] + \dots + v(D_1, j_2) [\Phi(D_1, D, j_2) - 1]
 \end{aligned}$$

Si tomamos un solo sumando, entonces podemos ver que si la eficacia relativa del subclán D_1 es mayor que la del D , entonces:

$$\Phi(D_1, D, j_i) > 1 \quad \text{y} \quad \Phi(D_1, D, j_i) - 1 > 0$$

Como quiera que existe D_1 , entonces:

$$v(D_1, j_i) > 0 \quad \text{y} \quad v(D_1, j_i) [\Phi(D_1, D, j_i) - 1] > 0$$

En cambio el subclán complementario D_2 valdrá

$$\Phi(v_2, v, j_i) < 1, \quad \Phi(v_2, v, j_i) - 1 < 0 \quad \text{y} \quad v(v_2, j_i) [\Phi(v_2, v, j_i) - 1] < 0$$

El axioma 6, por lo tanto, solo está indicando la expansión del más eficaz, puesto que si se admite que uno tiene mayor eficacia, en dos generaciones separadas se asistirá al incremento entre ellas del número de individuos del subclán más eficaz con respecto al número de individuos del mismo en la primera generación.

El axioma número 7 tiene que ver con los mecanismos o agentes que determinan la transmisión de los caracteres más eficaces en un subclán. Como muy bien comenta Williams esta transmisión tiene en cuenta una forma de herencia que no necesita especificarse y una acción ambiental. La combinación de ambos determina la proporción de los diferentes subclanes en sucesivas generaciones. Por otro lado el hecho de que un conjunto de caracteres más eficaces, asociados a un subclán, se transmitan a expensas de otros subclanes depende, obviamente, de que el conjunto del clan tenga una eficacia suficiente como para garantizar su continuidad. Ya vimos que cuando

$$\sum_{k=j_1}^{j_2} v(v, k) [\Phi(v_1, v, k) - 1] < 0$$

este clan desaparece porque no puede resistir la presión ambiental. Parece lógico definir un valor de eficacia mínimo para el clan, valor que Williams denomina J . Si esta condición se cumple entonces aparece en un momento dado un subclán D_* que se fijará con el paso del tiempo. Ésto continuará hasta que todos los miembros del clan antiguo sean del nuevo subclán aparecido. No obstante, la eficacia seguirá siendo la suficiente como para poder seguir existiendo. La complicada formulación de este axioma es como sigue:

Axioma_7. Dada una eficacia

$$(10) \quad \sum_{n \geq m} \sum_{b \in D(k)} \varphi(b) \geq j$$

donde J es un valor dado, habrá en un momento dado un subclán $D_*(D_*(m) \subset D(m))$ que, entre dos intervalos generacionales m y $m+i$ (i dado), tendrá una eficacia que determinará su crecimiento

$$(11) \quad \sum_{k=m}^{m+i} \nu(D_{*,k}) \left[\Phi(D_*, D, k) - 1 \right] \geq 1$$

si $D_*(m) \neq D(m)$, y

$$(12) \sum_{k=m}^{m+i} v(D_{*,k}) \left[\Phi(D_{*,k}, D, k) - 1 \right] \geq 0$$

si $D_*(m) = D(m)$.

Hay dos interesantes cuestiones a tratar en este sistema que posteriormente podrán servir para defender el análisis de Williams de las críticas de algunos autores recientes. Son las cuestiones de la mutación y las del efecto de tamaños poblacionales pequeños. La mutación, en un sentido genérico, está implícita en el axioma 6, al contemplar que puedan aparecer subclanes, o conjuntos de individuos, con caracteres más eficaces que se impongan en el clan. Aunque Williams solo describe cómo puede imponerse este subclán, asume que esos caracteres han aparecido. No obstante, la imposición solo depende de un proceso de selección natural. La mutación, junto con la selección ya sabemos que son las dos piedras angulares del neodarwinismo.

El tema de los clanes de tamaño pequeño está excluido del axioma 7. En efecto, como el valor o eficacia de la

población es la suma de las eficacias de los componentes, clanes de pequeño tamaño, a no ser que sean supereficaces, no garantizan que su valor sea superior a J . ¿Qué pasa entonces con esos clanes?. Parece que no están sometidos a las leyes de la selección natural, no hay un crecimiento geométrico que permite considerar la acción de la selección. Aunque en estos clanes aparezcan por mutación nuevos subclanes, la conducta de los mismos no puede deducirse del axioma 7. Es decir. mutaciones (nuevos caracteres) más eficaces no han de implantarse, necesariamente. Debería de estudiarse qué relación hay entre este axioma (lo que hay excluido en el) y la dinámica de poblaciones de efectivos pequeños. ésto sugiere la posibilidad de incluir un nuevo axioma, o conjunto de nuevos axiomas, para cuando

$$\sum_k \sum_b \varphi(b) < J$$

2. La definición operativa de eficacia

Según el axioma 5 toda entidad biológica lleva asociado un número real positivo que denominaremos su eficacia. Admitido ésto de forma axiomática, Williams opina que, para hacer operativo el concepto y poder medirlo experimentalmente, debe darse una definición cuantitativa de

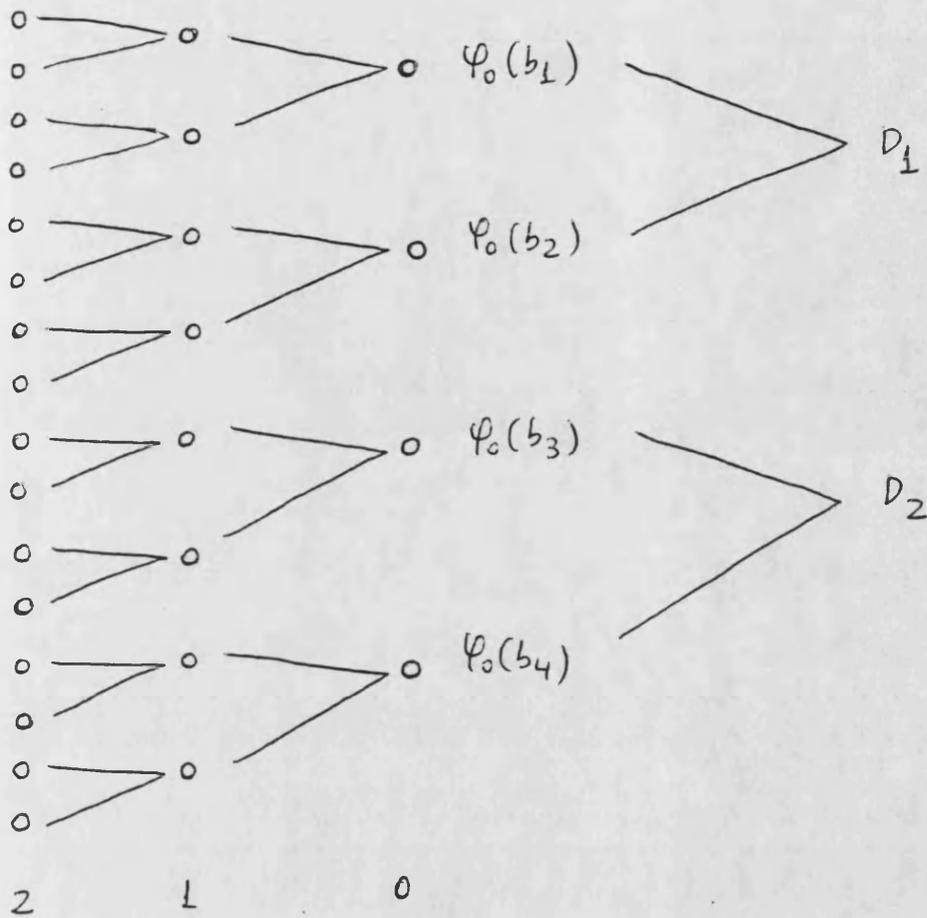
eficacia. Vamos a desarrollar esta definición con cierta extensión.

Para Williams la eficacia de un individuo puede determinarse a partir de su historia. El individuo en sistemas de reproducción sexual tiene 2 padres, 4 abuelos y, en general, 2^k ascendientes en la generación anterior k . El supuesto de la definición operativa implica que los ascendientes aportan cada generación un número de descendientes. Ya que el individuo b tiene 2^k ascendientes en k , estos tienen un total de n_k descendientes. La contribución a la eficacia de b de estos 2^k ascendientes es de $n_k/2^k$. Los de la generación siguiente, es decir 2^{k-1} ascendientes contribuyen a la eficacia de b con $n_{k-1}/2^{k-1}$. Como el efecto de la eficacia de los ascendientes se diluye en el tiempo puede asumirse que la contribución de los ascendientes por generación es diferencial, menor cuanto más alejada es la generación considerada. Williams utiliza un valor tal como $(1/2)^k$. La definición operativa es la siguiente:

$$\begin{aligned} \psi_0(b) &= \left(\frac{1}{2}\right)^k \frac{n_k}{2^k} + \left(\frac{1}{2}\right)^{k-1} \frac{n_{k-1}}{2^{k-1}} + \dots + \left(\frac{1}{2}\right) \frac{n_1}{2} = \\ (13) \quad &= \frac{n_k}{2^{k+1}} + \frac{n_{k-1}}{2^k} + \dots + \frac{n_1}{2^2} = \end{aligned}$$

$$= \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \frac{n_i}{2^i}$$

Es interesante observar que se trata de un valor real, probablemente elevado y, en cualquier caso, mayor que 0. La definición, efectivamente, es interesante por cuanto permite el desarrollo de un experimento que permita el cálculo de la misma. Por extensión podemos hacer experimentos conducentes a los cálculos de eficacias de otros individuos. En última instancia a poder dar el valor de la eficacia de la población y, posiblemente, hacer algún tipo de vaticinio sobre la dinámica de la población (clan) constituida por individuos de los que conocemos su eficacia. Iniciemos nuestro clan con cuatro individuos cuya historia hemos podido controlar. Esta historia consiste en medir la descendencia de los ascendientes de los individuos que formarán el clan. Para evitar problemas de extinción pondremos todos los sistemas en condiciones adecuadas para el desarrollo. La finalidad es poder contabilizar toda la descendencia de los ascendientes de los individuos del clan, toda la descendencia en los correspondientes ambientes. Un esquema resume el diseño:



Según la definición de eficacia media de la población, si el clan está formado por cuatro individuos en el momento $k = 0$, entonces la eficacia media es:

$$(14) \quad \frac{\sum \varphi(b_i)}{v(0, k)} = \frac{\varphi(b_1) + \varphi(b_2) + \varphi(b_3) + \varphi(b_4)}{4}$$

y la eficacia del individuo $\varphi(b_1)$ (supongamos el de mayor valor de φ) referida a la eficacia media será de:

$$(15) \quad \bar{\Phi}(b_i, D, k) = \frac{\varphi(b_i)}{\frac{1}{4} \sum_{i=1}^4 \varphi(b_i)} = \frac{4\varphi(b_i)}{\varphi(b_1) + \varphi(b_2) + \varphi(b_3) + \varphi(b_4)}$$

Análogamente podemos calcular las eficacias relativas de los otros tres elementos del clan D. Constituyamos ahora el clan de los individuos que presentan mayor eficacia relativa, por ejemplo $\varphi(b_1)$ y $\varphi(b_2)$. Estos dos individuos presentan una eficacia media conjunta de:

$$(16) \quad \bar{\Phi}(D_1, D, k) = \frac{\bar{\Phi}(b_1, D_1, k) + \bar{\Phi}(b_2, D_1, k)}{2}$$

siendo k la generación que consideramos 0. Vayamos ahora al axioma 6. Tomemos, por ejemplo, tres generaciones de desarrollo del clan D. Supongamos que podemos medir los caracteres diferenciales de D_1 respecto de D_2 cada generación, es decir saber los números de los portadores del carácter para incluirlos en uno u otro subclán. Si esto es posible, lo que de por sí plantea serios problemas

experimentales, ¿podemos entonces verificar la validez del axioma 6?. Hay dudas al respecto. En efecto, parece lógico pensar que los elementos del subclán D_1 aparecerán con frecuencia creciente en el clan D . Esto confirmaría el axioma 6. Pero supongamos una fuerte modificación ambiental, una tal que sitúe, a su vez, la eficacia de los elementos de D_1 por debajo de la de los del otro subclán. ¿Podríamos decir en ese caso que el axioma 6 no se cumple?. No, porque el cambio en eficacia solo determina un cambio en el subclán que se impondrá. El axioma no se verificaría solo si se impusiese el subclán menos eficaz.

3. Perspectivas para la ampliación del sistema de Williams

No voy a proponer aquí un procedimiento alternativo al de Williams; eso implicaría formular una teoría evolutiva deductiva. Hay muchos obstáculos a esa nueva formulación. No obstante voy a marcar la línea de lo que podríamos denominar el sistema axiomático ampliado de Williams. Hay dos primeras cuestiones: una de lógica y otra de modificación de axiomas, aunque ambas presentan cierta relación. Posteriormente comentaré las críticas de filósofos de la ciencia actuales.

Respecto de la lógica parece interesante plantear un tipo que contemple de algún modo elementos probabilísticos. La idea surge del hecho bien tratado en biología evolutiva de que muchas de las formulaciones que se efectúan no tienen un carácter necesariamente afirmativo o negativo, o de rigurosa certeza bajo ciertas condiciones, o de rigurosa ausencia. Parece claro, por lo tanto, que las formulaciones de Williams son extremadamente deterministas en cuanto a sus predicciones. Por ejemplo, el axioma 6 indica el incremento de la presencia de ciertos individuos de un subclán bajo determinadas circunstancias. Dado que es difícil determinar experimentalmente el cumplimiento de estas circunstancias (ésto por lo menos), y para no formular sistemas ideales alejados de las posibles contrastaciones, sería interesante introducir nociones probabilísticas, tales como: "es probable que bajo estas circunstancias, el número relativo de miembros de un subclán se incremente". En otras palabras, utilizar, al menos, nociones de lógica modal. Ello permitiría acercarnos con más claridad a las corrientes del moderno pensamiento evolutivo.

Respecto de los axiomas ya he indicado algo al final del apartado anterior: ampliar su número para contemplar de forma explícita los mecanismos que son complementarios de la

propia selección natural en la determinación de los cambios evolutivos, al menos en un contexto neodarwiniano. Esto, lógicamente, supone introducir la noción de población con efectivos muy bajos. Esta noción, por otra parte, tiene su peso específico en el caso de los mecanismos de especiación. Cuando el efecto de los bajos tamaños poblacionales se mira desde una perspectiva genética, tenemos entonces la deriva genética. El tema de incluir sistemas genéticos en la formulación de Williams es lo que, de por sí, supondría mayor transformación o ampliación. Parece lógico el que debiera tenerse en cuenta un sistema como el mendeliano a la hora del planteamiento del sistema deductivo de la teoría darwiniana de la evolución. Dos dudas aparecen, no obstante. La primera es que tendríamos una teoría genética de la evolución (no necesariamente la teoría general); la segunda es que dicha teoría es sumamente complicada en su mecánica para poder llegar a ser completos en su exposición. Como puede advertirse, la primera duda es de base, quizá de reducción de teorías, mientras que la segunda es más bien técnico-metodológica. Ambas son resolubles, aunque exigen gran dedicación (especialmente la segunda), debiendo valorarse cuidadosamente sus posibilidades de éxito. Este éxito debe entenderse como que pueda explicar buena parte de las observaciones y teorías desarrolladas en el seno de la

evolución biológica.

El planteamiento de Williams respecto de la implantación en el tiempo generacional de un subclán supone la aparición de cierta ventaja, de alguna manera heredable, que constituye el punto de origen de un subclán. Cómo puede aparecer esa nueva variante es otra cuestión. Podemos pensar en un doble origen: a) o por expansión de algo que estaba oculto y que ahora ya no lo está (hay mecanismos genéticos tales como la recombinación y la mecánica de formación de células gaméticas en la reproducción sexual que pueden contribuir a ello); o b) por mutación a una variante que suponga su manifestación casi inmediata, en el intervalo de una sola generación. Ambas causas no están explícitamente desarrolladas en el sistema de Williams. La autora parte de un hecho: hay caracteres que, una vez aparecidos, se imponen progresivamente en todo el clan. Con independencia de las causas que los han originado lo que es importante es establecer una condición para su imposición. La condición requiere dos elementos: a) número de entidades biológicas del clan; y b) eficacia de cada una de esas entidades. Cuando en un momento dado la suma de esas eficacias supera un valor umbral, constante de iniciación del proceso de implantación, entonces el subclán en cuestión se impondrá en

el tiempo, dándose un proceso de reemplazamiento de la población. Como puede observarse ambas condiciones, número de entidades y eficacia de las mismas son imprescindibles en cantidades "dadas" para lograr una dinámica darwinista o selectiva. ¿Qué ocurre cuando ese producto poblacional no alcanza la constante de iniciación?. Según Williams nos encontramos ante una dinámica no seleccionista. En efecto, supongamos, al contrario que el axioma 5, que la eficacia de una entidad biológica es cero o muy próxima a cero. Es decir, sea cual fuere el número de entidades biológicas, no es posible conseguir la constante de iniciación por selección. Del mismo modo, si las eficacias biológicas son o están en un orden "normal", pero tenemos un número muy bajo de entidades biológicas, entonces estamos frente a lo mismo que el caso anterior: no se alcanza el umbral. Curiosamente Williams deja abierta la posibilidad de ampliación de su sistema, pues podríamos ahora introducir algún o algunos axiomas adicionales relativos a aquellas situaciones donde no se alcanza la constante de iniciación del proceso de selección.

Desde mi punto de vista el añadido ampliaría el sistema en una perspectiva importante: la estocástica. En efecto, la formulación de Williams es determinista, entre otras cosas porque trabaja con un conjunto numeroso de entidades

biológicas, donde la acción de fenómenos aleatorios solo es válida a corto plazo. A la larga se cumplirá el supuesto del axioma 7. Si Williams no admitiera que su sistema es para conjuntos grandes, entonces sus axiomas deberían replantearse en términos probabilísticos. Los axiomas adicionales que estoy proponiendo han de ser estocásticos porque van a hacer referencia a aquellos conjuntos con un número bajo de entidades, o a aquellos donde siendo grande la eficacia es nula o casi nula. Aunque solo sea en un modo preliminar, se puede utilizar la teoría neutralista de la evolución molecular (teoría genético-poblacional) como similar adecuado para el desarrollo del sistema ampliado de Williams. Como este sistema no recurre a principios de herencia, hemos de utilizar de la teoría neutralista aquellos componentes no genéticos. En otras palabras, utilizar la teoría matemática de que se sirven: la de los procesos estocásticos.

El panorama que se abre con la introducción de estos nuevos elementos es muy amplio y puede integrar evidencias experimentales y observacionales que eran incompatibles con el sistema previo. Williams mismo reconoce que pueden aparecer fijaciones de subclanes menos eficaces. Mi opinión es que procesos importantes en relación con la diferenciación y el origen de las especies, en parte

influidos por procesos estocásticos, quedarían bien acogidos en este sistema ampliado.

4. Críticas filosóficas al sistema de Williams.

Tenemos dos críticas por parte de los filósofos actuales de la ciencia: la relativa a lo que ellos llaman defectos de la concepción heredada, y la relativa a la noción no definida y operativa de eficacia. Los capítulos VI y VII están dedicados, respectivamente, a la presentación de diferentes concepciones de la estructura de la teoría evolutiva y al estudio de diferentes formas de entender el significado del término eficacia biológica. Ahora solo voy a presentar una pequeña apología en favor de la aportación de Williams.

La primera crítica, a mi modo de ver, no resulta muy verosímil en la actualidad. Son pocos los estudios filosóficos que se han hecho sobre la estructura de la teoría de la evolución bajo concepciones distintas a las de Williams. Las críticas, cuando las hay, no son positivas en el sentido de que no proponen alternativa para dibujar mejor el cuadro teórico de la Evolución. Cuando los semanticistas

se dedican, por ejemplo, al estudio de las ciencias de la Evolución lo hacen pensando en que su aproximación es más correcta, asumiéndola explícita y, muchas veces, acríticamente (Lloyd, 1984). Respecto del sistema de Williams solo indican que no contempla todos los mecanismos posibles de evolución previsible en la teoría neodarwiniana; es decir, la moderna Genética de Poblaciones prevee parámetros de cambio evolutivo que no están presentes en el desarrollo de la autora. No obstante no creo que el objetivo de Williams haya sido otro que el formular la teoría darwiniana de la Evolución por selección natural. Los supuestos mendelianos implícitos en la Genética de Poblaciones también están creando serias limitaciones interpretativas a fenómenos que aparecen en la evolución. Por lo tanto no asumir principios de herencia fijos (en la actualidad se está hablando de sistemas no mendelianos de herencia) puede tener ventajas para el planteamiento de un sistema general del cambio evolutivo. Es razonable, no obstante, el introducir mecanismos alternativos a la selección natural, lo que supondría una ampliación del sistema de Williams en la forma en que he indicado en el apartado tercero de este capítulo.

Mi punto de vista es que tenemos un par de concepciones, tres a lo sumo, que están en franca

convivencia y sin plantear serios enfrentamientos. Parece factible, por ejemplo, el poder desarrollar en la teoría de la Evolución algo similar a lo efectuado por Sneed (1971) con las teorías de la física-matemática. Por supuesto que sería una aproximación diferente a la del sistema de Williams ampliado. El intento, hasta donde alcanza mi revisión, no se ha desarrollado. En cualquier caso los análisis semanticistas presentan en la actualidad, frente al análisis de Williams, una metodología con menos pretensiones, limitándose en sus aplicaciones a disciplinas evolutivas específicas.

III. GENÉTICA DE POBLACIONES

1. Posición de la Genética de Poblaciones en el Neodarwinismo.

La presentación que he hecho en el capítulo I respecto de las diferentes disciplinas evolutivas no hace referencia alguna a que existan disciplinas de primer o segundo orden. Las génesis de estas disciplinas tienen una historia particular, por supuesto muy relacionadas entre ellas, aunque con un relativo grado de independencia. El trabajo diario de un paleontólogo, un biogeógrafo, un embriólogo, etc., está inscrito en un entorno de hipótesis de trabajo particulares de cada una de sus disciplinas. Sólo esfuerzos integradores han puesto de manifiesto, por ejemplo, el poder explicativo de la selección natural. No mantengo la tesis de que exista teoría de alguna disciplina particular capaz de aglutinar las restantes disciplinas evolutivas. Pero esta tesis se defiende en determinados sectores de la Biología Evolutiva, constituyendo buena parte de la concepción actual de la misma. Me refiero al neodarwinismo. La teoría que subyace al neodarwinismo es la de la Genética de Poblaciones, constituyendo esta disciplina la parte central

de la moderna teoría evolutiva y de la cuál emana una comprensión causal de los fenómenos evolutivos (Ruse, 1973; Sober, 1984a). ¿Qué tiene esta disciplina que le ha hecho ser una vía explicativa potente del fenómeno evolutivo hasta el extremo, incluso, de ser central en el pensamiento evolutivo moderno?. Por adelantar una tesis al respecto, seguiré una clasificación que Ruse (1986) expone en relación con la evolución. Distingue Ruse entre la evolución como un hecho, el proceso evolutivo (filogenia, restos fósiles y desarrollo) y la teoría evolutiva propiamente. Es en este último apartado clasificatorio, el de la teoría, en el que más se ha centrado la Genética de Poblaciones. Los dos primeros son, en realidad, cubiertos mayoritariamente por otras disciplinas evolutivas que dan cumplida cuenta de que el cambio evolutivo es innegable y el de que pueden reconstruirse historias filogenéticas. La Genética de Poblaciones, en cambio, ha tratado de suministrar modelos justificadores del cambio, qué parámetros son relevantes para el cambio evolutivo. Es bien cierto que la selección sigue siendo considerada como el parámetro fundamental. Pero en el contexto genético de transmisión de caracteres no cabe duda de que se han estudiado otros parámetros que son fuerzas del cambio evolutivo. Como tendré oportunidad de demostrar en los dos próximos capítulos la unidad del cambio

evolutivo se ha mostrado algo problemática (el gen, el organismo, la población, la especie, otras entidades, etc.). No obstante, adelantar que en la modelización genético-poblacional el cambio evolutivo es un cambio en la distribución de los genes en las poblaciones. En otras palabras, la evolución es un cambio en las frecuencias génicas de las poblaciones.

