

La relación ambiente-organismo ha dado lugar a una de las polémicas más importantes en la teoría evolutiva.

# La evolución\*\*

RICHARD C. LEWONTIN\*

Las teorías sobre las modificaciones temporales de los sistemas naturales y sociales son de dos tipos. La primera, la más antigua, es la teoría ontogenética o transformacionista. Las teorías transformacionistas consideran que las modificaciones de todo el sistema resultan de los cambios cualitativos de cada uno de los elementos del sistema, cambios que provienen de las modificaciones de las condiciones externas, o de un mecanismo cualquiera de desarrollo de los elementos por sí mismos.

En biología, la teoría transformacionista clásica es la del desarrollo del organismo individual. La forma y el tamaño de un organismo cambian en el curso de su vida en razón del movimiento de células y de masas de tejidos, de las alteraciones cualitativas de la forma y el contenido de las propias células y de sus materiales. Esas modificaciones se consideran como el desarrollo de un programa interno, desencadenado por las señales exteriores al organismo y siempre modulado por las circunstancias ambientales.

En las ciencias sociales, la teoría transformacionista más cuidadosamente elaborada es el materialismo histórico de Marx. Las relaciones de producción feudales dan origen a las relaciones bur-



guesas; son el resultado de la actividad económica y de las contradicciones que son creadas por el propio sistema feudal; es igualmente así como las relaciones de producción burguesas conducen a las relaciones sociales socialistas mediante un proceso inherente a las relaciones capitalistas.

Lo que caracteriza las teorías transformacionistas en biología o en economía política, es que la acción de los elementos del sistema es la causa de la transformación cualitativa de estos elementos y de sus relaciones. La fuente de

las modificaciones y de las novedades es interna al sistema de relaciones, y los cambios particulares que surgen son las consecuencias directas de su estado actual.

Los modos de explicación variacional cuyo paradigma es la teoría darwiniana, guardan una relación de oposición respecto a las teorías transformacionistas. Según una teoría variacional, los cambios de todo el sistema resultan de los cambios de proporciones de las diversas formas de los elementos individuales, más que de la transformación de cada uno de los elementos en una forma nue-

\* Museo de Zoología Comparada, Universidad de Harvard

\*\* Traducción de Adolfo Olea F. Tomado de *La pensée* No. 223, sep-oct. 1981, pp. 16-24

va. Estos elementos tienen una vida muy corta en comparación con el sistema completo. Como ellos se reproducen y mueren el conjunto permanece siempre el mismo.

Según una teoría variacional, la primera etapa de la evolución es la aparición en la población de un elemento de forma nueva, resultante de una modificación cualitativa de un elemento ya presente. Es la etapa mutacional. Como el sistema se mantiene por la reproducción de los elementos que mueren, la composición de la población entera cambia cuando la tasa de reproducción de la forma nueva es superior, o su mortalidad inferior, a las formas originales. Es la etapa de la selección. Poco a poco la población se enriquece de formas nuevas y eventualmente la forma original desaparecerá por completo. La consecuencia es una transformación cualitativa de la población en su conjunto.

La evolución variacional difiere de la evolución transformacionista en dos aspectos fundamentales. En la evolución transformacionista todas las unidades se transforman de la misma manera, mientras que en la evolución por mutación-selección un solo elemento (o varios elementos) cambia cualitativamente y todo el sistema se modifica como consecuencia de la reproducción diferencial de las formas nuevas. En segundo lugar, en un proceso transformacionista, la transformación real es el resultado directo del estado de las fuer-

zas internas del sistema, mientras que en las teorías de tipo mutación-selección, la modificación cualitativa original de un elemento no aparece como la consecuencia inevitable del estado actual del sistema, sino que se deriva de causas externas. Así, para el darwinismo clásico la historia de la vida no es verdaderamente una historia de las especies, sino la historia del ambiente y de los acontecimientos al azar, de las mutaciones, que permiten a las especies seguir dentro de su propia historia, la historia autónoma de ese ambiente.

Para Darwin había dos problemas en la evolución: la diversidad y la adaptación. Los seres vivos son y eran extremadamente diversos, pero al mismo tiempo la mayoría de las formas de organización de la vida que pueden imaginarse no han existido jamás. Consideremos un espacio multidimensional en el que cada dimensión es un aspecto de la descripción de los organismos, y en el cual cada especie real se represente por un punto. La característica sorprendente de este espacio es que está vacío casi por todas partes. Es decir, que las especies reales se concentran en montones, que se disponen de una manera jerárquica en montones de montones, etc. Además, las formas reales parecen ajustarse de una manera extraordinaria al ambiente en que cada una de ellas se encuentra. Los pájaros tienen alas, los peces poseen aletas. Darwin hablaba de "esta perfección de estructura y de coadaptación que tan justamente excita nuestra imaginación".

