

Ernst Mayr

Por qué es única la biología

Consideraciones sobre la autonomía
de una disciplina científica

Discusiones

Lectulandia

¿Cuál es el significado real y profundo de la vida? ¿Cómo evolucionan y se desarrollan los organismos? ¿Cómo encaja el hombre en el complejo proceso de la evolución? Toda persona debería tener presente, a la hora de reflexionar sobre el mundo y los seres vivos, los conceptos básicos de la biología moderna: evolución, biodiversidad, competición, extinción, adaptación, selección natural, reproducción, etc. Estas ideas básicas, que deberían formar parte del conocimiento común de la humanidad, son unas herramientas imprescindibles para comprender el mundo y poder interpretarlo. Conocerse a sí mismo (la esencia biológica) y conocer nuestro lugar en la cadena del mundo conlleva, ante todo, comprender nuestro origen biológico. Sólo este conocimiento puede ayudarnos a abordar los grandes problemas morales y políticos a los que nos enfrentamos en el siglo XXI. Algunas de las tradiciones éticas de Occidente, que alimentaron el pensamiento clásico, han quedado obsoletas para definir una nueva concepción general del mundo debido a su rigidez y al brusco cambio operado en las condiciones de vida desde que se formularon en la antigüedad. Gracias al progreso del conocimiento científico, como expone con afán divulgativo este libro, el paradigma ha cambiado. En *Así es la biología*, el profesor Mayr pone todo su conocimiento de la disciplina y su experiencia docente al servicio de una argumentación clara y sencilla haciendo del recorrido de la evolución una apasionante historia de descubrimientos.

Lectulandia

Ernst Mayr

Por qué es única la biología

Consideraciones sobre la autonomía de una disciplina científica

ePub r1.0

oronet 18.10.16

Título original: *What Makes Biology Unique? Considerations on the autonomy of a scientific discipline*

Ernst Mayr, 2006

Traducción: José María Lebrón

Editor digital: oronet

ePub base r1.2

más libros en lectulandia.com

A mis hijas
Christa Elizabeth Menzel
y
Susanne Mayr Harrison
con amor y gratitud
por todo lo que me han dado

Por qué es única la biología

Del mismo autor

Una larga controversia y el darwinismo. Barcelona, 1995

Así es la biología, Barcelona, 1998

The growth of biological thought, Nueva York, 1985

What evolution is, Nueva York, 2002

This is biology: The science of the living world, Harvard, 1998

Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist, Harvard,
1999

Prólogo

Ésta es la última vez que paso revista a los conceptos polémicos en biología. Con anterioridad he publicado trabajos sobre casi todos estos temas, en algunos casos más de uno. De hecho, un examen de mi bibliografía revela que he analizado el problema de la especie en no menos de 64 publicaciones más, y me he visto involucrado en numerosas polémicas. Lo que ofrezco ahora es una versión revisada, más madura, de mis pensamientos. No soy tan optimista como para creer que he resuelto todas (ni siquiera la mayor parte) de estas polémicas, pero espero haber aportado claridad a ciertas cuestiones más bien confusas.

Lo que no comprendo es por qué la mayoría de los filósofos de la ciencia creen que los problemas de la filosofía de la ciencia pueden ser resueltos mediante la lógica. Sus interminables argumentos, documentados en números enteros de la revista *Philosophy of Science*, muestran que ésta no es la mejor manera de llegar a una solución. Un enfoque empírico (véase, por ejemplo, el capítulo 3 sobre la teleología y el capítulo 4 sobre la reducción) parece constituir un rumbo mejor.

Esta conclusión, por cierto, suscita una pregunta legítima acerca de si el enfoque tradicional de la filosofía de la ciencia es realmente el mejor. Esta posibilidad debe encararse si uno planea desarrollar una filosofía de la biología. El enfoque tradicional se basa en la suposición de que la biología es una ciencia de un modo exactamente semejante a como lo son cualesquiera de las ciencias físicas, pero existen muchos hechos que cuestionan esta presunción. Esto origina la preocupante cuestión de si no se debiera escoger, para construir una filosofía de la biología, un enfoque diferente del que ha sido hasta ahora tradicional en la filosofía de la ciencia. Una respuesta a esta cuestión requiere analizar profundamente el marco conceptual de la biología y compararlo con el marco conceptual de la física. Aparentemente semejante análisis y comparación nunca se han llevado a cabo. El principal objetivo de esta obra es hacerlo.

En el curso de esta tarea descubrí que en el campo de la biología existen numerosas controversias no resueltas que tienen que ver con problemas tales como el de la especie, la naturaleza de la selección, el uso de la reducción, y varios otros. Es preciso lograr claridad sobre estos temas antes de poder tratar la cuestión de la posición que ocupa la biología frente a varias ciencias físicas. Cualquier incertidumbre acerca de un problema menor puede ser usada por algunos que se oponen a determinadas teorías principales de la biología para rechazar esa teoría básica. Esto ya ha sucedido en forma particularmente frecuente con el darwinismo en

conjunto. Existen todavía ciertas incertidumbres acerca de algunos fenómenos evolutivos tales como el conflicto entre la explosiva especiación de los peces cíclidos en los lagos de África Oriental y la estasis del fenotipo en los fósiles vivientes, pero la validez del paradigma darwiniano básico se halla ahora establecida de modo tan firme que simplemente ya no puede cuestionarse.

No obstante, el análisis crítico de los controvertidos problemas a los que paso revista desde el capítulo 5 hasta el 11 ayudará a clarificar algunos puntos oscuros. A primera vista, agrupar los tópicos de esos capítulos podría parecer que produce una perturbadora heterogeneidad. Pero un estudio más detallado muestra que las conclusiones a que se llega en cada uno efectúan una importante contribución a la comprensión de la evolución. Quienes estén dictando un curso sobre la historia y la filosofía de la biología encontrarán particularmente útiles los capítulos sobre la maduración del darwinismo, la selección y la evolución de los seres humanos. Estos capítulos, asimismo, complementan el tratamiento de esos mismos temas en *What evolution is* (Mayr, 2001).

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Mayr, E. (2001), *What evolution is*, Nueva York, Basic Books.

Agradecimientos

Esta obra, producto de casi 80 años de estudio, tiene una gran deuda de gratitud con una multitud de amigos y mentores. La mayoría ya no está entre nosotros, como Erwin Stresemann, Bernard Rensch, Theodosius Dobzhansky, Michael Lerner, James P. Chapin, J. B. S. Haldane, E. B. Ford, David Lack, Konrad Lorenz, Niko Tinbergen y muchos otros.

Por fortuna hay algunos a quienes puedo dar las gracias personalmente. Walter Bock es a quien más debo. Ha leído críticamente los borradores de mis manuscritos y me he beneficiado en gran medida de sus constructivas sugerencias. A menudo he consultado a Francisco Ayala, Jared Diamond, Doug Futuyma, Michael Ghiselin, Verne Grant, Axel Meyer, David Pilbeam, Frank Sulloway y Bruce Wallace, y he recibido en todos los casos información útil y consejos constructivos. También consulté a Fred Burkhardt, J. Cain, J. Coyne, James Crow, Franz De Waal, J. Haffer, François Jacob, Lynn Margulis, Robert May, Eviatar Nevo, J. W. Schopf, Steve Stanley, Robert Triven, James D. Watson, E. O. Wilson y R. W. Wrangham, quienes aportaron valiosa información y sabios consejos. Todo esto mejoró la confiabilidad y la competencia de este volumen. No tuve una secretaria permanente cuando este volumen estaba en producción, pero pude disponer de ayuda estudiantil de tiempo parcial durante los últimos siete años, que efectuó invalorable contribuciones a la calidad de este trabajo. Pero fue Alison Pine quien, con toda eficiencia, supervisó la impresión de este libro en los últimos dos años. Tengo con ella una deuda especial de gratitud.

Introducción

Mi padre tenía una importante biblioteca. Aunque era jurista de profesión, sus mayores intereses radicaban en la historia y la filosofía, en especial los filósofos alemanes Kant, Schopenhauer y Nietzsche. Nunca leí ninguno de esos libros de filosofía, salvo que se clasifique a Haeckel (*Enigmas del universo*) entre los filósofos. Sin embargo, en la casa de mis padres la filosofía era siempre mencionada con gran respeto. La filosofía era la lectura favorita de la hermana soltera de mi padre, a quien la familia consideraba brillante.

Mi contacto real con esa disciplina, no obstante, no tuvo lugar hasta que me preparé para la parte filosófica de mi examen de doctorado. En la Universidad de Berlín había que pasar un examen en filosofía para completar el doctorado. Seguí cursos de historia de la filosofía y un seminario sobre la *Crítica de la razón pura* de Kant. Francamente, no entendí de qué se trataba todo eso. Se me permitió elegir en qué rama de la filosofía quería ser examinado, y, tal cual, rendí examen sobre positivismo, que era lo que yo había pedido. Pasé con una A porque me había preparado bien.

Como resultado de mis estudios saqué la conclusión de que la filosofía tradicional de la ciencia tenía poco o nada que ver con la biología. Cuando pregunté (allá por 1926) cuáles eran los filósofos más útiles para un biólogo, me dijeron que eran Driesch y Bergson. Cuando viajé a Nueva Guinea un año y medio más tarde, las principales obras de estos dos autores fueron los únicos libros que arrastré conmigo por los trópicos durante dos años y medio. De noche, cuando no estaba ocupado descuerando aves, leía esos dos volúmenes. Como resultado, para la época en que volví a Alemania había llegado a la conclusión de que ni Driesch ni Bergson tenían la respuesta para lo que yo buscaba. Ambos autores eran vitalistas, y a mí no me servía una filosofía basada en una fuerza tan oscura como la *vis vitalis*.

Pero yo también estaba desilusionado por la filosofía tradicional de la ciencia, que estaba íntegramente basada en la lógica, la matemática y las ciencias físicas, y que había adoptado la conclusión de Descartes de que un organismo no era otra cosa que una máquina. Este cartesianismo me dejaba totalmente insatisfecho, lo mismo que el saltacionismo. ¿A quién podía recurrir?

Durante los siguientes veinte años, aproximadamente, ignoré la filosofía en mayor o menor medida, pero entonces, en su debido momento, mis actividades referentes a la sistemática teórica y, aun más, las que tenían que ver con la biología evolutiva, me trajeron de vuelta a la filosofía. Empecé a sentir una vaga sensación de

que los nuevos conceptos y principios que encontraba en las ramas más teóricas de la biología podrían constituir un buen punto de partida para una genuina filosofía de la biología. Pero aquí tenía que ser muy cuidadoso. No quería caer en una trampa como el vitalismo o convertirme en un teleologista, como Kant en su *Crítica del juicio*. Estaba decidido a no aceptar ningún principio o causa que estuviese en conflicto con las leyes naturales de Newton. La biología para la que yo quería encontrar una filosofía tenía que demostrar ser una ciencia genuina, auténtica.

Si bien en el siglo xx se publicaron bastantes libros titulados *Filosofía de la biología*, sólo merecen este título parcialmente. Obras tales como las de Ruse (1973), Kitcher (1984), Rosenberg (1985) y Sober (1993) tratan acerca de cuestiones y teorías biológicas, pero empleando el mismo marco epistemológico que los libros sobre filosofía de la física. Es en vano buscar un tratamiento adecuado de los aspectos autónomos de la biología, tales como las biopoblaciones y la causación (explicación) dual. Aunque gran parte de las metodologías de la filosofía de las ciencias físicas puede ser empleada también en una filosofía de la biología, descuidar los temas específicamente biológicos deja un vacío doloroso. A causa de su filosofía básica, estos volúmenes se han descrito como cartesianos. Quienes estaban buscando una filosofía de la biología podían elegir entre un volumen que era, o bien vitalista en lo fundamental, o bien cartesiano.

Yo tenía una ambición no muy férvida de escribir un libro que llenara ese vacío, pero me di cuenta de que mi preparación filosófica era deficiente. También estaba preocupado con investigaciones sin terminar en materia de sistemática, evolución, biogeografía e historia de la biología. Simplemente, no estaba en condiciones para intentar componer una filosofía de la biología como la que tenía en mente.

Lo que sí podía hacer era escribir una serie de ensayos que sirvieran de base para ese libro a un filósofo debidamente preparado. He escrito esos ensayos durante los últimos veinte años; a veces una versión anterior era reemplazada a su debido tiempo por otra más madura. En verdad, de los doce capítulos de este volumen, todos menos cuatro (capítulos 1, 4, 6 y 10) constituyen versiones revisadas de publicaciones anteriores. Un lector que eche una rápida mirada a la lista de encabezamientos de los capítulos podría llegar a la conclusión equivocada de que este libro es un batiburrillo de temas no relacionados entre sí. Pero no es éste el caso, como lo voy a explicar en una corta descripción de cada capítulo.

El historiador de la biología se encuentra en una difícil y peculiar situación. Había una serie de campos que tenían que ver con el mundo viviente —la fisiología, la taxonomía y la embriología vinculada con la medicina— en los cuales se llevaban a cabo estudios que más tarde se convirtieron en respetables componentes de las ciencias biológicas. Pero en el siglo xviii y a principios del xix no eran tratados como parte de la ciencia cohesiva finalmente reconocida como biología.

Aunque Linneo llevó a un gran florecimiento de la sistemática, fue realmente Buffon (Roger, 1997) quien dirigió la atención al organismo viviente. La palabra

biología fue introducida alrededor de 1800 en forma independiente por tres autores, pero describía algo que estaba por venir y no un campo que ya existía. Finalmente llegó en el siglo XIX cuando, en un período de unos cuarenta años, se establecieron todas las subdivisiones principales de la biología. Los siguientes nombres y fechas indican estos desarrollos: K. E. van Baer (1828), embriología; Schwann y Schleiden (1838-1839), citología; J. Müller y Bernard (décadas de 1840 y 1850), fisiología; Darwin y Wallace (1858-1859), evolución; y Mendel (1866; 1900), genética. La biología se desarrolló como una rama aparte de la ciencia durante este lapso de cuarenta años. Pero no fue sino hasta la segunda mitad del siglo XX que la biología adquirió autoridad entre las ciencias.

