

Revista Electrónica de Investigación en Filosofía y Antropología
NUMERO 7 (junio 2017)
Editor: Decanato de Filosofía. UNED
ISSN: 2340-4442

Selección Natural y Complejidad

Giorgio Airoidi

Departamento de Lógica, Historia y Filosofía de la Ciencia, UNED, Madrid. ✉
gairoidi1@alumno.uned.es

Abstract

La asunción de que la Selección Natural, por si sola, es capaz de explicar no solo la variedad sino también la complejidad creciente de los organismos vivos se ha cuestionado ya desde la aparición de la teoría de Darwin. Teorías alternativas, ligadas a mecanismos genéticos, fenotípicos y sistémicos, han sido propuestas para identificar los procesos que dan lugar a la variedad fenotípica sobre la cual la Selección Natural actúa. En este artículo, se ilustra el estado actual de la cuestión y se propone una clasificación de muchas de estas propuestas, así como un modelo para unificarlas.

Key-words: Filosofía de la Biología, Evolución, Selección Natural, Diseño Biológico

1. Introducción.

La complejidad del diseño de los seres vivos ha provocado desde la antigüedad la pregunta por su origen. Frente a las respuestas clásicas de raíz teológica, la propuesta de Darwin fue revolucionaria por su planteamiento antes que por su contenido: el diseño aparentemente inteligente de los organismos vivos no es un problema que se deba resolver sino un espejismo que se puede disolver. La teoría de la Selección Natural expulsa a Dios del universo biológico al igual que Laplace, cien años antes, lo había expulsado del universo físico, apartándolo como 'hipótesis superflua': no desde un acto inteligente de

creación, sino ‘de la guerra de la naturaleza, de la carestía y de la muerte’ (Darwin 2002) nacen la variedad y la complejidad de los organismos. Dos ideas derivan de esta concepción: por un lado, que la Selección Natural explica la evolución y diferenciación de los rasgos de los organismos; por el otro, que estos organismos complejos aparentemente diseñados se conforman de manera gradual y acumulativa gracias a la selección y acumulación de mejoras incrementales (Birch 2014). Estas dos ideas han tenido destinos muy diferentes. Los modelos de Genética de Poblaciones formalizan la primera, centrándose en el mecanismo de la evolución, identificado con los cambios de las frecuencias de los alelos en una población. No obstante, al estudiar la fuente de la variación fenotípica pero no los rasgos fenotípicos en sí, estos modelos no consideran el diseño de los rasgos ni su relación con las funciones. La segunda idea se encuentra en la base de los argumentos adaptacionistas que, al centrarse en el resultado de la evolución, analizan la contribución de los rasgos fenotípicos a la eficacia reproductiva, y los explican a través de la maximización de ésta. Sin embargo, al carecer del nivel de formalización que sí tienen modelos como los de la Genética de Poblaciones, estos argumentos se quedan al nivel de narraciones informales.

Frente a los argumentos adaptacionistas, se han propuesto mecanismos alternativos que expliquen el surgimiento de novedades fenotípicas y arquitectónicas de los organismos que no se centran únicamente en la acción de la Selección Natural, y que incorporan consideraciones ligadas a otros factores como, por ejemplo, los principios químicos-físicos o las leyes de los sistemas complejos.

En este artículo, defendemos que la abundancia de explicaciones de la complejidad fenotípica se debe a que existe una gran variedad de fenómenos evolutivos, cuyas causas pueden ser muy diferentes. Sugerimos que la descripción de la complejidad únicamente a través de una medida escalar como la eficacia solo es suficiente para dar cuenta de los casos más sencillos de hechos evolutivos. Proponemos por tanto añadir la ‘robustez’ fenotípica como segunda dimensión que mida el diseño biológico, para construir así un espacio del diseño bi-dimensional. En este espacio, mostramos como los diferentes procesos adaptacionistas y alternativos causan movimientos en eficacia y robustez en los individuos de la población, y como estos movimientos se pueden interpretar como hechos evolutivos.

2. Adaptacionismo

De entre las ideas que Darwin avanza en *El Origen de las Especies* (Darwin 2002), dos son especialmente relevantes con respecto al rol de la Selección Natural en la configuración del fenotipo. Por un lado, según Darwin, la Selección Natural es la principal causa de la variedad de los organismos, en el sentido de que explica por qué individuos de la misma población o especie, o de especies próximas, son diferentes entre sí. Así, Darwin afirma que estas diferencias se deben a las mejores probabilidades de sobrevivir gracias a variaciones provechosas que se pueden transmitir de generación en generación (*'Better chance of surviving thanks to inheritance of profitable variations'*). Por otro lado, Darwin cree que la Selección Natural explica también el aparente incremento de complejidad de los organismos a lo largo de la historia de la vida. Aunque no llegue a formular una definición formal de complejidad, Darwin sugiere que la acumulación de estas variaciones provechosas lleva a un avance en la organización (*'Natural Selection acts exclusively by the preservation and accumulation of [beneficial] variations [...]. This improvement inevitably leads to the gradual advancement of the organization'*).