La explicación darwiniana de estos dos aspectos de la evolución es la misma. Ambos son consecuencia de la selección natural. La adaptación al ambiente es la consecuencia automática de la sobrevivencia superior de las formas que pueden utilizar de una manera más eficaz los recursos limitados y que pueden resistir mejor las exigencias y los peligros del medio.

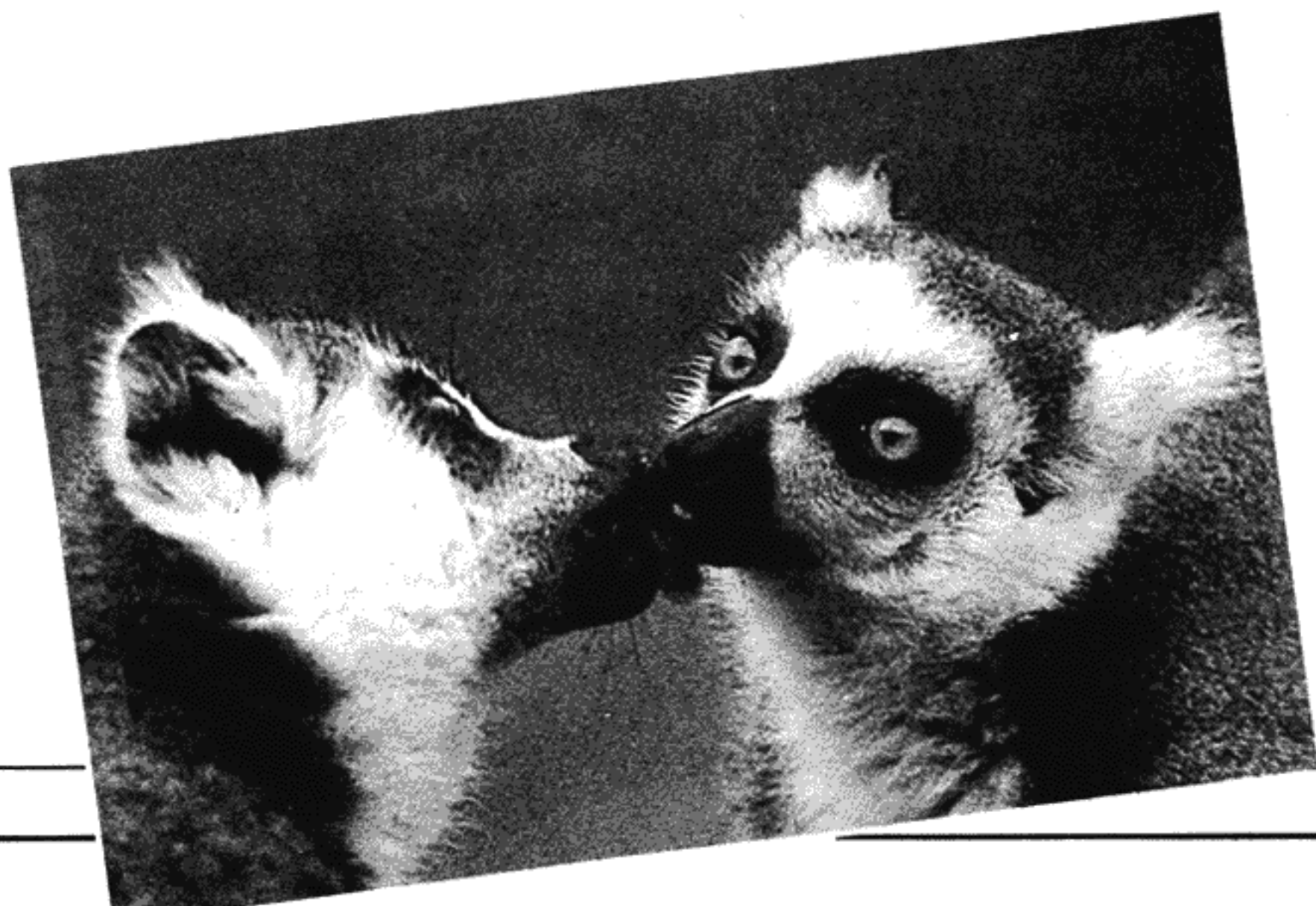
La estructura jerárquica de la diversidad es la consecuencia de la estructura jerárquica del ambiente al que se adaptan las especies.