EL OBJETO DE CADA CAPÍTULO

Capítulo 1. La ciencia y las ciencias

En el capítulo 1 muestro que la biología es una ciencia genuina, aunque posee algunas propiedades que no se encuentran en las ciencias físicas. Lo que importa, sin embargo, es que la biología tiene las características indispensables de las verdaderas ciencias, tales como la química y la física. Se justifica tratar de desarrollar una rama de la filosofía de la ciencia dedicada a la biología.

Capítulo 2. La autonomía de la biología

No obstante, también hallo que la biología, si bien es una ciencia genuina, posee ciertas características que no se encuentran en otras ciencias; en otras palabras, muestro en este capítulo que la biología es una ciencia autónoma.

Los siguientes diez capítulos estudian diversos aspectos de la biología que deben ser plenamente comprendidos por quienquiera desee estudiar la filosofía de la biología. Las conclusiones a las que se llega en éstos reforzarán los fundamentos de una auténtica filosofía de la biología.

Capítulo 3. Teleología

La biología no podía ser aceptada como una ciencia genuina mientras no eliminase de su marco de teorías la teleología cósmica. Es, por tanto, esencial mostrar que la palabra teleológico se ha empleado para cinco tipos diferentes de fenómenos o procesos naturales, los cuales deben ser distinguidos entre sí con cuidado. Se dispone de satisfactorias explicaciones empíricas para cuatro tipos de fenómenos o de procesos que son tradicionalmente descritos como teleológicos; éstos pueden ser explicados por leyes naturales de manera exhaustiva. Sin embargo, nunca se han encontrado pruebas de la existencia del quinto tipo, de la teleología cósmica.

Capítulo 4. ¿Análisis o reduccionismo?

Hasta mediados del siglo XX una importante creencia filosófica de los fisicalistas era que un fenómeno tenía que ser reducido a sus más pequeños componentes para llegar a una explicación completa. Por lo general, esto significaba que la explicación sólo se podía lograr en el más bajo nivel de organización. La conclusión resultaba particularmente perturbadora para los biólogos, porque en los más bajos niveles de organización una reducción semejante abandonaba la biología y trataba exclusivamente de fenómenos físicos. En este capítulo mostraré, empero, que una reducción tal no sólo no es necesaria sino que es en realidad imposible. El apoyo a la reducción fue en parte el resultado de una confusión con el análisis. El análisis es y siempre será una metodología importante en el estudio de los sistemas complejos. La reducción, por otra parte, se basa en suposiciones no válidas y debería ser eliminada del vocabulario de la ciencia.

Capítulo 5. El influjo de Darwin sobre el pensamiento moderno

Charles Darwin aportó muchos de los conceptos sobre los que descansa el paradigma de la biología moderna. Algunos de éstos fueron controvertidos durante largo tiempo y aún encuentran oposición entre ciertos evolucionistas. No es posible, por tanto, tener una plena comprensión de la autonomía de la biología sin un análisis del darwinismo. La biología moderna es, por cierto, conceptualmente darwinista en gran medida. Si bien en publicaciones anteriores intenté caracterizar este aporte al pensamiento biológico, su importancia para la filosofía de la biología es tan grande que este análisis renovado debería ser bienvenido.

Capítulo 6. Las cinco teorías de Darwin sobre la evolución

A lo largo de su vida Darwin se refirió a su teorización sobre la evolución como “mi teoría”, en singular. No obstante, ahora resulta claro que el paradigma evolutivo de Darwin se halla integrado por cinco teorías que son independientes entre sí. Desgraciadamente, el no percibir esta independencia llevó a Darwin y a otros que lo siguieron a varias falsas interpretaciones. Nunca se podrá entender la autonomía de la biología si no se comprende la naturaleza de las cinco teorías de Darwin.

Capítulo 7. La maduración del darwinismo

El conjunto de ideas y teorías que los principales evolucionistas consideran hoy como los componentes básicos del darwinismo es todavía notablemente similar a las propuestas originales de Darwin en 1859; en gran medida, pero no enteramente. En

especial, Darwin no se había dado cuenta de que “su teoría” (en singular) es en realidad un complejo de cinco teorías diferentes. Éstas fueron aceptadas por otros evolucionistas en diferentes momentos; la selección natural fue la última, tras casi ochenta años de discusiones.

La aceptación de la evolución es por supuesto un requisito para la aceptación de las otras cuatro teorías. Pero la validez de cada una de esas cuatro teorías es independiente de la validez de las otras tres. Se puede tener una teoría de la especiación incluso si se rechaza la selección natural o el gradualismo. Muchas de las polémicas darwinistas se debieron a que no se tuvo en cuenta el descubrimiento de que la validez de cada una de las cuatro teorías darwinistas es en gran parte independiente de la validez de las otras.

Capítulo 8. Selección

Esta teoría (o manojito de teorías) fue, por varias razones, la que encontró más prolongada resistencia. De hecho, el concepto moderno de esta teoría difiere en varios modos de la versión darwinista originaria. Por ejemplo, ahora se considera a la selección más como un proceso de eliminación no aleatoria que de selección positiva, y esto puede facilitar la supervivencia de más y más variantes divergentes. Asimismo, ya no se considera la variación y la eliminación simplemente como opuestas entre sí sino que se empieza a examinar la producción de variedad y el siguiente paso de eliminación como dos pasos en un solo proceso. Sigue habiendo considerable incertidumbre acerca del papel de la variación durante la evolución, pero no hay discusión acerca de que la selección se halla involucrada en casi todas las instancias del cambio evolutivo. El conocimiento de todos los aspectos de la selección es por tanto básico para una comprensión plena de la evolución.

Capítulo 9. Las revoluciones científicas de Thomas Kuhn ¿tienen realmente lugar?

Es extraordinario cómo ha cambiado la biología en los últimos doscientos años: primero la afirmación de la biología como ciencia válida en el lapso que va desde 1828 hasta 1866, luego la revolución darwinista, después la genética y la nueva sistemática, y finalmente la revolución de la biología molecular. El filósofo está profundamente interesado en la naturaleza de esos cambios. ¿Fueron graduales o bien tuvieron lugar en una serie de revoluciones científicas? Y si esto último fuera cierto, ¿cuál sería la naturaleza de esas revoluciones? No se puede entender la naturaleza de la ciencia biológica actualmente aceptada salvo que se comprenda la naturaleza de los cambios conceptuales de los últimos doscientos años. Trato, en especial, de contestar en este capítulo la cuestión de si el concepto de Kuhn acerca de las revoluciones científicas encuentra o no apoyo en la biología.

Capítulo 10. Otra mirada al problema de la especie

Cualquiera que sea la rama de la biología en la que se esté interesado, es preciso trabajar con especies. Éstas constituyen la unidad principal en biogeografía, en taxonomía y en todas las ramas comparativas de la biología. La evolución se caracteriza por cambios irreversibles en el nivel de la especie. Al tener en cuenta esta descollante importancia de la especie en biología, me parece casi escandaloso que exista todavía tanto desacuerdo e incertidumbre acerca de casi todos los aspectos de la especie. No existe otro problema en biología sobre el que se haya escrito más y sobre el que se haya logrado menos unidad que el problema de la especie. Cualquier análisis de la autonomía de la biología que no tratase de echar luz sobre el origen y la naturaleza de la especie sería incompleto. Mi propia perspectiva apunta a las razones de este problema de larga duración y aparentemente insoluble, y efectúa sugerencias enderezadas a una solución.

Capítulo 11. El origen de los seres humanos

Uno de los descubrimientos chocantes de Darwin fue que la especie humana no es algo completamente diferente del resto del mundo viviente, como casi todo el mundo creía, sino que es parte de él, y que de hecho los simios son ancestros de los humanos. Aunque esta conclusión se había vuelto ya inevitable gracias al aporte tanto de la biología comparativa como del registro fósil, ahora ha sido mil veces confirmada por la biología molecular. Lo que resulta particularmente interesante es que, al proponer narrativas históricas que incluyen la historia vital de nuestros ancestros, es posible reconstruir una historia de los homínidos bastante convincente. El argumento que se propone en este capítulo se basa mayormente en inferencias, pero pueden ser cotejadas con muchos hechos provenientes del estudio de los fósiles y de la biología molecular. La novedosa narrativa histórica que propongo tendrá que ser puesta a prueba una y otra vez. Posee, sin embargo, la gran ventaja de suministrar un relato bastante plausible de las diversas etapas a través de las cuales un ancestro semejante a un chimpancé en la selva tropical evolucionó hasta llegar al *Homo sapiens*. Son precisamente los rasgos autonómicos de la biología los que hacen posible una reconstrucción aceptable. Aportan un fundamento sólido a la reconstrucción de la historia humana, que una explicación basada sólo en la física nunca hubiera podido proveer.

Capítulo 12. ¿Estamos solos en este vasto universo?

Esta pregunta ha sido planteada durante más de dos milenios. A modo de resultado de la exploración espacial de los últimos años se ha desarrollado un programa de investigación específico que trata de establecer contacto con cualquier civilización que pudiese existir en alguna parte del universo. Quienes han pensado en este

proyecto pueden clasificarse en dos grupos. Uno es el grupo optimista y está casi enteramente integrado por científicos físicos, en especial astrónomos, convencidos de que una búsqueda de inteligencia extraterrestre es prometedora. En contraposición a ellos, un grupo pesimista, formado mayormente por biólogos, ha desarrollado una lista de razones por las cuales tal búsqueda carece por completo de perspectivas. En este capítulo presento las razones biológicas, habitualmente descuidadas por los astrónomos, de por qué existe tan escasa probabilidad de éxito.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Kant, I. (1781), *Kritik der Reinen Vernunft* [trad. esp.: *Crítica de la razón pura*, Buenos Aires, Losada, 2003; Barcelona, Folio, 2003].
- Kitcher, P. (1984), “1953 and all that”, *Philosophical Reviews*, N. 93, pp. 335-373.
- Rosenberg, A. (1985), *The structure of biological science*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Roger, J. (1997 [1989]), *Buffon. A life in natural history*, Ithaca, Cornell University Press.
- Ruse, M. (1973), *The philosophy of biology*, Londres, Hutchinson [trad. esp.: *La filosofía de la biología*, Madrid, Alianza, 1990].
- Sober, E. (1993), *Philosophy of biology*, Boulder, co, West View Press [trad. esp.: *Filosofía de la biología*, Madrid, Alianza, 1996].

1

La ciencia y las ciencias

La biología es una ciencia; no hay discusión sobre este enunciado, ¿o es que sí la hay? Las dudas acerca de esta afirmación se han suscitado por importantes diferencias entre diversas definiciones de la ciencia que son ampliamente aceptadas. Una definición comprehensiva, pragmática, de la ciencia podría ser: “Ciencia es el intento humano de lograr una mejor comprensión del mundo mediante la observación, la comparación, el experimento, el análisis, la síntesis y la conceptualización”. Otra definición podría ser: “Ciencia es un cuerpo de hechos (‘conocimiento’) y los conceptos que permiten explicar esos hechos”. Hay muchas otras. En un libro reciente (Mayr, 1997: 24-44) he dedicado un capítulo de veinte páginas a un análisis del tema “¿qué es la ciencia?”.

Las dificultades surgen porque el término ciencia ha sido usado también por muchas actividades humanas no incluidas en las ciencias naturales, tales como las ciencias sociales, la ciencia política, la ciencia militar, y áreas más distantes tales como la ciencia marxista, la ciencia occidental, la ciencia feminista, e incluso la ciencia cristiana y la ciencia creacionista. En todas esas combinaciones la palabra ciencia se emplea con un sentido inclusivo que resulta delusorio. Igualmente delusorio, empero, es el extremo opuesto, la decisión de algunos físicos y filósofos fisicalistas de restringir la palabra ciencia a la física de base matemática. Una vasta bibliografía muestra cuán difícil, si no imposible, parece ser trazar una línea divisoria entre la ciencia incontrovertible y los campos contiguos. Esta diversidad es una herencia histórica.

Es posible sostener que la ciencia se originó en tiempos anteriores a la invención de la escritura, cuando la gente empezó a preguntar “¿cómo?” y “¿por qué?” acerca del mundo. Gran parte de lo que los filósofos estaban haciendo en Grecia y en las colonias jónicas de Asia Menor y de Italia meridional era ciencia rudimentaria. En la obra de Aristóteles hay unos muy respetables comienzos de la ciencia de la biología. Se acepta, sin embargo, que la así llamada revolución científica de los siglos XVI y XVII, caracterizada por Galileo, Descartes y Newton, constituyó el verdadero comienzo de lo que hoy se llama ciencia. En esa época la mayoría de los fenómenos del mundo inanimado y del viviente todavía no era explicado en función de causas naturales, y Dios aún se consideraba la causa última de todo. A su debido tiempo, sin embargo, se adoptaron cada vez más las explicaciones seculares y se las consideró

ciencia legítima. Ésta constaba primariamente de dos ramas de la ciencia, la mecánica y la astronomía. No cabe extrañarse de que en esa época el concepto de ciencia fuese el de estas dos ciencias físicas. Para Galileo la mecánica era la ciencia dominante, y lo siguió siendo durante siglos.