La Genética de Poblaciones se centra en la primera de estas ideas, y busca modelos matemáticos que expliquen y predigan las variaciones de las frecuencias génicas de una población entre una generación y la siguiente, en base a la contribución de cada gen a la eficacia reproductiva del individuo. Centrándose en el genotipo, la Genética de Poblaciones no se compromete en general con problemas de complejidad fenotípica, puesto que considera el fenotipo como el resultado determinista del genotipo; ni tampoco defiende procesos de configuración de los rasgos fenotípicos guiados por la optimización de la eficacia reproductiva, ya que, debido a las complejas relaciones entre genes, es posible que la eficacia de los descendientes resulte menor que la de la población original. En general, los modelos formales de Genética de Poblaciones son ampliamente aceptados y exitosamente aplicados en muchos campos de la biología.

La segunda de las ideas de Darwin, por el contrario, no ha encontrado todavía una formalización satisfactoria. La corriente de pensamiento conocida como Adaptacionismo, que resulta mayoritaria entre los biólogos (Orzack y Sober 2001, Sober 1998), intenta explicar por qué una especie tiene determinados fenotipos a través de narraciones que, recurriendo a la probable historia evolutiva de la especie, ilustran cómo determinados

rasgos han ido evolucionando gracias a las ventajas que otorgan en términos de capacidad de sobrevivir y reproducirse.

Existen diferentes versiones del adaptacionismo. La versión más extrema considera que todos los rasgos fenotípicos se deben a la acción de la Selección Natural, la cual es un proceso externo al organismo, lineal y progresivo en su actuación, en el sentido de que no procede por saltos. Los rasgos se seleccionan por su contribución a la optimización de la eficacia reproductiva, que es la única variable relevante del fenotipo. Cada rasgo contribuye a mejorar la eficacia y, consecuentemente, la explicación del diseño fenotípico del organismo se reduce a la suma de las explicaciones del origen de cada uno de los rasgos.

No obstante, Gould y Lewontin (1979) critican el adaptacionismo por su ‘panglossianismo’¹. Según estos autores, siempre se puede construir una historia adaptativa que justifique porque una especie posee un determinado rasgo, pero se trata en general de narraciones que no pueden superar la criba de la falsificación. Existen intentos más o menos exitosos de formalizar el adaptacionismo (Charnov 1976, Parker y Maynard Smith 1990); sin embargo, ninguno ha conseguido una aceptación parecida a la que encuentran los modelos de genéticas de poblaciones.

Además de la epistemológica de Gould y Lewontin, se han avanzado otras críticas a las hipótesis adaptacionistas, entre las que destacamos las siguientes:

- ✓ La Selección Natural no parece ser la única fuente de novedades fenotípicas. A menudo, la clasificación de especies se basa en rasgos no-adaptativos, lo que sugiere que pueden existir también otros mecanismos que determinan los procesos de especiación. Hay además varios ejemplos ampliamente demostrados de rasgos fenotípicos que adquieren nuevas funcionalidades sin ser adaptaciones (es decir, sin que su función se explique por su historial evolutivo): se trata de las exaptaciones (Gould & Vrba 1982), de las que se hablará más en detalle en la sección siguiente.
- ✓ La configuración de los rasgos en el fenotipo no se debe necesariamente a un proceso de optimización de la eficacia. Los modelos de Genética de Poblaciones, que son los más exitosos en la explicación formal de la evolución genética, no conllevan, y hasta

¹ El profesor Pangloss es el personaje del Cándido de Voltaire que, seguidor de la idea leibnitziana de que vivimos en el mejor de los mundos posibles, encuentra justificación para cualquier desgracia. Gould y Lewontin aplican el adjetivo a las narrativas adaptacionistas porque éstas, al igual que los razonamientos de Pangloss, justifican cualquier rasgo fenotípico como la mejor adaptación posible al entorno.

niegan, que la eficacia se optimice. Y aunque existen propuestas teóricas que intentar demostrar que, bajo ciertas condiciones, esos modelos sí conllevan dicha optimización, tales como el proyecto del Darwinismo Formal de Grafen (Grafen 1999, 2000, 2002, 2007, 2014a, 2014b), se trata de intentos muy controvertidos.

El tema de la optimización de la eficacia parece ligado a la idea que la Selección Natural asegura la sobrevivencia únicamente de los más aptos. Sin embargo, varios autores dan una interpretación minimalista de la idea darwiniana, según la cual sobrevive el 'apto' y no únicamente el 'más apto' (Maturana and Varela 1980). En esta línea, por ejemplo, Pigliucci (2008) afirma que la ley de Darwin no habla de 'la sobrevivencia el más apto', sino de la 'no sobrevivencia del que no es suficientemente apto'.

- ✓ Además de no ser la única fuente de novedades fenotípicas, hay quienes niegan que la Selección Natural pueda ser fuente de ninguna novedad radicalmente innovadora. Al igual que la selección artificial, práctica en la que se inspiró Darwin para enunciar su teoría, la Selección Natural es un proceso que puede moldear rasgos existentes, pero no crear rasgos radicalmente nuevos. Ya uno de los padres de la síntesis moderna, Hugo de Vries, afirma que la Selección Natural explica la supervivencia, pero no la llegada del más apto. En la misma línea, Wagner (2015) cree que el verdadero misterio de la evolución no es la selección, sino la creación de fenotipos. Y según Moczek (2008), en el último siglo se han realizado grandes adelantos en la comprensión de cómo los rasgos fenotípicos se diversifican, pero no en la comprensión de cómo aparecen. Finalmente, Eldredge & Gould (1972) subrayan que las faltas de evidencias en el registro fósil apuntan más bien a que el cambio evolutivo gradual y progresivo es un fenómeno raro: puesto que la Selección Natural actúa de forma gradual y continua, no puede ser la causa principal detrás de cambio evolutivo.