Yo mismo mantengo que la teoría de la Genética de Poblaciones no tiene capacidad explicativa suficiente para dar cuenta total del hecho o el proceso evolutivo. Pero, y en esto hay que equilibrar la balanza, no hay que pensar que esta operación reductiva de la Genética de Poblaciones ha sido negativa para la estructuración del pensamiento evolutivo. Ha sido fundamental, y ha merecido con creces la pena. En buena parte ha servido para afianzar el estatus científico, y no metafísico, de la teoría de la evolución. También ha servido para el planteamiento de hipótesis nulas de trabajo (contrastación experimental de la existencia de otros procesos evolutivos distintos a la selección). Más aún, la Genética de Poblaciones misma, al tomar una posición central, se ha constituido en hipótesis nula, en el modo siguiente: ¿puede la teoría de la Genética de Poblaciones explicar los fenómenos de especiación, todos y cada uno de ellos?. La contestación a preguntas como ésta ha permitido

el desarrollo de teorías provenientes de otras disciplinas y que parecen pertinentes en Evolución. Así por ejemplo: si no todo es adaptación, si hay factores internos en los individuos que determinan fenotipos concretos, ¿hay cierta restricción, y por tanto determinación del genotipo, con independencia de la variabilidad genética?. En este sentido las teorías del desarrollo son importantes. Cosas similares han surgido en relación con la explicación "teórica" de las discontinuidades del registro fósil, o con la dinámica de comunidades ecológicas. Paleontología, Embriología, Ecología han sido disciplinas que, por su propia historia interna, han madurado (en el sentido de ciencias maduras) más tardíamente. Pero no cabe duda de que han planteado teorías evolutivas explicativas un poco para cubrir, por contraste, posibles lagunas debidas a la Genética de Poblaciones. Esta ciencia, no obstante, no ha parado. Su nivel ha crecido de una forma imponente. Frente a una opinión estereotipada de que había una teoría matemática ya formulada (y acabada) y que el desarrollo experimental era poco más que poner moscas de la fruta (material casi usual de los experimentalistas) en cajas de poblaciones, se están desarrollando nuevas formulaciones que, por un lado, ya no se limitan a teorías tan simples como la de un gen y dos alelos, sino que además su trabajo experimental va desde las bases genéticas de los

procesos de especiación hasta los mecanismos de evolución del genoma. Creo, por lo tanto, que hay que hacer honor a una tal disciplina y presentar cuál es el terreno que actualmente abarca. Yo preveo que una revisión de sí misma a la luz de los nuevos planteamientos teóricos y de las nuevas líneas de contrastación experimental para evitar los problemas de incertidumbre estadística puede ayudar a una integración más fina de la teoría evolutiva, contestando en parte a la pregunta del libro de Eldredge (1985) de que la síntesis no está acabada.

La Genética de Poblaciones tiene un origen relativamente reciente. Surge con posterioridad al descubrimiento por Mendel de las leyes básicas de la herencia y, sobre todo, como consecuencia de la formulación que él hizo de los factores o unidades discretas de transmisión hereditaria. La aplicación de las leyes de la herencia a las poblaciones por parte de Fisher, Haldane y Wright ha sentado las bases que han permitido elucidar los parámetros que determinan la estructura genética de las poblaciones y su transformación. La Genética de Poblaciones podemos definirla como aquella ciencia que estudia la estructura y causas de la transformación genética de las poblaciones. En ella se trata de estimar las frecuencias de

los genes y las influencias que parámetros tales como selección, tamaño de la población, mutación, migración, etc., tienen sobre la fijación o eliminación de las configuraciones de los genes, configuraciones llamadas alelos. La propia definición de esta disciplina delimita perfectamente su ámbito de aplicación. Toda población biológica es susceptible de un análisis bajo la perspectiva de la Genética de Poblaciones.

Podemos acercarnos a la estructura de la Genética de Poblaciones y su relación con la Evolución analizando los siguientes temas:

- a) La variabilidad genética de las poblaciones naturales.
- b) Los mecanismos que alteran las frecuencias génicas en las poblaciones.
- c) Modelos genéticos múltiples.
- d) Las bases genéticas del proceso evolutivo.
- e) Los procesos de especiación.
- f) Historia natural: Origen de la vida y otros grandes acontecimientos evolutivos.

Veamos cuál es la posible relación lógica entre estos temas. El primero de ellos trata de exponer y cuantificar el

grado de variabilidad genética existente en las poblaciones. Ello da pie para constatar que ese grado varía según organismo, población y localización geográfica. La pregunta surge inmediatamente: ¿cuál es o cuáles son los mecanismos que permiten el mantenimiento de esa variabilidad?. Siguiendo, hasta cierto punto, la analogía con la mecánica newtoniana (insisto, mera analogía), necesitamos primero una ley que nos indique que mientras no actúen fuerzas especiales el sistema bajo estudio será invariante en el tiempo. La ley de Hardy-Weinberg¹ es el equivalente analógico de la primera ley de Newton. A partir de la ley podemos considerar fuerzas o mecanismos que modifiquen la estructura del sistema (en este caso de la población), su composición genética. El desarrollo inicial de la Genética de Poblaciones se ha centrado sobre el estudio del modelo más elemental, el de un gen con dos alelos. Sólo más recientemente se han abordado sistemas más complejos, por ejemplo aquellos que implican más de un gen, o combinaciones más o menos complicadas de las diferentes fuerzas que actúan sobre los sistemas genéticos. Hay, pues, en esta ciencia tan reciente una dinámica muy similar a la descrita en otras ciencias, tradicionalmente consideradas como ciencias con estructura hipotético-deductivas.

Los tres primeros temas a los que he hecho referencia anteriormente constituyen el núcleo de la Genética de Poblaciones (es decir, variabilidad, modelos elementales y extensiones más complejas de la teoría básica). Ese núcleo puede ser aplicado, por lo tanto, al estudio de los fenómenos evolutivos. Tal y como la presentamos, la Genética de Poblaciones constituye una visión (teoría) de la evolución, a la que podríamos denominar microevolutiva o de transformación gradual de los sistemas genéticos (y, por lo tanto, fenotípicos). Del mismo modo no podemos considerar la Genética de Poblaciones como una teoría exclusiva, y unilateral, de la evolución. La Genética de Poblaciones tiene su aplicación evolutiva (para precisar esa aplicación podemos indicar que se encarga, por ejemplo, de estudiar la evolución de los sistemas genéticos), e incluso tiene mucho que decir en relación con temas tan trascendentes para la evolución como son la especiación (algo tan antiguo como el pensamiento evolutivo es hablar del origen y transformación de las especies), el origen de la vida o la aparición de los grandes acontecimientos evolutivos.

No puede pensarse, tampoco, que estamos frente a una teoría compacta y sin fisuras. Dentro mismo del núcleo de la Genética de Poblaciones se nos presentan teorías

alternativas para explicar, por ejemplo, la existencia de la variabilidad genética y la transformación de los sistemas genéticos. Aunque, en última instancia, son teorías de fuerzas² (Sober, 1984b), son antagónicas, y con perfiles teóricos bien delimitados, aunque con dificultades en cuanto a su realidad por ser de difícil contrastabilidad experimental. Por lo tanto, las aplicaciones evolutivas de la Genética de Poblaciones pueden explicarnos los acontecimientos evolutivos de formas distintas. Ese, creo, sí que es un logro de primera magnitud en teoría de la evolución: la teoría de la evolución por selección natural, la fuerza básica que opera en la Genética de Poblaciones como causa de transformación de la estructura genética de las poblaciones, ya no es la forma exclusiva de explicación del hecho evolutivo, al menos en todos los niveles donde podemos encontrarlo. Veamos estos temas con más detalle.

2. Las preguntas actuales de la Genética de Poblaciones y Evolutiva.

Dos recientes revisiones sobre el estado actual de la Genética de Poblaciones, una de Clegg y Epperson (1985) y la otra de Lewontin (1985), ponen de manifiesto la historia reciente de la disciplina y su proyección futura inmediata.

Las revisiones previas de Spiess (1968) y Lewontin (1967, 1973) venían a indicar que el uso de la electroforesis³ abrió un nuevo campo al estudio de la variación genética de las poblaciones naturales. Por otro lado estas observaciones fueron complementadas con dos tipos fundamentales de estudios teóricos: los modelos estocástico-poblacionales⁴ y los sistemas de asociación entre locus⁵. El resultado de todo este trabajo teórico-experimental ha sido el poner de manifiesto la inmensa variabilidad genética de las poblaciones naturales, al menos para genes estructurales que codifican enzimas. Al mismo tiempo se vio que la variación observada, variación molecular, era compatible, en principio, con dos teorías genéticas alternativas. La primera es la teoría de la selección natural. La segunda es la teoría neutralista (Kimura, 1983). Esta teoría genética de la Evolución viene a decir que la variación es debida a la aparición de mutaciones con valor selectivo neutro o casi neutro, con una variación de las frecuencias alélicas que es el producto de la acción combinada de deriva⁶ y mutación (Kimura y Ohta, 1971). Hay, pues, una teoría alternativa contrastable a nivel molecular con la evolución darwiniana.

Además del debate sobre el origen y el mantenimiento de la variación molecular, la Genética de Poblaciones y

Evolutiva tiene otros niveles donde se estudia la variabilidad. Hedrick (1983) formula en ocho preguntas lo que él considera las líneas maestras de esta ciencia:

1. ¿Qué variación genética es importante para la Evolución?
2. ¿Cuál es el papel de la variación ambiental en la Evolución?
3. ¿Cómo se combinan los factores genéticos y ambientales para dar el fenotipo.
4. ¿Cuál es el cambio genético que se produce durante el proceso de especiación
5. ¿Qué papel juegan en la Evolución los factores históricos y los sucesos únicos.
6. ¿Cuál es la importancia relativa en la Evolución de los parámetros estocásticos y los genéticos?
7. ¿Qué importancia evolutiva tienen los sistemas multilocus?
8. ¿Cuál es la importancia del ambiente biológico sobre la variación genética?

Como podrá observarse estas preguntas consideran la Genética de Poblaciones y la Evolución como dos ciencias absolutamente imbricadas, pudiendo indicarse que la primera es la ciencia que se encarga de explicar los mecanismos

genéticos de la segunda, al menos en una primera aproximación. Las preguntas de Hedrick quedan recogidas en los temas que consideramos anteriormente como fundamentales para acceder al conocimiento de la estructura de la Genética de Poblaciones y su relación con la evolución. Vayamos, pues, a los temas.

3. Variabilidad en poblaciones naturales.

Lewontin (1974) indica que la finalidad de la Genética Experimental de Poblaciones es el análisis y descripción de la variación genética. Es bien conocido que el estudio de la variación es un tema clásico en Biología Evolutiva, por cuanto la existencia de la misma, a cualquiera de los niveles donde pueda observarse, constituye la base del proceso evolutivo. No obstante la variación sobre la que se han interesado primariamente los genéticos de poblaciones es la variación genética. Puede detectarse variación genética estudiando mutaciones con efectos visibles, variantes cromosómicas, modificadores de eficacia, caracteres poligénicos o cuantitativos, etc. Estas líneas genéticas de aproximación al análisis de la variabilidad se vieron complementadas con la aplicación de la electroforesis al análisis de variantes enzimáticas. Desde finales de los años

sesenta y durante todos los setenta esta técnica se ha aplicado en multitud de organismos y poblaciones, así como a muy diferentes sistemas enzimáticos (Nevo et al., 1984). Los resultados confirman la enorme variabilidad existente, incluida la de los genes estructurales que codifican los enzimas.

El potencial evolutivo de una población está determinado por la variabilidad genética presente en la población. ¿Qué cantidad de variabilidad genética hay en las poblaciones naturales?. Esta cuestión ha sido muy debatida por los genéticos durante muchos años. Se han propuesto dos hipótesis sobre la estructura genética de las poblaciones. Son las denominadas clásica y equilibrada (Lewontin, 1974; Ayala y Valentine, 1979). El modelo clásico está implícitamente propuesto en los argumentos de Muller. Según este modelo, el acervo génico de una población consta, en casi todos los loci, de un alelo de frecuencia casi uno. El resto del contenido genético está compuesto por alelos letales originados por mutación y mantenidos en frecuencias muy bajas por selección natural. Es decir, los tipos de la población serían preferentemente homocigóticos, siendo el tipo ideal el homocigótico para el alelo salvaje en todos los genes. La evolución se presenta cuando por mutación

aparece un alelo más eficaz que el alelo salvaje correspondiente. Ello determina una dinámica de eliminación del antiguo alelo y substitución sistemática por el nuevo alelo más eficaz.

Según el modelo equilibrado no hay un alelo salvaje o "normal". Por el contrario son muchos los loci con diferentes alelos dentro de ellos y diferentes frecuencias en las poblaciones. Ello determina que los individuos sean preferentemente heterocigóticos. Desde este punto de vista siempre hay poblaciones que constan de un conjunto de genotipos que otorgan una eficacia biológica satisfactoria en la mayoría de los ambientes en los que se encuentra la población. Según el modelo equilibrado la evolución se da por un cambio gradual en las frecuencias y clases de alelos en muchos de los loci. Los polimorfismos genéticos que se encuentran en las poblaciones naturales son mantenidos por la selección natural. Los alelos, además, no actúan aisladamente. Por el contrario, la eficacia biológica que confiere un alelo depende de otros alelos del genotipo y del ambiente. Los conjuntos génicos deben verse como sistemas coadaptados: el grupo de alelos favorecidos en un locus depende de los grupos existentes en otros loci.

Los resultados experimentales que se han obtenido por medio de la electroforesis de enzimas parecen más compatibles con la segunda hipótesis que con la primera. Es más, la cantidad de polimorfismo puede ser infraestimada debido a que los análisis electroforéticos sólo detectan aquellas substituciones aminoacídicas que resultan en diferencias de carga de la proteína², pudiendo incluso este procedimiento rutinario perder algo de resolubilidad (Hartl, 1980; Lewontin, 1985). El desarrollo de nuevas técnicas electroforéticas ha permitido comprobar, en algunos casos, mayor variación que la detectada por el análisis estándar y, en otros casos, un mantenimiento de los resultados previamente observados.

4. Mecanismos que alteran las frecuencias génicas en las poblaciones

Una primera aproximación al estudio de los procesos evolutivos es considerar que la Evolución es el cambio de la constitución genética de una población, cualquier cambio en la frecuencia génica. Ni que decir que se trata de una aproximación reductiva al estudio de la Evolución, una aproximación genética. No obstante, desde el surgimiento de la Genética de Poblaciones a partir de los planteamientos

teóricos de Fisher, Haldane y Wright, esta disciplina constituye la mayor aproximación cuantitativa a la variación heredable y, por lo tanto, a la Evolución en un sentido muy general.

He tenido oportunidad en el apartado anterior de indicar la existencia de variabilidad genética a múltiples niveles, indicando que esa variabilidad es diferente según organismo y población. Lógicamente hemos de preguntarnos qué fuerza o fuerzas son las determinantes de la aparición de esa variación, su mantenimiento y, eventualmente, su eliminación. Veamos un sencillo ejemplo. Si A y a son los dos únicos alelos de un gen y están en frecuencias p y q en la población ($p + q = 1$), un incremento de A implica una disminución de a. Supongamos que hemos observado en generaciones sucesivas los siguientes pares de valores de A y a: 0.60, 0.40; 0.59, 0.41; 0.57, 0.43; 0.59, 0.41; 0.60, 0.40. Como puede observarse A decrece en las tres primeras generaciones y crece hasta recuperar la frecuencia inicial en las restantes. Está claro, admitiendo la evolución genética de la población en sentido inverso, que si hubiéramos analizado sólo la primera y la última generación, o la segunda y la cuarta, no hubiéramos detectado cambio alguno. Con un esquema tan sencillo como éste vemos que

pueden aparecer problemas si no hay un estudio sistemático. En situaciones reales se ha puesto de manifiesto que los casos de variación son debidos a fenómenos muy complejos y que ya que muchos de los caracteres están bajo el control de muchos loci, un cuadro completo de lo que acontece en la naturaleza va a ser difícil de caracterizar por la simple enumeración de las frecuencias de genes sencillos.

Los problemas con los que se enfrenta la Genética de Poblaciones pueden esencialmente reducirse a: ¿cuál es el origen de las unidades básicas de variación genética a los niveles génico y cromosómico?, y ¿cuáles son las causas de los cambios en la frecuencia de estas unidades en las poblaciones?. En una primera aproximación formal las unidades de variación se originan por mutaciones génicas y cromosómicas⁷. No quiero decir que este tema sea tan sencillo, sino que la Genética de Poblaciones estándar parte de supuestos sencillos. Las mutaciones proporcionan el material base para la Evolución, aunque ellas mismas suelen producir cambios más o menos triviales en la evolución de la población (al menos desde una perspectiva seleccionista). Parece que dentro de las poblaciones los cambios en la frecuencia génica son provocados por un conjunto de causas, siendo probablemente la selección natural la más importante

de ellas.

La Genética de Poblaciones puede ser considerada, hasta cierto punto, como una forma actual de la teoría original de la evolución por selección natural que C. Darwin y A. Wallace propusieron en 1858. Aunque este supuesto exagera la relevancia de la Genética de Poblaciones en relación con la teoría de la evolución, pues hay otros campos en Biología Evolutiva, hay que reseñar que es una consideración de gran interés conceptual y didáctico (Wilson y Bossert, 1971).

En definitiva podemos admitir la existencia de algunos procesos implicados en la transformación de la estructura genética de la población, tanto a nivel de frecuencias génicas, como de genotipos o fenotipos. Veámoslos: mutación, selección¹⁰, migración¹¹ y deriva genética. Los tres primeros son deterministas, implicando dinámicas y tasas que pueden ser medidas en las poblaciones y usados para predecir respuestas específicas. La teoría matemática clásica de la Genética de Poblaciones trata sobre esos procesos, los cuales operan sobre poblaciones de tamaño infinito, al igual que en la Física Matemática de infinitas partículas. Los resultados en una primera aproximación fueron buenos. No obstante las poblaciones son finitas y, muchas veces, de

tamaño pequeño. El factor de corrección a la teoría elemental vino por medio del desarrollo del concepto de deriva genética. Este tiene que ver con los cambios en la estructura genética de las poblaciones por efecto de error en el muestreo de poblaciones finitas¹². La moderna teoría de la Genética de Poblaciones es un intento por aplicar el efecto de la deriva sobre las poblaciones que también se ven afectadas por factores deterministas.

Consideremos en este punto la relación entre teoría y observación. La teoría matemática se basa sobre las leyes mendelianas de la Genética, las cuáles se toman como postulados. Cada agente se trata como un parámetro, se relacionan a través de ecuaciones y se trata con ellas de determinar la importancia relativa de los parámetros en el cambio de las frecuencias en una gran variedad de situaciones. Los modelos se evalúan por medio de la determinación de sus límites inferior y superior. Por supuesto que los resultados de los modelos pueden aplicarse a la predicción de situaciones reales, tales como tasas de cambio, y la posibilidad o no de alcanzar equilibrios. La teoría matemática se aplica a todos los mundos posibles. No obstante, la Genética Experimental de Poblaciones se aplica al mundo real y trata de medir, estimar, o buscar

parámetros.

Es conocido que existe, no obstante, cierto alejamiento entre la teoría matemática y los estudios experimentales, en concreto por las dificultades inherentes a las adecuadas estimaciones de estos últimos y las simplicidades excesivas de la primera. Los estudios de campo, conocidos como Genética Ecológica, son fundamentales. Muchas de las controversias actuales no se refieren a la teoría evolutiva propiamente dicha, sino a la magnitud en las poblaciones reales de los parámetros definidos en la teoría. Por ejemplo, la polémica concerniente a la importancia de la deriva surge de nuestra dificultad para medir los valores de la selección natural y del flujo génico en las poblaciones reales. Una vez que el coeficiente de selección, la tasa de migración y el tamaño de la población sean estimados correctamente habrá poco desacuerdo en relación con el efecto del muestreo (o de deriva). En otras palabras, se necesita un mayor y más profundo conocimiento de los parámetros poblacionales, con garantía de su correcta estimación (Christiansen y Fenchel, 1977; Manly, 1985).

5. Modelos genéticos múltiples.

Hasta ahora he asumido que los alelos de un locus son independientes de los de otros loci, y que las eficacias de los genotipos en un locus dado son independientes de las eficacias de los genotipos en otros loci. Estas simplificaciones, como he indicado, han sido de gran utilidad en muchos problemas poblacionales y evolutivos. Es el caso, por ejemplo, del descubrimiento de la variación proteica en loci que codifican enzimas. No obstante, información más detallada que proviene de los avances de la Biología Molecular en el campo de la estructura fina del gen y la organización del genoma y su expresión coordinada, nos indica que la hipótesis previa de independencia es, con frecuencia, falsa (para un repaso de la principal literatura véase Karlin y Nevo, 1986).

Si se introducen más de dos loci en los modelos de Genética de Poblaciones el sistema se complica de una forma sustancial. Por ejemplo, cuando se da apareamiento al azar en lugar del examen de $n-1$ frecuencias alélicas correspondientes a un locus, donde n es el número de alelos, se necesita la especificación de las frecuencias de los gametos multilocus¹³ (menos uno). En otras palabras, en

modelos multilocus las frecuencias alélicas de cada locus son insuficientes para describir la variación genética; en lugar de ello hemos de trabajar con las frecuencias de los gametos multilocus porque pueden aparecer asociaciones de los alelos en los gametos. Por lo tanto, la discusión central en los modelos multilocus es la relativa a la de los factores que afectan las frecuencias gaméticas y el desequilibrio gamético¹⁴, es decir, la asociación no aleatoria de alelos de diferentes loci en los gametos. Al igual que comenté en relación con la estimación de parámetros en poblaciones naturales, es absolutamente necesario un examen de los métodos para la estimación del desequilibrio gamético y tener evidencias de la existencia del mismo en las poblaciones naturales. Más aún, si hay interacción entre las eficacias de un locus y las eficacias de otros loci, parece necesario estimar cuál es el valor de la eficacia de un genotipo multilocus. Es decir tener conocimiento de la selección multilocus¹⁵, de las relaciones epistáticas¹⁶ y de las interacciones de la eficacia en los diferentes loci, estudiando las consecuencias que estos fenómenos tienen para el establecimiento del desequilibrio gamético y sus implicaciones evolutivas (Hedrick et al., 1978).