Cuando la vida intelectual revivió después de la Edad Media, no existía una palabra para lo que hoy se llama ciencia. De hecho, la palabra inglesa *science* para lo que los modernos llaman ciencia fue introducida por Whewell por primera vez en 1840. No obstante, en la época de la revolución científica, en los siglos XVI, XVII y XVIII, la ciencia era concebida en forma muy amplia por algunos autores y en forma muy estrecha por otros.

El filósofo Leibniz es el mejor ejemplo de la concepción amplia. Para él y para sus seguidores una “ciencia era un cuerpo doctrinal que podía ser conocido sistemáticamente y con un alto grado de certeza; se la contraponía o bien a la ‘opinión’, aquello que sólo puede ser captado con un grado de certeza menor, o bien al ‘arte’, aquello que implicaba una práctica, más que una doctrina” (Garber y Ariew, 1998). Así concebida, la ciencia comprendía las ciencias naturales, la historia natural (incluidas la medicina, la geología y la química), la matemática, la metafísica y también los escritos teológicos, la historia europea y la lingüística. Esta conceptualización excesivamente amplia de la ciencia sigue viva en el concepto alemán de *Geisteswissenschaften*. Todo lo que en los países anglófonos se engloba en las humanidades, en la bibliografía alemana figura como *Geisteswissenschaften*.

Éstas incluyen el estudio de los clásicos, la filosofía, la lingüística y la historia. Como resultado de ello en Alemania se reconocían dos tipos de *Wissenschaften*, las ciencias naturales y las *Geisteswissenschaften*. Existe, en verdad, cierto tipo de justificación para incluir algunas de las disciplinas humanísticas mencionadas entre las ciencias verdaderas. Son las que emplean métodos y adoptan principios análogos a los de las ciencias naturales. Esto llevó a una discusión acerca de dónde trazar el límite entre los dos tipos de ciencias. Al considerar cuán similar es la biología evolutiva a la ciencia histórica y cuán diferente es de la física en materia de conceptualización y metodología, no cabe sorprenderse de que trazar una línea definida entre las ciencias naturales y las humanidades sea tan difícil, y en verdad casi imposible. Por ejemplo, alguien podría trazar esta línea entre la biología funcional y la evolutiva, vinculando la biología funcional con las ciencias naturales y la biología evolutiva con la ciencia de la historia.

FISICALISMO

Un extremo está constituido por la ciencia de Galileo (1564-1642). En esa época únicamente existía una ciencia, la mecánica (que incluía la astronomía). De ahí que la definición de Galileo se basara en su conocimiento de la mecánica. Al no tener otras

ciencias con las cuales comparar la mecánica, no se dio cuenta de que esta caracterización de la “ciencia” (= mecánica) incluía dos conjuntos diferentes de características: las válidas para cualquier ciencia genuina y las válidas sólo para la mecánica. Por ejemplo, no se dio cuenta de que la matemática desempeña en la mecánica un papel mucho más importante que en la mayoría de las otras ciencias. Por eso la matemática tuvo un papel dominante en la imagen galileica de la ciencia. Galileo insistió en que el libro de la naturaleza “no puede entenderse si no se aprende primero a comprender el lenguaje y leer las letras en que está escrito. Está escrito en el lenguaje de la matemática, y sus letras son triángulos, círculos y otras figuras geométricas sin las cuales es humanamente imposible entender ni una sola palabra del mismo; sin ellas se deambula sin rumbo por un oscuro laberinto” (Galilei, 1632). Como es natural, la discriminación tampoco fue llevada a cabo por nadie más, porque al principio no existían otras ciencias con las cuales comparar la mecánica. La física con un fundamento matemático se convirtió en el modelo de la ciencia para Galileo, Newton y todos los otros grandes de la revolución científica. Esta interpretación fiscalista dominó el pensamiento de los filósofos de la ciencia. Y siguió siendo así durante los siguientes 350 años. Es curioso que en la mayor parte de los análisis de la ciencia en esos siglos se pasase por alto que ya existían también otras ciencias. En lugar de eso, estas otras ciencias fueron comprimidas en el marco conceptual de la física. La matemática siguió siendo la marca distintiva de la verdadera ciencia. Kant certificó esta opinión diciendo que “sólo hay ciencia genuina [*richtig*] en cualquier ciencia, en la medida en que contenga matemática”. Y esta valorización sumamente exagerada de la física y de la matemática ha dominado hasta hoy. ¿Cuál habría sido la categoría científica de *El origen de las especies* de Darwin (1859), que no contiene ni una sola fórmula matemática y presenta un único diagrama filogenético (que no es una figura geométrica), si Kant hubiese tenido razón? Ésta fue también la filosofía de la ciencia de los principales filósofos (por ejemplo, Whewell o Herschel) que influyó sobre el pensamiento de Darwin (Ruse, 1979). Y sin embargo varios de los más recientes filósofos de la ciencia han publicado una *Filosofía de la biología* basada estrictamente en el marco conceptual de las ciencias físicas clásicas (por ejemplo, Kitcher, 1984; Ruse, 1973; Rosenberg, 1985), al tiempo que pasan por alto los aspectos autónomos de la biología (véase el capítulo 2).

Sí, Dios fue el creador de este mundo y, ya sea directamente o mediante sus leyes, fue el responsable de todo lo que existió y ocurrió. Para Galileo y sus seguidores la ciencia no era una alternativa a la religión sino parte inseparable de ella; esto siguió siendo así desde el siglo XVI hasta la primera mitad del XIX, y fue aceptado por los grandes filósofos de ese período, incluido Kant. Sin embargo, la vigorosa expansión de la ciencia de los siglos XVIII y principios del XIX fue capaz de hallar una explicación natural para un fenómeno tras otro que antes habían requerido invocar la presencia de Dios. Finalmente sólo se prestó aquiescencia formal a la postura de Galileo acerca del papel dominante de la matemática en la ciencia.

Incluso después de la considerable liberalización del fisicalismo en los últimos cien años, sigue siendo cuestionable en qué medida puede suministrar una base para la filosofía de la biología. Tradicionalmente los historiadores de la física han exagerado la importancia de los grandes descubrimientos de la física en la década de 1920 (mecánica cuántica, relatividad, física de las partículas elementales, etc.). El historiador Pais dijo, por ejemplo, que las teorías de Einstein “han modificado profundamente el modo como los hombres y mujeres modernos piensan acerca de los fenómenos de la naturaleza inanimada”. Pero luego lo pensó mejor, se dio cuenta de su exageración y corrigió su afirmación de esta manera: “Sería realmente mejor decir ‘científicos modernos’, en lugar de ‘hombres y mujeres modernos’”: De hecho, sería aún mejor decir “científicos físicos”: porque las teorías de Einstein no afectaron en absoluto a otros científicos. Por cierto, para apreciar las contribuciones de Einstein en su plenitud se necesita un adiestramiento en el estilo de pensamiento de los físicos y en ramas especiales de la matemática. Requiere mucho optimismo suponer que incluso uno de cada cien mil seres humanos hoy vivientes tiene algún tipo de conocimiento acerca de qué se trata la relatividad de Einstein. De hecho, casi ninguno de los grandes descubrimientos de la física de la década de 1920 ha ejercido un efecto perceptible sobre la biología.

UNA PROLIFERACIÓN DE CIENCIAS

A partir del siglo XVI, la revolución científica coincidió con el surgimiento de varias otras ciencias, que incluían ciencias históricas tales como la cosmología, la geología y varios campos tradicionalmente considerados parte de las humanidades, tales como la psicología, la antropología, la lingüística, la filología y la historia. Todas se volvieron cada vez más científicas en los siglos siguientes. Esto resultó válido sobre todo para las investigaciones que finalmente se combinaron bajo el nombre de biología.

En el siglo IV a. C. Aristóteles había hecho notables contribuciones a la biología, en especial acerca de su metodología y sus principios. Aunque se hicieron unos pocos descubrimientos interesantes adicionales más tarde, en el período helenístico y por Galeno y su escuela, la biología permaneció en un estado más o menos latente hasta el siglo XVI. No obstante, se hicieron algunos aportes en dos áreas muy distantes. Las escuelas médicas del siglo XVI en adelante estaban empezando a hacer progresos en materia de anatomía, embriología y fisiología; al mismo tiempo la historia natural, en el sentido más amplio de la palabra, fue igualmente impulsada por teólogos naturales como Ray, Derham y Paley, por naturalistas como Buffon y Linneo, y por numerosos naturalistas legos.

Como se verá, en los siglos XVII y XVIII los estudiosos del mundo viviente, tanto en las escuelas médicas como entre los historiadores naturales (teología natural),

sentaron en forma activa las bases de una ciencia biológica. Sin embargo, la existencia de la biología como campo de estudios fue casi universalmente ignorada por los historiadores y filósofos. Cuando Kant (1790), en su *Crítica del juicio*, tuvo muy poco éxito en su intento de explicar los fenómenos del mundo viviente con la ayuda de leyes y principios newtonianos, resolvió ese dilema atribuyendo los procesos biológicos a la teleología. La mayoría de los otros filósofos se limitaron a ignorar la existencia de la biología. La ciencia es la física, dijeron simplemente. Más recientemente, los escritos de los filósofos, desde la Escuela de Viena hasta Hempel y Nagel y hasta Popper y Kuhn, se basaron estrictamente en las ciencias físicas y se aplicaron sólo a ellas. Cuando C. P. Snow criticó la brecha existente entre la ciencia y las humanidades, de hecho describió la que había entre las ciencias físicas y las humanidades. En esta cuestión la biología no fue mencionada en ninguna parte. En fechas tan tardías como las décadas de 1970 y 1980 varios filósofos (por ejemplo, Hull, 1974; Ruse, 1973; Sober, 1993) escribieron filosofías de la biología basadas fundamentalmente en el marco conceptual de las ciencias físicas. Por supuesto, sus respectivas formaciones académicas habían sido en lógica o matemática, más que en biología.

Algunos autores se liberaron de este monopolio de las ciencias físicas (a menudo designado como cartesianismo) porque se dieron cuenta de que estos intentos estrictamente fisicalistas no constituían un fundamento adecuado para una filosofía de la biología. Pero su propuesta tampoco resultó ser la solución buscada, porque invocaron fuerzas ocultas (vitalismo y teleología). Los últimos representantes conocidos de este enfoque vitalista fueron Bergson (1911) y Driesch (1899) (véase el capítulo 2). Si bien estos autores percibieron que el vitalismo constituía un enfoque no válido, no pudieron encontrar una solución mejor. En la década de 1950 me resultó claro que cualquier enfoque de una filosofía de la biología basado fundamentalmente en la lógica y la matemática más que en los conceptos específicos y peculiares de la biología resultaría insatisfactorio. La solución tenía que provenir de la biología, pero ¿qué tenía que hacer la biología para encontrarla?

¿POR QUÉ ES DIFERENTE LA BIOLOGÍA?

A pesar de espectaculares avances, tales como la genética, el darwinismo y la biología molecular, se siguió tratando a la biología como una rama de la ciencia fisicalista. Sólo unos pocos filósofos se percataron de que la mecánica y todas las ciencias posgalileicas poseían en esencia dos tipos de atributos. Éstos son, en primer lugar, las características que comparten todas las ciencias genuinas, que incluyen la organización y clasificación del conocimiento basados en principios explicativos (Mayr, 1997). Los otros atributos consisten en características específicas de una rama particular de las ciencias o de un grupo de ciencias. En el caso de la mecánica esto

incluiría el papel especial de la matemática, la fundación de sus teorías en leyes naturales, y una tendencia mucho mayor hacia el determinismo, el pensamiento tipológico y el reduccionismo que la que se encuentra en la biología. Ninguna de estas características específicas de la mecánica desempeña un papel principal en la formación de las teorías biológicas.

Cuando la filosofía de la ciencia empezó a nacer, los filósofos aparentemente dieron por sentado que todos los tipos de ciencia eran equivalentes en lo que respecta a la filosofía. Por eso es que Galileo, Kant y de hecho la mayoría de los filósofos de la ciencia aplicaron a la biología, sin cambio alguno, una filosofía basada en la mecánica. Y las mismas pautas fueron empleadas para todas las ciencias: antropología, psicología, sociología y otras. En lugar de esto, lo que se precisa es un análisis cuidadoso de cada ciencia a fin de determinar si sus principios y componentes básicos pueden ser cubiertos de modo adecuado por las explicaciones de la mecánica y, en forma más amplia, por las de la física. Como primera contribución a este proyecto, he acometido esta tarea para la biología. Presento mis descubrimientos en el capítulo 2, “La autonomía de la biología”.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Bergson, H. (1911), *L'évolution créatrice*, París, Alcan [trad. esp.: *La evolución creadora*, Madrid, Espasa Calpe, 1973].
- Darwin, C. (1859), *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*, Londres, John Murray [1964, facsímil de la primera edición, Cambridge, MA, Harvard University Press] [trad. esp.: *El origen de las especies*, Madrid, Edaf, 1998].
- Driesch, H. (1899), *Philosophie des Organischen*, Leipzig, Quelle und Meyer.
- Galilei, G. (2001 [1632]), *Dialogue concerning the two chief world systems, ptolemaic and copernican*, Nueva York, Modern Library [trad. esp.: *Diálogos sobre los dos máximos sistemas del mundo: Ptolemaico y copernicano* (comp. por A. Beltrán), Madrid, Alianza, 1995].
- Garber, D. y A. Ariew (1998), “Introduction: Leibniz and the sciences”, *Perspectives on Science*, N. 6, pp. 1-5.
- Hull, D. L. (1974), *Philosophy of biological science*, Englewood Cliffs, NJ, Prentice-Hall.
- Kant, I. (1790), *Die Kritik der Urteilskraft*, Berlín, Georg Reimer [trad. esp.: *Crítica del juicio*, Madrid, Espasa Calpe, 1977].
- Kitcher, P. (1984). “1953 and all that”, *Philosophical Reviews*, N. 93, pp. 335-373.
- Mayr, E. (1997), *This is biology. The science of the living world*, Cambridge, MA,

Harvard University Press, cap. 2, pp. 24-49 [trad. esp.: *Así es la biología*, Madrid, Debate, 2005].