Frente a las crecientes dudas sobre el papel de la Selección Natural en la creación de novedades fenotípicas, en las últimas décadas se han multiplicado las propuestas de mecanismos alternativos que las expliquen. En la siguiente sección, presentamos algunas de las más reconocidas.

3. Propuestas alternativas

Frente a las narrativas del adaptacionismo, la investigación en el propio campo de la biología evolutiva, así como en el área de sistemas complejos, ha sugerido que otros procesos pueden dar lugar al surgimiento de novedades fenotípicas relevantes. En ningún caso estas propuestas se proponen como una refutación del proceso de Selección Natural, pero no presuponen que la optimización de la eficacia está en la base de todo evento evolutivo, ni que la evolución del fenotipo de los organismos se deba únicamente a un proceso totalmente externo y gradual como es la Selección Natural. De entre las muchas propuestas, presentamos algunas y las clasificamos dependiendo de en dónde se localiza la fuente de las novedades fenotípicas: el genotipo, el fenotipo o el organismo en su totalidad.

Entre los mecanismos genéticos, varias teorías apuntan a que la novedad fenotípica surge en el genotipo, pero no como mutación aleatoria que se refleja de alguna forma en el fenotipo y se somete así al tribunal de la Selección Natural para que se decida su fijación o su eliminación en la población. En la teoría de la *Shifting Balance* (Wright 1982), por ejemplo, Wright postula la existencia de mecanismos de deriva genética: la configuración de las frecuencias genéticas en una población evoluciona de una generación a la siguiente no únicamente por la acción de la Selección Natural, sino también por causas aleatorias (por ejemplo, la muerte accidental antes de reproducirse de individuos con una elevada eficacia reproductiva teórica). Algunos alelos se pueden perder como consecuencia de estos procesos de deriva, mientras que otros se pueden extender a toda la población, sin que esto refleje sus respectivas contribuciones a la eficacia individual. Este fenómeno se verifica con mayor evidencia en poblaciones pequeñas y, en conjunto con la relación compleja que existe entre genotipo y fenotipo, puede llevar a modificaciones bruscas en el fenotipo medio de una población. Estas modificaciones tienen en general como efecto la disminución de la eficacia media, pero a veces pueden permitir a la población la exploración de porciones del paisaje adaptativo antes inalcanzables por encontrarse al otro lado de un valle de eficacia².

² Wright (1982) introdujo la metáfora de paisaje adaptativo para ilustrar cómo la Selección Natural tiende a incrementar la eficacia media de los organismos, pero no asegura, por sí sola, que ésta alcance su máximo teórico. Interpretando como un paisaje el dibujo en ejes cartesianos de la función que liga cierta configuración genética con la eficacia del individuo, Wright identifica en ello valles y picos, y considera que una población que se encuentre en una ladera entre un valle y un pico tiende, con el paso de las generaciones, a moverse hacia eficacias mayores, como si escalase una montaña. Una vez alcanzado un

Otro mecanismo genético que permite el surgimiento de novedades fenotípicas de forma no progresiva es el basado en las redes genéticas neutras (Wagner 2007, 2011; Moczek 2008). Considerado un conjunto de genes, existen diferentes configuraciones de los mismos que permiten mantener la misma función fenotípica. Esto significa que, aunque uno de los genes se vea afectado por una mutación, ésta es ‘transparente’ para el fenotipo. Todas las configuraciones que se diferencian por un único elemento y mantienen la misma función fenotípica constituyen una red genética neutra. Gracias a esta propiedad de invariancia funcional, las redes genéticas neutras permiten explorar el espacio lógico del genotipo acumulando mutaciones crípticas que, si bien individualmente podrían resultar letales, conjuntamente pueden a veces resultar en novedades fenotípicas exitosas. En este caso también, la novedad fenotípica surge gracias a un proceso que no tiene nada que ver con la Selección Natural ni con la optimización de la eficacia, y cuyos efectos no son progresivos ni lineales.

Existen también mecanismos que se basan en caracteres fenotípicos para generar novedades: las exaptaciones son el ejemplo más conocido (Gould & Vrba 1982). Una exaptación es un rasgo existente que, independientemente de cómo haya aparecido (sea porque haya tenido o no una función adaptativa previa.), a causa de algún cambio en el entorno, acaba por tener un impacto positivo sobre la eficacia del individuo que lo posee. Ejemplos de exaptaciones son las plumas, que nacen como elemento de termorregulación antes de como elemento fundamental para permitir el vuelo, y el esqueleto, cuya función originaria es el almacenamiento de calcio.