Es decir, la diversidad viviente es una imagen de la diversidad del ambiente. Claro está que superpuestos a esta estructura adaptativa se producen acontecimientos históricos debidos al azar, por ejemplo, la ausencia de una forma cercana a la que el ambiente exige.

Así, hay muchos nichos ambientales que están vacíos y que esperan la aparición de una especie capaz de ocuparlos.

Según este punto de vista, la evolución de los seres vivos se resume en una imagen de la evolución del ambiente, en una imagen de la evolución autónoma del mundo exterior sobre el que los organismos no tienen ningún efecto.

Desde el punto de vista histórico, la reacción de los filósofos marxistas ante esta suposición de autonomía de los procesos ambientales, y sobre todo la de los filósofos que se ocupan de la ge-



nética y del lisenkismo, es muy interesante. Contrariados por la ausencia de interacción dialéctica entre el organismo y el ambiente, estos filósofos buscaron las ligas dialécticas en el interior de los genes, suponiendo que el ambiente era la causa directa de las transformaciones hereditarias de los organismos. Partiendo del concepto de la interpenetración del organismo y del medio ambiente, llegaron a una conclusión por completo errónea: la herencia de los caracteres adquiridos. Como veremos, no es el organismo el que es producto directo del ambiente, sino el ambiente el que es producto del organismo, lo cual proporciona la solución al problema de la autonomía.

### DESCRIPCION CINEMATICA Y PRINCIPIOS DE OPTIMIZACION

La idea según la cual los organismos se adaptan a un ambiente dado, ha estimulado una forma de pensamiento cada vez más común: la búsqueda de los principios de optimización que podrían ser aplicados a un amplio dominio de fenómenos evolutivos. La mayoría de las teorías formales de la genética y de la ecología de poblaciones han sido descripciones puramente cinemáticas<sup>1</sup> sobre las alteraciones de la composición genética o del número de individuos en las especies, que se producen como consecuencia de las tasas desiguales de reproducción. Pero la naturaleza formal de estas descripciones cinemáticas no ha satisfecho a los teóricos de la evolución, por ello, han intentado reemplazarlas por principios de minimización o de maximización.

La búsqueda de un principio hamiltoniano en la biología ha sido fuertemente influida por la historia de la física. Sobre todo los biólogos matemáticos explicaban su trabajo por analogía con el de los físicos, en razón del poder de los principios extremos<sup>2</sup> en física.

Así, el principio de acción mínima de Fermat o el de la energía potencial minimizada, eran el tipo de modelo universal que esperaban alcanzar los biólogos teóricos. Ernest Mach fue el portavoz de la física del Siglo XIX, y de la biología del Siglo XX, cuando escribió a propósito de la ciencia:

"Ella tiene como meta más elevada y más deseada, resolver el problema de unir todos los fenómenos que se han observado, así como los que falta por observar, en un solo principio elemental que permita calcular el pasado, el presente y sobre todo los acontecimientos futuros. Entre las leyes más o menos generales que han marcado los últimos siglos, el principio de acción mínima es quizá el que, por la forma y contenido, puede pretender estar más cercano a esta meta ideal y final de la investigación teórica".

El teorema fundamental de la selección natural de Fisher y la formulación que ha dado Sewall Wright de las alteraciones de las frecuencias génicas bajo la forma de una función de potencial, han sido entendidos como si implicaran que en el curso de la evolución, como consecuencia de la selección natural, debería aumentar en un sentido absoluto el valor selectivo promedio de los individuos de una población. Pero, de hecho, estas formulaciones no permiten tal conclusión. Entre los ecólogos, la búsqueda de un principio de optimización ha conducido a los modelos de minimización del despilfarro de recursos. Pero hasta el momento, ninguna de las tentativas de producir principios extremos que se deriven de una manera rigurosa de la cinemática de las poblaciones, y que tengan un alcance general, ha sido coronada por el éxito. En efecto, no se ha sabido reemplazar la descripción puramente cinemática de las transformaciones por un principio alternativo de *optimum*.