IV. LOS GRANDES TEMAS EVOLUTIVOS

Por la lectura del presente capítulo se observará la gran cantidad de documentación que se da sobre evolución de sistemas genéticos, en particular, y de evolución en general. Ha sido deliberada esta forma de exposición. Pretende ser, fundamentalmente, una guía para situar las líneas donde se desarrolla actualmente la Genética Evolutiva. Yo preveo grandes resultados de la confluencia entre Genética de Poblaciones y Biología Molecular, eso que Nei (1987) denomina Genética Molecular Evolutiva. Los resultados no sólo son importantes para comprender como evolucionan, se originan y transforman las moléculas, sino que determinadas moléculas, más o menos complejas, son potencialmente importantes en fenómenos tales como la especiación.

Como es virtualmente imposible abarcar en profundidad las corrientes de la moderna investigación evolutiva, desarrollo el capítulo en cuatro apartados: las bases moleculares de la evolución y las teorías neutralista y seleccionista de la evolución molecular. A continuación expongo sumariamente la polémica en torno a las unidades de selección. Posteriormente planteo la controversia,

importante desde un punto de vista teórico, del estatus de la teoría macroevolutiva. Finalmente presento una relación de grandes hechos evolutivos: origen de la vida, evolución de grandes grupos y la aparición de fenómenos evolutivos relevantes.

1. Las bases moleculares de la Evolución.

El estudio de la Evolución a nivel molecular, tal y como se desprende de las secuencias de DNA, RNA y proteínas, mide el cambio de las mismas con independencia de su significación, suministrando además procedimientos para la cuantificación del cambio evolutivo. Se trata, entonces, de una cuantificación específica del tiempo y modo de la Evolución.

Hay que hacer notar las contribuciones que la Biología Molecular está haciendo a la teoría de la Evolución. No sólo está incidiendo sobre sus ideas centrales, sino también sobre sus procedimientos analíticos. Sus aportaciones pueden dar información relevante sobre el estatus de la evolución darwiniana y la controversia que alrededor de ella se plantea, sobre todo a nivel molecular.

Ya que a partir de los años sesenta se gesta la simbiosis entre la Biología Molecular y los estudios clásicos de Evolución, la calibración de la distancia genética entre especies contemporáneas en términos moleculares complementa la información que el registro fósil viene ofreciendo a través de los estudios paleontológicos.

El advenimiento de la Biología Molecular abrió el camino para las interpretaciones moleculares de la Evolución. El avance conceptual proviene del modelo estructural del DNA de Watson y Crick (1953a, 1953b). El gen ya no era un punto en el cromosoma sino una forma de información química. Más aún, el hecho de que durante la replicación pudieran darse errores ocasionales implicaba la variabilidad molecular. El contenido informacional de los genes podría ser determinado por secuencias de bases directamente, o indirectamente por secuencia de aminoácidos (aunque la prueba de colinearidad¹ entre ácido nucleico y proteína llevaría otra década). Recientemente se ha visto, por otro lado, la importancia de las regiones no codificadoras² en el control de la expresión génica, lo que supone una nueva vía para el análisis de las bases genéticas de la variación fenotípica.

La tecnología ha sido definitiva en el tema de la Biología Molecular Evolutiva. Así, los métodos de secuenciación de proteínas³ (Sanger, 1952), y electroforesis de geles⁴ (Hunter y Markert, 1957) han permitido evaluar la variación genética. La hibridación del DNA⁵ (Hoyer et al., 1964) permite comparar ácidos nucleicos de diferentes organismos. Aunque estos métodos han suministrado información sobre la estructura y organización del genoma han sido ampliamente reemplazados por el análisis de los fragmentos y sitios de restricción⁶ (Southern, 1975) y la secuenciación directa de fragmentos de DNA (Sanger y Coulson, 1975; Maxam y Gilbert, 1977). La secuenciación ha sido de gran ayuda en la reconstrucción de historias evolutivas. Veamos algunos de los progresos impuestos por el acceso al nivel molecular:

a) La comparación de genes homólogos hace posible deducir la historia filogenética de los mismos, así como la tasa relativa de sus cambios. Es más, si se conoce el tiempo de divergencia de las especies comparadas a partir del registro fósil puede estimarse la tasa de sustitución nucleotídica.

b) Validación de unos mecanismos evolutivos en relación a otros, en particular estimas de variación genética que

existe en las poblaciones, objetivo clásico de la Genética de Poblaciones.

c) La nueva tecnología ha permitido una mayor comprensión de las fuentes de variación que permiten el cambio del genoma. Se ha visto que junto a las mutaciones puntuales y la recombinación, la duplicación y la transposición de secuencias de DNA son también fuentes importantes.

d) Puede aportar información sobre si los mecanismos implicados en la evolución de las especies y su origen son de la misma naturaleza que los implicados en la variación intraespecífica. Es decir, por el estudio comparado de las tasas de evolución del DNA frente a las tasas de evolución morfológica obtener información sobre aparición de especies y grandes grupos taxonómicos.

e) Sobre la relevancia específica de la regulación génica en Evolución. Aunque es poco lo disponible actualmente, un objetivo fundamental es determinar si la variabilidad de genes reguladores en la población es similar a la de los genes estructurales estudiados clásicamente (Hedrick y McDonald, 1980).

2. La teoría neutral de la evolución molecular.

La Genética de Poblaciones ha estado durante mucho tiempo principalmente relacionada con cambios a corto plazo de la estructura genética de las poblaciones. Los cambios a largo plazo eran considerados como la extrapolación de los cambios a corto plazo. No había una manera fácil de determinar los cambios génicos a largo plazo en un contexto evolutivo. El desarrollo de la Biología Molecular en las dos últimas décadas ha cambiado por completo este panorama. El cambio evolutivo, por lo menos en algunos genes, puede ser seguido con cierto detalle directamente sobre el DNA, el RNA o las proteínas. Ello ha permitido a los genéticos de poblaciones evaluar y probar la validez de las conjeturas previas sobre la evolución a largo plazo o sobre la estabilidad de los sistemas genéticos.

Con anterioridad al estudio directo del DNA, un polimorfismo genético era explicado en términos de ventaja heterocigótica o algún otro tipo de selección equilibradora. No obstante ahora se sabe cómo cambian los genes en el proceso evolutivo y que la estructura genética de la población no permanece constante. Una gran parte de este

cambio se debe a los efectos de la variación ambiental. Junto a los cambios geológicos y climáticos tales como glaciaciones y deriva continental, el ambiente de una especie también es alterado por factores biológicos, tales como la aparición de nuevas especies y cadenas desequilibradas de alimentación⁷. De hecho el mundo biológico o el ecosistema de un organismo está en un continuo estado de transformación. No obstante parece que gran parte de la variación de la estructura genética de una población es aleatoria y probablemente irrelevante para la adaptación de los organismos.

La Biología Molecular ha cambiado otro concepto importante de la Genética de Poblaciones clásica. Normalmente se asume que el número de estados alélicos de un gen es bajo, dándose mutación recurrente⁸ entre estos estados. A nivel molecular, no obstante, un gen tiene unos 1000 pares de nucleótidos, siendo 4^{1000} el número total de posibles estados alélicos. El número real de posibles estados alélicos debe ser mucho mayor. Ya que el número de alelos que existen en un momento dado es limitado, parece que una nueva mutación es casi siempre diferente de cualquier alelo preexistente en una población. Este cambio en el concepto de mutación condujo a Kimura (1971) a

formular una nueva teoría de la Genética de Poblaciones a nivel molecular. Ello ha implicado la transformación de viejas teorías en Genética de Poblaciones. Es el caso de la teoría de la endogamia (consanguinidad) de Wright, basada en el modelo del alelo fijo, que se ha convertido en un caso especial de la llamada, en sentido débil, modelo de alelo variable.

La idea central de la teoría darwiniana y neodarwiniana de la evolución es la selección de los individuos más eficaces en la población. Fisher (1930), Haldane (1932), Wright (1932), Dobzhansky (1951), Simpson (1953) y Mayr (1963) son los formuladores de la moderna teoría evolutiva por selección natural. La mutación no juega en ella un papel decisivo. Podemos resumir la teoría del modo siguiente:

a) Existe siempre variabilidad genética para responder a las presiones de la selección. La tasa de mutación tiene un valor siempre superior al exigido por las necesidades evolutivas de la especie.

b) La mutación es aleatoria con respecto a la función.

c) La mutación está casi enteramente determinada por cambios

ambientales y selección natural. No se necesitan nuevas mutaciones para que la población responda a un cambio ambiental, seleccionándose aquellas variantes preexistentes que son más eficaces. Por lo tanto, no hay relación entre la tasa de mutación y la tasa de cambio evolutivo.

d) La estructura genética de una población está cerca o en el óptimo de la superficie adaptativa⁷ de un ambiente.

e) Las mutaciones son normalmente deletéreas, a menos que el ambiente cambie como para admitir como eficaces mutaciones que no lo eran.

Como tendré oportunidad de indicar, los puntos desarrollados son adecuados en las escalas fisiológica y morfológica, siendo la selección el proceso básico del cambio evolutivo. Pero, ¿qué ocurre en la escala molecular?. Kimura (1968) y King y Jukes (1969) fueron los primeros en postular la teoría de la evolución neutra por mutación y deriva genética. Según esta teoría la mayor parte de los cambios evolutivos en las macromoléculas son el resultado de la fijación aleatoria de mutaciones selectivamente neutras. Por otro lado Ohno (1970) postuló que la selección natural no es más que un mecanismo que preserva la función génica

establecida y que la evolución ocurre por duplicación de genes que adquieren nuevas funciones.

3. Niveles de selección y evolución de otros sistemas genéticos.

Los mecanismos evolutivos en su enfoque genético pueden tener múltiples niveles de actuación. En los últimos años la comunidad científica y la población en general se han interesado por la conducta social y su base biológica. Wilson (1975) sintetiza ambos términos en el de "Sociobiología".

Hasta ahora he considerado modelos de selección individual; es decir, he asumido que la selección natural se presenta al nivel de los fenotipos de cada individuo, siendo la fecundidad, supervivencia, éxito en el apareamiento, etc., propiedades de ese individuo. Pero es posible que la selección se presente al nivel de un conjunto de individuos emparentados (selección familiar) o de un grupo (selección de grupo). No está clara la relevancia de estos tipos de selección. Por ejemplo, se ha recurrido a la selección de grupo para explicar fenómenos difíciles de caracterizar en

términos de la selección individual (altruismo, por ejemplo). No obstante, las posibilidades explicativas de los nuevos niveles de selección, especialmente para comprender la evolución de la conducta social, parecen importantes (Uyenoyama y Feldman, 1980). La aplicación de la teoría de juegos y el concepto central de estrategia evolutivamente estable¹⁰ para la comprensión de los polimorfismos constituye, quizá, la aproximación teórica más rigurosa al estudio de las respuestas individuales dependientes de las respuestas de otros tipos poblacionales (Maynard Smith, 1978).

Los parámetros genéticos importantes para la determinación de la variación genética o la tasa de cambio genético en una población son ellos mismos variables, al menos potencialmente. Como fue sugerido por Wright (1955) y es discutido por Roughgarden (1979) los parámetros que afectan a la frecuencia alélica, denominados globalmente sistemas genéticos (por ejemplo dominancia, tasa de mutación, tasa de recombinación, sistema de apareamiento, etc.) están bajo control genético. Por lo tanto puede haber variantes de estos factores determinadas genéticamente. Al proceso selectivo que describe el posible cambio de estos sistemas genéticos se le llama selección secundaria, siendo

la primaria aquel proceso que describe los cambios en la distribución de caracteres heredables con distinta eficacia biológica.

Al igual que con los sistemas genéticos, factores ecológicos tales como la competencia interespecífica, las relaciones predador-presa, los componentes de la historia vital, etc., pueden ser afectados por la variación genética (sin descartar, claro, efectos ambientales). Por ejemplo, diferencias en la habilidad competitiva debida a diferencias morfológicas en dos poblaciones no pueden "a priori" atribuirse a diferencias genéticas, sino que debe demostrarse. Cuando dos especies interactúan, los cambios selectivos pueden ocurrir como consecuencia de la interacción. De hecho, el concepto de coevolución sugiere que las especies son competidoras, predador o presa, parásito o huésped, mutualistas, etc., y evolucionar una en respuesta a la otra (Futuyma y Slatkin, 1983). Precisamente porque las dos especies coevolucionan no queda eliminada la posibilidad de que caracteres coevolutivos estuvieran presentes en las dos especies antes del contacto.

4. Especiación y Macroevolución.

Sería largo de desarrollar en toda su amplitud este apartado. El tema de la especie, cómo se origina, si constituye una entidad real o no, si hay categorías superiores reales, si dependiendo de categorías taxonómicas las causas de Evolución son distintas, cuáles son los criterios que delimitan dos especies, tipos de especies, etc., todos ellos están en la base de la Biología Evolutiva y su literatura es mucho más amplia, por su carácter de ser investigación tradicional, que toda la que pudiéramos considerar para las partes previas de este trabajo.

Las especies relacionadas presentan muchas características comunes pero difieren en otras que las hacen ser diferentes. Tradicionalmente se han identificado a partir de sus caracteres morfológicos, teniendo delante el prototipo con las características fenotípicas de la especie. Como es lógico gran parte de tales caracteres morfológicos tienen un fundamento genético y quizá son los más importantes para la caracterización biológica de la especie. Por ejemplo, diferencias de la conducta en el apareamiento o preferencias de hábitat muchas veces se correlacionan con

diferencias entre especies. No obstante, especies gemelas que son morfológicamente idénticas presentan diferencias notables en sus patrones de conducta y preferencias de hábitat.

¿Qué clase de cambios biológicos son necesarios para el establecimiento de una nueva especie?. ¿Son estos cambios el resultado de la acción, rápida, de pocos genes y rápidos en la transición?. Aunque a tales preguntas se puede responder de una manera estándar, son difíciles en cualquier caso. Es posible que la respuesta sea múltiple y una especie aparezca por más de una vía. Más aún, los factores importantes en una situación de especiación dependen del organismo, el ambiente, la disponibilidad de variación genética y el azar.

Situándonos en el ámbito de la Genética de Poblaciones podemos asumir que, en el tiempo, unas especies aparecen y otras desaparecen. En ciertos momentos los procesos de especiación se ven acelerados: la tasa de especiación puede verse incrementada si hay una proporción elevada de áreas no habitadas y la tasa de extinción ser también elevada por un rápido deterioro del ambiente colonizado. Los cambios en el tiempo geológico corresponden a miles o millones de generaciones; por ello podemos asumir razonablemente que los

modelos de la Genética de Poblaciones y Cuantitativa se pueden aplicar con previsible buen resultado a esos periodos de tiempo. No obstante algunos paleontólogos sugieren que los patrones fósiles observados no pueden ser explicados por supuestos neodarwinianos, introduciendo la teoría del equilibrio interrumpido (Gould y Eldredge, 1977) y conceptos afines a esta teoría (Stanley, 1979; Gould, 1980). Hay declaraciones programáticas de los neodarwinistas en contra de la necesidad de recurrir a modelos macroevolutivos (Charlesworth et al., 1982).

Como una pequeña introducción a la materia consideremos los tipos de especiación. Hay tres tipos básicos, dependiendo de la localización del fenómeno de especiación en relación con la distribución de las especies (Bush, 1975; Endler, 1977; Grant, 1985). Puede darse una especiación incipiente cuando las poblaciones están separadas geográficamente (alopatría), son adyacentes (parapatría) o coexisten (simpatría). La separación de especies se mantiene por medio de barreras biológicas denominadas mecanismos de aislamiento reproductivo. Estos pueden ser clasificados en mecanismos prezigóticos, o aquéllos previos a la fertilización entre los gametos de las dos especies. Aquéllos que actúan después de la fertilización son los

mecanismos postzigóticos (Grant, 1985). Estos mecanismos no es necesario que actúen simultáneamente, aunque suele presentarse más de uno cuando hay barreras efectivas entre las especies (Mayr, 1963; Dobzhansky et al., 1977; Futuyma, 1986).

Una aproximación reciente al tema de la especiación ha surgido con la puesta en evidencia de los elementos transponibles¹¹. Se han localizado en bacterias, levaduras, maiz, Drosophila, etc. Su especial naturaleza nos lleva a hacernos preguntas sobre su origen y papel en la Evolución. Los elementos transponibles, tanto pequeños fragmentos de DNA de 800 a 5000 pares de bases, como transposones mayores de hasta 10.000 pares de bases aparecen repartidos en múltiples copias a lo largo del genoma. Aún más, los mismos elementos se sitúan en diferentes posiciones en otros individuos. Estos elementos cuando se insertan en un gen estructural pueden provocar mutación o alteración de la propia regulación. Ya que estos elementos pueden insertar nuevas copias en cualquier lugar y retirarse de una antigua posición han sido denominados DNA egoista (Doolittle y Sapienza, 1980; Orgel y Crick, 1980). Las propiedades de estos elementos son potencialmente importantes en una serie de aspectos de la Genética Evolutiva: influir en la cantidad

de DNA, número de mutaciones por genoma, asociaciones de alelos de diferentes genes sobre un mismo cromosoma, etc. Todo ello sugiere implícitamente su posible relevancia genética (no fenotípica) en la aparición de nuevas especies.

5. Historia Natural: Origen de la vida y Evolución de grandes grupos.

La historia evolutiva puede ser dividida en dos grandes apartados: evolución química y evolución orgánica. La primera está directamente implicada con el origen de la vida y sus estudios están relacionados con las condiciones físicas y químicas bajo las cuales pudieron aparecer micro y macromoléculas orgánicas, así como sistemas capaces de autoperpetuación. A su vez podemos considerar dos grandes líneas de trabajo respecto de los estudios de evolución química, no concordantes en cuanto a su inicio histórico. La primera en desarrollarse trata de contestar a la siguiente pregunta: ¿cómo era la tierra primitiva, la que permitió la formación de moléculas orgánicas? (Calvin, 1969; Fox y Dose, 1972). La segunda trata de responder al origen y mantenimiento de los sistemas autorreplicativos, y en ella hemos de considerar los importantes trabajos de Eigen y

Schuster sobre el origen de la información genética, el modelo de quasiespecies y los hiperciclos (Eigen, 1971; Eigen y Schuster, 1977; Maynard Smith, 1979; Schuster, 1981).

Una historia de la evolución orgánica, a grandes rasgos, debe contemplar, entre otros, los siguientes tópicos:

- a) Origen de los organismos unicelulares (procariotas) y pluricelulares (eucariotas).
- b) Metazoos inferiores y superiores.
- c) Evolución del celoma y su radiación.
- d) Los vertebrados (anfibios, reptiles, aves y mamíferos).
- e) Evolución de las plantas.
- f) Evolución del hombre.
- g) Evolución biológica y evolución cultural.

Para una revisión de estas materias véase Dobzhansky et al. (1977), Ayala y Valentine (1979), Futuyma (1986), Margulis y Schwartz (1982) y Grant (1985). Formalmente estos apartados son los que Ruse (1986) considera como mostradores del hecho y proceso evolutivo. Todos ellos, de por sí, justifican sobradamente el carácter cambiante de la materia viva. El



repaso a los grandes acontecimientos evolutivos nos abre la mente a la posibilidad de comprender la cantidad y variedad de las criaturas que han existido y existen. No es necesario decir que los pensadores predarwinianos, admirados por tanta heterogeneidad vital, se sintieran compelidos a admitir, en una variante u otra, la acción divina. Las perfecciones adaptativas, la observación de que cada organismo tiene una fina adaptación a su medio (al menos aparentemente), no era fácilmente compatible con explicaciones meramente mecánicas o causales (físicas). Eso debía ser un producto divino. La heterogeneidad obvia fue cediendo históricamente a ciertas regularidades en los patrones morfológicos. La Anatomía Comparada puso de manifiesto que existen, a pesar de las variaciones específicas, grandes patrones de organización. La Embriología, del mismo modo, nos pone al descubierto la relación entre la ontogenia individual y la historia filogenética en la que estamos inmersos. Una explicación causal, una teoría como la darwiniana, hace razonable ver toda esa variación en otra perspectiva, diferente a la milenaria acción divina. La explicación, por cierto, es compatible con buena parte de las observaciones y regularidades observadas en el nivel orgánico.

No es sorprendente que el hombre se sienta trascendente cuando se sumerge en un medio natural no

propio, cuando observa conductas animales, o cuando le hablan del desastre ecológico (si es que no lo vive a diario). Hay como una cierta memoria impresa que nos une a toda la evolución orgánica, cierta relación de hermandad con todo lo vivo. Por ello no es extraño que disfrutemos cuando estamos frente a la evolución de lo viviente.

6. Determinismo genético y Sociobiología.

Es difícil imaginar que las intenciones de un alpinista, un científico, un artista, un avaro o, simplemente, una persona que se preocupa de hacer lo menos posible en la vida sean las mismas. Si este panorama de la variabilidad humana entra en conflicto con el determinismo genético que parece implícito en la teoría sociobiológica, no vamos a entrar en la dinámica de crear principios auxiliares de la teoría que nos permitan integrar tal divergencia. Mejor será en ir pensando en otra teoría. En cualquier caso no hemos de ser tan ciegos como para desaprovechar lo que se ha ganado en el campo de las bases biológicas de la conducta humana. Los límites de la aplicación de la teoría sociobiológica son probablemente más estrechos de lo que sus promulgadores quieren, pero su

metodología y el hecho relevante de que, por fin, tenemos una conexión, difícil pero verosímil, entre el hombre y el resto de las especies, son dos elementos clave de la Biología Evolutiva de nuestro tiempo.

Aquí voy a insistir en la ventaja fundamental de la metodología sociobiológica. Esta no es otra que la utilización de la teoría neodarwinista de la Evolución. En otras palabras, se trata de aplicar los modelos de la Genética de Poblaciones clásica a la dinámica evolutiva de la especie humana. Es bien cierto que la teoría evolutiva, en su dimensión genético-poblacional, utilizando el sistema de los genes de conducta como cuentas de collar, produce una visión un tanto constreñida de la dinámica evolutiva humana, y de esto se pueden hacer muchas e interesantes reflexiones (Sanmartín 1986, 1987). Pero si apreciamos el valor analógico que tiene la teoría de la Genética de Poblaciones clásica aplicada a, por ejemplo, la evolución cultural humana, entonces aparece una gama harto compleja de situaciones, mucho mayor que la que surgiría como consecuencia de la aplicación estricta de la teoría genética.

Es posible que la teoría sociobiológica pueda crear un

panorama constreñido de la realidad de la especie humana, y que con el paso del tiempo aparezcan limitaciones obvias a los engendros explicativos a que tal teoría nos tiene acostumbrados. Pero también es bien cierto que la Sociobiología actual ofrece explicaciones con método, y la metodología que ha desarrollado, especialmente aquella que se deriva de la aplicación de la Genética de Poblaciones y la ortodoxia neodarwinista, es, por lo menos, definida. Puede argumentarse que hay en las ciencias sociales metodologías tan científicas como esa de que se sirve la Sociobiología. Aún aceptando este supuesto, la metodología sociobiológica tiene una diferencia fundamental importante a su favor, a saber: que está inmersa en el campo de la teoría de la evolución. Por lo tanto, incluye sin ambigüedad el hecho humano en toda su dimensión dentro de la evolución animal. Las dificultades que esta especie plantea, el largo camino hasta presentar diferencias cualitativas patentes (Wilson, 1975), no suponen un problema de mayor envergadura que el de la delimitación del resto de las especies. Ello porque el concepto de especie es sempiternamente difícil de asir. En cualquier caso, la sistematización de todo organismo vivo, con todas las ambigüedades que queramos, está hecha, viene haciéndose desde hace siglos, y se sirve de nuevas metodologías para su posible remodelación en

alguna o en todas sus partes. La teoría de la evolución por selección natural supuso una nueva perspectiva para comprender el origen y transformación de las especies. Y el hombre no puede quedarse al margen de un esquema causal de la evolución de lo viviente. Si los caracteres estructurales y funcionales de la especie humana, caracteres físicos, pueden entenderse en la perspectiva gradual de transformación desde antepasados no humanos, queda por determinar si los caracteres de conducta son algo radicalmente inasible por la teoría evolutiva. Primero vino la teoría etológica, argumentando que tales caracteres sirven para el establecimiento de filogenias evolutivas (Lorenz, 1965). Después, aunque no como suplantación, ha venido la teoría sociobiológica.