Finalmente, la fuente de novedad fenotípica puede residir en mecanismos ligados a las leyes que rigen el organismo considerado como un sistema complejo. Bajo esta visión, el organismo no es una entidad puramente pasiva y moldeada por el entorno (como en la visión externalista ligada a la Selección Natural), sino que su estructura depende también de leyes de desarrollo y de principios de auto-organización que gobiernan los sistemas complejos.

pico de eficacia, la población no puede volver a bajar si sobre ella únicamente actúa la Selección Natural (por el teorema fundamental de Fisher 1930). Puesto que existen en general picos locales que no maximizan la eficacia teórica, una población encerrada en un pico local no puede, gracias a la acción de la Selección Natural únicamente, cruzar un valle de eficacia para subir otra ladera hacia un pico de eficacia mayor.

Así, Kauffman (2000) afirma que los sistemas complejos se rigen por leyes universales que llevan a complejidad y variabilidad crecientes. Un sistema complejo se sitúa alrededor de estados estables ('atractores' en el espacio lógico definidos por las variables de estado del sistema). Si, por una perturbación externa, el sistema se aleja del atractor, tiende a volver a él o a situarse en otro atractor (Kitano 2004, 2007).

Mientras que este enfoque se centra en los posibles estados de equilibrios del organismo, la investigación en Evo-Devo³ postula y estudia las 'leyes de desarrollo' que llevan del embrión al estado adulto y que se mantienen constantes a lo largo de la evolución. Las morfologías posibles dependen también de estas leyes, y no únicamente del genotipo, leyes que limitan y de alguna forma predeterminan las posibles morfologías futuras (Alberch 1991, Callebaut & Rasskin-Gutmann 2005, Gould & Lewontin 1979). El enfoque es entonces de alguna forma complementario al de la teoría de sistemas complejos, puesto que investiga los posibles caminos entre atractores (considerando una morfología viable como un atractor).

En esta sección se han presentado solo algunas de las propuestas alternativas a la Selección Natural para dar cuenta de la aparición de novedades fenotípicas. La abundancia de potenciales explicaciones se debe, creemos, a la existencia de una gran variedad de fenómenos evolutivos diferentes. En la siguiente sección proponemos una clasificación de estos fenómenos que permita explicitar qué mecanismos actúan en qué casos.

4. Elementos del Diseño biológico

i. Variedad de cambios evolutivos

Los fenómenos evolutivos abarcan una gran variedad de casos, desde la micro-evolución hasta la especiación, desde la configuración del polimorfismo de ciertas poblaciones hasta la aparición de nuevas funciones. Analizaremos tres casos que abarcan unos puntos intermedios en este rango de posibilidades, especificando en

³ La investigación Evo-Devo, abreviatura para Evolutionary Developmental Biology (biología evolutiva del desarrollo), identificando la evolución con los cambios en los procesos de desarrollo, compara el proceso de desarrollo de diferentes organismos para determinar sus relaciones filogenéticas y busca los mecanismos del desarrollo que dan origen a cambios evolutivos en los fenotipos de los individuos (Hall, 2003a).

cada uno en qué consiste el núcleo del cambio en cuanto a rasgo y función, y qué papel parece haber tenido la Selección Natural en él (los ejemplos se inspiran en Pigliucci 2008).

La variación en el color de las alas de la *B. betularia* en respuesta a la creciente polución por humos de carbón en la Inglaterra proto-industrial es un ejemplo de evolución guiada por la Selección Natural (Van't Hoff et al. 2016). Originariamente, los individuos tenían alas blancas, lo que les permitía mimetizarse bien cuando se posaban sobre la corteza de los álamos. A causa de la creciente polución debida a los humos causados por la combustión de carbón, las cortezas ennegrecieron, y los individuos con alas claras se volvieron fácil blanco de los predadores, mientras que la mutación que correspondía al color negro de las alas se expandió rápidamente entre la población. Este caso de fenómeno evolutivo se resume en un simple cambio de mezcla de rasgos: el rasgo en sí (las alas) y su función (vuelo y mimetismo) ya existían y no sufren modificaciones, y el cambio en las frecuencias de fenotipos va ligado a la mayor eficacia reproductiva de aquellos que mejor se mimetizan.

La especiación de los gorriones en las Islas Galápagos, por otro lado, parece un caso diferente. Si bien el pico era un rasgo ya existente en la especie ancestral, la especialización de su forma en las diferentes islas para poder acceder a nuevos recursos alimenticios se puede considerar como la creación de nuevas versiones del rasgo, que permiten nuevas funciones (por ejemplo, el acceso a insectos que se esconden en lugares inaccesibles para un pico corto). Aunque no se puede negar a priori que la Selección Natural haya tenido un papel importante en este proceso, sobre todo, una vez aparecida, en la optimización de una nueva variante del pico, el surgimiento de las nuevas variantes podría deberse a algunos de los demás procesos analizados en la sección anterior.