País, A. (1982), *Subtle is the Lord: The science and the life of Albert Einstein*, Oxford, Oxford University Press.

Roger, J. (1997). Buffon. *A life in natural history*, Ithaca, Cornell University Press.

Rosenberg, A. (1985), *The structure of biological science*, Cambridge, NY, Cambridge University Press.

Ruse, M. (1973), *The philosophy of biology*, Londres, Hutchinson [trad. esp.: *La filosofía de la biología*, Madrid, Alianza, 1990].

—(1979), *Darwinian revolution: Science red in tooth and claw*, Chicago, University of Chicago Press (trad. esp.: *La revolución darwinista*, Madrid, Alianza, 1979, 1983, 1985).

Sober, E. (1993), *Philosophy of biology*, Boulder, West View Press [trad. esp.: *Filosofía de la biología*, Madrid, Alianza, 1996].

Woese, C. R. (2002), “On the evolution of cells”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, N. 99, pp. 8742-8747.

2

La autonomía de la biología

Tuvieron que pasar más de doscientos años y que ocurrieran tres conjuntos de sucesos antes de que una ciencia aparte del mundo viviente —la biología— lograra ser reconocida. Como he de mostrar, es posible atribuir estos sucesos a tres conjuntos diferentes: (A) la refutación de ciertos principios erróneos, (B) la demostración de que algunos principios básicos de la física no pueden aplicarse a la biología, y (C) la toma de conciencia de la singularidad de ciertos principios básicos de la biología, que no son aplicables al mundo inanimado. Este capítulo está consagrado a un análisis de esos tres conjuntos de acontecimientos. Es preciso hacer esto antes de que se pueda aceptar la idea de la autonomía de la biología. Para un apoyo temprano a la autonomía de la biología véase Ayala (1968).

LA REFUTACIÓN DE CIERTOS SUPUESTOS BÁSICOS ERRÓNEOS

En este acápite examino el apoyo a ciertos principios ontológicos básicos cuyo carácter erróneo más tarde fue demostrado. La biología no podía ser reconocida como una ciencia del mismo rango que la física mientras la mayoría de los biólogos aceptase algunos principios explicativos básicos no convalidados por las leyes de las ciencias físicas y que finalmente resultasen ser no válidos. Los dos principales principios involucrados en este caso son el vitalismo y una creencia en la teleología cósmica. Tan pronto como se demostró que esos dos principios no eran válidos y, más ampliamente, que ninguno de los fenómenos del mundo viviente se halla en conflicto con las leyes naturales de los fisicalistas, ya no existía ninguna razón para no reconocer a la biología como una ciencia autónoma legítima a la par de la física.

Vitalismo

La naturaleza de la vida, la propiedad de ser viviente, siempre ha resultado enigmática para los filósofos. Descartes trató de resolver el acertijo ignorándolo. Un organismo, dijo, no es en realidad nada más que una máquina. Y otros filósofos, en especial los que tenían una formación en matemática, lógica, física y química, tendieron a seguirlo e hicieron de cuenta de que no había diferencia entre la materia viviente y la inanimada. Pero esto no satisfizo a la mayoría de los naturalistas,

quienes creían que en un organismo viviente hay en actividad ciertas fuerzas que no existen en la materia inanimada. Llegaron a la conclusión de que, así como los movimientos de los planetas y las estrellas son controlados por una fuerza oculta, invisible, denominada por Newton gravedad, los movimientos y otras manifestaciones de la vida en los organismos son controlados por una fuerza invisible, la *Lebenskraft* o *vis vitalis*. A quienes creían en esa fuerza se los llamó vitalistas. El vitalismo tuvo muchos adherentes desde principios del siglo XVII hasta principios del siglo XX. Constituyó una reacción natural al craso mecanicismo de Descartes. Henri Bergson (1859-1941) y Hans Driesch (1867-1941) fueron destacados vitalistas a comienzos del siglo XX. El final del vitalismo llegó cuando ya no pudo encontrar partidarios. Para esto hubo dos causas principales: en primer lugar, el fracaso de literalmente miles de experimentos llevados a cabo para demostrar la existencia de una *Lebenskraft*, en segundo lugar, la toma de conciencia de que la nueva biología, con los métodos de la genética y de la biología molecular, estaba en condiciones de resolver todos los problemas para los cuales los científicos habían invocado tradicionalmente la *Lebenskraft*. En otras palabras, la propuesta de una *Lebenskraft* se había tomado simplemente innecesaria.

Sería ahistórico ridiculizar el vitalismo. Cuando se leen los escritos de Driesch, uno de los principales vitalistas, forzosamente hay que concordar con él en que muchos de los problemas básicos de la biología no pueden ser simplemente resueltos por la filosofía cartesiana, en la cual el organismo se considera sólo una máquina. Los biólogos desarrollistas, en especial, planteaban algunas preguntas muy pertinentes. Por ejemplo, ¿cómo puede una máquina regenerar partes perdidas, como muchos tipos de organismos son capaces de hacer?, ¿cómo puede una máquina replicarse a sí misma?, ¿cómo pueden dos máquinas fusionarse en una sola, como en el caso de la fusión de dos gametos para producir un cigoto?

La lógica crítica de los vitalistas era impecable. Pero todos sus esfuerzos para encontrar una respuesta científica a los fenómenos denominados vitalísticos fracasaron. Generaciones de vitalistas se afanaron en vano para encontrar una explicación científica para la *Lebenskraft* hasta que por fin resultó evidente que tal fuerza simplemente no existe. Ése fue el fin del Vitalismo.

Teleología

La teleología es el segundo principio inválido que tuvo que ser eliminado de la biología para que ésta pudiese alcanzar la categoría de ciencia a la par de la física. La teleología tiene que ver con la explicación de los procesos naturales que parecen llevar automáticamente a un fin o meta definidos. Para explicar el desarrollo desde el huevo fecundado hasta el adulto de una especie determinada, Aristóteles invocaba una cuarta causa, la *causa finalis*. Se acabó apelando a esta causa para todos los fenómenos del cosmos que llevan a un fin o una meta. Kant, en su *Crítica del juicio*,

trató al principio de explicar el mundo biológico en función de leyes naturales newtonianas, pero en este intento fracasó completamente. Frustrado, atribuyó toda *Zweckmässigkeit* (adaptatividad) a la teleología. Por supuesto, esto no constituía una solución. Por ejemplo, una escuela de evolucionistas que contaba con mucho apoyo, los así llamados ortogenetistas, invocaba la teleología para explicar todos los fenómenos evolutivos progresivos. Creían que en la naturaleza viviente existe un esfuerzo intrínseco (“ortogénesis”) hacia la perfección. Aquí pertenece también la teoría de la evolución de Lamarck, y la ortogénesis tuvo muchos seguidores antes de la síntesis evolucionista. Lamentablemente nunca se pudieron encontrar pruebas de la existencia de tal principio teleológico, y los descubrimientos de la genética y la paleontología acabaron por desacreditar totalmente la teleología cósmica. Para un análisis más pormenorizado de la teleología véase el capítulo 3.

¿QUÉ ES LA BIOLOGÍA?

Cuando tratamos de contestar esta pregunta se nota que la biología, de hecho, consta de dos campos más bien diferentes, la biología mecanicista (funcional) y la biología histórica. La biología funcional trata de la fisiología de todas las actividades de los organismos vivientes, en especial de los procesos celulares, incluidos los del genoma. Estos procesos funcionales pueden explicarse en última instancia en forma puramente mecánica por la química y la física.

La otra rama de la biología es la *biología histórica*. No se necesita conocer historia para explicar un proceso sólo funcional. Sin embargo, resulta indispensable para la explicación de todos los aspectos del mundo viviente que impliquen la dimensión del tiempo histórico; en otras palabras, como se sabe ahora, todos los aspectos que tienen que ver con la evolución. Este campo es la biología evolutiva.

Los dos campos de la biología difieren también en la naturaleza de las preguntas que se hacen con más frecuencia. Por cierto, en ambos campos se hacen preguntas “¿qué?” a fin de conseguir los hechos necesarios para continuar con el análisis. Empero, la pregunta más frecuente en la biología funcional es “¿cómo?” y en la biología evolutiva, “¿por qué?”. Esta diferencia no es completa porque en la biología evolutiva también se hacen ocasionalmente preguntas “cómo”; por ejemplo, ¿cómo se multiplican las especies? No obstante, como se verá, para conseguir respuestas, en especial en casos en los que los experimentos no son apropiados, la biología evolutiva ha desarrollado su propia metodología, la de las *narrativas históricas* (argumentos tentativos).

Para captar realmente la naturaleza de la biología se debe conocer la notable diferencia entre estas dos ramas de la biología. De hecho, algunas de las diferencias más decisivas entre las ciencias físicas y la biología son válidas para una sola de esas ramas, la biología evolutiva.

El surgimiento de la biología moderna

El período de doscientos años entre aproximadamente 1730 y 1930 presencié un cambio radical en el marco conceptual de la biología. La etapa que se extendió entre 1828 y 1866 fue particularmente innovadora. Durante esos 38 años ambas ramas de la biología moderna —la biología funcional y la evolutiva— quedaron establecidas. Y sin embargo la biología era todavía en buena parte pasada por alto por filósofos de la ciencia, desde Carnap, Hempel, Nagel y Popper hasta Kuhn. Los biólogos, aunque ahora rechazaban el vitalismo y la teleología cósmica, no estaban conformes con una filosofía de la biología puramente mecanicista (cartesiana). Pero todos los intentos de escapar de este dilema —como por ejemplo, los escritos de Jonas, Portmann, von Uexküll y varios otros— invocaban de modo invariable algunas fuerzas no mecánicas que no eran aceptables para la mayoría de los biólogos. La solución tenía que satisfacer dos demandas: ser completamente compatible con las leyes naturales de los físicos, y no invocar fuerzas ocultas. No fue sino hasta casi mediados del siglo xx que se hizo evidente que un filósofo sin formación en biología no podía encontrar una solución. Pero ninguno de estos filósofos hizo el intento.

Resultó claro, asimismo, que para desarrollar una ciencia autónoma de la biología era necesario hacer otras dos cosas. En primer lugar, había que emprender un análisis crítico del marco conceptual de las ciencias físicas. Esto reveló que algunos de los principios básicos de las ciencias físicas simplemente no eran aplicables a la biología. Tenían que ser eliminados y reemplazados por principios pertinentes a la biología. En segundo lugar, era necesario investigar si la biología está basada sobre ciertos principios adicionales que no son aplicables a la materia inanimada. Esto requería una reestructuración del mundo conceptual de la ciencia mucho más profunda que lo que nadie había imaginado hasta ese momento. Resultó evidente que la publicación en 1859 de *El origen de las especies* de Darwin era en realidad el comienzo de una revolución intelectual que redundó finalmente en el establecimiento de la biología como ciencia autónoma.

Las ideas fisicalistas no aplicables a la biología

Las ideas de Darwin fueron particularmente importantes para descubrir que muchos conceptos básicos de las ciencias físicas, que hasta mediados del siglo XIX eran también suscritas por la mayoría de los biólogos, no eran aplicables a la biología. Analizaré ahora cuatro de estos conceptos fisicalistas básicos respecto de los cuales tenía que demostrarse que no son aplicables a la biología antes de que se cayese en la cuenta de cuán diferente es la biología de las ciencias físicas.

1. *Esencialismo (tipología)*. Desde los pitagóricos y Platón en adelante, el concepto tradicional de la diversidad del mundo era que consistía en una cantidad limitada de

eide o esencias netamente delimitadas e invariables. Este punto de vista se denominó tipología o esencialismo. La en apariencia inacabable variedad de los fenómenos, se dijo, consistía en realidad en una cantidad limitada de variedades naturales (esencias o tipos), cada una de las cuales formaba una clase. Se pensaba que los miembros de cada clase eran idénticos, constantes, y separados con precisión de los miembros de cualquier otra esencia. La variación, por tanto, era no esencial y accidental. Los esencialistas ilustraron este concepto mediante el ejemplo del triángulo. Todos los triángulos poseen las mismas características fundamentales y se distinguen netamente de los cuadrados o de cualquier otra figura geométrica. Algo intermedio entre un triángulo y un cuadrado es inconcebible.

El pensamiento tipológico, por ende, no puede dar cabida a la variación y ha dado lugar a una concepción engañosa de las razas humanas. Los caucásicos, los africanos, los asiáticos y los inuit son, para un tipologista, tipos que difieren en forma conspicua de otros grupos étnicos humanos y se hallan netamente separados de ellos. Esta manera de pensar lleva al racismo. Darwin rechazó por completo el pensamiento tipológico y empleó, en cambio, un concepto completamente diferente, actualmente denominado pensamiento poblacional (véase más abajo).

2. *Determinismo*. Una de las consecuencias de la aceptación de las leyes deterministas de Newton fue que no dejaba espacio para la variación o los hechos fortuitos. El famoso matemático y físico francés Laplace se ufanaba de que un conocimiento completo del mundo actual y de todos sus procesos le permitiría predecir el futuro sin limitación en el tiempo. Pronto hasta los físicos descubrieron la existencia de suficiente aleatoriedad y contingencia como para rebatir la validez del alarde de Laplace. La refutación del determinismo estricto y de la posibilidad de la predicción absoluta despejó el campo para el estudio de la variación y de los fenómenos aleatorios, tan importantes en biología.