En lugar de la búsqueda de un principio formal de *optimum* que proviene de las fórmulas cinemáticas de la biología de poblaciones, muchos investigadores han supuesto, sin prueba alguna, que la evolución de las especies y de las comunidades conduce, de hecho, a la adaptación, a una *adecuación*<sup>3</sup> elevada, a un tamaño poblacional máximo, a un valor máximo del parámetro malthusiano o de alguna otra característica de la población asociada al éxito reproductivo de los individuos. Una vez planteada esta hipótesis, la tarea del teórico de la evolución deviene la búsqueda de la característica del organismo que sería óptima en un ambiente determinado. En esta tradición, puede citarse a K. C. Lewontin (1961), quien intentó mostrar que la evolución es análoga a un *juego contra la naturaleza* y producir métodos que pusieran en

En el sentido de los físicos. La evolución se deduce enteramente de los parámetros que caracterizan la situación inicial.

<sup>2</sup> Se llama *extremum* un máximo o un mínimo.

<sup>3</sup> Adecuación: valor adaptativo, adaptación.





evidencia la estrategia compuesta óptima para la especie, las "series de adecuación" de Levins (1968) para el tratamiento del problema de la estrategia óptima a pesar de un ambiente variable; y también las Estrategias Evolutivas Estables (EES) de Maynard Smith destinadas a predecir la estrategia óptima de comportamiento. Todos estos métodos generales poseían, en común, la característica de aislar ciertos *problemas* que los organismos están obligados a resolver; las transformaciones evolutivas son entonces concebidas como el descubrimiento de estas soluciones como consecuencia de la selección natural. El proceso puede ser considerado en su desarrollo *por adelantado*, futuro, y en su desarrollo *hacia atrás*, hacia el pasado.

*Por adelantado*, el problema que se plantea el biólogo, *a priori*, reposa sobre su comprensión de la historia natural del organismo. Sus fenotipos morfológicos, fisiológicos y conductuales son enseguida examinados para encontrar la *solución*, o una solución predicha en el caso de un organismo hipotético. Por ejemplo, Leigh (1971) supuso que la eficacia en atrapar alimento es un problema para las esponjas, que filtran pequeñas partículas sólidas y deben expulsar el agua ya utilizada tan lejos como sea posible. Mediante un análisis hidrodinámico, demostró que la forma de las esponjas es óptima para resolverlo. En el estudio *hacia atrás* del programa, se supone que una característica aislada del organismo constituye una *solución* y se busca cuál es el problema planteado. A título de ejemplo, puede citarse la interpretación de las placas dorsales del dinosaurio *Stegosaurus* como un aparato para la *termorregulación*, que permitía que los animales estuvieran activos a pesar de que hubiera una temperatura ambiental elevada.

Llamo programa adaptacionista en los estudios de evolución, al punto de vista que supone sin prueba que todos los detalles de morfología, fisiología y comportamiento de los organismos son *soluciones* adaptativas a los *problemas* planteados por la naturaleza. En realidad, ésta no es una teoría de la evolución, ni una hipótesis, pues la adaptación y la optimalidad son suposiciones *a priori*. Mejor dicho, es un programa de explicación en el cual el objeto del biólogo es demostrar cómo resuelven los organismos los problemas de una manera óptima, y no verificar si lo hacen realmente. En este sentido, estos estudios se parecen

Conjunto de valores adaptativos.

mucho más a la logística industrial que a la física.

Aun cuando el programa adaptacionista es el modo dominante de explicación de la evolución, plantea profundas dificultades. Las más importantes tienen que ver con la separación del organismo y del ambiente. En el propio nivel de la mecánica de la genética de poblaciones, pueden ponerse en evidencia fuerzas evolutivas que no son adaptativas, y que podrían dar una explicación correcta de muchos de los eventos evolutivos.

Si un carácter es influido por más de un gene, hay varios *picos adaptativos*.<sup>3</sup> Esto significa que existen muchas trayectorias alternativas correspondientes a un régimen dado de selección y que la trayectoria que sigue la población depende de eventos fortuitos.

Carece, pues, de significado demandar una explicación adaptativa de la diferencia entre dos poblaciones que se hallan sobre dos *picos* diferentes. Por ejemplo, no se requiere de una explicación adaptativa de la existencia de rinoceronte con dos cuernos en Africa y de rinocerontes con un solo cuerno en la India. Es inútil investigar por qué dos cuernos son favorables en el oeste y un cuerno único en el este. Son simplemente dos resultados alternativos del mismo proceso selectivo.