Finalmente, la aparición de un nuevo rasgo o de una nueva función como el vuelo, lo que a menudo conlleva la necesidad de una nueva arquitectura del fenotipo, no se puede medir únicamente por cambios en la eficacia reproductiva ligados a la Selección Natural. Creemos que, más allá de la Selección Natural, otros procesos tienen una importancia mucho mayor en la aparición de estas

novedades, aunque la Selección Natural decida, una vez aparecidas, si otorgan ventajas en términos de eficacia y se expandirán o no a la población.

ii. Dimensiones del Diseño

Es evidente, analizando los simples ejemplos presentados en el párrafo anterior, que para entender qué procesos están en la base de los cambios evolutivos es necesario disponer de una clasificación de éstos que permita separar los efectos de la Selección Natural sobre la eficacia media de la población, de los efectos de los demás posibles procesos evolutivos cuyos efectos *no impactan principalmente la eficacia*.

El Adaptacionismo, sea en su versión narrativa sea en sus formalizaciones (Grafen 1999, 2000, 2002, 2007, 2014a, 2014b), considera que cualquier cambio relevante en el diseño fenotípico se puede reducir a un cambio en la eficacia. Sin considerar la arquitectura, calcula que cada rasgo contribuye a la eficacia total, y que un avance en el diseño se consigue con una nueva mezcla de rasgos existentes o de nuevas versiones de rasgos. El organismo es, bajo esta visión, una caja negra, que da lugar a una determinada eficacia una vez estén definidos los valores de determinados rasgos (Hall 2003b).

Esta visión, mientras puede ser adecuada en casos como el de la *B. betularia*, parece demasiado pobre para poder capturar la complejidad de los hechos evolutivos que conllevan nuevos rasgos y nuevas arquitecturas. En esos casos, es necesario ‘abrir’ la caja negra y entender qué mecanismos actúan en su interior y dan lugar a los cambios fenotípicos.

En el siguiente párrafo proponemos extender la medida unidimensional de diseño como valor de la eficacia e integrarla con una segunda dimensión: la robustez fenotípica.

iii. Robustez

La idea de ‘supervivencia del más apto’ en la teoría de la Selección Natural resume dos habilidades del organismo: la habilidad para sobrevivir en el entorno, y la habilidad para reproducirse. Si bien únicamente se reproduce aquel que logra sobrevivir, creemos que resumir ambas habilidades en la única medida de la

eficacia reproductiva conlleva perder información valiosa para entender cómo surgen las novedades fenotípicas.

Ya Sober (2009) distingue entre estas dos capacidades, separando la eficacia en dos elementos: la eficacia reproductiva o fertilidad y la viabilidad. La primera mide la capacidad de pasar de adulto fértil a cigoto, y la segunda de pasar de cigoto a adulto fértil. Sin embargo, la eficacia mide los hechos a posteriori, y no parece tener la capacidad de explicar por qué un determinado fenotipo tiene mayor éxito que otro.

La Selección Natural lleva al mejor encaje estructural entre individuo y entorno (Maturana & Varela 1980). Sin embargo, cambios en el entorno pueden modificar radicalmente las eficacias individuales y ecológicas, y las respuestas evolutivas a estos cambios no se pueden trazar en base únicamente a la eficacia. La eficacia resume el éxito de un diseño midiendo sus resultados, pero no nos da cuenta de las causas de este éxito. Proponemos entonces añadir a la definición de diseño alguna medida de la capacidad del organismo para sobrevivir a cambios más o menos radicales del entorno, gracias a la disposición para desarrollar nuevos rasgos, funciones o arquitecturas.

Pigliucci (2008) define ese conjunto de disposiciones como “desarrollabilidad” (‘evolvability’) en sentido estricto. La desarrollabilidad incluiría caracteres como la modularidad de la arquitectura, su robustez y el mapeo genotipo-fenotipo. De estos elementos, proponemos aislar tentativamente la robustez como el más relevante para nuestros fines, ya que su uso en ingeniería proporciona formas de medirla. De las posibles definiciones de robustez biológica, elegimos la de Kitano⁴ (2004), que la interpreta como la capacidad de un sistema para mantener sus funciones frente a perturbaciones internas y externas. Proponemos sustituir la viabilidad propuesta por Sober por una medida de ‘robustez’ de la arquitectura fenotípica. La robustez se basa en determinados elementos de la arquitectura, entre las cuales:

- ✓ Controles de sistema: feed-back positivo y negativo (por ej. la quimiotaxis bacteriana, que rige el movimiento de la bacteria por un estímulo químico)

⁴ Además de poderse medir, la definición de Kitano hace referencia al concepto de atractor que maneja también la teoría de sistemas complejos.

- ✓ Redundancia: diferentes componentes que se pueden reemplazar mutuamente (por ej. órganos dobles)
- ✓ Diversidad: diferentes formas de llevar a cabo la misma función (ej. glicolisis y fosforilación oxidativa para la producción de ATP/ácido láctico)
- ✓ Modularidad: módulos físicos, funcionales y temporales que permiten limitar localmente los daños causados por perturbaciones (por ej. células)
- ✓ Descoplamiento: aislamiento de las variaciones entre niveles inferiores y superiores de la organización.

Una vez definidas las dos dimensiones del diseño (eficacia reproductiva y robustez fenotípica), es posible mapear en un espacio bi-dimensional a los individuos de una población y trazar sus movimientos en respuesta a los diferentes procesos evolutivos, una vez se postulen los impactos que dichos procesos puedan tener sobre las dos dimensiones identificadas.