No es abundante entre filósofos encontrar filiaciones a la teoría sociobiológica, al menos si lo comparamos con la comunidad de biólogos evolutivos, donde la división entre partidarios y detractores está más o menos equilibrada. Personalmente creo que esta distribución diferencial entre filósofos y científicos es debida a que ambos ponen su interés en lugares diferentes, al menos en líneas generales. El interés del filósofo, fundamentalmente crítico, se centra en el análisis de las consecuencias de una tal teoría. Por

ejemplo, ¿qué imagen adquirimos del hombre si llevamos a pies juntillas las conclusiones de la teoría sociobiológica?. El fantasma que gravita en torno al análisis filosófico es el del determinismo genético (Ruse, 1983) y, como corolario, todo aquello que tiene que ver con la libertad humana. La compleja imagen que tenemos de los hombres, desde su estructura física hasta su organización social, es siempre un punto de referencia que el filósofo utiliza para contrastarlo, tomándolo como hecho, con la imagen que se nos presenta como consecuencia de la aplicación de la teoría. Aunque puede criticársele que no existe tal hecho desnudo, sino que el hecho aparece dentro de un sistema, filosófico, ideológico, teológico, científico o cualquier otro, lo cierto es que todos los sistemas tradicionalmente han coincidido, y coinciden, en la compleja realidad humana. Cualquier teoría que explique la conducta humana siguiendo unas pocas coordenadas es, sistemáticamente, tratada como reductiva. Es más, dicen que su aplicación implica en ciertos casos consecuencias nefastas y de un marcado cariz ideológico, y son social y políticamente peligrosas si se aplican.

Veamos, pues, los supuestos metodológicos de la Sociobiología. Básicamente se sitúa en el contexto de la

teoría de la evolución, y considera la aproximación de la Genética de Poblaciones como adecuada para la explicación de la conducta social. Claro, las críticas que puede recibir esta ciencia por su enfoque evolutivo, el de la Genética de Poblaciones, son las mismas que deben recibir, y de hecho reciben, aquellas otras disciplinas que utilizan el enfoque microevolutivo, la teoría genético-poblacional de la evolución. En otras palabras, cualquier consideración de reduccionismo no solo se debe al hecho de la complejidad de la conducta social, y la eventual imposibilidad de que sea abordada por la teoría sociobiológica, sino también por la aproximación intrínsecamente reductiva que la Genética de Poblaciones supone respecto de la evolución. Convendría, por lo tanto, no confundir estos dos niveles. Es habitual oír entre los detractores no ideólogos de la teoría sociobiológica (Sanmartín, 1986) que está bien demostrado, por ejemplo, el carácter pleiotrópico de muchos genes y que, por lo tanto, no se puede asignar sin más genes concretos a caracteres relacionados con la conducta social; o cómo existen segmentos de material hereditario que no se traducen y carecen, por lo tanto, de expresión génica. Ambas observaciones nos llevan a poner en duda no solo la resolubilidad del gen y su disposición en forma de cuentas de collar a lo largo del cromosoma, sino también aquella

noción determinista que asocia un gen a un carácter concreto de forma universal. Estas críticas no afectan directamente a la explicación sociobiológica. Transciende esta ciencia y se sitúa al nivel del valor de la concepción clásica de la genética y las explicaciones evolutivas que se derivan de ella. En otras palabras, no se trata de una crítica dura o focal. Podríamos responder que los nuevos conceptos que están utilizándose a raíz de los descubrimientos que de la estructura del material hereditario nos brinda la Biología Molecular serán oportunamente empleados para reinterpretar las bases genéticas de la conducta social, bases evolutivas o la génesis de nuevos comportamientos. ¿Qué consecuencias conductuales son previsibles como consecuencia, por ejemplo, de la acción de los transposones?. Puede contraargumentarse que la aproximación sociobiológica es salvajemente reductiva, y que su aproximación metodológica solo crea un modelo de trabajo, el hombre, altamente desvirtuado, mucho más de lo que ocurre cuando la reducción genético-poblacional se aplica a otras disciplinas evolutivas. Bueno, el estudio sociobiológico es más crispante a medida que el objeto de estudio es más complejo. Por ello es cierto que la sociobiología humana da, en la actualidad, una visión constreñida del hombre. Es, quizás, el pago actual por la coherencia científica, la que impone

aplicar la misma teoría a cualquier nivel de la jerarquía animal. Mirémosla también en la perspectiva de que, fácticamente, nos une con la escala evolutiva, y precisamente por medio de la consideración de los caracteres que consideramos más propios o idiosincráticos del Homo sapiens_sapiens, los relativos a la conducta individual y social.

Podría pensarse que si tal es el pago por la coherencia científica, esta debería de ser abandonada. Esta posición se sale fuera de la crítica focal a la Sociobiología. Como defensa decir que, si bien es cierto que se obtiene con su aplicación una visión limitada del hombre, que ideológicamente es peligrosa, también es cierto que esta teoría, y similares formuladas recientemente, acercan al hombre a la naturaleza, lo integran en ella y, por fin, la vemos como algo que no está puesto para su uso y dominación, filosofía muy habitual de la humanidad a lo largo de los siglos.

Es posible que la teoría sociobiológica "rebaje" al hombre a costa de "subir" al resto de los animales. Desde luego ese sí que es el pago por la proximidad evolutiva. Quizá se extraigan de este rebajamiento consecuencias

moralmente desagradables para algunos. En cualquier caso un cambio tal de filosofía en cuanto a nuestro vínculo "natural" con la naturaleza no viene mal si pensamos en el desastre ecológico que hemos promovido.

Como dice Ruse (1983), la escuela sociobiológica no es homogénea. Encontramos ortodoxos y heterodoxos, científicos e ideólogos, en fin, un conjunto bien diferenciado de profesionales en cuanto al reconocimiento de lo que la Sociobiología es capaz de explicar. Sin ir más lejos, desde aquellos que en la actualidad dicen que la sociobiología estudian las bases evolutivas de la conducta animal no humana, pasando por aquellos que piensan que se puede aplicar a pequeñas comunidades aborígenes, hasta los más lanzados que tratan de aplicarla a todas las facetas de la conducta humana dentro de las sociedades occidentales más avanzadas. ¿Es la Sociobiología, quizá, una ciencia demasiado prematura?. ¿Habríamos de considerar los caracteres culturales con una dinámica propia, independientemente de si tienen o no una base genética?. El impacto de la teoría sociobiológica ha enmascarado, quizá, otras posibles teorías de la conducta humana, teorías bien desarrolladas y con una aproximación metodológica similar, aunque no idéntica, a la sociobiológica. Me refiero, por

ejemplo, a la teoría de la evolución cultural de Cavalli-Sforza y Feldman (1981). Esta teoría va en una línea menos dura en cuanto a la interpretación genética de la conducta. Asume la existencia de caracteres con una dinámica de transmisión peculiar, cultural, no necesariamente mendeliana. Puede darse un incremento en la adaptación individual por medio de la transmisión cultural, y no meramente por la "política" individual de maximizar la eficacia genética. Es, por lo tanto, una alternativa explicativa a la teoría sociobiológica, no tanto en cuanto al origen de los caracteres culturales, como a su dinámica de transmisión. Es curioso hacer notar que esta teoría utiliza los parámetros de la Genética de Poblaciones (mutación, deriva, migración, selección, etc.) como analogías francamente útiles. De nuevo resulta metodológicamente ventajoso la utilización, aunque con precaución, del esquema de transmisión de caracteres de la teoría microevolutiva.

En una línea menos formalista y más proclive a considerar la complejidad de la conducta humana está la teoría dual de la herencia de Boyd y Richerdsón (1985). No obstante la teoría en cuestión también se sirve de la modelización evolutiva, de la Genética de Poblaciones y la

Genética Cuantitativa.

V. TEORIAS DEL DESARROLLO Y ECOLOGICA

Quizá por falta de un desarrollo teórico similar al alcanzado por las teorías genéticas, especialmente las concernientes a la estructura genética de las poblaciones, las teorías del desarrollo y ecológica no han tenido el papel que les debería de corresponder en el contexto del pensamiento evolutivo actual, especialmente dentro del neodarwinismo. El objetivo del presente capítulo es, precisamente, presentar las aportaciones que ambos conjuntos de teorías están haciendo a la Evolución que, lógicamente, se configuran como teorías que amplían, complementan o substituyen, según se mire, la aproximación genética a la evolución. Primero me centraré sobre el desarrollo y, posteriormente, sobre la teoría ecológica.

1. El lugar del desarrollo en la Evolución.

Buena parte de lo que aquí voy a presentar se encuentra recogido en el informe que Maderson et al. (1982) presentan como resultado de la reunión de trabajo del grupo encargado de discutir el papel del desarrollo en el cambio macroevolutivo en la Conferencia Dahlen. De Renzi (1982,

1983, 1986, 1987) tiene, a su vez, extensas revisiones sobre desarrollo y Macroevolución que sintetizan magníficamente el papel que juegan los procesos que tienen lugar a lo largo del desarrollo. También las tomaré como guía para la exposición de la teoría del desarrollo y su relevancia evolutiva.

En la obra de autores como Raup, Gould, Stanley, Alberch, de Renzi, etc. hay un constante elemento de crítica a la teoría neodarwiniana de la Evolución. Se trata de que no tiene presente el intervalo que va desde el gen al fenotipo. En otras palabras, los procesos del desarrollo, de cuyo estudio pueden derivarse importantes conclusiones sobre la evolución, no son considerados en el pensamiento neodarwinista. Bueno, de lo que se trata es de demostrar que las consecuencias para la explicación del hecho evolutivo que se derivan de tener en cuenta el desarrollo no son las mismas que no teniéndolo. Y esto parece ser así.

Es bien conocido de todos que implícito en el pensamiento neodarwinista está suponer que todo carácter tiene algo que ver con la adaptación. Es decir, el proceso de adaptación implica cualquier carácter de un ser vivo. Nada que en él exista se ve exento de esta dinámica

adaptativa (para un crítica del programa adaptacionista véase Gould y Lewontin, 1979). Aunque haciendo una valoración histórica son grandes las ventajas científicas que se han obtenido por practicar este tipo de supuesto, metodológicamente es bien cierto también que las limitaciones a que nos somete tal programa son demasiado fuertes. No todo es adaptativo, no todo en un organismo responde a una presión selectiva permanente. Hay caracteres que adquieren una determinada forma o funcionalidad por el mero hecho de que hay constricciones en el desarrollo, o que son el subproducto colateral de otros procesos. Precisamente es en el desarrollo donde parecen presentarse con más fuerza este tipo de fenómenos. Las restricciones impuestas por el desarrollo, a su vez, son o están fuertemente limitadas por la trayectoria filogenética de la especie. Este tipo de historia interna del organismo, el hecho de que adopte formas o funciones que no responden a un proceso externo de adaptación no está formalmente prescrito en la ortodoxia neodarwinista. Aquí, los cambios se interpretan como cambios en las frecuencias génicas, respondiendo a presiones ambientales o procesos aleatorios en función del tamaño poblacional. No se prevé en la teoría que existan elementos que determinen la estructura de una población, la forma de sus fenotipos, debida en parte a restricciones impuestas

por el desarrollo. Veamos esas restricciones (o constricciones).

2. Procesos del desarrollo y sus constricciones.

Las restricciones pueden ser definidas como las limitaciones sobre el conjunto de posibles estados de desarrollo y su explicación morfológica (Maderson et al. 1982). Los procesos de desarrollo se caracterizan por su organización jerárquica. En el primer estadio tenemos el genoma, cuyos genes codifican proteínas. Dentro del genoma existe una subdivisión jerárquica con genes que interactúan de forma compleja y que controlan el patrón de formación de proteínas. Por supuesto que los genes estructurales, encargados de la formación de determinadas proteínas, representan un nivel de restricción absoluto. Una mutación en una zona importante del gen puede determinar un genotipo completamente letal.

Hay un segundo nivel de interacciones, con sus propias jerarquías, aunque resulten de la presencia de productos génicos primarios. La unión de proteínas y la interacción de ellas con su ambiente está gobernado por las propiedades

físico-químicas de las moléculas implicadas. Ello supone, según Maderson et al. (1982) propiedades morfogénicas de las células tales como adhesión, motilidad, contractibilidad, etc. Por otro lado implica también cierto tipo de interacción celular debido a las proteínas de membrana (de superficie), e incluso, si hay difusión de ciertas moléculas, cierto tipo de modelos de desarrollo. Aunque a nivel de tejidos no hay suficiente conocimiento sobre las bases moleculares subyacentes, los datos empíricos de interacción entre ellos muestran, a su vez, límites y restricciones al desarrollo.

Este segundo orden, el epigenético, es el que media entre el genoma y el fenotipo de la especie. Lo que aquí acontece es altamente dispar. De entre todas las posibilidades genéticas, hay algunas que tienen una fuerte restricción, otras que están pobremente canalizadas y, quizás, otras absolutamente variopintas en su expresión final. La variabilidad fenotípica final no depende, por lo tanto, en exclusiva del nivel primario. El espacio epigenético tiene un peso específico importante en la variabilidad fenotípica de la especie.

3. Estasis y restricciones del desarrollo.

Los biólogos del desarrollo están retomando su interés histórico por los problemas de la Biología Evolutiva. La causa inmediata de este despertar está, como dice Kauffman (1983), en el interés por discernir hasta qué punto la evolución es consecuencia de procesos de selección y deriva, o bien debida a restricciones causadas por los procesos de la ontogenia. Por ejemplo, la aparente estasis (invariabilidad) de los trilobites durante millones de años: ¿es consecuencia de la acción sistemática de la selección estabilizadora?. Si la tesis neodarwinista indica que esta "innegable" estabilidad morfológica, presuponiendo variabilidad genética, refleja un genotipo máximamente adaptado en un ambiente estable, entonces hemos de buscar otras explicaciones, especialmente porque es difícil imaginar un genotipo de adaptación máxima continuamente y, menos aún, un ambiente invariante por millones de años. ¿Es consecuencia la estasis morfológica de restricciones al desarrollo, altamente canalizadas?. De ser esto así nos encontramos con un planteamiento teórico adicional para explicar ciertas constantes evolutivas. Kauffman (1983) explicita que debido precisamente al excesivo carácter empírico y descriptivo de los estudios sobre desarrollo la

tesis anteriormente expuesta sobre el papel evolutivo de las restricciones no ha sido considerada como tesis fuerte. Las cosas, obviamente, están cambiando y se están planteando críticas a explicaciones (teóricas) clásicas de los mismos hechos evolutivos.

Creo que de esta forma queda bien planteada la tesis evolutiva del desarrollo y como, al menos en principio, puede ser una explicación, alternativa o complementaria, a la que nos ofrece la Genética de Poblaciones. Hay factores internos que llevan a los organismos hacia unas morfologías concretas y sin necesidad, a priori, de recurrir a la selección o deriva, encontrar que lo que explica la forma observada a lo largo del tiempo es más bien el conjunto de restricciones que el mismo desarrollo impone. La explicación es plausible. También, lógicamente, es criticable. Veamos la opinión de Maynard Smith (1983) respecto del tema de la evolución y su explicación, al menos en algunos casos, en términos de restricciones del desarrollo. La elección de este autor no es arbitraria. Es conocido que el autor no solo ha trabajado en este campo sino que, además, es uno de los pensadores clave del neodarwinismo. Su planteamiento crítico es el siguiente:

a) El neodarwinismo no niega el papel que puede tener el desarrollo en cuanto a la expresión fenotípica. Esta no es aleatoria o carente de constricciones.

b) Pero si que hay, al menos, dos sentidos en los que podemos hablar de variación no sujeta a constricciones. La primera es a nivel molecular o los cambios de las secuencias de DNA que aparecen por mutación. El segundo sentido es que los cambios fenotípicos que acontecen como consecuencia de la mutación no adaptan el organismo frente al agente que promovió la mutación.

c) No hay nada que impida aceptar las constricciones del desarrollo. El problema es, más bien, predecir la naturaleza de las mismas por medio del estudio del desarrollo.

Estos tres puntos no son críticos ni para el neodarwinismo ni para el papel del desarrollo en el contexto de la Evolución. Se acepta que existen fenómenos que no están sujetos a constricciones o que hay consecuencias en el fenotipo debidas a su aparición (recordemos, no obstante, que Maderson et al. (1982) llaman a las mutaciones con efectos letales constricción primaria; parece que es una cuestión de términos), y que el único problema es el

metodológico. En efecto, la genética de poblaciones tiene un método, dado que se puede estudiar la respuesta fenotípica de, por ejemplo, fenómenos mutacionales. Pero: ¿cómo determinar la existencia de constricciones del desarrollo a partir de la información empírica que ofrece su estudio?. Kauffman (1983) mismo lo comenta. Es plausible la hipótesis de la existencia de constricciones en el desarrollo sobre, por ejemplo, los planes morfológicos de organización de los seres vivos. Otra cuestión, sin embargo, es demostrar la existencia de tales efectos a partir de observaciones concretas. La objeción de Maynard Smith es metodológica. Hay, no obstante, más argumentos en contra del papel del desarrollo, argumenta el mismo autor:

d) Algunos de los caracteres que el registro fósil presente como invariantes en el tiempo son marcadamente variables en las poblaciones contemporáneas.

e) Por lo tanto si se puede explicar la conservación de los patrones morfológicos más relevantes en términos de restricciones en el desarrollo, esta misma explicación no es aplicable a aquellos caracteres que son manifiestamente variables en las poblaciones contemporáneas.

A la Genética de Poblaciones le queda por resolver, entonces, la estasis de los caracteres. Hay dos posibles respuestas: selección normalizadora¹ o la ausencia de selección, aunque difícilmente se aceptará esta última, según Maynard Smith, en relación con los caracteres morfológicos. Estamos, en resumen, frente a un caso de confrontación entre dos teorías explicativas. ¿Cuál de ambas, por ejemplo, es capaz de explicar un mayor número de observaciones?. Así como la crítica metodológica a la teoría de las constricciones parece lógica, pensar en que los caracteres que actualmente son variantes (o que se les puede artificialmente hacer variar por selección fenotípica) lo han sido siempre pero no presentaban variación por efecto de la selección normalizadora, parece demasiado simple. Primero, ¿qué ocurre con el ambiente?; ¿siempre ha sido homogéneo?; ¿los fenotipos encontrados son los máximamente adaptados?. Son contracríticas al programa de la Genética de Poblaciones. Por otro lado no hay que suponer que todo carácter morfológico representa una respuesta adaptativa. Ya he tenido oportunidad de comentar que hay productos morfológicos que no operan bajo presión selectiva, que el adaptacionismo es un programa incompleto de explicación.

No hay duda de que nos encontramos frente a una teoría

que se engloba en el contexto del darwinismo, pero que no se acoge a la línea explicativa del neodarwinismo. Hay fenómenos evolutivos que no se explican, solo y exclusivamente, por acciones selectivas sobre fenotipos determinados por genes concretos. La estasis morfológica, curiosamente incluso más que los cambios bruscos en el registro fósil, requiere una explicación. Esta se ha dado a partir de la acción de niveles jerárquicos por encima de la de los genes. Estos niveles tamponan la variabilidad génica y, por ello, se hace irrelevante a la hora de dar cuenta del patrón observado.

4. Teoría de las historias de vida.

La teoría de las historias vitales aparece en los años 60 a partir de los estudios sobre demografía comparada y de regulación de la población². En buena parte se constituye como reacción al carácter excesivamente teórico de la Genética de Poblaciones. Su objetivo es el desarrollo de una teoría de la Evolución predictiva y cuantitativa (Stearns, 1982). Es cierto que la teoría en cuestión no hace referencia alguna al gen y que utiliza el organismo como unidad, lo que no deja, también, una simplificación análoga a

la de la Genética de Poblaciones. En la teoría de historias de vida se estudia cómo los caracteres fenotípicos interactúan y afectan la eficacia del individuo. Es bien conocido que toda medida de eficacia está relacionada con la reproducción y la supervivencia. En la teoría de las historias de vida los caracteres más frecuentemente analizados son, entre otros, la edad de la madurez sexual, el número de descendientes, la distribución con la edad del esfuerzo reproductivo, la longevidad, las tasas de mortalidad específicas con la edad. Los mayores objetivos se centran en el análisis de las ecuaciones demográficas y las relaciones entre reproducción, crecimiento y supervivencia.

La teoría de la evolución de las historias de vida, aún a pesar de la gran variedad de modelos (gráficos, matemáticos, de simulación, verbales) tiene un fin: explicar la variación en animales y plantas según la teoría de la selección natural. La mayoría de los modelos se han desarrollado a partir de la conjunción entre la información demográfica y la teoría genética de la selección natural (Tuómi y Haukioja, 1979). Es decir, se ha pasado de meras descripciones de fenómenos demográficos a un tratamiento hipotético-deductivo. No obstante, cuando los ecólogos han tratado de resolver sus problemas con los modelos de la

Genética de Poblaciones les han aparecido dificultades. Incluso algunos tipos de explicación han generado paradojas que parecían contradecir la teoría de la selección natural. Es el caso, por ejemplo, de los beneficios derivados de la reproducción sexual o el caso observado de las bajas tasas reproductivas de algunos organismos.

La teoría de las historias de vida podemos concretarla, comparándola con la de la Genética de Poblaciones, en dos grandes apartados: a) Por un lado está el que no utiliza como variable de estudio el gen o la frecuencia génica o genotípica, sino más bien el organismo; b) en segundo lugar es que se trata de una teoría que aplica la selección natural a lo largo de la historia de un organismo. Su metodología experimental supone un cuidadoso estudio de todos aquellos parámetros que pueden afectar la eficacia de un organismo a lo largo de su vida.

Por ello es factible deducir que se trata de una teoría no genética, pero que asume el principio de variación o transformación entre las especies por la selección natural. Mas aún, la forma que se usa para medir la selección es a través de la eficacia. De hecho, la reproducción o la supervivencia asociada a algunas variables

fenotípicas son procedimientos usuales de los ecólogos para determinar el efecto que tiene la selección natural. Ya hemos visto que variables son todas aquellas que se pueden presentar a lo largo de la vida de un organismo.

¿Qué estatus le damos a esta teoría en el contexto de la teoría evolutiva?. Es obvio que una teoría que se sirve de la tesis central de otra teoría más general debe tener algún tipo de capacidad explicativa dentro de ella. Y es obvio, también, que si sus variables de estudio no son las de la Genética de Poblaciones, a menos que sea factible algún tipo de reducción de variables fenotípicas (organísmicas) a variables génicas, es una teoría explicativa independiente de alguna parcela del hecho evolutivo. A su vez, y como puede comprenderse por la transición que hay desde el gen al fenotipo, el desarrollo epigenético tiene un papel clave. El desarrollo parece el puente entre la teoría ecológica que aquí presento y la genético-poblacional. De la integración entre estos tres tipos de teorías hablaré en el capítulo final.