- El tamaño limitado de las poblaciones naturales provoca modificaciones al azar de las frecuencias génicas, lo que los genetistas llaman deriva aleatoria. Este proceso evoluciona de tal modo que la población puede devenir homogénea para combinaciones génicas con valor selectivo inferior. Si son pequeñas diferencias de valor selectivo entre los genotipos, la probabilidad de que se pierdan los genotipos superiores es elevada. Pero la deriva aleatoria es también importante cuando los valores selectivos son grandes, porque es precisamente cuando se produce una gran alteración del ambiente, que los valores selectivos aumentan y que al mismo tiempo disminuye el tamaño de la población. Incluso en una población infinita, en virtud del

Si, por ejemplo, se estudia la variación del valor adaptativo de un genotipo definido por dos loci, se puede dar una descripción en un espacio de tres dimensiones. Dos de las dimensiones describen la variación genética en cada uno de los loci, y la tercera el valor adaptativo. La variación de éste es, entonces, definida por una superficie que puede presentar *picos*

mecanismo mendeliano, una nueva mutación favorable tiene sólo una probabilidad  $2S$  de fijarse en la población (donde  $S$  es el valor selectivo del gene favorable). Así, la selección natural no siempre logra fijar los genotipos favorables en la población.

- Muchas de las alteraciones de los caracteres de los organismos no son resultado de la acción directa de la selección natural sobre los propios caracteres. El color amarillo de los túbulos de Malpighi en los insectos no es por sí mismo el sujeto de la selección natural, porque ningún organismo puede ver el interior del insecto. Este color se debe más bien al efecto pleiotrópico<sup>4</sup> del metabolismo del pigmento rojo del ojo, el cual puede ser adaptativo. Un caso especial, pero muy importante de la pleiotropía, es el crecimiento alométrico<sup>7</sup> de las diversas partes del cuerpo. Por ejemplo, entre los cérvidos la longitud de la cornamenta aumenta más que proporcionalmente respecto al tamaño. Un aumento de talla es pues acompañado de un aumento aún mayor de la cornamenta. No se requiere, por tanto, una explicación específica para las cornamentas enormes de los cérvidos extintos, como el *Megaloceros*, el mal llamado *reno irlandés*. Esto implica simplemente que la relación alométrica no es especialmente desventajosa en los extremos.
- Hay modificaciones de las frecuencias de ciertos genes que se deben a su ligazón genética<sup>8</sup> con locus que sí están sometidos a selección natural. Este efecto, que se llama *avención genética*, tiene gran importancia. Así, cuando un gene entra en una población a causa de una nueva mutación, el ejemplo único de este gene está situado en un ambiente génico aleatorio, y puede ocurrir que este gene sea miembro de un genotipo global fuertemente seleccionado.
- Hay un componente importante de azar, como ruido, en la fisiología y el crecimiento. El fenotipo<sup>9</sup> no es

<sup>4</sup> Se llama pleiotropía al hecho de que un solo gene tenga una influencia simultánea sobre varios caracteres.

<sup>7</sup> La alometría es la variación diferencial de las diversas partes del cuerpo.

<sup>8</sup> Dos genes están ligados cuando se hallan sobre el mismo cromosoma.

<sup>9</sup> Se llama *genotipo* a la estructura de los genes presentes en las células, y *fenotipo* al resultado de su actividad, a la manifestación exterior que de ella resulta.

una función exacta del genotipo y del ambiente, pero está también sometido al proceso del ruido aleatorio en los niveles celular y molecular.

En muchos casos, por ejemplo, en la determinación de los pelos en *Drosophila*, la varianza del ruido de desarrollo es tan grande como los componentes genéticos y ambientales de la varianza global. No toda variación individual es explicable en términos deterministas y adaptativos.