5. Espacio del Diseño

i. Elementos y movimientos

La fig. 1 representa el espacio del diseño propuesto.

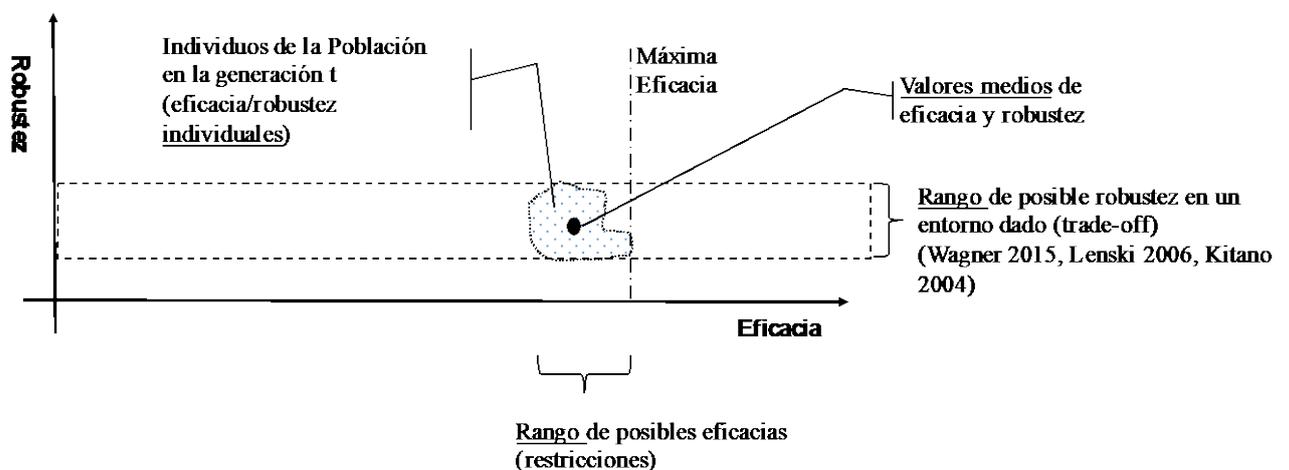


Fig. 1 – Espacio del Diseño

El área puntuada representa una población determinada, en la cual cada individuo tiene una eficacia y una robustez diferentes. La eficacia máxima está determinada por los vínculos genéticos, mientras que los límites superiores e inferiores de robustez están determinados por consideraciones sobre el trade-off entre el coste de mayor robustez y las ventajas que ésta proporciona.

En este espacio del diseño, cualquier fenómeno evolutivo se representa con un movimiento del área o con una modificación de su forma. Las diferentes fuerzas evolutivas, sea la Selección Natural sea cualquiera de las demás fuerzas analizadas en la sección 3, tienen un impacto diferente en una o en ambas de las dimensiones del diseño, impacto que puede ser relativo a la media o a la varianza de su valor poblacional. Consideremos algunos casos como ejemplos. La Selección Natural, bajo la hipótesis de ser la única fuerza en juego, tiene el efecto principal de incrementar la eficacia media de la población y de reducir su varianza (Fisher 1930, Price 1972), mientras que no tiene efecto directo sobre la robustez. Su efecto será el de mover el área poblacional hacia la derecha. La deriva genética, por otro lado, no tendrá a priori otro efecto que el de mover el área en una dirección cualquiera, sin modificar su forma, causando un incremento o una disminución casuales de eficacia y robustez. Una exaptación, finalmente, no tendrá efecto directo sobre la eficacia, pero incrementará la robustez media. La fig. 2 resume estos movimientos.

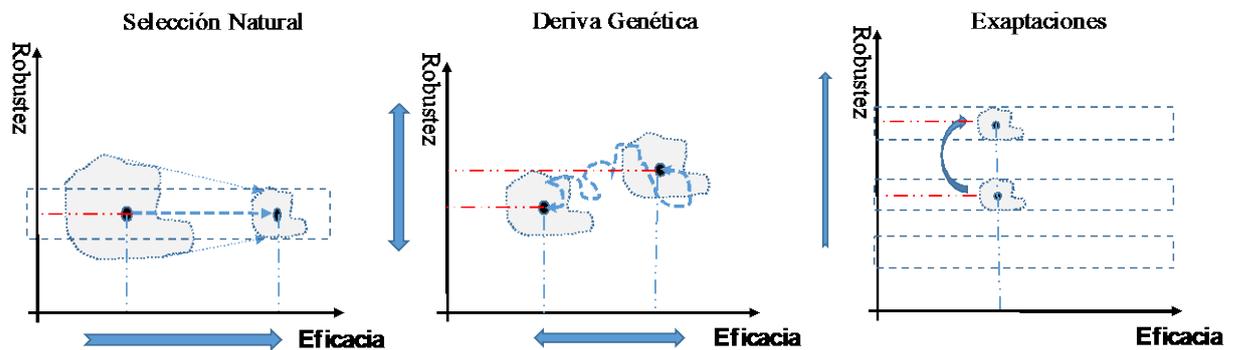


Fig. 2 – Impacto de algunas fuerzas evolutivas

En la siguiente sección proponemos dos ejemplos que ilustran cómo este marco teórico se puede aplicar a hecho evolutivos de diferentes naturalezas.