3. *Reduccionismo*. La mayoría de los fisicalistas eran reduccionistas. Sostenían que el problema de la explicación de un sistema se resolvía en principio tan pronto como el sistema había sido reducido a sus componentes más pequeños. Apenas se completara el inventario de estos componentes y se determinara la función de cada uno — sostenían—, sería una tarea fácil explicar todo lo observado en los más altos niveles de organización. Véase el capítulo 4 para un análisis detallado de la validez del reduccionismo.

4. *La ausencia de leyes naturales universales en biología*. Los filósofos del positivismo lógico, y de hecho todos los filósofos con una formación en física y matemática, basan sus teorías en leyes naturales, y por consiguiente esas teorías son casi siempre estrictamente deterministas. En biología hay también regularidades, pero varios autores (Smart, 1963; Beatty, 1995) cuestionan con severidad que se trate de las mismas leyes de las ciencias físicas. Aún no reina el consenso acerca de la

solución de esta controversia. Las leyes desempeñan, por cierto, un papel más bien pequeño en la construcción de teorías biológicas. La razón principal para la menor importancia de las leyes en la formación de la teoría biológica es quizá la significativa función que cumplen el azar y la aleatoriedad en los sistemas biológicos. Otra razón del pequeño papel de las leyes es la singularidad de un alto porcentaje de fenómenos en los sistemas vivientes, así como también la índole histórica de los hechos.

Debido a la naturaleza probabilística de la mayor parte de las generalizaciones en biología evolutiva, resulta imposible aplicar el método falsacionista de Popper para poner a prueba las teorías porque el caso particular de una aparente refutación de una determinada ley puede resultar ser nada más que una excepción, algo común en biología. La mayor parte de las teorías biológicas no se basan en leyes sino en conceptos. Ejemplos de tales conceptos son la selección, la especiación, la filogenia, la competencia, la población, la impronta^[*], la adaptación, la biodiversidad, el desarrollo, el ecosistema y la función.

La imposibilidad de aplicar a la biología esos cuatro principios básicos de las ciencias físicas ha contribuido en gran medida a la comprensión de que la biología no es lo mismo que la física. Librarse de estas ideas inadecuadas fue el primer —y quizá más difícil— paso en el desarrollo de una filosofía correcta de la biología.

CARACTERÍSTICAS AUTÓNOMAS DE LA BIOLOGÍA

El último paso en el desarrollo de la autonomía de la biología estuvo constituido por una serie de conceptos o principios biológicos específicos.

La complejidad de los sistemas vivientes

No existen en el mesocosmos sistemas inanimados que sean tan complejos como los sistemas biológicos de las macromoléculas y células. Estos sistemas son ricos en propiedades emergentes porque constantemente aparecen nuevos grupos de propiedades en cada nivel de integración. El análisis aporta casi siempre una mejor comprensión de estos sistemas, aunque la reducción en el sentido estricto de la palabra es imposible (véase el capítulo 4). Los sistemas biológicos son sistemas abiertos; los principios de entropía, por lo tanto, no son aplicables. A causa de su complejidad, los sistemas biológicos se encuentran ricamente dotados con capacidades tales como la reproducción, el metabolismo, la replicación, la regulación, la adaptación, el crecimiento y la organización jerárquica. En el mundo inanimado no existe nada por el estilo.

Otro concepto específico de la biología es el de evolución. Por cierto, incluso antes de Darwin los geólogos sabían acerca de cambios en la superficie de la Tierra, y

los cosmólogos eran conscientes de la probabilidad de cambios en el universo, en especial en el sistema solar. No obstante, en general el mundo se consideraba como algo bastante constante, algo que no había cambiado desde el día de la Creación. Esta perspectiva cambió totalmente a partir de mediados del siglo XIX, cuando la ciencia se percató de lo abarcador de la evolución del mundo viviente (véase el capítulo 7).

La adopción del concepto de biopoblación es responsable de lo que ahora parece ser la diferencia más fundamental entre el mundo inanimado y el viviente. El mundo inanimado consiste de las clases, las esencias y los tipos de Platón, en los que los miembros de cada uno son idénticos entre sí, y en los que la variación aparente se considera “accidental” y por ende irrelevante. En una biopoblación, en cambio, cada individuo es único, en tanto que el valor medio estadístico de una población constituye una abstracción. No hay dos individuos idénticos entre los seis mil millones de seres humanos. Las poblaciones, en conjunto, no difieren por sus esencias sino sólo por valores medios estadísticos. Las propiedades de las poblaciones varían de una generación a otra de modo gradual. Pensar en el mundo viviente como un conjunto de poblaciones siempre variables que se convierten gradualmente unas en otras de una generación a otra da como resultado una concepción del mundo por completo diferente de la de un tipologista. El marco newtoniano de leyes inalterables predispone al físico a ser un tipólogo, aparentemente en forma casi necesaria. Darwin introdujo en la biología el pensamiento poblacional más bien por casualidad, y debió pasar bastante tiempo antes de que se tomase conciencia de que se trata de un concepto enteramente diferente del pensamiento tipológico tradicional en las ciencias físicas (Mayr, 1959).

El pensamiento poblacional y las poblaciones no son leyes sino conceptos. Constituye una de las más fundamentales diferencias entre la biología y las así llamadas ciencias exactas el hecho de que en biología las teorías se basan habitualmente en conceptos, mientras que en las ciencias físicas se basan en leyes naturales. Ejemplos de conceptos que llegaron a ser bases importantes de teorías en diversas ramas de la biología son el territorio, la selección de la hembra, la selección sexual, el recurso y el aislamiento geográfico. Y aunque, por medio de una reformulación apropiada, algunos de estos conceptos pueden expresarse en forma de leyes, son algo completamente diferente de las leyes naturales newtonianas.

Además, todos los procesos biológicos difieren en un aspecto fundamental de todos los procesos del mundo inanimado: están sometidos a la *causación dual*. En contraposición con los procesos puramente físicos, los biológicos no sólo están controlados por leyes naturales sino también por *programas genéticos*. Esta dualidad aporta en forma plena una clara demarcación entre procesos inanimados y vivientes.

Empero, la causalidad dual, que constituye quizá la característica diagnóstica más importante de la biología, es una propiedad de ambas ramas de ésta. Cuando hablo de causalidad dual no me estoy refiriendo, por supuesto, a la distinción cartesiana de cuerpo y alma, sino más bien al notable hecho de que todos los procesos vivientes

obedecen a dos causalidades. Una de ellas está constituida por las leyes naturales que, junto con el azar, controlan completamente todo lo que tiene lugar en el mundo de las ciencias exactas. La otra causalidad consiste en los programas genéticos que caracterizan el mundo viviente de forma tan singular. No existe un solo fenómeno ni un solo proceso en el mundo viviente que no se halle en parte controlado por un programa genético contenido en el genoma. No existe una sola actividad en cualquier organismo que no se vea afectada por un programa semejante. En el mundo inanimado no hay nada comparable con esto. La causación dual, sin embargo, no es la única propiedad de la biología que apoya la tesis de la autonomía de esta ciencia. De hecho es reforzada por otros seis o siete conceptos adicionales. Paso ahora a analizar algunos.

El concepto más novedoso e importante introducido por Darwin fue quizá el de la selección natural. La *selección natural* es un proceso a la vez tan simple y tan convincente que resulta casi enigmática la razón de que después de 1858 haya tardado casi ochenta años en ser universalmente adoptado por los evolucionistas. El proceso, por cierto, se ha modificado con el transcurso del tiempo. Algunos biólogos sufren una conmoción al caer en la cuenta de que la selección natural, tomada en sentido estricto, no es en absoluto un proceso de selección, sino más bien de eliminación y de reproducción diferencial. En cada generación son los individuos menos adaptados los que son eliminados primero, mientras que los que se hallan mejor adaptados poseen una chance mayor de sobrevivir y de reproducirse.

Durante largo tiempo han existido discusiones acerca de qué es lo más importante, la variación o la selección. Pero no cabe discusión. La producción de variación y la de verdadera selección constituyen partes inseparables de un solo proceso (véase el capítulo 8). En el primer paso la variación es producida por mutación, recombinación y efectos ambientales, y en el segundo paso los fenotipos variantes son clasificados por selección. Por supuesto, durante la selección sexual tiene lugar una verdadera selección. La selección natural es la fuerza que guía la evolución orgánica y representa un proceso prácticamente desconocido en la naturaleza inanimada. Este proceso permitió a Darwin explicar el “diseño” tan importante en los argumentos de los teólogos naturales. El hecho de que todos los organismos se hallen aparentemente adaptados en forma tan cabal entre sí y con su ambiente fue atribuido por los teólogos naturales al diseño perfecto de Dios. Darwin, no obstante, mostró que podía explicarse igualmente bien, y en realidad mejor, por la selección natural. Esto constituyó la refutación decisiva del principio de la teleología cósmica (véase el capítulo 3).

La biología evolutiva es una ciencia histórica

Es muy diferente de las ciencias exactas en su marco conceptual y metodología. Trata, en gran medida, con fenómenos singulares, tales como la extinción de los

dinosaurios, el origen de los seres humanos, el origen de las novedades evolutivas, la explicación de las tendencias y tasas evolutivas, y la explicación de la diversidad orgánica. No hay manera de explicar estos fenómenos por medio de leyes. La biología evolutiva trata de encontrar la respuesta a las preguntas “¿por qué?”: Los experimentos son habitualmente inadecuados para obtener respuestas a cuestiones evolutivas. No es posible hacer experimentos acerca de la extinción de los dinosaurios o del origen de la humanidad. Con el experimento no disponible para la investigación en materia de biología histórica, se ha introducido un notable y nuevo método heurístico, el de las *narrativas históricas*. Así como en buena parte de la formación de teorías el científico empieza con una conjetura y pone a prueba su validez en forma exhaustiva, del mismo modo en biología evolutiva el científico construye una narrativa histórica, la cual es posteriormente puesta a prueba en cuanto a su valor explicativo.

Permítanme ilustrar este método aplicándolo a la extinción de los dinosaurios, ocurrida a fines del Cretácico, hace unos 75 millones de años. Una narrativa explicativa temprana proponía que habían sido víctimas de una epidemia especialmente virulenta contra la cual no habían podido adquirir inmunidad. Este argumento, empero, encontró una serie de objeciones serias, y fue sustituido por una nueva propuesta, según la cual la extinción había sido provocada por una catástrofe climática. Sin embargo, ni los climatólogos ni los geólogos pudieron, encontrar pruebas de semejante evento climático, y esta hipótesis también tuvo que ser abandonada. No obstante, cuando el físico Walter Álvarez postuló que la extinción de los dinosaurios había sido provocada por las consecuencias del impacto de un asteroide sobre la Tierra, todo lo observado concordó con este argumento. El descubrimiento del cráter del impacto en Yucatán contribuyó a reforzar la teoría de Álvarez. Ninguna observación posterior entró en conflicto con esta teoría.

Evidentemente, la metodología de las narrativas históricas es una metodología de la ciencia histórica. De hecho, la biología evolutiva, como ciencia, es en muchos aspectos más similar a las *Geisteswissenschaften* que a las ciencias exactas. Si se trazara una línea divisoria entre las ciencias exactas y las *Geisteswissenschaften*, esta línea atravesaría la biología por el medio, vinculando la biología funcional con las ciencias exactas, en tanto que clasificaría la biología evolutiva con las *Geisteswissenschaften*. Esto, dicho sea de paso, muestra la debilidad de la vieja clasificación de las ciencias hecha por filósofos que conocían las ciencias físicas y las humanidades pero ignoraban la existencia de la biología.

La observación desempeña un papel tan importante en las ciencias físicas como en las biológicas. El experimento constituye la metodología más usada en las ciencias físicas y en la biología funcional, mientras que en la biología evolutiva la puesta a prueba de las narrativas históricas y la comparación de diversos hechos constituyen los métodos más importantes. Esta metodología se usa en las ciencias fisicalistas sólo en ciertas disciplinas históricas tales como la geología y la cosmología. El valioso

papel de las narrativas históricas en las ciencias históricas ha sido hasta ahora casi totalmente ignorado por los filósofos. Es importante señalar que la comparación constituye una metodología aún más importante y más usada en las ciencias biológicas —desde la anatomía comparativa y la fisiología comparativa a la psicología comparativa— que el método de las narrativas históricas. Esto es asimismo válido para la biología molecular, porque la comparación es indispensable en la mayor parte de las investigaciones en este campo. De hecho, gran parte de la genómica consiste en comparaciones de secuencias de pares de base.

El azar

Las leyes naturales producen un resultado más bien determinista en las ciencias físicas. Ni la selección natural ni la sexual avalan ese determinismo. De hecho, el resultado de un proceso evolutivo es habitualmente producto de una interacción entre numerosos factores fortuitos. El azar con respecto al resultado funcional y adaptativo se halla por doquier en la producción de variaciones. Durante la meiosis, en la división reductora, controla tanto el entrecruzamiento como el movimiento de los cromosomas. Es curioso que fuese este aspecto fortuito de la selección natural aquello por lo que esta teoría resultó criticada con más frecuencia. Algunos de los contemporáneos de Darwin —por ejemplo, el geólogo Adam Sedgwick— manifestaron que invocar el azar en cualquier explicación no era científico. En efecto, es precisamente lo fortuito de la variación lo que es tan característico de la evolución darwinista. En la actualidad, todavía hay bastante discusión acerca del papel del azar en el proceso evolutivo. La selección, por supuesto, siempre tiene la última palabra.