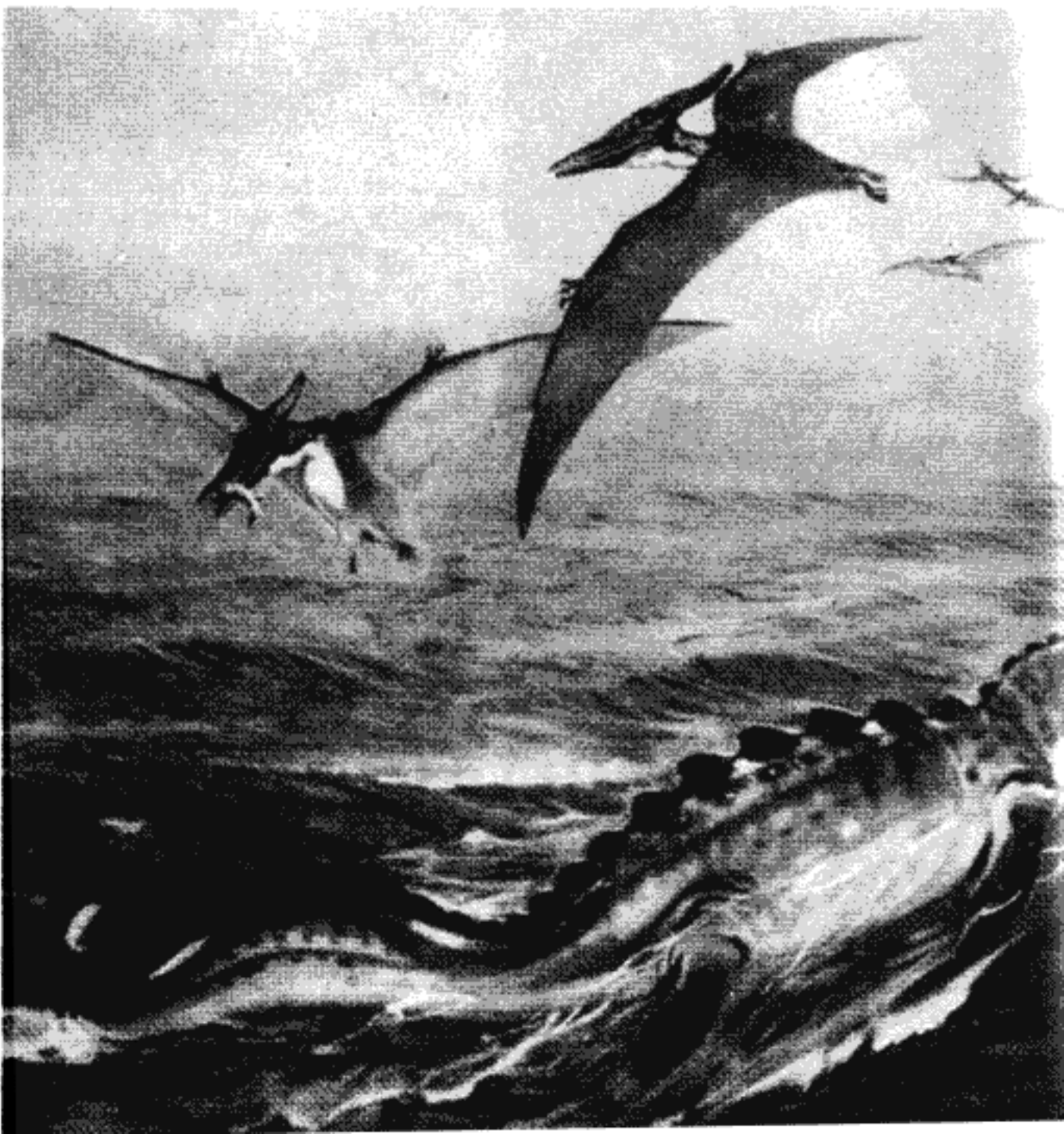
#### EL AMBIENTE COMO PRODUCTO DEL ORGANISMO

El problema más profundo del concepto de adaptación es la idea de un ambiente dado al que se adapta el organismo. Aunque el mundo físico exista independientemente de los organismos que lo habitan, el ambiente de un organismo, su nicho ambiental, no existe sin el organismo que lo define. La paja es una parte del nicho ambiental de un petirrojo porque la utiliza para hacer su nido. Las piedras que se hallan entre los trocitos de paja no son parte del nicho del petirrojo, pero son parte del nicho del tordo que las utiliza para romper las conchas de los caracoles. Los propios

problemas que deben resolver los organismos son producto de la acción de los organismos. En efecto, es imposible precisar el ambiente de un organismo antes de la existencia de ese organismo. Es el organismo el que lo precisa. Entonces, ¿cómo adaptarse a un ambiente que no existe antes de adaptarse a él? Esta es la paradoja de la adaptación.

A fin de resolver esta paradoja es necesario comprender las formas de interpenetración del organismo y del ambiente, cómo esta interpenetración crea el nicho.