ii. Ejemplos

Como primer ejemplo consideremos nuevamente la variación del color de las alas de la *B. betularia* citada en la sección 4.i. Se trata de un hecho evolutivo que la teoría adaptacionista clásica puede explicar fácilmente: no hay cambios en la arquitectura del organismo, ni aparecen nuevos rasgos. Frente a un cambio en el entorno, algunas configuraciones fenotípicas (de entre todas las actualmente posibles) ven incrementada su eficacia, mientras que otras la ven reducida drásticamente. Después de una inicial contracción en el tamaño de la población, ésta vuelve a la misma configuración inicial, aunque con una mayoría de fenotipos de alas negras. Al no haber ningún cambio de robustez, la Selección Natural es suficiente para explicar todo el proceso. La fig. 3 resume las fases del hecho evolutivo.

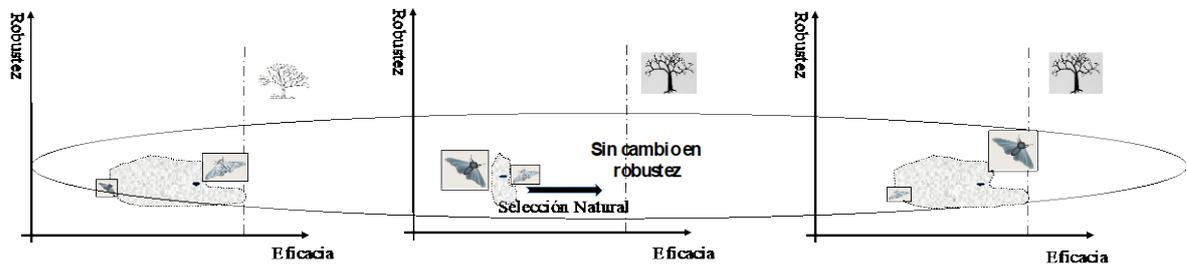


Fig. 3 - Adaptación como Respuesta a un cambio en el entorno (sin cambios en robustez)

Si analizamos ahora el ejemplo de la aparición de la función del vuelo, podemos observar que la naturaleza del cambio es sustancialmente más compleja. Aunque la Selección Natural debe haber jugado un papel importante, otras fuerzas han tenido que contribuir a la aparición de elementos arquitectónicos fundamentales como las plumas, y a su aprovechamiento para adquirir la habilidad para el vuelo. Sin pretender que la realidad se limite únicamente a la siguiente narración, sugerimos que han podido actuar por lo menos tres fuerzas en diferentes momentos (Prum 1999):

- ✓ Las plumas han aparecido por un fenómeno de deriva genética, que ha resultado en una mayor robustez de los individuos, capaces de sobrevivir en un rango térmico mayor.
- ✓ Esta mayor robustez, que de por sí no tenía por qué otorgar una ventaja adaptativa, ha podido ser aprovechada gracias a las condiciones del entorno. La novedad fenotípica se ha extendido en la población gracias a la acción de la Selección Natural.
- ✓ Una vez que las plumas se han desarrollado y perfeccionado gracias a la acción de la Selección Natural, la robustez se ha incrementado otra vez gracias a la exaptación que ha permitido aprovecharlas para el vuelo. También en este caso, el aumento de robustez no tenía por qué conllevar una ventaja adaptativa, pero las condiciones del entorno fueron favorables en ese sentido, y la Selección Natural extendió la novedad a toda la población, incrementando así la eficacia media.

La fig. 4 resume las cuatro fases y evidencia cómo, en cada una de ellas, los movimientos en eficacia y robustez son independientes.

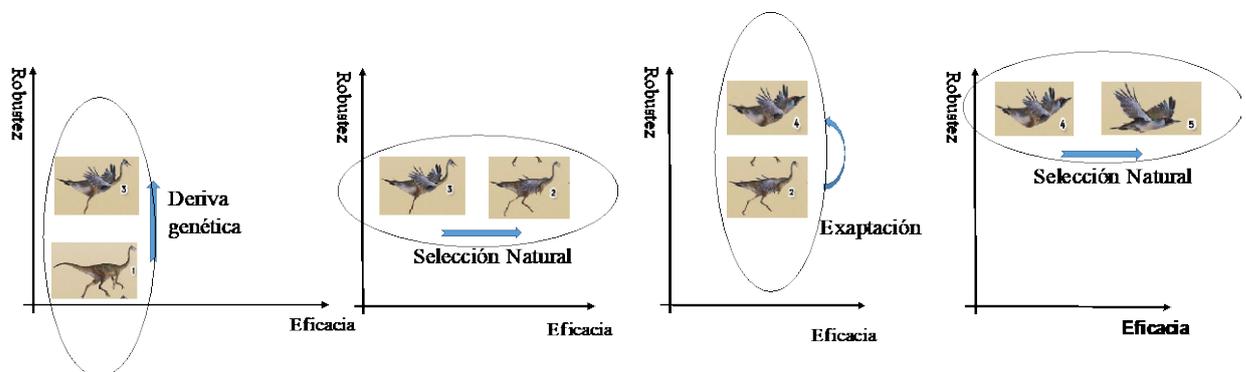


Fig. 4 – Evolución de la función del vuelo

6. Conclusiones

En las últimas décadas se han multiplicados las propuestas de mecanismos alternativo y complementarios a la Selección Natural para explicar el surgimiento de novedades fenotípicas. Esta abundancia se debe en parte a la gran variedad de fenómenos evolutivos diferentes que han podido identificarse. En este artículo, se propone una extensión de la medida de diseño biológico que incluya, además de la eficacia reproductiva del individuo,