Al igual que ocurría con las restricciones impuestas por el desarrollo, la teoría de las historias de vida puede explicar en términos selectivos, de optimalidad de la

respuesta del organismo, si determinada estrategia reproductiva es mas o menos eficiente dependiendo del ambiente. Puede hacerse una lectura genético-poblacional de esa estrategia, y puede incluso llegarse a un acuerdo entre ambas explicaciones. Pero la primera no ha recurrido a la explicación genética para justificar una estrategia adaptativa óptima; lo ha hecho en términos de variables fenotípicas que suponen un coste reproductivo o de supervivencia para la especie en ambientes específicos. No deja de ser algo así como lecturas paralelas de una misma cosa. Tendré oportunidad de mostrar en el capítulo final que no se trata de teorías alternativas, sino complementarias: cada una cubre un hueco en el contexto del hecho evolutivo, explicado este a partir de la teoría de la selección natural.

VI. ESTRUCTURA DE LA TEORIA DE LA EVOLUCION.

1. Nota aclaratoria.

Antes de entrar en detalles quiero indicar que la concepción de Williams sobre la estructura de la teoría evolutiva se presenta a principios de los años setenta. Es posible que por su forma expositiva, y contenido, se le deba incluir dentro de la concepción clásica de las teorías científicas. De hecho, una vez formulados los axiomas del biocosmos darwiniano e introducidas todas las definiciones auxiliares nos encontramos ante un aparato fundamentalmente lingüístico (sintáctico). En general cabría aquí la posibilidad de presentar toda la panoplia de críticas estandar de la filosofía general de la ciencia a la concepción heredada. Pero ya he tenido oportunidad de comentar que mi objetivo es un estudio especial de filosofía de la ciencia: la teoría evolutiva. Por ello no me queda totalmente claro si las críticas que se hacen a Williams son debidas a su aproximación estructural a la teoría evolutiva, o a ciertos elementos de su formalización que son insuficientes, o a ambas cosas a la vez. Yo me inclino a pensar que las críticas de los filósofos actuales de la

ciencia son más bien a su aproximación sintacticista, y la de los científicos (cuando las hay) son más bien al contenido de sus formulaciones. No obstante no es una partición exacta. Creo que no es muy relevante, como tendré oportunidad de demostrar a lo largo de este capítulo, si me sirvo de una u otra aproximación a la estructura de la teoría de la Evolución. En cambio si lo es el considerar si hay algunos temas que quedan dentro o fuera de la teoría. Y en este sentido hay que criticar, a su vez, las posiciones semanticistas: ¿suministran ellas una imagen más completa de la Biología Evolutiva, de su teoría?, ¿qué grado de relación tienen sus planteamientos con la investigación concreta que se hace en Biología Evolutiva?. Me consta que más de un filósofo actual de la ciencia está en esa fase de relativismo absoluto sobre el valor de diferentes concepciones de la estructura de las teorías científicas y que, por lo tanto, estudios concretos sobre teorías específicas, bajo diferentes concepciones, son bien recibidas. Cuando yo me refiera a ambas concepciones de la Biología Evolutiva, filosóficamente hablando, lo haré no tanto por su aproximación estructural como por los elementos que aproximan o alejan ambas concepciones respecto del estado actual de la Biología Evolutiva. Si mantengo, por lo tanto, la expresión concepción heredada de Williams, es

porque esa es la referencia que se hace de su sistema, aunque los criterios que use para su análisis sean particulares de la Biología Evolutiva y no de la estructura de las teorías científicas en general.

2. Concepción heredada.

Si el objetivo de Williams ha sido construir un sistema deductivo de la teoría de Darwin, parece lógico, por simples razones de fidelidad, que el principio de herencia en el axioma 7, no sea nuclear. Cuando digo principios de herencia me refiero explícitamente a los principios mendelianos de transmisión de la herencia genética. Tendré oportunidad de hacer referencia a la necesidad de incluir principios de herencia, pero todos aquellos que pueden presentarse en la evolución biológica. Parece que hay sistemas de transmisión fuertemente implicados en los procesos evolutivos y que no son mendelianos en esencia. Por citar algunos, y por su carácter tan reciente, los mecanismos de evolución conocidos como evolución concertada -conversión génica, transposición duplicativa y algunos más-. Para una revisión del tema puede consultarse a Dover (1986). Lo que aquí estoy planteando es algo así como que los principios de herencia son necesarios,

pero que el sistema darwiniano debe situarse por encima de una forma u otra de transmisión, básicamente porque ello limitaría las posibilidades explicativas de la teoría. En efecto, la genética mendeliana se encuentra con serias limitaciones para explicar la forma en como se generan las familias multigénicas, material de DNA repetido que ocupa un porcentaje muy elevado del genoma de organismos superiores. Algo similar ocurre, también, con los cromosomas B, o extra, que aparecen en muchas plantas y animales, especialmente insectos (Ruiz-Rejón et al., 1987). Autores demasiado adscritos a la ortodoxia neodarwinista, especialmente filósofos de la ciencia, no admiten como razonable la ausencia de una referencia explícita en la teoría evolutiva de la moderna genética, aunque, como ya digo, la moderna genética implica algo más que la herencia mendeliana. Caplan (1978), Beatty (1980a), Sober (1984b, 1984c) están en esa línea. Mi opinión es que la posible ausencia explícita del mendelismo en el sistema deductivo de Williams de la teoría de Darwin puede tener, a la larga, consecuencias positivas, puesto que permitirá pormenorizar en más de un sistema de transmisión y no se limitará a un mecanismo que no es tan general como se pretende. Si no pensara que esto puede tener consecuencias evolutivas importantes me limitaría a decir que la herencia fundamental es la mendeliana y que el resto

son excepciones de mayor o menor relieve. Pero, dado que aún hay serias dudas sobre las bases genéticas de los procesos de especiación (no de la diferenciación genética de las poblaciones), que queda mucho terreno por dilucidar y que la moderna teoría evolutiva en la escala molecular está sufriendo profundos cambios, me reservo la posibilidad de pensar que el capítulo de principios o mecanismos de transmisión hereditaria será ampliado. Por lo tanto la ambigüedad del principio de herencia no es más que un punto de apertura.

Puede parecer que, por su uso, mendelismo y neodarwinismo son dos términos equivalentes. Nada más erróneo. Es cierto que hay una clara dependencia teórica entre ambos términos, ya que el mendelismo recoge los fundamentos genéticos del neodarwinismo. Pero no son equivalentes. Ruse (1973, 1977) llega incluso a tomar la teoría clásica de la Genética de Poblaciones, con su dinámica de transmisión esencialmente mendeliana, como eje central de la teoría evolutiva (del neodarwinismo estrictamente hablando). Para Ruse la selección natural es un parámetro más del cambio evolutivo que modifica la estructura genética de la población. De hecho Ruse hace buen uso de la teoría genético-poblacional donde se han

formulado, efectivamente, otros parámetros que modifican la estructura genética de la población. Pero hay un aspecto que ni Ruse ni la teoría genético-poblacional cambia, probablemente ni siquiera en sus diferentes escuelas: es el de su base estrictamente mendeliana. Williams, en cambio, no hace uso de otro parámetro que no sea el de la selección natural (al menos en subclanes con umbral de eficacia mínimo; véase el Capítulo II sobre su sistema axiomático). Ya tuve oportunidad de comentar la necesidad de introducir esos parámetros, especialmente el que se denomina de deriva. Pero como vengo argumentando, habría que reconsiderar el grado de generalidad y relevancia evolutiva de los principios mendelianos, que sí son claves en el neodarwinismo, pero no necesariamente esenciales en la teoría general de la Evolución. Rosenberg (1981, 1982, 1983, 1985) defiende abiertamente esta aproximación, aunque creo que se basa para ello en criterios más teóricos que los míos, puesto que hace referencia a otros sistemas de herencia, pero no indica cuáles podrían ser, y argumenta que la selección natural no requiere uno específico: es compatible con multitud de ellos.

Hay elementos positivos tanto en la aproximación de Williams como en las críticas que hacen los filósofos

neodarwinistas. En síntesis, Sober (1984c) indica que sería necesario incluir más parámetros de transformación que den cuenta del cambio evolutivo. Creo que Williams, no se si conscientemente o no, deja abierto el camino para integrar en su sistema estos nuevos parámetros. Tal y como aparece formulado su sistema no puede dar cuenta de algunos fenómenos evolutivos, los cuáles son explicables en términos de migración, deriva, etc. La solución, curiosamente, es integradora y compatible con una imagen de transformación de la ciencia en función de nuevas ideas o descubrimientos relevantes que puedan hacernos replantear viejos esquemas. No se basa, por lo tanto, en un requerimiento de transformación de nuestra comprensión teórica del cambio evolutivo solo. Es que van apareciendo hechos que se han puesto al descubierto merced a la nueva tecnología del DNA recombinante. Estos hechos están sugiriendo cierto replanteamiento de nuestros esquemas en torno a las causas y patrones de transformación evolutivos. Podría venir ahora una crítica clásica a este tipo de argumentación de que no hay hechos sin teorías que los sustenten. Puede ser cierto en la mayoría de los casos de la ciencia. Pero en Biología Molecular, donde se han puesto a punto tantas y tan potentes nuevas técnicas para el estudio de estructuras y funciones a la escala molecular, creo que nos encontramos frente a una

nueva información y atisbos de teorías importantes. Pero no puede negarse, en este caso particular, el indudable adelanto de la tecnología sobre la teoría. La pregunta es: ¿cuanto cambiará nuestra imagen del proceso evolutivo cuando seamos capaces de articular coherentemente toda la información que estamos obteniendo?. Cuando digo articular coherentemente me refiero a poder arbitrar una teoría explicativa del origen y transformación de toda la panoplia de estructuras moleculares que han aparecido, especialmente en organismos superiores.

En cuanto que la teoría de la Evolución es algo más que la teoría de la Genética de Poblaciones mi opinión se inclina, por todo lo dicho hasta aquí, aunque con matizaciones, a la de Rosenberg (1981, 1985). La teoría de la Evolución debe recoger de entre todas las disciplinas evolutivas aquellos mecanismos que promueven evolución, tratando, por supuesto, de determinar el grado de similitud que tales mecanismos tienen. Ya vimos en capítulos anteriores que las relaciones ecológicas, las historias de vida como elementos materiales para la estimación más real de la eficacia biológica, las restricciones morfológicas, los patrones de desarrollo, los numerosos mecanismos de especiación propuestos, y algunos que se me quedan en el

tintero, son buenos promotores del cambio evolutivo. Queda por demostrar, sin embargo, que todos ellos, en buena parte formando parte de teorías más o menos sólidas, sean reducibles a la teoría genético-poblacional, cuando en muchos casos se están planteando incluso como teorías alternativas. No creo que la Genética de Poblaciones esté preparada para asumir el centro de la teoría evolutiva, aunque pueda existir, de hecho así es, cierta tendencia o declaración de intenciones, en este sentido.

Una mejora del sistema deductivo de Williams puede constituir una representación de la teoría evolutiva con un grado de generalidad suficiente como para englobar las disciplinas evolutivas de las que hablé en el primer capítulo. Veamos, ahora, otra aproximación.

3. Concepción semanticista.

La aproximación alternativa más seria hasta el presente de la teoría evolutiva la han dado los semanticistas. Creo haber desarrollado ampliamente lo que ha venido en denominarse la aproximación clásica o heredada de Williams de la teoría evolutiva. No lo he hecho, en cambio, con el

semanticismo en Biología Evolutiva, y sería oportuno desarrollarlo ahora. Antes que nada, no obstante, indicar que los genéricamente semanticistas han sido muy cautos en cuanto a sus aplicaciones a la teoría evolutiva. La mayoría de sus trabajos se concentran sobre sectores o disciplinas de la Biología Evolutiva concretos, normalmente la genética de poblaciones (Beatty, 1980a, 1980b; Thompson, 1983; Lloyd, 1984). Esta aproximación, precisamente, es la que me va a permitir un estudio crítico del semanticismo y será interesante determinar por qué, al tomar sectores de la biología evolutiva, lo han hecho con el de la teoría de la Genética de Poblaciones.

Antes que nada voy a presentar un panorama sobre la concepción que los semanticistas tienen respecto de la estructura de las teorías científicas. Para su presentación he seguido, fundamentalmente, la clasificación crítica de Sanmartín (1984). Como es de suponer, la concepción semanticista surge como una forma alternativa a la concepción heredada, a pesar, como indicaré, de que tienen claros rasgos comunes. Hanson (1958), Popper (1959), Putnam (1962), Suppes (1957), Suppe (1972), entre otros, han hecho que la aceptación de la concepción heredada haya decaído entre muchos filósofos y han sido ellos mismos, al menos la

mayoría, los que han desarrollado la concepción semanticista, aunque en dos corrientes diferentes. La primera es la denominada estructuralista (Suppes, 1967; Sneed, 1971; Stegmüller, 1979), y la segunda configuracionista (Beth, 1948; van Fraassen, 1970; Suppe, 1972). Como nota común a ambas aproximaciones a la estructura de las teorías científicas está su intento por no hacer una mera reconstrucción de las mismas a través de sus formulaciones lingüísticas. Según estos autores tal aproximación, sintacticista o enunciativa, puede darnos una imagen falsa de las teorías científicas, básicamente porque no tenemos garantía de que los rasgos de la teoría sean análogos a los rasgos propios de su formulación lingüística. Más aún, aunque represente algo los rasgos de la misma, no tenemos garantía de que los rasgos fundamentales queden reflejados en las formulaciones lingüísticas. La concepción semanticista, en general, se caracteriza por el estudio directo de las propias teorías, y un análisis de las mismas podría llevar a una concepción más detallada y exacta de su estructura. Las teorías no son colecciones de enunciados, sino más bien entidades extralingüísticas caracterizables por formulaciones lingüísticas diferentes. La teoría, por lo tanto, es un modelo para cada una de esas posibles formulaciones (Sanmartín, 1984). Ambas aproximaciones,

estructuralista y configuracionista, se inscriben en el marco común del uso de la teoría de modelos, en concreto la semántica extensional. No voy a presentar aquí un desarrollo detallado de las dos corrientes semanticistas. Voy a centrarme, exclusivamente, en el configuracionismo, en concreto las concepciones de van Fraassen, porque es la aproximación suya la que, con mucho, más se ha seguido en Biología Evolutiva por parte de algunos filósofos de la ciencia.

Para los configuracionistas las teorías científicas no son otra cosa que estructuras matemáticas que representan el comportamiento de los sistemas físicos (Sanmartín, 1984). No intentan las teorías cubrir todos los fenómenos, sino que utilizan solo ciertos parámetros e intentan descubrir los fenómenos en términos de los mismos. Claro, el sistema físico resultante es ideal en el sentido de que no tiene por qué cubrir o coincidir con el sistema real que se pretende abarcar con la teoría. El conjunto de parámetros medibles en un momento dado constituyen una representación, configuración o estado del sistema físico. El comportamiento del sistema físico puede representarse por la trayectoria que el sistema de parámetros (coordenadas) tiene a lo largo del tiempo. De hecho una teoría tiene para van Fraassen la

estructura de un espacio-estado: un espacio n -dimensional cuyas coordenadas son los n parámetros de la teoría. Así, por ejemplo, un enunciado está caracterizado en el espacio estado por una región del mismo. Ese enunciado es verdadero si y solo si el sistema físico real al que hace referencia está representado en el espacio estado por uno de sus elementos. La combinación de los enunciados elementales en enunciados más complejos depende de la teoría y tendrá su lógica particular.

He hecho este desarrollo del configuracionismo por la estrecha relación que guarda con la presentación que Lewontin (1974) hace de la estructura genética de las poblaciones, estructura presentada como nuclear para describir los cambios evolutivos. Además, estoy convencido que este desarrollo ha sido el eje motor de muchos de los actuales filósofos de la ciencia en favor del análisis semanticista. En relación con esta aproximación, y a través del texto de Lewontin, voy a describir la transformación, eventualmente evolutiva, de las poblaciones (genéticas) y luego pasaré a considerar si hay alguna suerte de limitación o constricción a tal presentación. Primero la descripción de Lewontin de lo que es un proceso evolutivo. Dice al respecto:

"Cuando decimos que poseemos una perspectiva evolutiva, o que estamos interesados en la dinámica evolutiva de algún fenómeno, queremos decir que nos interesa el cambio de estado de algún universo en el tiempo. Si examinamos la evolución de sociedades, lenguas, especies, acontecimientos geológicos o estrellas, existe una representación formal común a todas ellas....La evolución del sistema es el movimiento del punto a través del espacio, describiendo una trayectoria, y las leyes de transformación son las ecuaciones cuya solución es dicha trayectoria. Los ejes del espacio son las variables de estado, mientras que el espacio que abarcan es el espacio de estado de nuestro sistema" (pags. 6-7 de la edición en castellano).

Veamos otras dos citas del mismo autor en relación con la Genética de Poblaciones:

"La Genética de Poblaciones tiene un fin mucho más modesto que la teoría evolutiva en general. Si tenemos en cuenta el punto de vista darwiniano en el sentido de que la Evolución es la conversión de la variación entre

individuos en variación entre poblaciones y especies, en el espacio y en el tiempo, un ingrediente esencial en el estudio de la evolución será el estudio del origen y la dinámica de la variación genética, dentro de las poblaciones. Este estudio, la Genética de Poblaciones, es un ingrediente esencial, pero no el único. Mientras que la genética de poblaciones tiene mucho que decir acerca de los cambios o la estabilidad de las frecuencias génicas en las poblaciones y del grado de divergencia de las frecuencias génicas en poblaciones total o parcialmente aisladas entre sí, ha contribuido poco a nuestra comprensión de la especiación y en nada a la de la extinción. No obstante, la especiación y la extinción son tanto aspectos de la Evolución como lo es la evolución filética que es el sujeto de la Genética Evolutiva, en el sentido estricto. Esto no significa que especiación y extinción no sean extensiones naturales de los cambios dentro de las poblaciones, sino que nuestras teorías presentes no giran alrededor de estos procesos más que en un plano muy general y poco riguroso." (pág. 11, edición en castellano).

No hay desperdicio alguno en esta cita y resume muy bien la

posición que Lewontin otorga a la Genética de Poblaciones en el contexto de la teoría evolutiva. Queda una tercera referencia que aplica el esquema de variables de estado y leyes de transformación a la Genética de Poblaciones.

Veamos:

"La estructura actual relativa a genética de poblaciones podría esquematizarse del siguiente modo:

T_1	T_2	T_3	T_4	T_1
G_1 ----	P_1 ----	P_2 ----	G_2 ----	G'_1 ----

donde G_1 y G'_1 representan la descripción genética de la población en los instantes t y $t + \Delta t$, mientras que P_1 , P_2 y G_2 representan las descripciones fenotípicas de los estados durante la transformación al tiempo que sus leyes son:

T_1 : Conjunto de leyes epigenéticas que proporcionan una distribución de los genotipos resultantes del desarrollo de varios genotipos en diversos ambientes.

T_2 : Las leyes de apareamiento, migración, y selección natural que transforman el conjunto genotípico de una

población dentro de la expansión de una generación.

T_3 : Un inmenso conjunto de relaciones epigenéticas que permiten inferencias relativas a la distribución de los genotipos correspondientes a la distribución de los fenotipos, P_x .

T_4 : Las leyes genéticas de Mendel y Morgan que nos permiten predecir el conjunto de genotipos de la siguiente generación, producidos a partir de la gametogénesis y la fecundación, una vez dada una serie de genotipos." (págs. 11-12 de la versión castellana).

Las tres largas citas creo que ponen de manifiesto la relación tan estrecha que existe entre la terminología configuracionista y la presentación que Lewontin hace de la teoría evolutiva en general y de la Genética de Poblaciones en particular. Creo que buena parte de los tratamientos filosóficos que se han hecho posteriormente a esta presentación la toman, de alguna forma, en consideración. En primer lugar porque se adhieren a una formulación semanticista (configuracionista) y en segundo lugar porque se centran solo en ciencias particulares, normalmente la genética de poblaciones. Hay aquí, no obstante, una pregunta

latente fundamental: ¿cuál es la versión configuracionista de la teoría evolutiva?. No existe. Lewontin propone un esquema, ya de por sí muy complejo, de la estructura de la teoría genético-poblacional en términos de espacios de estados, variables de estado y leyes de transformación. Pero solo hace una digresión general sobre la estructura de la teoría de la Evolución, o mejor dicho cómo debe ser una teoría para contener transformaciones evolutivas. Hay varias preguntas más al respecto: ¿es posible tal desarrollo?, ¿nos servirá de algo, en caso de serlo?, ¿no sería una aproximación extremadamente ideal a la estructura de la teoría de la evolución?, ¿cuándo podríamos decir que tal teoría está suficientemente descrita?. Para entender la enorme dimensionalidad de las posibles respuestas voy a reducir la esfera de nuestros intereses, como hace Lewontin (segunda de las citas), y concentrarnos sobre la estructura de la Genética de Poblaciones. El meollo de la estructura que propone Lewontin no creo que se centre en si se enfatiza más el espacio de genotipos que el espacio de fenotipos, sino en las leyes de transformación, de las que dice que son muchas y complicadas. En efecto, no creo que porque seamos capaces de determinar la estructura poblacional de genotipos o fenotipos, en sus respectivos espacios, vayamos a poder inferir de ellos las leyes de transformación. ¿Qué grado de

conocimiento se necesita respecto de esas leyes para poder decir que estamos frente a una descripción suficiente del proceso de cambio de las frecuencias génicas de la población?. Mi opinión, como ocurre en otras ciencias, es que no es suficiente. Doy las siguientes razones:

a) Las leyes epigenéticas T_1 están siendo muy estudiadas (véase capítulo sobre desarrollo y restricciones morfológicas). De poco nos vale decir, aunque sea clarificador, que hay leyes epigenéticas cuando apenas las conozco. Puede pensarse que ciertas regularidades observadas en las transformaciones genotipo-fenotipo son suficientes para vislumbrar lo que acontece en evolución. Pero no es el caso: hay accidentes, fenómenos, que pueden calificarse de raros, que en realidad no son contemplados y pueden haber sido decisivos en la evolución (por ejemplo la estasis morfológica y los cambios súbitos en el registro fósil).

b) El conjunto de leyes T_2 es, propiamente, el mejor caracterizado por los genetistas. El procedimiento, esencialmente, es reductivo, y trata de determinar la conducta de poblaciones fenotípicas complejas por la combinación de los parámetros previamente tratados por separado.

c) T_3 constituya, al decir de Lewontin, un "numeroso conjunto de relaciones epigenéticas". Es la trayectoria que va del fenotipo al genotipo. Cierta distribución fenotípica determina o condiciona la distribución genotípica subsecuente. Un conocimiento profundo de la estructura fenotípica de la población, por ejemplo su historia vital, sería fundamental. Pero esto, al igual que el abordaje de teorías del desarrollo, está iniciándose.

d) Por último, el mendelismo, asumido totalmente en Genética de Poblaciones, necesita ser ampliado. Esto está, también, en relación directa con los avances de la Biología Molecular.