- En primer lugar, uno puede escoger su ambiente. Las superficies superior e inferior de las hojas son dos ambientes diferentes, así como los lugares sombreados y soleados, y los diferentes niveles bajo la superficie de un lago. Las especies diurnas, nocturnas y crepusculares han escogido ambientes muy diferentes, aunque en lugares idénticos.
- En segundo, los organismos modifican su ambiente. Consumen los recursos; excretan y secretan sustancias; cambian físicamente la estructura del ambiente, como por ejemplo las plantas, cuyas raíces pene-



tran el suelo. Con frecuencia estas transformaciones, físicas o químicas, destruyen las condiciones necesarias para la propia vida del organismo. El consumo de los recursos y el envenenamiento del ambiente por los productos metabólicos son características de todas las especies y no sólo del *homo sapiens*. Por ejemplo, los abetos comunes de la Nueva Inglaterra, al crecer, producen una sombra tan espesa que los nuevos arbolillos de esta misma especie no pueden sobrevivir. La negación de las condiciones necesarias para su propia vida es tan común entre los organismos como lo inverso.

- En tercero, los organismos transforman la estructura estadística de su ambiente. Con frecuencia las variaciones temporales son amortiguadas por un mecanismo de acumulación, como por ejemplo la acumulación de alimentos en forma de grasa en los animales, o en las raíces tuberosas en las plantas. Pero también puede suceder que las señales débiles del ambiente sean amplificadas en el organismo. El sistema óptico y, sobre todo, el sistema nervioso central, son mucho más sensibles que una



máquina óptica para distinguir dos formas muy parecidas.

- En cuarto, la forma física de las señales ambientales cambian al penetrar en el organismo. Mi hígado detecta las variaciones de la temperatura ambiental como variaciones químicas y no de temperatura, a causa de los mecanismos homeostáticos de mi fisiología. A la inversa, una hormiga que no puede forrajear a temperatura elevada experimentará el calor en forma de hambre.

Si la evolución no es la adaptación de las especies a nichos preexistentes, entonces ¿qué es y cómo explicar la conformidad evidente entre los organismos y el mundo externo? De hecho, es necesario reemplazar la noción de adaptación por una noción de *construcción*. Los organismos están siempre construyendo y reconstruyendo sus nichos. En todo momento hay variaciones hereditarias (las mutaciones, que son verdaderamente aleatorias y permiten a sus portadores entrar en nuevas relaciones con el mundo externo). Las especies no son *exploradoras* de un espacio de nichos preexistentes, sino *constructoras* de nuevos nichos, la mayor parte de los cuales son inferiores desde el punto de vista de la supervivencia y la fecundidad. De vez en cuando el organismo crea un nuevo nicho favorecido por la selección natural, ya que los organismos que se hallan en esta nueva relación con el mundo externo tienen un mayor número de descendientes. Pero puede también ocurrir que a medida que aumenta la frecuencia de tipos nuevos en la población, este nuevo nicho se haga menos ventajoso. En efecto, la construcción de un nicho

por y para una especie continúa durante la evolución de la población.

Así la evolución del organismo y del ambiente son procesos acoplados. Los cambios de frecuencia de los tipos genéticos resultan de la presión de selección, que depende del ambiente, pero al mismo tiempo los cambios del medio son resultado de las modificaciones de la población biológica. Ambos procesos, orgánico y ambiental, son al mismo tiempo causa y efecto, en un acoplamiento dinámico de uno con el otro. Entonces puede comprenderse la diversidad de los organismos como resultado de la necesidad histórica. No se trata de un determinismo universal según el cual las especies serían las imágenes vivientes de la estructura subyacente de un ambiente externo, ni de un proceso puramente histórico según el cual los montones de especies se reducen a la evidencia de los ancestros comunes.

La ocupación actual del espacio multidimensional del que hablamos al comenzar es la consecuencia de la situación anterior y de los estados que son accesibles. A su vez, esta accesibilidad depende de las mutaciones posibles a partir del estado genético real, y también de las restricciones en el desarrollo embriológico y en la arquitectura de las formas actuales. Así, los murciélagos evolucionaron la capacidad de volar al modificar las patas en alas, mientras que nosotros evolucionamos hacia el vuelo a través del aumento del tamaño de nuestro cerebro y la transformación de nuestras patas en manos. Como lo subrayó Engels, "La mano no es sólo el órgano del trabajo, es también el producto del trabajo". ⊕