Pensamiento holístico

El reduccionismo es la filosofía declarada de los fisicalistas. Se reduce todo a sus partes más pequeñas, se determinan las propiedades de esas partes, y así se habrá explicado todo el sistema. Sin embargo, en un sistema biológico hay tantas interacciones entre las partes —por ejemplo, entre los genes del genotipo— que un conocimiento completo de las propiedades de las partes más pequeñas brinda necesariamente una explicación sólo parcial. Nada es tan característico de los procesos biológicos como las interacciones en todos los niveles, entre, los genes del genotipo, entre los genes y los tejidos, entre las células y otros componentes del organismo, entre el organismo y su ambiente inanimado, y entre los diferentes organismos. Es precisamente esta interacción de las partes lo que confiere a la naturaleza como un todo, o al ecosistema, o al grupo social, o a los órganos de un mismo organismo, sus características más pronunciadas. Como señalo en el capítulo 4, el rechazo de la filosofía del reduccionismo no constituye un ataque al análisis. Ningún sistema complejo puede comprenderse si no es por medio de un análisis

cuidadoso. No obstante, las interacciones de los componentes deben considerarse tanto como las propiedades de los componentes aislados. El modo como las unidades más pequeñas se organizan en unidades mayores resulta de crucial importancia para las propiedades particulares de las unidades mayores. Este aspecto de la organización y las propiedades emergentes que de él resultan son lo que los reduccionistas habían descuidado.

Limitación al mesocosmos

En función de su accesibilidad a los órganos sensoriales humanos se pueden distinguir tres mundos. El primero es el microcosmos o mundo subatómico de las partículas elementales y sus combinaciones. El segundo es el mesocosmos, que se extiende desde los átomos hasta las galaxias, y el tercero es el macrocosmos, el mundo de dimensiones cósmicas. En general, sólo el mesocosmos es relevante para la biología, si bien en fisiología celular se toman en cuenta a veces los electrones y los protones. Por lo que yo sé, ninguno de los grandes descubrimientos hechos por la física en el siglo xx ha contribuido a una comprensión del mundo viviente.

La observación y la comparación constituyen métodos de sumo valor también en las humanidades, y por eso la biología funciona como puente privilegiado entre las ciencias fisicalistas y las humanidades. El fundamento de una filosofía de la biología resulta particularmente importante para la explicación de la mente y de la conciencia. La biología evolutiva ha revelado que en esas explicaciones no existe diferencia fundamental entre humanos y animales. Actualmente, el pensamiento evolutivo y en reconocimiento del papel del azar y de la singularidad también son apreciados en las humanidades.

Esto explica por qué todos los esfuerzos previos por construir una filosofía de la biología en el marco de las ciencias físicas constituyeron otros tantos fracasos. La biología —se comprende ahora— es en realidad una ciencia autónoma, y una filosofía de la biología debe basarse primariamente en las características peculiares del mundo viviente, reconociendo al mismo tiempo que esto no entra en conflicto con una explicación estrictamente fisicoquímica en el nivel celular-molecular^[1].

¿Puede una biología autónoma unificarse con la física?

En los doscientos años posteriores a Galileo existió una ciencia unificada: era la física. No existía la biología para causar problemas. Pero la consoladora creencia en una ciencia unificada se tornó cada vez más difícil de sostener con el surgimiento de la biología. Esta dificultad fue ampliamente percibida, y se fundaron organizaciones enteras con el fin de intentar la unificación de la ciencia. El modo de lograrlo era por medio de la reducción. Esta perspectiva se fundaba en la convicción de que todos los fenómenos tangibles de este mundo “se basan en procesos materiales que son

últimamente reductibles [...] a las leyes de la física” (Wilson, 1998: 266). Pero esta idea se apoyaba en un análisis defectuoso de la biología que descuidaba sus componentes autonómicos. Tal reducción sólo sería posible si todas las teorías biológicas pudieran reducirse a las teorías de la física y la biología molecular, mas esto es imposible (véase el capítulo 4). Wilson pensó que la consiliencia constituía un mecanismo que volvería posible semejante reducción. De hecho, sostuvo que “la consiliencia es la clave de la unificación” (1998: 8). Y “la consiliencia debe lograrse mediante la reducción a las leyes de la física”. Esto es un bello sueño, pero no hay ninguna posibilidad de que cualquiera de los rasgos autónomos de la biología se pueda unificar con cualquiera de las leyes de la física. El intento de una unificación de las ciencias es una búsqueda de la Fata Morgana. Como se dice en lenguaje llano, “no se pueden juntar manzanas con naranjas”.

Esta conclusión es tan importante porque posee numerosas consecuencias. Una de ellas es que no se puede fundamentar una filosofía de la biología en el marco conceptual de las ciencias físicas. Ni tampoco puede una filosofía de la biología expresarse mediante las explicaciones de una sola de las ramas de la biología, como la biología molecular. Debe basarse, más bien, sobre los hechos y conceptos fundamentales de todo el mundo viviente, tal cual se lo presentó en este capítulo.

Es preciso un análisis similar de todas las otras ciencias, y esto permitirá determinar qué es lo que tienen en común. Pero esos análisis, tal como se los expuso en este capítulo para la biología, aún no se han intentado con ninguna de las otras ciencias.

La importancia de la biología para la comprensión de los seres humanos

Hasta 1859 existía un consenso casi completo acerca de que los seres humanos son fundamentalmente diferentes del resto de la Creación. Los teólogos, los filósofos y los científicos estaban totalmente de acuerdo entre sí en este punto. La teoría darwinista acerca de la descendencia de todas las especies a partir de ancestros comunes y su aplicación a los seres humanos tuvo como resultado un cambio fundamental. Se cayó en la cuenta, entonces, de que la especie humana es un miembro del orden de los primates y, como tal, objeto legítimo de investigación científica. Las consecuencias de esta nueva percepción pueden verse en los progresos modernos de la antropología, la biología conductiva, la psicología cognitiva y la sociobiología.

Lo que constituyó, quizá, el descubrimiento más estremecedor fue cuán increíblemente similar es el genoma humano al del chimpancé (Diamond, 1992). Pero precisamente la comparación con el chimpancé ha llevado a una mejor comprensión de los seres humanos. Por ejemplo, no se pudo seguir negando que muchos seres humanos poseen una tendencia innata a una conducta muy agresiva cuando se descubrió que los chimpancés pueden también exhibir un comportamiento igualmente

agresivo. Y sin embargo el altruismo se encuentra muy difundido entre los primates (De Waal, 1997), y esta prosapia facilita una comprensión del altruismo humano. La comparación con los primates ha revelado que está completamente justificado investigar a los seres humanos mediante los mismos métodos usados con los animales. Parte de la filosofía de los seres humanos puede por tanto fusionarse con la biofilosofía.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Ayala, F. A. (1968), "Biology as an autonomous science", *American Scientist*, N. 56, pp. 207-221.
- Beatty, J. (1995), "The evolutionary contingency thesis", en G. S. Wolters y J. Lennox (comps.), *Concepts, theories and rationality in the biological sciences*, Pittsburgh, University of Pittsburgh Press, pp. 45-81.
- Bergson, H. (1911), *L'évolution créatrice*, París, Alean [trad. esp.: *La evolución creadora*, Madrid, Espasa Calpe, 1973].
- Darwin: C. (1859), *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*, Londres, John Murray [1964, facsímil de la primera edición, Cambridge, MA, Harvard University Press] [trad. esp.: *El origen de las especies*, Madrid, Edaf, 1998].
- Diamond, J. (1992), *The third chimpanzee: The evolution and future of the human animal*, Nueva York, Harper Collins [trad. esp.: *El tercer chimpancé*, Madrid, Espasa Calpe, 1994].
- Driesch H. (1899), *Philosophie des Organischen*, Leipzig, Quelle und Meyer.
- Kitcher, P. (1984), "1953 and all that": *Philosophical Reviews*, N. 93, pp. 335-373.
- Mayr, E. (1959), "Darwin and the evolutionary theory in biology", en B. J. Meggers (comp.), *Evolution and anthropology. A centennial appraisal*, Washington, DC, The Anthropological Society of Washington, pp. 1-10.
- (1996), "The autonomy of biology: The position of biology among the sciences": *Quarterly Review of Biology*, N. 71, pp. 97-106.
- (2002), "Die Autonomie der Biologie" [versión en alemán], *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde*, 21 de enero de 2002, pp. 5-16.
- Rosenberg, A. (1985), *The structure of biological science*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Ruse, M. (1973), *The philosophy of biology*, Londres, Hutchinson [trad. esp.: *La filosofía de la biología*, Madrid, Alianza, 1990].
- Smart, J. J. C. (1963), *Philosophy and scientific realism*, Londres, Routledge & Kegan Paul.

- Waal, F. B. M. de (1997), *Bonobo: The forgotten ape*, Berkeley, University of California Press.
- Wilson, E. O. (1998), *Consilience*, Nueva York, Alfred A. Knopf (trad. esp.: *Consilience. La unidad del conocimiento*, Barcelona, Galaxia Gutenberg, 1999).

3

Teleología^[2]

Quizá ninguna otra ideología ha influido sobre la biología más profundamente que el pensamiento teleológico (Mayr, 1974; 1988; 1992). De una u otra forma constituyó una visión del mundo predominante antes de Darwin. Como es lógico, el análisis de la teleología ocupa considerable espacio (del 10 al 14%) en varias filosofías de la biología recientes (Beckner, 1959; Rosenberg, 1985; Ruse, 1973; Sattler, 1986). Esta cosmovisión finalista tiene varias raíces. La reflejan las milenarias creencias de muchos cristianos, el entusiasmo por el progreso promovido por la Ilustración, el evolucionismo transformista y la esperanza de todos por un futuro mejor. Esta cosmovisión finalista, empero, fue sólo una de varias *Weltanschauungen* ampliamente aceptadas.

TRES CONCEPCIONES DEL MUNDO

Simplificando groseramente un panorama mucho más complejo, quizá se podría distinguir, en el período anterior a Darwin, tres maneras de ver el mundo.

- 1) Un mundo constante y recientemente creado. Esto era el dogma cristiano ortodoxo, el cual, sin embargo, para 1859 ya había perdido gran parte de su credibilidad, al menos entre los filósofos y los científicos (Mayr, 1982). Esta perspectiva ha sido revivida en los últimos años por algunas sectas protestantes fundamentalistas.
- 2) Un mundo eterno, bien constante o bien cíclico, que no exhibe una dirección o una meta estable. En tal mundo, según lo que afirmaban Demócrito y sus seguidores, todo se debe al azar o la necesidad, con el azar como factor de mayor importancia. En esta cosmovisión no hay lugar para la teleología, ya que todo es producto del azar o de los mecanismos causales. En ella sí hay lugar para el cambio, pero ese cambio no es direccional, no constituye una evolución. Esta perspectiva obtuvo cierto apoyo durante la revolución científica y la Ilustración, pero siguió siendo en gran medida una opinión minoritaria hasta el siglo XIX. Entre los siglos XVII y XIX se desarrolló una polarización pronunciada entre los mecanicistas estrictos —quienes explicaban todo puramente en función de

movimientos y fuerzas, y negaban por completo cualquier tipo de validez al uso de lenguaje teleológico— y sus oponentes, los deístas, teólogos naturales y vitalistas —todos los cuales creían en la teleología en mayor o menor medida—.

- 3) La tercera cosmovisión, la de los teleólogos, era la de un mundo de larga o eterna duración, pero con una tendencia hacia la mejora o perfección. Una perspectiva semejante existía en muchas religiones; se hallaba muy difundida entre las creencias de pueblos primitivos (por ejemplo, el Valhalla de los antiguos germanos), y estaba representada en el cristianismo por ideas milenaristas o de resurrección. Durante el auge del deísmo, tras la revolución científica y en la época de la Ilustración, existió una creencia muy difundida en el desarrollo de una perfección siempre creciente en el mundo mediante el ejercicio de las leyes de Dios. Existía fe en una tendencia intrínseca de la naturaleza hacia el progreso o hacia una meta final. Tales ideas eran compartidas incluso por quienes no creían en la mano de Dios pero sí en una tendencia progresiva del mundo hacia una perfección siempre creciente (Mayr, 1988: 234-236). Es la creencia en una teleología cósmica.

Si bien el cristianismo constituyó su principal fuente de apoyo, el pensamiento teleológico adquirió una fuerza creciente también en la filosofía, desde sus inicios entre los griegos y en Cicerón hasta los siglos XVIII y XIX. El concepto de la *scala naturae*, la escala de la perfección (Lovejoy, 1936), reflejaba una creencia en una progresión ascendente en la disposición de los objetos naturales. Pocos fueron los filósofos que no creyeron en el progreso y la mejora. El pensamiento teleológico también encajaba muy bien con la teoría de la evolución transformista de Lamarck, y probablemente es correcto decir que la mayoría de los lamarckianos eran también teleologistas cósmicos. El concepto de progreso era fuerte en particular en las filosofías de Leibniz y Herder, en las de sus seguidores, y, por supuesto, entre los filósofos franceses de la Ilustración.

Lo que impresionó a T. H. Huxley “con mayor fuerza en su primera lectura de *El origen de las especies* fue la convicción de que la teleología, como se la entiende comúnmente, había recibido un golpe mortal a manos del señor Darwin” (Huxley, 1870: 330). La profecía de Huxley, sin embargo, no se verificó. Quizá la más difundida entre las teorías evolutivas no darwinistas fue la de la ortogénesis (Bowler, 1983: 141-181; 1987), que postulaba que las tendencias evolutivas, incluidas las no adaptativas, se debían a una fuerza intrínseca. Aunque los argumentos de los ortogenetistas fueron efectivamente refutados por Weismann (Mayr, 1988: 499), la ortogénesis siguió siendo muy popular no sólo en Alemania sino también en Francia (Bergson, 1911), los Estados Unidos (Osborn, 1934: 193-235) y Rusia (Berg, 1926). La razón era que, si bien la demostración llevada a cabo por Darwin de la invariabilidad de las especies y de la ascendencia común de todos los organismos tornaba inevitable la aceptación de la evolución, la selección natural —el mecanismo

propuesto por Darwin— resultaba tan intragable para sus oponentes entre los evolucionistas que éstos se aferraban a cualquier otro mecanismo concebible a modo de estrategia antidarwinista. Uno de estos mecanismos era la ortogénesis, un principio estrictamente finalista (Mayr, 1988: 234-236) que no se abandonó realmente hasta la síntesis evolucionista de la década de 1940. Simpson (1944; 1949), Rensch (1947) y J. Huxley (1942), en especial, demostraron que una serie ortogenética perfecta tal como la sostenían los ortogenetistas simplemente no existía cuando se estudiaban los registros fósiles con más cuidado; que el crecimiento alométrico podía explicar ciertas estructuras aparentemente excesivas; y, por último, que la afirmación de la nocividad de ciertos rasgos, supuestamente debidos a alguna fuerza ortogenética, no era válida. Estos autores mostraron, además, que no había un mecanismo genético que pudiera explicar la ortogénesis.