su robustez fenotípica y se sugiere una forma original de modelar esta propuesta a través de un espacio bi-dimensional con el que podemos dar cuenta de las diferentes formas de evolución fenotípica. En el espacio bi-dimensional así definido es posible mapear los individuos de una población y trazar el impacto de diferentes mecanismos evolutivos sobre su eficacia y robustez medias, aclarando cuándo y en qué medida cada uno de los mecanismos es relevante para la explicación del fenómeno.

Bibliografía

- Alberch, P. (1991). From genes to phenotypes: dynamical systems and evolvability. *Genetica* 84, 5-11
- Birch, J. (2014), “Has Grafen formalized Darwin?”, *Biol Philos*, 29: 175-180
- Callebaut, W., Rasskin-Gutman, eds. (2005). *Modularity. Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. The MIT Press
- Charnov, E. L. (1976). Optimal Foraging, the Marginal Value Theorem, *Theoretical Population Biology*, Vol. 9, No. 2, April 1976
- Darwin, C., (2002), *El origen de las especies*, RBA
- Eldredge, N. & Gould, S.J. (1972), Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism, in *Models in paleobiology*, Shopf, TJM Freeman, Cooper / Co.
- Fisher, R. A. (1930). *Genetical theory of natural selection*. S.I.: Oxford Clarendon Press.
- Gould S.J., Lewontin S.J. (1979), The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program, *Proc. R. Soc. Lon.*, B 205, 581-598
- Gould, J.S., Vrba, E. S. (1982), Exaptation – A Missing Term in the Science of Form, *Paleobiology*, Vol. 8, No. 1: 4-15
- Grafen, A. (1999) “Formal Darwinism, the individual-as-maximizing-agent and bet- edging”, *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266, 799-803
- , (2000) “Development of the Price equation and natural selection under uncertainty” *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267, 1223-1227
- , (2002) “A first formal link between the Price equation and an optimization program”, *J. Theor. Biol.* 217, 75-91

- , (2007) “The Formal Darwinism project: a mid-term report”, *J. Evol. Biol.*, 1243-1254
- , (2014a) “The formal Darwinism project in outline”, *Biol Philos*, 29: 155-174
- , (2014b) “The formal Darwinism project in outline: response to commentaries”, *Biol Philos*, 29: 281-292
- Hall, B. K. (2003a). Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms. *Int. J. Dev. Biol.* 47: 491-495.
- Hall, B.K. (2003b). Unlocking the Black Box between Genotype and Phenotype: Cells and Cell Condensations as Morphogenetic (modular) Units. *Biol. & Philos.*, 18: 219-247.
- Kauffman, S., (2000). *Investigations*. Oxford University Press.
- Kitano, H. (2004). Biological robustness. *Nature Reviews Genetics*, 5(11), 826-837. doi:10.1038/nrg1471
- Kitano, H. (2007). Towards a theory of biological robustness. *Molecular Systems Biology*, 3(1), 137-n/a. doi:10.1038/msb4100179
- Maturana, H., & Varela, F. J. (1980). *Autopoiesis and cognition: The realization of the living*. Dordrecht: D. Reidel.
- Moczek, A. P. (2008). On the origins of novelty in development and evolution. *BioEssays* 30: 432-477
- Orzack, S.H. & Sober, E.R., eds. (2001). *Adaptationism and Optimality*. Cambridge University Press
- Parker, G., Maynard Smith, J. (1990). Optimality theory in evolutionary biology, *Nature*, 348: 27-33
- Pigliucci, M. (2008). Is evolvability evolvable? *Nature Reviews Genetics*, 9(1), 75-82. doi:10.1038/nrg2278
- Price, G. R. (1972). Fisher's 'fundamental theorem' made clear. *Annals of Human Genetics*, 36(2), 129.
- Prum, R. O. (1999). Development and evolutionary origin of feathers. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.* 285: 391-306
- Sober, E. (1998) Six Sayings about Adaptationism in D. Hull and M. Ruse (eds) *The Philosophy of Biology*. Oxford University Press.

Sober, E. (2009). *Philosophy of biology*. New York: Westview Press.

Van't Hoff et al. (2016). The industrial melanism mutation in British peppered moths is a transposable element. *Nature* 534: 102-105

Wagner, A., (2007). *Robustness and Evolvability in Living Systems*, Princeton University Press

Wagner, A. (2011), *The Origins of Evolutionary Innovations*, Oxford University Press

Wagner, A., (2015). *Arrival of the Fittest*, Oneworld Publications

Wright, S. (1982), The shifting balance theory and macroevolution, *Ann. Rev. Genet.* 16:1-19.