Una descripción suficiente de la dinámica de transmisión genética requiere un conocimiento de tal cantidad de leyes que aunque adelantemos un esquema como el presente, creo que no hemos avanzado mucho. Cuando se tiene tan gran desconocimiento de partes como T_1 , T_2 y T_4 , el asumir ciertos isomorfismos (por ejemplo equivalencias en las distribuciones de genotipos y fenotipos) sólo ha tenido éxitos parciales, aunque se ha ido en una línea de franca superación. ¿Qué nuevos elementos, leyes, etc., habría que

añadir para que lo que Lewontin propone como estructura teórica de la Genética de Poblaciones dé cuenta de la especiación o la extinción?. Yo creo que la respuesta sería la misma que cuando contestásemos esta otra pregunta: ¿una descripción suficiente de leyes T_1 , T_2 , T_3 y T_4 podría darnos una buena teoría evolutiva?. Si las descubrimos podemos decir que hay una teoría genético-poblacional de la especiación y de la extinción. Encontrarlas es contestar definitivamente las preguntas básicas concernientes al cambio evolutivo. Quiero con ello decir que encontrar un conjunto de leyes suficientes, equivale a saltar del terreno fáctico donde se mueve la Genética de Poblaciones hoy en día. Si añadimos teorías del desarrollo, teorías de historias de vida, teorías biogeográficas, etc., tendremos una teoría que ya no es la genético-poblacional. Hemos metido tanto en su seno que hemos cambiado de espacio.

La descripción de Williams también habla de transformación de las poblaciones, incluye una estructura inicial que puede variar, aunque no particulariza tanto como lo hace Lewontin. Pero da condiciones para la transformación, aunque insuficientes (de hecho sólo habla de selección darwiniana). En resumen, no veo que una corriente sea substancialmente mejor que otra, ni creo que, al

contrario que Thompson (1983), la ventaja de la concepción semanticista aplicada a la evolución radica en que se acerca más a cómo los biólogos exponen, trabajan o explican las teorías. Por lo que hasta aquí he dicho sobre sistemas y modelos de las teorías nos seguimos conduciendo con sistemas ideales, y que la descripción de las transformaciones evolutivas en un espacio estado determinado es puramente ideal. Los problemas aparecen cuando entramos en los sistemas empíricos y en las estimaciones y medidas de las variables y parámetros de los espacios de estado.

Como profesional de la Biología Evolutiva he tratado de hacer un esfuerzo por ver en qué medida una concepción u otra son o están más próximas a la descripción estructural de la Biología Evolutiva, y no he podido decantarme. Es más, los argumentos de Thompson (1983) y Lloyd (1984) de exposición, trabajo y explicación de la teoría de la Evolución mejor descritos por la visión semanticista en buena parte los basan sobre el análisis que Lewontin hace de la teoría de la Evolución en general y de la Genética de Poblaciones en particular. Creo, sin embargo, que si incluimos axiomas específicos de herencia (no solamente mendelianos), otros relativos a los cambios de poblaciones de efectivos bajos, etc., el sistema de Williams tiene las

mismas posibilidades, o más, en cuanto a detallar una estructura de la teoría evolutiva que la aproximación semanticista. Aunque sea una afirmación algo metafórica, Williams procede desde arriba hacia abajo (una teoría de la Evolución rellena) y los semanticistas, operando desde estructuras de disciplinas particulares van desde abajo hacia arriba. El punto clave está en la disponibilidad o no de una descripción suficiente del cambio evolutivo, en las leyes (genéticas, ontogenéticas, etc.) que es necesario descubrir para poder llegar al punto de una mejor teoría. Quizá ello refleje cierto relativismo en cuanto al valor en sí de las aproximaciones a la estructura de las teorías. La corriente realista no la ha tratado (Harré, 1986; Vicedo, 1987) dado que no es muy elevado el precedente de aplicación de esta corriente en Biología.

4. Las concepciones hiperteórica y multinivel.

El título del apartado resume bien el estatus que muchos filósofos de la ciencia otorgan a la teoría de la Evolución. De alguna manera es un conjunto de teorías con cierto tipo de relación entre ellas. Así opinan, por ejemplo, Brandon (1980) y Wasserman (1981). Ruse (1973),

Michod (1981) o Lloyd (1984) ofrecen una concepción diferente basada, principalmente, bien en la posición central que ocupa la aproximación genético-poblacional (neodarwinismo), caso de Ruse, bien en los programas de investigación de Lakatos, caso de Michod, o también, como tuve oportunidad de tratar en el apartado anterior, en la aproximación semanticista de Lloyd. Williams (1970) es menos "regional" en su trabajo, pues frente a los tres citados anteriormente trata de dar una reconstrucción lógica de la teoría general de la evolución por selección natural y no de teorías particulares (normalmente la de la Genética de Poblaciones).

Wasserman (1981) mirando exclusivamente la teoría de la evolución trata de informarnos sobre su complejo modo de organización. Para ejemplificarla se sirve de descripciones estructurales como las de la teoría neutralista de la Evolución Molecular (Kimura, 1979) o de la teoría de formación de especies de Mayr (1963). Como ya tuve oportunidad de comentar en el capítulo I, las diferentes disciplinas contienen objetos, objetivos, variables y procesos (donde se integran parámetros y mecanismos) que, a priori, y de hecho es así, se utilizan con independencia, y con diferentes contextos teóricos según disciplinas (véase

la Tabla 1). Puesto que lo que nos interesa de esas disciplinas es determinar los mecanismos de evolución, es factible estudiarlos dentro de cada una de ellas y luego pasar a su comparación. Esto es lo que Wasserman efectúa, encontrando que las disciplinas evolutivas están organizadas en forma de sistemas hipotético-deductivos, a cuyo conjunto le podemos denominar sistema hiperteórico de la evolución. Es difícil en este contexto determinar el tipo de relación, lógica, ontológica, epistemológica, etc., entre las teorías de las diferentes disciplinas o si estamos hablando de algún tipo de posición metafísica que engloba terrenos más lógicos dentro de teorías. Para Wasserman un sistema hipotético-deductivo consta de las siguientes hipótesis y procedimientos de deducción:

1. Hipótesis de partida poco o nada empíricas.
2. Hipótesis ad hoc aplicadas a mecanismos evolutivos de sistemas particulares.
3. Hipótesis que dan contenido semántico a la simbología utilizada.
4. Conjunto de deducciones (teoremas) empíricamente verificables.

Como ejemplo particular que responde a esta estructura

voy a tomar el caso de la teoría del mantenimiento de la varibilidad genética de las poblaciones. Aceptando el principio de selección (1) podemos especificar un conjunto ad hoc de hipótesis (2), por ejemplo la del valor selectivo de la fertilidad de la hembra dependiendo del tipo de apareamiento implicado. Supongamos que la fertilidad responde diferencialmente según variantes alélicas de un gen A ó a. Se trata, entonces, de ver cuál es el efecto de la fertilidad como mecanismo selectivo sobre una variable, la frecuencia de los alelos en cuestión (3), reduciendo el sistema a un caso muy concreto con la posibilidad de contrastación experimental (4). En un sistema de reproducción sexual tres diferentes genotipos machos (AA, Aa y aa) con tres genotipos hembras (AA, Aa y aa) dan lugar a una matriz con nueve variables. En efecto:

		Hembras		
Machos		AA	Aa	aa
	AA	f_{11}	f_{12}	f_{13}
	Aa	f_{21}	f_{22}	f_{23}
	aa	f_{31}	f_{32}	f_{33}

Moya y Ayala (1987) demuestran que el cambio de frecuencias del alelo A, Δp , es:

$$\Delta p = p(1-p)/4\bar{w} (d\bar{w}/dp)$$

Puede demostrarse, a su vez, que bajo ciertas combinaciones de los valores $f_{1,2}$ el sistema evoluciona hacia el mantenimiento estable de los alelos A y a. No cabe duda de que este desarrollo es perfectamente hipotético (véanse las hipótesis iniciales) y deductivo (con consecuencias verificables). Partiendo de otro principio general, por ejemplo teorías no selectivas del mantenimiento de variabilidad, así como hipótesis especiales para el mantenimiento de la misma, por ejemplo mutación y deriva, podríamos llegar a explicar que los resultados observados por fertilidad selectiva diferencial, en determinados niveles de observación, son explicables como consecuencia del efecto que parámetros de la teoría neutralista tiene sobre la frecuencia génica como variable estocástica. No voy a entrar aquí en la cuestión, interesante, de diferentes teorías dentro de las disciplinas. Sí en cambio incidir en el carácter hipotético-deductivo de las diferentes disciplinas evolutivas. Como conclusión importante indicar, también, que los mecanismos dan cuenta dentro de cada teoría de los cambios que se caracterizan como evolutivos. Además, los mecanismos en cuestión son verificables empíricamente.

Ejemplos similares al expuesto pueden encontrarse en torno a la especiación en Biogeografía y Sistemática (Mayr, 1963), dinámica de poblaciones en Ecología Evolutiva (Roughgarden, 1987), a las presiones de, y restricciones a, la selección en Morfología y Paleontología (Gould, 1977), etc. Puede aparecer, de vez en cuando, algún tipo de excepción, pero considero que el carácter de las diferentes disciplinas que se juntan en torno a la teoría de la evolución es estructuralmente similar al que aparece en otras ciencias. Otra cuestión es el tema de la contrastabilidad, la problemática en torno al ajuste y fiabilidad de las mediciones efectuadas (Lewontin, 1974) o al supuesto carácter teleológico de muchas de las funciones de los organismos (Dobzhansky et al., 1977).

Creo haber formulado, con lo lo dicho en este capítulo, una visión de la teoría evolutiva más madura de lo que muchos estarían dispuesto a reconocer. El ejemplo del modelo de fertilidad, y los muchos otros que se acomodan al esquema hipotético-deductivo que Wasserman propone, nos sitúan frente a una ciencia con una fuerte componente teórica y empírica y con procedimientos de contrastación. Poco tiene que envidiar, por lo tanto, en cuanto a organización a teorías de otras ciencias más maduras. Que

haya sectores más pobres en cuanto a su nivel de teorización o capacidad explicativa, eso no le resta fiabilidad a su carácter científico. Queda un punto, sin embargo, en cuanto a la integración de la teoría darwiniana, y es el de la conexión (su naturaleza) entre todas sus partes. La teoría darwiniana que Wasserman presenta es hiperteórica, multiteórica según disciplinas, pero no queda definido, como requiere el análisis filosófico de un corpus teórico, el tipo de relación (lógica, ontológica, epistemológica, metafísica, etc.) entre las diferentes teorías. Es bien cierto que los conceptos que se manejen en la teoría general de la Evolución han de ser muy abstractos, y que han de ir concretándose progresivamente, haciéndose más empíricos, a medida que nos aproximamos a teorías de ciencias específicas. ¿Qué relación guardan, entonces, los conceptos teóricos de las diferentes ciencias evolutivas?

La teoría de la Evolución tiene en el concepto de selección natural un elemento altamente teórico. De hecho es la piedra angular de la Biología Evolutiva y como Williams (1970) y Van Valen (1976) han demostrado su manera de operar puede presentarse en una forma lógica y deductiva en el seno de la teoría general de la Evolución. De hecho el cambio evolutivo se presenta como implicación lógica de una teoría

que asume el principio de selección natural. En esta línea, hay que decirlo, se ha avanzado. Pero la presentación lógica, como dice Tuomi (1981) no exime del problema de la contrastación de la teoría deductiva. Y para poder contrastar algo tan teórico como es la selección natural hemos de ir a teorías, subteorías, que contengan elementos ciertamente relacionados con el de la selección y que sean empíricamente medidos, verificables, contrastables, etc. Es una forma indirecta de contrastar su acción transformadora. Incluso puede haber niveles donde no actúe y, por lo tanto, teorías que no requieren su concurso. Tuomi (1981) habla de un modelo multinivel donde la teoría de la selección natural se encuentra en la cúspide de la estructura. Dice Tuomi:

"El modelo multinivel asume que la teoría darwiniana tiene diferentes niveles de abstracción. Hay teorías directamente reducibles al nivel empírico. Hay, no obstante, teorías que están conectadas con estudios empíricos indirectamente a través de teorías de menor nivel de abstracción. La teoría de la selección natural es el núcleo genérico de la estructura teórica total. Es una metateoría biológica que no tiene poder predictivo inmediato. Por otro lado la teoría de la selección natural puede generar teorías y modelos

teóricos que pueden ser predictivos y empíricamente verificados". (págs 22-23).

No queda duda de que la estructura de la teoría de la Evolución que Tuomi propone es jerárquica y que la selección constituye el núcleo metateórico y que, como Brandon (1980) afirma, está falto de contenido empírico. Pero al contrario de lo que puede pensarse siguiendo un esquema jerárquico, las subteorías verificables, según su esquema, no están desconectadas. Todo lo contrario, forman un retículo, hay conexión entre ellas (más que conexión ciertos intentos anexionadores como veremos más adelante) y por encima de todo ello la metateoría de la selección natural.

Ahora es el momento de concretar ciertas ambigüedades que se han presentado cuando se han tratado de comparar y valorar las diferentes descripciones de la teoría evolutiva. En efecto, la aproximación de Williams (1970) es metateórica fundamentalmente y, como ya tuve oportunidad de comentar, sus omisiones (dotar de contenido empírico al sistema que desarrolla) son razonables dentro del esquema que Tuomi propone sobre la estructura de la teoría de la evolución (para más información consúltese el Cap. II). No obstante creo que sería interesante, como ampliación complementaria

al uso del concepto de selección natural, la inclusión de algunos axiomas relativos a poblaciones con umbrales de eficacia inferiores a los que la autora desarrolla. Si su exposición es una reconstrucción lógica de la metateoría de la selección natural que comulga con la concepción heredada en torno a las teorías, creo que ello no es muy importante, en cualquier caso menos de lo que los semanticistas quieren hacernos creer. Estos, precisamente por querer circunscribirse a partes específicas de la teoría de la evolución, lo que hacen es situarse, fundamentalmente, en las subteorías que forman la parte empíricamente más accesible de la teoría de la evolución. Pero que sea la parte más empírica no quiere decir, sin embargo, que con ello vayamos a obtener una imagen más real de lo que la teoría, en su conjunto, supone. Al contrario, seguimos frente a un esquema altamente ideal de lo que son los cambios evolutivos, precisamente porque nuestro conocimiento de las leyes de transformación sigue siendo muy rudimentario. Este profundo desconocimiento de las leyes de transformación idealiza cualquier esquema, por muy cerca que creamos estar del campo de la contrastabilidad empírica. La selección natural se mide no sólo en una subteoría como la Genética de Poblaciones, sino en todas aquellas que dicen o pueden decir algo sobre transformaciones evolutivas. Por lo

tanto, en la perspectiva de una estructura multinivel como la propuesta por Tuomi, y que yo comparto en sus líneas generales, las aportaciones de Williams y Van Valen, por un lado, y la de los semanticistas por otro corresponden, o deberían corresponder, a niveles de trabajo bien distintos. Más aún, es más importante el que se centren, respectivamente, sobre metateoría y subteorías de la teoría evolutiva, que en que sean aproximaciones diferentes (heredada o semanticista). Es posible que no sea éste el caso para un estudio de filosofía general de la ciencia, donde tanta importancia tienen las diferentes concepciones de las teorías científicas.

Tuomi resuelve el problema de la relación entre las diferentes teorías y disciplinas evolutivas a través de lo que él denomina dinámica de la teoría darwiniana. Esta dinámica tiene algo de transformación temporal de la estructura total, pero lo más relevante a mi juicio es la forma en que las diferentes subteorías están relacionadas. Él habla de diferentes fases en el desarrollo de la teoría evolutiva, pero con la particularidad fundamental de que diferentes subteorías (y disciplinas relacionadas con ellas) son antagónicas de alguna manera. En efecto, utilizando terminología de Lakatos, la selección natural se hace más

concreta y accesible empíricamente a través de las diferentes disciplinas evolutivas (Genética, Zoología, Paleontología, Ecología, etc.) en diferentes programas de investigación. El más maduro de estos programas es, sin duda, el neodarwiniano, también conocido como teoría sintética. Se trata de un programa integrador que interpreta bastante unilateralmente la metateoría de la selección natural. Esa integración trata de introducir según los criterios de un programa concreto de investigación aquellas partes que no le eran propias inicialmente. Así, el programa microevolutivo se vio ampliado experimentalmente por Dobzhansky (1951), luego vino la Genética Ecológica (Ford, 1964) y Simpson (1953) trata de aplicar a los fenómenos macroevolutivos los principios de la Genética de Poblaciones. Como dice Tuomi:

"El programa microevolutivo se expandió en las diferentes ramas de las ciencias biológicas y gradualmente la estructura teórica se dividió en diferentes dominios y subteorías (Caplan, 1978). La teoría sintética (Huxley, 1963; Mayr, 1970) fue formulada como un resumen de los resultados empíricos y teorías más importantes producidas por el programa microevolutivo." (págs 27-28).

Pero hay una última fase, aquella que implica la comparación de los diferentes programas en el seno de la teoría evolutiva. Así, por ejemplo, cuando hablamos de teoría sintética nos referimos al programa microevolutivo neodarwinista, y esto es así en la medida en que otros programas están pobremente representados (Stearns, 1979). En otras palabras, si el término teoría sintética se mantiene deberíamos replantearlo con la intención de ampliarlo.

VII. EL CONCEPTO DE EFICACIA BIOLÓGICA.

Pueden distinguirse dos procedimientos metodológicos para el estudio de la teoría de la Evolución. El primero lo denomino estructural y tiene que ver directamente con el estudio de los componentes teóricos y observacionales, ciencias componentes y demás elementos de una teoría tan compleja. La otra aproximación, la que denomino conceptual, se interesa por el análisis de los términos más peculiares de la teoría, términos como selección, adaptación, eficacia, etc. Los dos procedimientos no trato de presentarlos como excluyentes o fruto de dos alternativas de trabajo bien diferenciadas en el estado de la teoría de la Evolución. Sólo representan dos formas de tratar los muchos problemas e interrogantes filosóficos de la teoría de la Evolución.

Dentro de la aproximación estructural tenemos, por ejemplo, la de Brandon (1980). Este autor considera que la teoría de la Evolución es, cuanto menos, un grupo interrelacionado de teorías que incluyen, entre otras, la de especiación, la de la Genética de Poblaciones, la de la Ecología Evolutiva, aquellas, en fin, que he tratado en el primer capítulo. Con todo, Brandon prefiere no abordar el

complejo problema de una teoría de tal envergadura y ceñirse más, de una forma analítica, a la teoría de la Evolución por selección natural. Recuerdo que éste es también el objetivo de la axiomatización de Williams (1970) en relación con la teoría darwiniana. Su análisis, lúcido por otra parte, deja de lado parámetros (mecanismos), cuyo peso específico en la evolución está demostrado. Por citar algunos, los usuales de la teoría neutralista de la Evolución Molecular, mutación y deriva genética. Buena parte de lo que he presentado anteriormente, desde la composición de las diferentes ciencias evolutivas, el estudio de la axiomatización de Williams, y la estructura por temas de la Genética de Poblaciones y su relación con la Evolución, también se enmarcan en esta aproximación.

La aproximación conceptual, el análisis filosófico de los términos más relevantes y específicos de la teoría de la Evolución es el objetivo de este capítulo. Una aproximación como ésta puede proceder a través del análisis de los conceptos de las diferentes disciplinas evolutivas. Estos conceptos se materializan en contenidos distintos cuando los estudiamos en esas disciplinas. Pero hay en ellos, no obstante, un principio de universalidad: su uso es común. Me refiero, por ejemplo, a los casos de la adaptación, la

eficacia, la selección natural y, probablemente, algunos otros. Voy a tratar en concreto del análisis filosófico del concepto de eficacia. A modo de conclusión preliminar, adelantar que la mayor parte de los filósofos actuales encuentran que la eficacia no supone circularidad o tautología en evolución. En cualquier caso las aproximaciones para determinar la no circularidad son distintas. Voy a distinguir tres fundamentalmente: la de Williams y Rosenberg a la que denominaré, siguiendo el criterio del último, interpretación sobreviniente. La segunda, debida a Mills y Beatty (1979) la llamaré interpretación propensiva. La tercera, debida a Sober (1984b) la situaré en el contexto de lo que este autor denomina leyes fuente y leyes consecuencia.

1. Eficacia como propiedad sobreviniente.

Williams (1970, 1973b) y Rosenberg (1981, 1982, 1983, 1985) indican que el concepto de eficacia debe ser un término primitivo de las teorías donde se utilice y que, por lo tanto, debe de caracterizarse extrateóricamente. De este modo se logra, al decir de sus proponentes, evitar entrar en problemas de circularidad. Williams es, en concreto, quien

afirma el vicio metafísico que supone querer definirlo todo, incluso a expensas de crear contradicciones dentro de la teoría. Su sistema axiomático de la evolución darwiniana lo único que ofrece es una definición operacional (véase Capítulo II.2), definición que indica un procedimiento para el cálculo de la eficacia de un individuo basado en la cantidad de descendientes que tienen sus ascendientes, ponderado con el grado de parentesco. La definición operativa no tiene un fundamento genético concreto (sólo trabaja con relaciones de parentesco sin mediar genes y segregaciones genéticas) y, como dice López-Fanjul (1986) al fin y a la postre es como la ley de Galton de herencia ancestral, es decir: los dos padres contribuyen como media la mitad de la herencia completa de sus hijos, los cuatro abuelos un cuarto, los ocho bisabuelos un octavo y así sucesivamente. El límite de la serie es uno y, por lo tanto, tenemos recogida la totalidad de la herencia de un individuo. Aunque la definición de Williams recoge en parte la ley de Galton, introduce el elemento adicional del número de descendiente de cada uno de los ancestros del individuo al que le queremos calcular su eficacia biológica. López-Fanjul (1986) dice que esta medida de eficacia sobre el pasado (al igual que sobre el futuro) no es una medida genética. Lleva razón. La pregunta es: ¿por qué iba Darwin a

dar una medida genética de la eficacia?. En otras palabras, ¿por qué el sistema de Williams, que es un intento axiomático de presentar la teoría de la selección natural, ha de recurrir a la genética?. Si lo hiciera estaríamos con una aproximación neodarwinista a la eficacia, por ejemplo el número de descendientes reales o potenciales de un individuo, u otros criterios. Pero como no hay teoría genética en el sistema de Williams, recurrir a formas "menos convencionales" para medir la eficacia de un individuo o población, de distinta forma a como se hace, por ejemplo, en Genética de Poblaciones, no resulta tan descabellado, al menos en sus líneas generales. Como tendré oportunidad de comentar en el siguiente capítulo sería conveniente el ir pensando en criterios de medida que no asuman la genética de poblaciones como piedra angular de la teoría evolutiva por selección natural.

Pero no hay que despreciar los mecanismos de herencia. Ellos imponen limitaciones a los procesos de expansión de variantes más o menos eficaces, haciendo que su dinámica de implantación no sea tan rápida, especialmente en organismos con reproducción sexual. La ampliación del sistema de Williams sí debería incluir principios de herencia y aquellos otros parámetros que afectan la estructura genética

de las poblaciones (deriva para ser preciso). Claro, el sistema ampliado es un nuevo sistema y se aproxima a lo que entendemos actualmente por neodarwinismo. En este punto, plantear medir la eficacia operativamente, como hace Williams, creo que tiene limitaciones. La teoría de estimación de eficacias está bien detallada en la Genética de Poblaciones; otra cuestión es la verosimilitud de las estimaciones estadísticas efectuadas.

Resumiendo, la definición de Williams en el sentido de que se limita a la teoría de la selección de Darwin sin mediar Genética, puede recoger aspiraciones recientes sobre la generalidad del darwinismo frente al neodarwinismo o teoría sintética. Como su definición es sólo operativa, su compromiso no es fuerte. Es cambiable. El sistema ampliado que propongo introduce la Genética y la teoría genético-poblacional. Por lo tanto introduzco una dimensión de medida de eficacia teniendo en cuenta la manera peculiar en que esta ciencia lo hace: estima del número de descendientes de un individuo y de ahí la esperanza de la eficacia poblacional.