Tanto los partidarios de Darwin como sus adversarios lo clasificaron ocasionalmente como a un teleólogo. Es verdad que lo fue a comienzos de su carrera, pero abandonó la teleología tras adoptar la selección natural como mecanismo del cambio evolutivo. Que esto haya tenido lugar en fecha tan tardía como la década de 1850, según algunos autores sostienen, o ya a comienzos de la década de 1840, según indican las investigaciones de algunos historiadores, carece de importancia. No hay ciertamente apoyo para la teleología en *El origen de las especies*, aunque, en particular en sus últimos años y en su correspondencia, Darwin se mostró a veces descuidado con su lenguaje (Kohn, 1989: 215-239). Con anterioridad he presentado una historia bastante extensa del auge y caída de la teleología en la biología evolutiva, especialmente en los escritos de Darwin (Mayr, 1988: 235-255).

Todos los intentos por encontrar pruebas de un mecanismo que explicase una finalidad general en la naturaleza se malograron, o bien, allí donde aparece en los organismos, fue explicada en forma estrictamente causal (véase más abajo). Como consecuencia de ello, para la época de la síntesis evolucionista de la década de 1940 no quedaba ningún biólogo competente que aún creyese en una causa final de la evolución o del mundo como un todo.

Las causas finales, empero, son mucho más plausibles y agradables para un lego que el proceso aparentemente tan fortuito y oportunista de la selección natural. Por esta razón, una creencia en causas finales encontraba un campo mucho más propicio fuera de la biología que dentro de ella. Por ejemplo, casi todos los filósofos que escribieron acerca del cambio evolutivo en los cien años posteriores a 1859 eran finalistas convencidos. Los tres filósofos más cercanos a Darwin —Whewell, Herschel y Mill— creían en causas finales (Hull, 1973). El filósofo alemán E. von Hartmann (1872) era un firme defensor del finalismo, lo cual acicateó la briosa respuesta de Weismann. En Francia, Bergson (1911) postuló una fuerza metafísica, el *élan vital*, que, si bien negó que tuviese una naturaleza finalista, no podría haber sido otra cosa, teniendo en cuenta sus efectos. Hay todavía lugar para una buena historia del finalismo en la filosofía posdarwiniana, aunque Collingwood (1945) la ha incoado. Whitehead,

Polanyi y muchos filósofos menores eran también finalistas (Mayr, 1988: 247-248). La refutación de una interpretación finalista de la evolución o de la naturaleza como un todo, no obstante, no eliminó a la teleología como problema filosófico. Para los cartesianos invocar cualquier proceso teleológico era por completo impensable. Al provenir de la matemática y de la física no tenían nada en su repertorio conceptual que les permitiese distinguir entre los procesos aparentemente orientados a una meta en la naturaleza inorgánica y los procesos aparentemente dirigidos a una finalidad en la naturaleza viviente. Temían —según se nota en especial en Nagel (1961; 1977)— que trazar semejante distingo abriera la puerta a consideraciones metafísicas, no empíricas. Como todos sus argumentos se basaban en el estudio de objetos inanimados, pasaron por alto el punto de vista común, derivado de Aristóteles y energicamente confirmado por Kant, de que los procesos dirigidos a un objetivo y aparentemente intencionales sólo tienen lugar en la naturaleza viviente. De ahí que los filósofos (fiscalistas) pasasen por alto el estudio de la naturaleza viviente y los descubrimientos de los biólogos. En lugar de eso emplearon la teleología para poner en práctica su destreza lógica. Por qué esto fue así ha sido explicado por Ruse: “Lo que lleva a los filósofos hacia la teleología es que no se tiene que saber —o al menos se piensa generalmente que no se tiene que saber— ¡absolutamente nada de biología! [...] los filósofos no quieren que factores empíricos los distraigan de sus ocupaciones neoescolásticas” (1981: 85-101). La ironía de esta pulla contra sus colegas filósofos es que tras decir esto, el propio Ruse pasó rápidamente por alto la bibliografía sobre la teleología escrita por los biólogos y se concentró en pasar revista a los libros de tres filósofos conocidos por su incuria respecto de la biología. Y sin embargo Ruse no está solo. En la bibliografía filosófica se sigue publicando un artículo o libro tras otro sobre teleología, en el que el autor trata de resolver ese problema con las armas más afiladas de la lógica, al tiempo que pasa completamente por alto la diversidad de fenómenos con los cuales se ha vinculado la palabra teleología, y por supuesto sin hacer caso de la bibliografía en la que los biólogos han señalado este hecho.

Algunas de las dificultades de los filósofos se deben a que interpretan erróneamente los escritos de los grandes filósofos del pasado. Por ejemplo, a menudo se ha calificado a Aristóteles como finalista, y a la teleología cósmica se la ha denominado perspectiva aristotélica. Grene tiene toda la razón cuando señala que el *telos* de Aristóteles no tiene nada que ver con un propósito “ya sea del hombre o de Dios. Fue el Dios judeocristiano el que (con la ayuda del neoplatonismo) impuso el predominio de la teleología cósmica sobre la naturaleza aristotélica. Un propósito tan abarcador se opone completamente a [la filosofía de Aristóteles” (Grene, 1972: 395-424). Los especialistas modernos en Aristóteles (Balme, Gotthelf, Lennox y Nussbaum) están todos de acuerdo en que su aparente teleología tiene que ver con problemas de ontogenia y de adaptación en organismos vivientes, en lo que las opiniones de Aristóteles resultan notablemente modernas (Mayr, 1988: 55-60). Kant fue un mecanicista estricto respecto del mundo inanimado, pero de manera provisoria adoptó

la teleología para ciertos fenómenos de la naturaleza viviente, que en la década de 1790 resultaban inexplicables debido a la condición primitiva de la biología (Mayr, 1991: 123-139). Sería absurdo, sin embargo, usar dos siglos después los comentarios tentativos de Kant como prueba de la validez del finalismo.

Las razones del estado insatisfactorio de los análisis teleológicos en la bibliografía filosófica resultan ahora evidentes. De hecho, hasta es posible decir que el tratamiento de los problemas de la teleología en esta bibliografía muestra cómo no hay que hacer filosofía de la ciencia. Durante por lo menos cincuenta años una considerable cantidad de filósofos de la ciencia ha escrito sobre la teleología, basando sus análisis en los métodos de la lógica y el fisicalismo “conocidos por ser los mejores” o al menos los únicos métodos confiables para esos análisis. Estos filósofos han ignorado los descubrimientos de los biólogos, aunque la teleología se relaciona en gran parte o en todo con el mundo de la vida.

Pasaron por alto que la palabra *función* se refiere a dos conjuntos muy diferentes de fenómenos, y que el concepto de *programa* confiere una nueva tonalidad al problema de la dirección hacia un objetivo; confundieron las distinciones entre la causación próxima y la evolutiva, y entre sistemas estáticos (adaptados) y actividades dirigidas a un objetivo. Aunque existe una enorme bibliografía filosófica sobre los problemas de la teleología, los artículos y libros recientes que aún tratan la teleología como fenómeno unitario resultan bastante inútiles. Ningún autor que no haya reconocido las diferencias entre la significación de la teleología cósmica, la adaptación, la dirección programada a un objetivo y las leyes naturales deterministas ha hecho contribución valiosa alguna a la solución de los problemas de la teleología.

El intento principal del filósofo tradicional era eliminar el lenguaje teleológico de todas las descripciones y análisis. Objetaba frases tales como “la tortuga nada hacia la orilla a fin de poner sus huevos”, o “el zorzal del bosque migra a climas más cálidos a fin de escapar al invierno”: Por cierto, las preguntas que empiezan con “¿qué?” y “¿cómo?” son suficientes para la explicación en las ciencias físicas. No obstante, desde 1859 ninguna explicación en las ciencias biológicas ha sido completa hasta que un tercer tipo de pregunta se planteó y fue respondida: “¿por qué?”. En esta cuestión se interroga por causación evolutiva y su explicación. Quienquiera que elimine las preguntas evolutivas “¿por qué?” cierra la puerta a un campo extenso de investigaciones biológicas. Por lo tanto, para el biólogo evolutivo es importante demostrar que las preguntas “¿por qué?” no introducen un nuevo elemento metafísico en el análisis y que no existe conflicto entre el análisis causal y el teleológico, siempre que se especifique con precisión que se entiende por “teleológico”. En otro lugar (Mayr, 1988: 38-66) presenté un detallado examen de los “múltiples significados de ‘teleológico’”, pero debo resumir aquí al menos lo esencial de mis hallazgos. Nagel (1977) y Engels (1982) han criticado algunas de mis opiniones. La monografía de Engels constituye el tratamiento más completo del problema de la teleología en el idioma alemán. En lo que sigue incluyo una respuesta a las

objecciones de estos autores. Pero antes de hacerlo quiero despejar cierto número de suposiciones que han aportado un elemento de confusión en la bibliografía reciente. Esto me va a permitir mostrar que las siguientes afirmaciones no son válidas.

- 1) *Los enunciados y explicaciones teleológicos implican endosar doctrinas teológicas o metafísicas inverificables por la ciencia.* Esta crítica era por cierto válida en otros momentos históricos, en especial en el siglo XVIII y a principios del XIX, y también respecto de la mayoría de los vitalistas, incluidos Bergson y Driesch, hasta los tiempos actuales. No se aplica a ningún darwinista que use lenguaje teleológico (véase más abajo).
- 2) *Cualquier explicación biológica que no sea igualmente aplicable a la naturaleza inanimada constituye un rechazo de una explicación fisicoquímica.* Ésta es una objeción inválida, porque todo biólogo moderno acepta las explicaciones fisicoquímicas en el nivel celular-molecular. Además porque, como se mostrará más abajo, los aparentes procesos teleológicos en los organismos vivientes pueden explicarse de modo estrictamente materialista.
- 3) *Los procesos teleonómicos se hallan en conflicto con la causalidad, porque los objetivos futuros no pueden dirigir los sucesos actuales.* Esta objeción, planteada a menudo por los fisicalistas, se debe a su fracaso en aplicar el concepto de programa, un concepto que no existía en el marco clásico de los conceptos y teorías fisicalistas.
- 4) *Las explicaciones teleológicas deben demostrar ser leyes.* De hecho, el intento de insertar leyes en las explicaciones teleológicas sólo ha llevado a confusiones (Hull, 1982: 298-316).
- 5) *Telos significa o bien punto final, o bien objetivo; son la misma cosa.* Al contrario, para el biólogo evolucionista existe una gran diferencia entre *telos* como objetivo y *telos* como punto final. Cuando se pregunta si la selección natural y, más generalmente, todos los procesos evolutivos, tienen un *telos*, se debe tener en claro en qué clase de *telos* se está pensando.

La palabra *telos* ha sido empleada en la bibliografía filosófica con dos significados muy diferentes. Aristóteles la usa para referirse a un proceso que tiene un objetivo bien definido, una finalidad que por lo general es previsible cuando el proceso se inicia. El *telos* del huevo fertilizado es el adulto en el cual se convierte. Para la teleología deísta, la teleología cósmica también tenía un propósito definido, a saber, la perfección final del mundo tal como la había concebido su creador y la habrían de producir sus leyes. Pero *telos* también se ha usado simplemente para referirse a la terminación de un proceso dirigido hacia un final. El *telos* de un temporal de lluvia es cuando cesa de llover. El día es el *telos* de la noche. Todos los procesos provocados por leyes naturales tarde o temprano tienen un punto final, pero es delusorio emplear

para esta terminación la misma palabra *telos* que se usa comúnmente para la finalidad de un proceso dirigido a un objetivo. El punto final de un proceso no teleológico es, por así decirlo, un fenómeno *a posteriori*. Pierce (1958, vol. VII) se dio cuenta de que el término teleológico es demasiado fuerte para aplicarlo a procesos naturales en el mundo inorgánico. Por tanto, propuso que “podríamos inventar el término *finoso*^[*] para expresar su tendencia hacia un estado final”.

Muchos filósofos de la ciencia han pensado que el problema de la teleología podría ser resuelto explicando la dirección a un objetivo en forma funcional, es decir, traduciendo los enunciados teleológicos (Wimsatt, 1972: 1-80) como enunciados funcionales (Cummins, 1975: 741-765). Semejante traducción se halla también implícita en Hempel (1965), Nagel (1961) y numerosos autores posteriores. Ya sea que reconozcan seis significados del término función, como hace Nagel, o diez, como hace Wimsatt, todas estas propuestas adolecen de la falla fatal de no reconocer que la palabra función se emplea en biología con dos significados muy diferentes, que deben ser cuidadosamente distinguidos en cualquier análisis teleológico. Bock y Von Wahlert (1969: 269-299) han clarificado admirablemente la situación al mostrar que función se usa a veces para procesos fisiológicos y a veces para el papel biológico de un rasgo en el ciclo vital del organismo. “Por ejemplo, las patas de un conejo tienen la función de locomoción [...] pero el papel biológico de esta facultad puede ser escapar de un predador, desplazarse hacia una fuente de alimento, encaminarse a un hábitat propicio [o] discurrir en busca de una pareja”. Las descripciones del funcionamiento fisiológico de órgano o de otro rasgo biológico no son teleológicas. De hecho, en casos favorables, pueden traducirse en gran medida como explicaciones fisicoquímicas; se deben a causas próximas. Lo que se halla involucrado en un análisis de los aspectos teleológicos es el papel biológico de una estructura o actividad. Tales papeles se deben a causas evolutivas. Por esta razón en mi descripción evito cuidadosamente la palabra función cuando lo que me interesa es el papel biológico de un rasgo o proceso (véase más adelante, p. 83).