Rosenberg (1983) defiende el concepto de eficacia de Williams, no sólo por el comentario de la autora de

caracterizarla extrateóricamente (sin definición dentro del sistema), sino también porque no hay principios de herencia por medio. No se dice, por ejemplo, que si un individuo es de genotipo A_1A_1 su eficacia será w_1 frente a A_1A_2 que tiene eficacia w_2 o A_2A_2 que tiene eficacia w_3 . Ni Williams ni Rosenberg hacen tal aproximación reductiva. Para Rosenberg la eficacia de un organismo es la resultante de múltiples factores. En un ambiente dado un individuo tiene una eficacia. Pero lo que determina esa eficacia es la acción conjunta de muchos factores. Rosenberg dice que es una propiedad relacional que refleja la interacción del individuo con el medio. Que dos organismos tengan la misma eficacia no quiere decir que tengan las mismas propiedades determinantes de ella. Por tener una resultante final idéntica pero, probablemente, a través de un conjunto diferencial de propiedades, Rosenberg califica la eficacia de sobreviviente (Rosenberg, 1978). No se trata de una entelequia, dado que está determinada por múltiples factores, estructurales, funcionales, etc., del organismo en su medio. Pero la resultante neta observada puede ser debida a pesos diferentes de los factores que la determinan. Dado que no es operativo descomponer al organismo en todos aquellos factores que contribuyen a la eficacia lo mejor será medirla por medio de sus efectos. Por ello le parece

buena a Rosenberg la definición operativa de Williams. El número de descendientes mide, objetivamente, la eficacia del progenitor. Además, si tenemos los ascendientes de un individuo y sus respectivos descendientes, bien podemos estimar su eficacia sumando ponderadamente las contribuciones de los mismos (véase Capítulo II.2). En general la tasa de reproducción es un buen efecto de la eficacia, y su medida puede ayudar a estimarla.

Esta visión macroscópica de la eficacia, algo así como que los factores microscópicos determinantes son tan complejos que por su estudio individual no llegaremos a medirla, le lleva a Rosenberg no sólo a descartar aproximaciones como la genética sino otras que, a su juicio, son también intrínsecamente reductivas. Por ejemplo la sugerida por Beatty (1980b) basada en criterios de diseño óptimo. Dado que la optimidad de un organismo en cuanto a su diseño (morfología con criterios óptimos) sólo cubre parte de los factores que contribuyen a la eficacia, no es correcto limitar la eficacia a criterios exclusivos de diseño óptimo. La eficacia sobreviene sobre este y otros factores. El ejemplo es claro: puede haber organismos con malos diseños morfológicos para la adaptación a un ambiente móvil, pero ser un tipo hábil para reproducirse. A no ser

que nuestro criterio de diseño óptimo sea muy débil, pueden darse compensaciones que hagan de este individuo uno con igual eficacia que otro muy bien diseñado, pero poco hábil en el cortejo y éxito sexual.

Creo que la sobrevivencia de la eficacia equivale a considerarla como propiedad macroscópica, siendo los factores microscópicos determinantes difíciles de abordar individualmente y, por ello, es conveniente medirla por sus efectos. Cuáles sean éstos es harina de otro costal. Rosenberg adelanta que la tasa de reproducción es importante.

2. La definición propensiva o probabilista de eficacia.

La segunda caracterización de la eficacia se debe a Mills y Beatty (1979). Consideran la eficacia como propiedad disposicional o propensiva de los organismos. La forma más directa de entenderla es que se trata de una esperanza matemática, donde necesitamos conocer las probabilidades de que el organismo en cuestión tenga 0, 1, 2 o n descendientes. Por supuesto que se trata de una eficacia esperada, pudiendo estimarse a partir de la eficacia real

observada. Importante, no obstante, es considerar que la diferencia estadística entre dos eficacias reales (estimaciones de las esperadas) refleja diferencias entre las eficacias esperadas. Una caracterización de la eficacia como ésta obvia problemas de circularidad, ya que no se define (aunque operacionalmente se necesite) en términos de eficacia real. No entraré en la polémica de si en el fondo esta definición no es más que operacional (Rosenberg, 1982, 1983) y se trata de un término primitivo dentro de una teoría, con el agravante de que no evita cierta circularidad al hacer depender excesivamente la eficacia de la tasa de reproducción y supervivencia. Características de la definición propensiva de eficacia son, en cualquier caso, mostrar que la eficacia es una propiedad disposicional, que se mide por el número esperado de descendientes, y que la eficacia diferencial entre dos organismos, estudiada ésta por la diferencia entre sus eficacias observadas, puede ser una buena estima de la diferencia de eficacias. Ello explicaría ciertas paradojas que aparecen cuando estimando eficacias predecimos que un organismo o población desplazará a otra y resulta ser lo contrario. La cuestión queda resuelta en términos de que la eficacia, en el sentido de propensión de la población u organismo, no ha sido bien estimada, o que el entorno experimental utilizado para su

estima no coincide con el que le corresponde en el caso de la situación de competencia.

3. Eficacia: leyes fuente y leyes consecuencia.

La última aportación que quiero comentar sobre la eficacia es la de Sober (1984b) en el contexto de sus leyes fuente y leyes consecuencia. Hasta ahora hemos visto que parece haber un acuerdo al considerar que la eficacia es, ontológicamente, una propiedad (sobreviniente o disposicional) de los organismos. Sober está conforme en este punto, aunque su posición se diferencia, a su vez, en que distingue entre eficacia de organismos y eficacia de caracteres (propiedades) de organismos. Para él la eficacia es una propiedad de caracteres (propiedades), es decir una propiedad de propiedades. La evolución opera, según Sober, sobre propiedades, siendo leyes relativas a estas propiedades las leyes causales de la evolución. El conjunto adicional de leyes, leyes consecuencia, las que tiene que dar cuenta del de las frecuencias de los objetos (organismos), no responden directamente a los mecanismos evolutivos, sino que lo hacen indirectamente a través de la selección por caracteres. Aunque creo que la opinión del

autor ha variado (véase Sober, 1980 y Sober, 1984b), la introducción de la eficacia como propiedad de caracteres es diferente a la de los autores citados anteriormente. Coincide con Mills y Beatty (interpretación propensiva de la eficacia de los objetos biológicos) en cuanto a la forma en que ha de medirse o estimarse la eficacia. La eficacia de caracteres, al igual que la eficacia de objetos, es neutra en cuanto que sólo refleja el efecto neto de la selección, no siendo ella misma motor de cambio alguno. La eficacia de caracteres es para Sober una propiedad disposicional, potencial, pudiéndose estimar a partir de las eficacias esperadas de los individuos que presentan el carácter. En cierto sentido este procedimiento de estimación recoge la idea de los genéticos de poblaciones cuando, genéricamente, quieren averiguar la eficacia de un genotipo a partir de los organismos que lo portan. Aunque el nivel es diferente, el tema está en saber cuál es el grado de veracidad de la estima a partir de las eficacias reales de los individuos portadores del carácter. Los argumentos desarrollados por Rosenberg en contra de las interpretaciones propensivas son también aplicables aquí, lógicamente. Sober (1984c) defiende su posición criticando la posición de Rosenberg al respecto de la eficacia como término primitivo de un sistema teórico.

4. Elementos comunes en el análisis filosófico del concepto de eficacia.

Resumiendo, creo que la eficacia es una propiedad compleja (macroscópica) del organismo. Por ella el organismo tiene una tendencia propensiva a dar un número de descendientes que se puede estimar a partir del número observado. Como muy bien comenta López-Fanjul (1986) la precisa caracterización de la eficacia que hacen los filósofos no deja de ser algo así como redescubrir el Mediterráneo, especialmente cuando buena parte de ellos coinciden en que la estimación del número de descendientes a partir de los datos observados es una buena aproximación. De esto vienen hablando los genéticos de poblaciones durante los últimos cincuenta años, haciendo un gran esfuerzo por precisar los mejores procedimientos según las condiciones del material biológico empleado. Así, por ejemplo, han desarrollado estimas de eficacia para cuando las mediciones son pre- o postselectiva; también se han interesado por precisar si conviene un procedimiento para la estima de la eficacia que implique valores estimados en pequeños o largos periodos (estimas a corto o largo plazo).

Sobreviniente, disposicional y/o propensiva, la eficacia parece ser una propiedad global difícilmente medible a partir de sus componentes estructurales o funcionales (por simples razones de complejidad). Mejor hacer una medida a partir de sus efectos, lo que clásicamente se denominan sus componentes: número de descendientes, viabilidad, fecundidad, etc.

VIII. CONCLUSIONES: LA NUEVA SINTESIS.

Brooks y Wiley (1986) comentan en relación con la teoría unificada de la Evolución:

"Para conseguir la unificación necesitamos primero una ontología común, suministrada por el principio de individualidad cuyo pionero fue Ghiselin (1974). También necesitamos un tema común, el cual se encuentra en la historia y la irreversibilidad.

En segundo lugar, en el intento por unificar la teoría evolutiva, necesitamos un substrato dinámico y una moneda cuantitativa común con la que demostrar que los diferentes niveles funcionales pueden estar ligados al ser manifestaciones de un fenómeno más general. Para conseguir esto hemos intentado encontrar una unión entre la evolución biológica y leyes naturales más generales. Esto es, hemos intentado perfilar la cuestión de la causa última, o conducta axiomática, así como la causa proximal en la evolución biológica. En este esfuerzo no somos los primeros científicos en formular la pregunta. No somos los primeros científicos en buscar la unión entre termodinámica y conceptos relacionados; de hecho no somos ni siquiera los

primeros en sugerir que la termodinámica del no equilibrio podría contener la solución." (págs. 289-290).

Brooks y Wiley también están por una teoría unificadora de la Evolución. Ellos admiten que la selección natural como principio fundamental del cambio evolutivo debe de ir acompañado de un principio de desarrollo. Tal principio, dicen ellos, también es fundamental para entender el cambio evolutivo. En este terreno tan complejo hay un intento sistemático por parte de todos los evolucionistas de arrimar el ascua a su molino. En términos más técnicos, los programas o subprogramas de investigación en teoría evolutiva son algo antagónicos por cuanto tratan de ser autosuficientes en la explicación del cambio orgánico. Al solapar sus explicaciones sobre fenómenos similares surgen polémicas o, incluso, algo así como diferentes escuelas de investigación. Mi opinión, no obstante, es que vamos hacia un punto de mayor integración porque, si como dice Tuomi (1981), realmente son subprogramas de investigación, el programa general donde se encuentran las teorías de las diferentes disciplinas evolutivas es único, unitario en cierto modo. Ese programa, es verdad, tiene un concepto tan

general de selección natural, que cuando particularizas para darle contenido empírico, su gama de aplicabilidad se hace enorme; más, probablemente, que cualquier otro proceso de cambio orgánico. Por ello le doy a la selección natural, tomando el concepto en toda su dimensión, una posición privilegiada. Su rango teórico sigue siendo el más alto en el contexto de la Evolución. Pero no creo, por ello, que sea un principio metafísico, capaz de explicar todo en cualquier nivel. Esa es la creencia que se ha mantenido durante mucho tiempo, especialmente por parte de algunos filósofos de la ciencia, porque efectivamente se razonaba en algunas ocasiones de forma tautológica. Pero a la luz de las nuevas leyes evolutivas, admitiendo que los niveles donde la selección puede actuar son varios, nos encontramos con parámetros locales de ciencias y teorías específicas donde la selección no es el parámetro explicativo del cambio orgánico. De ahí que la deriva, las restricciones del desarrollo, la adaptación morfológica, y algunos otros, sean claves para justificar el carácter no universal de la selección. Pero si tuvieramos que efectuar una clasificación por grado de universalidad en su capacidad explicativa y de aplicabilidad, sin duda que es la selección el primero. En terminología muy habitual en el razonamiento estadístico, tal concepto, particularizando, sirve casi siempre como

hipótesis nula a contrastar.

Con la formulación darwiniana se abre un hito en la parte evolutiva de la biología. La explicación causal, física y material, hace acto de presencia. Pero una vez formulada en sus líneas maestras, la teoría empieza a desarrollarse en todo el abanico de disciplinas biológicas donde su utilización es verosímil. Como consecuencia del desconocimiento que se tenía de las leyes de la Biología estructural y funcional, las explicaciones de la teoría evolutiva son, muchas veces, forzadas e, incluso, circulares. Pero los críticos de esta situación no ven la enorme rapidez con que se profundiza en el conocimiento, en sus diferentes niveles, de las estructuras y las funciones biológicas. La primera teoría que aparece casi contemporáneamente a la de la Evolución por selección natural, es la mendeliana de la herencia. Esta explica la constancia en la transmisión de los caracteres que se heredan. Tras una fase más o menos larga de antagonismo explicativo (Provine, 1971) del cambio orgánico, ambas teorías armonizan. Y la resolución conjunta ha sido el germen del neodarwinismo actual. Más aún, la Genética de Poblaciones surge como disciplina precisamente gracias a la disponibilidad de una teoría genética de la herencia, cuyas

sencillas leyes sirven para una formulación matemática del cambio hereditario, y la existencia de una teoría causal que contemple la acción de posibles parámetros, inscritos en determinados procesos, que puedan modificar la estructura genética de la población, parámetros causantes del cambio y medibles o estimables empíricamente.

Ha habido otras disciplinas, además de la Genética, que con posterioridad a la teoría de la selección natural han venido a engrosar el cuerpo explicativo de la misma. Me refiero, por ejemplo, a la Embriología, la Paleontología, o la Ecología. No obstante su nivel de teorización no era muy elevado. Creo que es fácil demostrar históricamente el carácter fundamentalmente descriptivo de estas disciplinas, al menos hasta hace pocas décadas. La consecuencia ha sido que el programa explicativo de la Genética (con su paso directo del genotipo al fenotipo) ha tratado de dar cuenta de buena parte de las observaciones de aquellas otras disciplinas evolutivas. Y este empeño es natural, fruto de la propia movilidad explicativa de las teorías científicas. Por lo tanto el neodarwinismo ha sido, efectivamente, el programa más acabado de explicación del cambio orgánico allá donde pudiera acontecer. Alrededor suyo se ha formado toda una escuela, humana y de ideas, que ha supuesto la

consolidación del evolucionismo como teoría científica, a pesar de los múltiples problemas conceptuales que un análisis filosófico de su estructura y dinámica pudiera revelar.

En un plano histórico, y lógico también, todo aquello que suene a nueva ley del desarrollo, del registro fósil o de la ecología, puede poner en entredicho la verosimilitud explicativa de la selección natural en el contexto neodarwiniano. Pero esto es normal, es lo que se espera de la confrontación de teorías. El hecho evolutivo es complejo en su explicación, y no debe sorprendernos que conforme vayan definiéndose las leyes de transformación de las que hablé en el capítulo VI, puedan ponerse en entredicho viejas tesis explicativas del cambio evolutivo. No cabe duda de que escuelas como la neutralista, la macroevolutiva, la ecológica, etc., son escuelas que en sus niveles proponen formas explicativas alternativas a la neodarwiniana. Por ello cobran importancia parámetros del cambio evolutivo que no habían sido considerados relevantes hasta el momento de su formulación.

Mi punto de vista, no obstante, es que tales escuelas no restan generalidad al concepto de selección natural, como

ya expliqué anteriormente, y sí le dan, en cambio, mayor verosimilitud científica. En cierto modo, los parámetros alternativos del cambio orgánico (desde las moléculas a las especies) modulan la significación de la selección natural, pero no la substituyen. En otras palabras, no hay concepto explicativo alternativo al de la selección. Que determinadas teorías se sirvan de parámetros o procesos distintos al de la selección para explicar los fenómenos evolutivos (los cambios, las invariancias, las constancias de las tasas evolutivas, etc.), lo único que hacen es apoyar la tesis de que el hecho evolutivo es complejo, pero no tratan de llevarlos al mismo nivel que tiene la selección. Se constituyen allí donde actúan, o pueden actuar, en formas de explicación alternativas. Globalmente no son alternativas. Tomemos, por ejemplo, el papel del azar. Este tipo de parámetro se presenta en evolución molecular como alternativo al de la selección, aunque no se niega la acción de ésta (se habla, al menos, de selección negativa y de restricciones funcionales que imponen limitaciones a que variantes mutacionales nuevas, aparecidas al azar, se impongan). Otro ejemplo es el del azar en la aparición de las especies. No voy a polemizar sobre esto, pero la acción de factores estocásticos en la reconstrucción de grupos monofiléticos, no niega la posible acción de factores

selectivos en el proceso adaptativo. Ella constituye una parte determinista del proceso y no puede obviarse. De hecho no hay un intento por suplantarlo en toda su acción.

¿Qué hay sobre la cuestión de la reducibilidad de esta teoría?. Si hay alguna teoría biológica por excelencia, esa es la de la Evolución. Sólo hemos de echar una ojeada a la panoplia de términos y definiciones que no tienen una interpretación nítida en el seno de teorías de la ciencia física o química. Durante mucho tiempo se ha especulado sobre el carácter particular (no universal) de la teoría evolutiva, su fuerte componente histórica, etc. Es cierto, la irreversibilidad de los fenómenos biológicos, globalmente hablando, su inexorable trayectoria en el tiempo, en fin su carácter histórico, son aspectos que le han dado una originalidad que se ha interpretado negativamente. No era una teoría, en definitiva. No cabe duda, en la actualidad, de que para hacer más física la teoría evolutiva necesitamos teorías que se manejen con la emergencia de fenómenos, con la irreversibilidad de los procesos o con la propia historia. Mi convicción personal es que la aproximación con ese tipo de teorías es el puente de enlace entre las dos grandes ciencias: la Física y la Biología. Con Darwin apareció una explicación causal total del cambio orgánico,

en cierto modo una manera física y material de explicar ese cambio. El recurso a un concepto explicativo ajeno a cualquier tipo de intencionalidad sentó las bases científicas de la moderna Biología. Pero su nivel de caracterización física no es suficiente, como tampoco lo es en química porque también recurre a leyes y parámetros que no son, en su totalidad, los de la Mecánica Cuántica. Con esto solo trato de decir que teorías como la termodinámica de procesos irreversibles, junto con la teoría de la información, son buenas candidatas para normalizar más aún la idea de la continuidad y evolución de la materia. Ello, no obstante, no resta viabilidad a las teorías biológicas. Son explicativas y autónomas, potentes muchas veces en sus aplicaciones. Como siempre ocurre cuando se investiga, siempre hay trabajo para todos, distinto según nuestros intereses.

NOTAS Y COMENTARIOS

Capítulo I.

1. Teoría neutralista de la evolución molecular.- La teoría neutral de la evolución molecular ha sido propuesta por M. Kimura. Según ella la mayoría de los cambios nucleotídicos a lo largo de la evolución son el resultado de la fijación al azar de mutaciones neutras o casi neutras, más que el resultado de selección darwiniana positiva. Muchos polimorfismos proteicos son selectivamente neutros, y son mantenidos en la población por un equilibrio entre mutación y extinción al azar. Las mutaciones neutras no por ello son menos funcionales; son igual de efectivas que sus alelos ancestrales en promover la supervivencia y reproducción de los organismos portadores. No obstante, tales mutaciones neutras pueden extenderse en la población por azar, dado que sólo un pequeño número de gametos son muestreados de la enorme cantidad de los producidos en cada generación y por lo tanto formando los individuos de la siguiente generación.

Capítulo III.

1. Ley de Hardy-Weinberg.- La ley indica que las frecuencias

génicas y genotípicas permanecen constantes de generación en generación en poblaciones infinitamente grandes, donde el apareamiento es al azar y donde no hay selección, mutación, migración o deriva genética. Si p y q son las frecuencias de dos alelos A y a , entonces en equilibrio las frecuencias de los genotipos AA , Aa y aa son p^2 , $2pq$ y q^2 , respectivamente.

2. Teoría de fuerzas. - Se trata de una afirmación analógica, por la que quiero indicar que mientras una población no esté sometida a una "fuerza" determinada permanecerá en equilibrio. Es más, si esa población no lo está inicialmente y, además, no actúan fuerzas posteriormente, tenderá a alcanzar el equilibrio. Así, por ejemplo, si la población no está en equilibrio de Hardy-Weinberg sólo una generación es necesaria para alcanzarlo si se cumplen las condiciones requeridas. Un desequilibrio poblacional debe ser explicado por el concurso de fuerzas que promueven el cambio.

3. Electroforesis. - Se trata de una técnica que permite el movimiento de moléculas cargadas en el seno de un campo eléctrico. El medio de movimiento es, normalmente, un material poroso tal como papel de filtro, celulosa, acetato, o gel de agar o poliacrilamida. Normalmente se usa para separar moléculas presentes en una mezcla, basándose en el

principio de la carga eléctrica neta y también en la geometría de las moléculas.

4. Modelos estocástico-poblacionales. - Hace referencia a modelos de conducta de las poblaciones según un proceso estocástico, es decir cuya conducta consiste en una serie de pasos con dirección al azar.

5. Sistemas de asociación entre locus. - Véase desequilibrio gamético (nota 14 de este capítulo).

6. Deriva genética. - Se trata de la fluctuación aleatoria de las frecuencias génicas debidas a los errores de muestreo. Los efectos de la deriva son más notorios en las poblaciones de pequeño tamaño.

7. Homozigótico. - Hace referencia a un individuo que tiene doble dotación idéntica del mismo gen u otra unidad genética (por ejemplo un cromosoma, o el conjunto de todos ellos).

8. Diferencia de carga. - Véase el principio en el que se basa la técnica de electroforesis (nota 3 de este capítulo).

9. Mutaciones génicas y cromosómicas. - La mutación génica es

el proceso por el cuál un gen sufre un cambio estructural. La mutación cromosómica es el proceso por el cuál un cromosoma sufre un cambio estructural. Inserciones, deleciones, inversiones o translocaciones son ejemplos de este tipo de mutaciones. Hay que hacer notar que corresponden a dos diferentes niveles de organización y observación: el génico y el cromosómico.

10. Selección. - Supongamos individuos en la población con diferente constitución genética. La selección es el proceso por el que se da una propagación diferencial de individuos en la población a causa de su constitución genética.

11. Migración. - En Genética de Poblaciones se entiende como el movimiento de individuos entre diferentes poblaciones de una especie. Dado que la teoría fundamental de la Genética de Poblaciones hace referencia al cambio de las frecuencias de los genes, la migración trae como consecuencia el flujo génico entre poblaciones.

12. Error en el muestreo. - Es la variabilidad producida como consecuencia de trabajar con muestras de pequeño tamaño. Si imaginamos una población que produce gametos y que éstos van a formar parte de un "pool" para la formación de la

generación siguiente, entonces dependiendo del número de gametos que tomemos la nueva generación será, en términos probabilísticos, más o menos parecida a la generación previa.

13. Gametos multilocus. - Supongamos dos genes y dos alelos por gen correspondientes a una población de organismos diploides (doble dotación de sus cromosomas). Los gametos producidos por esa población son haploides como consecuencia del proceso de formación de los mismos (meiosis). Si tomamos uno de los dos genes tendremos gametos con uno de sus alelos y gametos con el resto. Pero si consideramos los dos genes conjuntamente tendremos cuatro tipos de gametos, aquellos que resultan de combinar todas las variantes alélicas. Si tenemos las frecuencias relativas de tres de ellos la cuarta está totalmente determinada. De ahí la referencia a que el sistema se puede describir como el conjunto de frecuencias gaméticas menos uno.

14. Desequilibrio gamético. - Si consideramos dos genes con dos alelos por gen, bajo una situación ideal la probabilidad de encontrar un gameto con cualquiera de las cuatro combinaciones alélicas es la misma. Cuando, por el contrario, se observa una proporción anormal con respecto a

lo esperado se dice que hay desequilibrio gamético.

15. Selección multilocus. - Formalmente hace referencia al cambio de frecuencias gaméticas en sistemas de dos o más genes (ver nota 13 de este capítulo) como consecuencia de la acción de la selección.

16. Relaciones epistáticas. - Se aplica a aquellos casos donde se presenta una interacción entre genes. La consecuencia mendeliana más sencilla es la modificación de las frecuencias observadas de determinados fenotipos con respecto a las esperadas si ambos genes tuvieran un comportamiento totalmente independiente. Formalmente es la interacción no recíproca de genes no alélicos, o también aquellas situaciones en las que un gen enmascara la expresión de otro.

Capítulo IV.

1. Colinearidad. - Correspondencia entre la localización de un mutación dentro de un cistrón bacteriano (o la parte del genoma que codifica para una cadena polipeptídica dada) y la localización del cambio de aminoácido en la proteína que codifica. Esta correspondencia no es completa en muchos

genes eucarióticos debido a la presencia de intrones (es decir segmentos de DNA que pasan a RNA pero que después son posteriormente eliminados durante la formación del RNA mensajero maduro).

2. Región no codificadora.- Son los intrones (véase definición anterior) y las secuencias de DNA entre genes que nunca llegan a estar presentes en forma de aminoácidos.

3. Secuenciación de proteínas.- Literalmente consiste en la técnica o técnicas que tienen por objetivo determinar la secuencias de aminoácidos de una proteína.

4. Electroforesis de geles.- Ver nota 3 del capítulo II.

5. Hibridación.- El uso que doy aquí al término es el de apareamiento entre bandas complementarias de DNA y RNA o el de apareamiento parcial entre bandas de DNA de organismos genéticamente diferentes.

6. Fragmentos de restricción.- Es un fragmento de DNA que se produce como consecuencia de su digestión por un enzima, o endonucleasa, de restricción. Estas enzimas, propias de determinados organismos, permiten cortar moléculas de DNA

extraño por sitios específicos del mismo. Estos cortes, lógicamente, producen la fragmentación del DNA.

7. Cadenas desequilibradas de alimentación.- Una cadena de alimentación es una secuencia de organismos sobre los sucesivos niveles tróficos de la comunidad, a través de los cuáles la energía se transmite por la alimentación; la energía entra en la cadena por medio de la fijación efectuada por los productores primarios (normalmente plantas verdes), pasando luego a los herbívoros (consumidores primarios) y a los carnívoros (consumidores secundarios y terciarios). La alteración en los procesos de transmisión de energía, la desaparición de productores o consumidores, etc., pueden desequilibrar la cadena.

8. Mutación recurrente.- Formalmente hace referencia a que una variante que ha aparecido por mutación revierta a su forma original.

9. Superficie adaptativa.- Aunque es un concepto que tiene múltiples interpretaciones, en su formulación más sencilla hace referencia a que las poblaciones, caracterizadas en términos de su eficacia biológica media, tienden a ocupar unos puntos concretos en una superficie imaginaria. Cada

punto de esta superficie corresponde a un valor de la eficacia media (o adaptación) de la población. Así, por ejemplo, en el caso de un gen con dos alelos, bajo determinadas presiones selectivas, la eficacia media respecto de la frecuencia alélica adopta una forma lineal específica representable en un gráfico de dos dimensiones. Si pasamos a dos genes con dos alelos por gen, la eficacia media adquiere la forma de una superficie representable en un gráfico tridimensional. Si pasamos a más genes la representación conceptual es la de un gráfico multidimensional que representa la eficacia media de una población para un conjunto de genes con determinadas frecuencias de sus alelos componentes bajo un conjunto definido de condiciones ambientales.

10. Estrategia evolutiva estable.- Podemos definirla como aquel comportamiento fenotípico que si fuera adoptado por la mayoría de los individuos de la población no podría ser substituido por ninguna otra estrategia mutante.

11. Elementos transponibles.- En términos muy generales corresponde a una clase de secuencias de DNA que pueden moverse de un lugar cromosómico a otro. Este movimiento requiere la existencia de las enzimas transposasa y

resolvasa que reconocen cortas secuencias de nucleótidos que están repetidas y en orden inverso al de los extremos del elemento transponible.

Capítulo V.

1. Selección normalizadora.- Es aquel tipo de selección que promueve la eliminación de aquellos alelos que producen la desviación del fenotipo medio de la población. La selección actúa en contra de los individuos portadores de tales tipos alélicos. También se la conoce como selección estabilizadora o selección centripeta.

2. Regulación de la población.- Teniendo en cuenta que las poblaciones están en un ambiente de recursos, entendidos éstos en términos muy amplios, limitados, el crecimiento de las mismas no puede ser ilimitado. En función de esos recursos la población tendrá un crecimiento controlado o regulado.

LITERATURA CITADA

- Arthur, W. 1984. Mechanisms of Morphological Evolution. John Wiley and Sons, New York.
- Ayala, F.J. 1970. Teleological explanations in Evolutionary Biology. Philosophy of Science 37:1-15.
- Ayala, F.J. 1974 Introduction. Editado por F.J. Ayala y T. Dobzhansky en Studies in the Philosophy of Biology. University of California Press, Berkeley y Los Angeles.
- Ayala, F., and Valentine, J.W. 1979. Evolving. The Benjamin/Cummings Publishing Co., Menlo Park, California. (Traducción al castellano en Editorial Alhambra, 1983).
- Beatty, J. 1980a. What's wrong with the received view of evolutionary theory. Philosophy of Science Association 2:397-426.
- Beatty, J. 1980b. Optimal design models and the strategy of model building in evolutionaty biology. Philosophy of Science 47:532-561.
- Beer, G. de. 1968. Embryos and Ancestors. Oxford University Press, Oxford.
- Beth, E.W. 1948. Natuurphilosophie. Noorduy, Gorinchem.

- Boyd, R., and Richerson, P.J. 1985. Culture and the Evolutionary Process. Chicago University Press, Chicago.
- Brandon, R.N. 1978. Adaptation and evolutionary theory. Studies in History and Philosophy of Science 9:181-206.
- Brandon, R.N. 1980. A structural description of evolutionary theory. Philosophy of Science Association 2:427-439.
- Brooks D.R., and Wiley E.O. 1986. Evolution as Entropy. Chicago University Press, Chicago.
- Bush, G.L. 1975. Modes of animal speciation. Annual Review of Ecology and Systematics 6:339-364.
- Carson, H.L. 1968. The population flush and its genetic consequences. Editado por R.C. Lewontin en Population Biology and Evolution. Syracuse University Press, New York.
- Calvin, M. 1969. Chemical Evolution. Oxford University Press, New York.
- Caplan, A. 1978. Testability, disreputability, and the structure of the modern synthetic theory of evolution. Erkenntnis 13:261-278.
- Cavalli-Sforza, L., and Feldman, M.W. 1981. Cultural Transmission and Evolution. A Quantitative Approach. Princeton University Press, New Jersey.

- Charlesworth, B., Lande, R., and Slatkin, M. 1982. A neo-darwinian commentary on macroevolution. Evolution 36:474-498.
- Christiansen, F.B., and Fenchel, T.M.(Eds.). 1977. Measuring Selection in Natural Populations. Lectures Notes in Biomathematics, Vol. 19. Springer-Verlag, Berlin.
- Clegg, M.T., and Epperson, B.K. 1985. Recent developments in Population Genetics. Advances in Genetics 23:235-269.
- Dobzhansky, T. 1937, 1941, 1951. Genetics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky, T., Ayala, F.J., Stebbins, G.L., and Valentine, J.W. 1977. Evolution. W.H. Freeman, San Francisco. (Traducción al castellano en Editorial Omega, 1983).
- Doolittle, W.F., and Sapienza, C. 1980. Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. Nature 284:601-603.
- Dover, G. 1986. Molecular drive in multigene families: how biological novelties arise spread and are assimilated. Trends in Genetics 2:159-165.
- Eigen, M. 1971. Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. Naturwissenschaften 58:465-526.
- Eigen, M., and Schuster, P. 1977. The hypercycle. A principle of natural selforganization. A: Emergence

- of the hypercycle. Naturwissenschaften 64:541-565.
- Eldredge, N. 1985. Unfinished Synthesis. Oxford University Press, Oxford.
- Emlen, J.M. 1984. Population Biology. MacMillan, New York.
- Endler, J.A. 1977. Geographic Variation, Speciation, and Clines. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Endler, J.A. 1986. Natural Selection in the Wild. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Fisher, R.A. 1930, 1956. The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford.
- Ford, E.B. 1964. Ecological Genetics. Methuen and Co. Ltd., London.
- Fox, S.W., and Dose, K. 1972. Molecular Evolution and the Origin of Life. W. H. Freeman, San Francisco.
- Fraassen van, B.C. 1970. On the extension of Beth's semantics of physical theories. Philosophy of Science 37:474-498.
- Futuyma, D. 1986. Evolutionary Biology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Futuyma, D., and Slatkin, M. 1983. Coevolution. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Ghiselin, M. 1974. A radical solution to the species problem. Systematic Zoology 23:536-544.

- Gould, S.J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Gould, S.J. 1980. Is a new and general theory of evolution emerging? Paleobiology 6:119-130.
- Gould, S.J., and Eldredge, N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. Paleobiology 3:115-151.
- Gould, S.J., and Lewontin, R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. R. Soc. of London 205:581-598.
- Grant. V. 1985. The Evolutionary Process. Columbia University Press, New York.
- Haldane, J.B.S. 1932. The Causes of Evolution. Longmans, Green, Co., London.
- Hanson, N.R. 1958. Patterns of Discovery. Cambridge University Press, Cambridge.
- Harré, R. 1986. Varieties of Realism. Basil Blackwell, Oxford.
- Hartl, D.L. 1980. Principles of Population Genetics. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Hedrick, P. 1983. Population Genetics. Science Books International, Boston.



- Hedrick, P., Jain, S., and Holden, L. 1978. Multilocus System in Evolution. Evolutionary Biology 11:101-182.
- Hedrick, P., and McDonald, J.F. 1980. Regulatory gene adaptation: an evolutionary model. Heredity 45:85-99.
- Hoyer, B.H., McCarthy, B.J., and Bolton, E.T. 1964. A molecular approach in the systematics of higher organisms. Science 144:959-967.
- Hull, D.L. 1974. Phylosophy of Biological Science. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Hunter, R.L., and Markert, C.L. 1957. Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch geles. Science 125:1294-1295.
- Huxley, J. 1943. The Modern Synthesis George Allen and Unwin Ltd., London. (Traducción al castellano en Editorial Losada, 1965).
- Karlin, S., and Nevo, E. 1986. Evolutionary Processes and Theory. Academic Press, New York.
- Kauffman, S.A. 1983. Developmental constraints: internal factors of evolution. Editado por B.C. Goodwin, N. Holder y C.C. Wylie en Development and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. Nature 217:624-626.

- Kimura, M. 1971. Theoretical foundations of population genetics at the molecular level. Theoretical Population Biology 2:174-208.
- Kimura, M. 1979. Model of effectively neutral mutations in which selective constraint is incorporated. Proceedings of the Natural Academy of Sciences USA. 76:3440-3444.
- Kimura, M. 1983. The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kimura, M., and Ohta, T. 1971. Theoretical Aspects of Population Genetics. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- King, J.L., and Jukes, T.H. 1969. Non-darwinian evolution. Science 164:788-798.
- Laudan, L. 1977. Progress and its Problems. University of California Press, Berkeley.
- Lewontin, R.C. 1967. Population Genetics. Annual Review of Genetics 1:37-70.
- Lewontin, R.C. 1973. Population Genetics. Annual Review of Genetics 7:1-17.
- Lewontin, R.C. 1974. The Genetic Basis of Evolutionary Change. Columbia University Press, New York. (Traducción al castellano en Editorial Omega, 1977).
- Lewontin, R.C. 1985. Population Genetics. Annual Review of

Genetics 19:81-102.

Lloyd, F.A. 1984. A semantic approach to the structure of population genetics. Phylosophy of Science 48:416-437.

López-Panjul, C. 1986. Los diversos conceptos de eficacia biológica. Editado por J. Sanmartín, M.L. García-Merita y V. Simón en La sociedad naturalizada: genética y conducta. Tirant Ediciones, Valencia.

Lorenz, K. 1965. Über Tierisches und Menschliches Verhalten. R. Riper und Co., München. (Traducción al castellano en Editorial Plaza y Janés, 1974).

Lorenz, K. 1978. Grundlagen der Ethologie. Sringer Verlag, Berlin.

Lumsden, C.J., and Wilson, E.O. 1981. Genes, Mind, and Culture. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Manly, B.F.J. 1985. The Statistics of Natural Selection. Chapman and Hall, London.

Maderson, P.F.A., Alberch, P., Goodwin, B.C., Gould, S.J., Hoffman, A., Murray, J.D., Raup, D.M., de Ricqlés, A., Seilache, A., Wagner, G.P., and Wake, D.B. 1982. The role of development in macroevolutionary change. Editado por J.T. Bonner en Evolution and Development. Springer-Verlag, Berlin.

- Manser, A.R. 1965. The concept of evolution. Philosophy 40:18-34.
- Margulis, L., and Schwartz, K.V. 1982. Five Kingdoms: an Illustrates Guide to the Phyla of Life on Earth. W. H. Freeman, San Francisco. (Traducción al castellano en Editorial Labor, 1986).
- Maynard-Smith, J. 1978. The evolution of behavior. Scientific American 239:176-192.
- Maynard-Smith, J. 1979. Hypercycle and the origin of life. Nature 280:445-446.
- Maynard-Smith, J. 1983. Evolution and development. Editado por B.C. Goodwin, N. Holder y C.C. Wylie en Development and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. 1963. Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mayr, E. 1970. Population, Species, and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Maxam, A., and Gilbert, W. 1977. A new method for sequencing DNA. Proceedings of the Natural Academy of Sciences of USA 74:560-564.
- Michod, R.E. 1981. Positive heuristics in evolutionary

- biology. British Journal for the Philosophy of Science 32:1-36.
- Mills, S. and Beatty, J. 1979. The propensity interpretation of fitness. Philosophy of Science 46:263-288.
- Moya, A. 1982. Panorama de la obra de J.H. Woodger en la biología contemporánea. Teorema XII:61-70.
- Moya, A., and Ayala, F.J. 1987. Fertility in Drosophila: theoretical model and experimental tests. J. Evolutionary Biology, en prensa.
- Nei, M. 1987. Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press, New York.
- Nevo, E., Beiles, A., Ben-Shlomo, R. 1984. The Evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic, and life history correlates. Lecture Notes in Biomathematics Vol. 53. Springer-Verlag, Berlin.
- Ohno, S. 1970. Evolution by Gene Duplication. Springer-Verlag, Berlin.
- Orgel, L.E., and Crick, F.H.C. 1980. Selfish DNA: the ultimate parasite. Nature 284:604-607.
- Popper, K.R. 1959. The Logic of Scientific Discovery. Hutchinson and Co., London. (Traducción al castellano en Editorial Tecnos, 1973).
- Popper, K.R. 1974. Darwinism as a metaphysical research

programme. Editado por P.A. Schilpp en The Phylosophy of K.R. Popper. Vol. 1. Open Court, La Salle, Illinois.

Provine, W. 1971. The Origins of Theoretical Population Genetics. Chicago University Press, Chicago.

Putnam, H. 1962. What theories are not. Editado por E. Nagel, P. Suppes y A. Tarski en Logic, Methodology, and Philosophy of Science. Stanford University Press, Stanford.

Raff, R.A., and Kaufman, T.C. 1983. Embryos, Genes, and Evolution. Macmillan Publishing Co., Inc., New York.

Renzi, M. de 1982. La forma orgánica: un pretext per establir contacte amb alguns problemes de fons de la biologia. Editado por la Universitat de Valencia en Estudios dedicados a Juan Peset Aleixandre. Servicio de Publicaciones de la Universitat de Valencia, Valencia.

Renzi, M. de 1983. El neodarwinismo y las críticas impuestas a su reduccionismo por la paleontología y la biología del desarrollo. Editado por A. Dou en Evolucionismo y Cultura. Editorial Mensajero, Bilbao.

Renzi, M. de 1986. Algunas claves para la comprensión del proceso evolutivo: una reflexión. Editado por J. Sanmartín, V. Simón y M.L. García Merita en La

sociedad naturalizada: genética y conducta. Tirant Ediciones, Valencia.

Renzi, M. de 1987. Relaciones entre sistemática y ciencia de la forma. Paleontología y Evolución, en prensa.

Rosenberg, A. 1978. The supervinience of biological concepts. Philosophy of Science 45:368-386.

Rosenberg, A. 1981. The interaction of evolutionary and genetic theory. Editado por L.W. Sumner, J.G. Sluter y F. Wilson en Pragmatism and Purpose. University of Toronto Press, Toronto.

Rosenberg, A. 1982. On the propensity definition of fitness. Philosophy of Science 49:268-273.

Rosenberg, A. 1983. Fitness. The Journal of Philosophy 80:457-473.

Rosenberg, A. 1985. The Structure of Biological Science. Cambridge University Press, Cambridge.

Roughgarden, J. 1979. Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: an Introduction. MacMillan, New York.

Ruiz-Rejón, M., Ruiz-Rejón, C. y Oliver, J.L. 1987. Evolución de los cromosomas B. Investigación y Ciencia, Octubre:93-101.

Ruse, M. 1973. Philosophy of Biology. Hutchinson, London.

Ruse, M. 1975. Woodger on Genetics: a critical evaluation.

Acta Biotheoretica XXIV:1-13.

Ruse, M. 1976. Karl Popper's philosophy of biology. Philosophy of Science 44:638-661.

Ruse, M. 1977. Is biology different from physics?. Editado por R.C. Colodny en Logic, Laws and Life: some philosophical complications. University of Pittsburg Press, Pittsburgh.

Ruse, M. 1980. Sociobiology: Sense or Nonsense?. D. Reidel Publishing Co., Dordrecht, Holland. (Traducción al castellano en Editorial Cátedra, 1983).

Ruse, M. 1986. Taking Darwin Seriously. Blackvell, Oxford.

Sanger, F. 1952. The arrangement of amino acids in proteins. Advances in Protein Chemistry 7:1-67.

Sanger, F., and Coulson, A.R. 1975. A rapid method for determining sequences in DNA by primed synthesis with DNA polymerase. Journal of Molecular Biology 94:441-448.

Sanmartín, J. 1984. Un panorama crítico de las principales concepciones actuales de la filosofía de la psicología. Parte I. Desarrollos generales. Revista de Historia de la Psicología 5:171-189.

Sanmartín, J. 1986. Puesto el gen, puesto el engaño. Arbor CXXIII:53-78.

Sanmartín, J. 1987. Somos monos, pero menos. Theoria,

Segunda época, Año II, nº4:157-178.

Schuster, P. 1981. Prebiotic evolution. Editado por H. Gutfreund en Biochemical Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.

Scriven, M. 1959. Explanation and prediction in evolutionary theory. Science 130:271-290.

Simpson, G.G. 1944. Tempo and Mode in Evolution. Columbia University Press, New York.

Simpson, G.G. 1953. The Major Features of Evolution. Columbia University Press, New York.

Sneath, P.H.A., and Sokal, R.R. 1973. Numerical Taxonomy. W.H. Freeman and Co., New York.

Smart, J.J.C. 1963. Philosophy and Scientific Realism. Routledge and Kegan Paul, London.

Sneed, J.D. 1971. The Logical Structure of Mathematical Physics. D. Reidel, Dordrecht.

Sober, E. 1980. Evolution, population thinking, and essentialism. Philosophy of Science 47:350-383.

Sober, E. 1984a. Conceptual Issues in Evolutionary Biology. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Sober, E. 1984b. The Nature of Selection. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Sober, E. 1984c. Fact, fiction, and fitness: a reply to Rosenberg. Journal of Philosophy 54:372-383.

- Southern, E.M. 1975. Detection of specific sequences among DNA fragments separated by gel electrophoresis. Journal of Molecular Biology 98:503-517.
- Spiess, E.B. 1968. Experimental Population Genetics. Annual Review of Genetics 2:165-208.
- Stanley, S.M. 1979. Macroevolution, Pattern and Process. W.H. Freeman, San Francisco.
- Stearns, S.C. 1979. Evolutionary biology. Evolution 33:1007-1008.
- Stearns, S.C. 1982. The role of development in the evolution of life histories. Editado por J.T. Bonner en Evolution and Development. Springer-Verlag, Berlin.
- Stegmuller, W. 1979. The Structuralistic View of Theories. Springer, Berlin. (Traducción al castellano en Alianza Editorial, 1981).
- Suppe, F. 1972. What's wrong with the received view on the structure of scientific theories. Philosophy of Science 39:1-19.
- Suppes, P. 1957. Introduction to Logic. Van Nostrand, Princeton. (Traducción al castellano en Compañía Editorial Continental, 1966).
- Suppes, P. 1967. What is a scientific theory?. Editado por S. Morgenbesser en Philosophy of Science Today. Basic Books, New York.

- Templeton, A.R. 1980. The theory of speciation via the founder principle. Genetics 94:1011-1038.
- Thompson, P. 1983. The structure of evolutionary theory: a semantic approach. Studies in History and Philosophy of Science 14:215-229.
- Tuomi, J. 1981. Structure and dynamics of darwinian evolutionary theory. Systematic Zoology 30:22-31.
- Tuomi, J., and Haukioja, E. 1979. An analysis of natural selection in models of life-history theory. Savonia 3:9-16.
- Uyenoyama, M., and Feldman, M.W. 1980. Theories of kin and group selection: a population genetics perspective. Theoretical Population Biology 17:380-414.
- Valen, L. van. 1976. Domains, deduction, the predictive method, and Darwin. Evolutionary Theory 1:231-245.
- Vicedo, M. 1987. El realismo científico y la búsqueda del referente del concepto de gen. Tesis doctoral, Universitat de Valencia.
- Wasserman, G.D. 1981. On the nature of the theory of evolution. Philosophy of Science 48:416-437.
- Watson, J.D., and Crick, F.H.C. 1953a. A structure for deoxyribose nucleid acid. Nature 171:737-738.
- Watson, J.D., and Crick, F.H.C. 1953b. Genetic implications of the structure of deoxyribonucleic acid. Nature

171:964-967.

Williams, M.B. 1970. Deducing the consequences of evolution: a mathematical model. Journal of theoretical Biology 29:343-385.

Williams, M.B. 1973a. Falsifiable predictions of evolutionary theory. Philosophy of Science 40:518-537.

Williams, M.B. 1973b. The logical status of the theory of natural selection and other evolutionary controversies: resolution by axiomatization. Editado por M. Bunge en The Methodological Unit of Science. D. Reidel, Dordrecht.

Wilson, E.O. 1975. Sociobiology. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. (Traducción al castellano en Editorial Omega, 1977).

Wilson, E.O., and Bossert, E. 1971. A Primer of Population Biology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Woodger, J.H. 1952. Biology and Language. Cambridge University Press, Cambridge. (Traducción al castellano en Editorial Tecnos, 1978).

Wright, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in Evolution. Proc. 6th Int. Cong. Genet. 1:356-366.

Wright, S. 1955. Classification of the factors of evolution.

Cold Sping Harbor Symp. Quant. Biol. 20:16-24.