CATEGORÍAS DE LA TELEOLOGÍA

La mayoría de los filósofos ha tratado a la teleología como a un fenómeno unitario. Esto pasa por alto el hecho de que el término teleológico se ha aplicado a varios fenómenos naturales fundamentalmente diferentes. En estas condiciones, no cabe sorprenderse de que la búsqueda de una explicación unitaria de la teleología haya sido hasta ahora por completo infructuosa. Beckner (1959) piensa que puede distinguir tres tipos de teleología, caracterizados respectivamente por los términos función objetivo e intención. Si bien esta propuesta logra ordenar los fenómenos de algún modo, no representa una solución exitosa dada la ambigüedad del término función. Woodger (1929) también percibió los diversos significados de la palabra

teleológico y trató de reconocer algunas categorías, pero no llevó su análisis muy lejos. Un estudio cuidadoso de todos los usos del término teleológico en la bibliografía filosófica y biológica me lleva a proponer una división quintuple. Uno de los principales aspectos de mi propuesta es que divide la categoría de función en actividades funcionales genuinas, y agrega la categoría de adaptación, que corresponde a la historia de los aspectos con un papel biológico (véase Bock y Von Wahlert, 1969). De acuerdo con esto, distingo cinco procesos o fenómenos diferentes para los cuales se ha empleado la palabra teleológico:

- 1) procesos teleomáticos,
- 2) procesos teleonómicos,
- 3) conducta deliberada,
- 4) rasgos adaptativos, y
- 5) teleología cósmica

Cada uno de estos cinco procesos o fenómenos es fundamentalmente distinto de los otros cuatro y requiere una explicación por completo diferente. Por lo tanto, los intentos de ciertos filósofos (¡la mayoría de ellos!) de encontrar una *explicación unitaria* de la teleología erraron del todo el rumbo. El estudio científico de la totalidad de los fenómenos naturales antes considerados como teleológicos ha privado al tema teleológico de su precedente misterio. Se ha caído en la cuenta de que cuatro de los cinco fenómenos tradicionalmente denominados teleológicos pueden ser explicados por la ciencia de modo completo, mientras que el quinto, la teleología cósmica, no existe. Esta clarificación del concepto de teleología ha contribuido mucho a la conclusión de que la biología es una ciencia genuina, carente de cualquier propiedad oculta.

Procesos teleomáticos

Algunos filósofos han calificado de teleológico cualquier proceso que “persista hacia un punto final con condiciones variables” o en el cual “el estado final del proceso sea determinado por sus propiedades al comienzo” (Waddington, 1957). Estas definiciones incluirían todos los procesos de la naturaleza inorgánica que tuvieran un punto final. Un río tendría que ser llamado teleológico porque fluye hacia el océano. El situar esos procesos en la misma categoría que los genuinamente dirigidos a una finalidad en los organismos resulta muy delusorio.

Todos los objetos del mundo físico están dotados de la capacidad de cambiar su estado, y estos cambios obedecen estrictamente a las leyes naturales. Están dirigidos a un fin sólo de modo automático, regulados por fuerzas o condiciones externas, o sea por leyes naturales. Denominé teleomáticos (Mayr, 1974) a esos procesos, para indicar que se verifican en forma automática. Todos los procesos teleomáticos llegan

a su fin cuando el potencial se agota (como en el enfriado de un trozo de hierro caliente) o el proceso se detiene al tropezar con un impedimento externo (como cuando un objeto que cae da contra el suelo). La ley de gravedad y la segunda ley de la termodinámica se cuentan entre las leyes naturales que con mayor frecuencia gobiernan procesos teleomáticos.

Aristóteles distinguió claramente los procesos teleomáticos de los teleológicos que se encuentran en los organismos, y se refirió a los primeros como causados “por necesidad” (Gotthelf, 1976). Éstos incluyen la mayor parte de los procesos denominados finos por Pierce (1958). Pueden tener un punto final, pero nunca tienen una finalidad. La pregunta “¿para qué?” (*wozu?*) no es apropiada en este caso. No es posible preguntarse para qué fin un rayo dio contra un árbol determinado o con qué propósito una inundación o un terremoto mataron miles de personas.

La desintegración radiactiva es un proceso teleomático; no es controlado por un programa. Cualquier trozo de uranio va a experimentar una desintegración radiactiva, controlado por las mismas leyes físicas que controlan cualquier otro pedazo, en contraste con los programas, que son altamente específicos y a menudo únicos. Las leyes naturales interaccionan con las propiedades intrínsecas del material sobre el que actúan. Materiales diferentes tienen propiedades diferentes, y la tasa de enfriamiento puede diferir de una sustancia a la siguiente. Pero las propiedades inherentes, que son iguales para cualquier muestra de la misma sustancia, constituyen algo completamente diferente de un programa codificado. Esto es válido hasta el nivel molecular. Una macromolécula dada posee propiedades inherentes, pero esto no constituye de por sí un programa. Los programas se forman en virtud de una combinación de moléculas y de otros componentes orgánicos.

La predicción no es el criterio definitorio de un programa. Si dejo caer una piedra de mi mano, puedo predecir que va a caer al suelo. Por lo tanto, dice Engels (1982), está programada para caer al suelo, y no hay diferencia entre procesos teleomáticos y procesos teleonómicos. Éste es el mismo argumento que adoptó Nagel (1977) con referencia a la desintegración radiactiva. Un ejemplo mostrará cuán delusorio es este argumento: en algún lugar de las montañas una piedra que cae mata a una persona. Engels tendría que decir que esta piedra estaba “programada” para matar a una persona. Las situaciones terminales muy generales producidas por las leyes naturales son algo por completo diferente de los objetivos altamente específicos codificados en los programas. Por supuesto, la existencia de programas no está de modo alguno en conflicto con las leyes naturales. Todos los procesos fisicoquímicos que tienen lugar durante la traducción y ejecución de un programa obedecen estrictamente a leyes naturales. Pero el descuido del papel de la información y la instrucción lleva de modo inevitable a una descripción muy engañosa de un programa. ¿Se podría explicar una computadora estrictamente en función de leyes naturales, evitando con cuidado cualquier referencia a la información y la instrucción?

Procesos teleonómicos

El término teleonómico se ha empleado con diversos significados. Cuando Pittendrigh (1958) lo introdujo, no suministró una definición rigurosa. Como consecuencia de ello varios autores lo usaron ya fuera para funciones programadas o para la adaptación, como hicieron, por ejemplo, Davis (1961), Simpson (1958), Monod (1970) y Curio (1973). Por mi parte, restringí el término teleonómico a las actividades programadas (Mayr, 1974), y ahora aporto la siguiente definición: *las conductas o los procesos teleonómicos son los que deben su dirección hacia objetivos al influjo de un programa desarrollado*. El término teleonómico implica, entonces, la dirección de un proceso o actividad hacia una finalidad. Tiene que ver estrictamente con causas finales. Éstas ocurren en el desarrollo celular y resultan sumamente conspicuas en la conducta de los organismos.

La conducta [...] dirigida a finalidades se halla ampliamente difundida en el mundo orgánico; por ejemplo, la mayor parte de las actividades vinculadas con la migración, la búsqueda de alimento, el cortejo, la ontogenia y todas las fases de la reproducción se caracterizan por esa orientación a fines. La intervención de procesos dirigidos a objetivos es quizá el rasgo más característico del mundo de los organismos vivientes (Mayr, 1988: 45).

A veces se afirma que Pittendrigh y yo introdujimos el término teleonómico como sustituto del término teleológico. Esto no es así; es más bien un término para uno sólo de los cinco significados diferentes del altamente heterogéneo término teleológico.

En mi propuesta originaria (Mayr, 1974), señalé que se podía expandir la aplicación del término teleonómico hasta incluir también el funcionamiento de artefactos humanos (por ejemplo, dados cargados) preparados de tal manera de asegurar un objetivo deseado. Este uso ampliado del término ha sido criticado, y en la actualidad considero que los artefactos humanos son sólo análogos. Las actividades verdaderamente teleonómicas dependen de la posesión de un programa genético. Toda conducta teleonómica se caracteriza por dos componentes. Está guiada por “un programa” y depende de la existencia de un punto final, objetivo o término “previsto” en el programa que regula la conducta o el proceso. Este punto final podría ser una estructura (en desarrollo), una función fisiológica, el logro de una posición geográfica (en la migración) o un “acto consumatorio” (Craig, 1916) en la conducta. Cada programa determinado es resultado de la selección natural, ajustada constantemente por el valor selectivo del punto final logrado.

La palabra clave en la definición de teleonómico es el *programa* genético. La importancia del reconocimiento de la existencia de programas radica en el hecho de que un programa es (A) algo material y (B) algo que existe con anterioridad a la iniciación del proceso teleonómico. Esto muestra que no existe conflicto entre

teleonomía y causalidad. La existencia de procesos teleonómicos regulados por programas desarrollados es la razón de la causación dual en biología, debida a las leyes naturales (como en las ciencias físicas) y a los programas genéticos (que no se encuentran en las ciencias físicas).

Un programa podría ser definido como una *información codificada o preordenada que controla un proceso (o conducta)*, dirigiéndolo hacia un objetivo. Contiene no sólo el anteproyecto del objetivo *sino también las instrucciones sobre cómo usar la información del anteproyecto*. Un programa no es una descripción de una situación dada sino un conjunto de instrucciones.

La aceptación del concepto de programa no parece provocar dificultades a un biólogo que sepa de genética o a un científico que conozca cómo operan las computadoras. No obstante, los programas, como los que controlan los procesos teleonómicos, no existen en la naturaleza inanimada. Los filósofos tradicionales de la ciencia, sólo concededores de la lógica y la física, han tenido por tanto grandes dificultades para entender la naturaleza de los programas; así lo ilustran cabalmente los escritos de Nagel (1961).

Desde el siglo XIX se pueden encontrar en la bibliografía biológica referencias a la existencia presunta de algo así como un programa en el genoma o en las células de los organismos. E. B. Wilson, tras describir el modo notablemente teleonómico en que tiene lugar la división de un huevo, sigue diciendo:

tal conclusión no precisa implicar ninguna doctrina mística de teleología o de causas finales. Sólo significa que los factores que determinan la división se hallan en mayor o menor medida ligados a una organización subyacente del huevo que antecede a la división y que es responsable del proceso morfogénico general. La naturaleza de esta organización es casi desconocida, pero podemos avanzar en su búsqueda sólo basados en la suposición mecanicista de que involucra algún tipo de configuración material en la sustancia del huevo (Wilson, 1925).

Resulta importante recalcar una vez más —pues es algo casi sistemáticamente mal comprendido en la bibliografía clásica sobre teleología— que la finalidad de una actividad teleonómica no reside en el futuro sino que se encuentra codificada en el programa. No se sabe lo suficiente sobre la base genético-molecular de esos programas como para poder decir mucho más que son innatos o parcialmente innatos. La existencia del programa se infiere de sus manifestaciones en la conducta o las actividades de quien lo porta. La existencia de estos programas genéticos en organismos (=causas finales) es resultado de causas próximas que han actuado durante la historia evolutiva pasada de los organismos.

Los conceptos que corresponden a un programa se remontan hasta la Antigüedad. El *eidos* de Aristóteles, después de todo, poseía muchas de las propiedades que ahora se atribuyen al programa genético, como señalaron Jacob (1970) y Delbrück (1971).

Lo mismo pasaba con el *moule intérieur* [molde interior] de Buffon (Roger, 1989) y también con las numerosas especulaciones acerca de memorias innatas desde Leibniz y Maupertuis hasta Darwin, Hering y Semon. Pero por certera que haya sido la intuición de estos pensadores, requería de una comprensión de la naturaleza ADN del genoma antes de que el programa genético pudiese ser considerado un concepto científico válido.

El estudio de los programas teleonómicos ha mostrado que se pueden distinguir diversos tipos. Un programa que registra instrucciones completas en el ADN del genotipo se denomina *programa cerrado* (Mayr, 1964). La mayoría de los programas que controlan la conducta instintiva de los insectos y de los invertebrados inferiores parecen ser cerrados. No se sabe todavía en qué medida se puede incorporar información nueva en los programas supuestamente cerrados. Sin embargo, existen otros tipos de programa, los *programas abiertos*, constituidos de tal modo que se puede incorporar información adicional en el transcurso vital, ya sea mediante el aprendizaje, el condicionamiento u otras experiencias. La mayor parte de la conducta de los animales superiores está controlada por estos programas abiertos. Los etólogos han conocido su existencia desde hace tiempo, sin que hayan introducido una terminología especial. En el famoso caso de la reacción de seguimiento del joven anarón, el programa abierto tiene prevista la “reacción de seguimiento” pero el objeto particular (el “padre” o “la madre”) que ha de ser seguido es agregado por la experiencia (por “impronta”). Los programas abiertos son muy frecuentes en los programas de conducta de los organismos superiores, pero incluso en algunos invertebrados existe a menudo la oportunidad de hacer uso de la experiencia individual para completar programas abiertos: por ejemplo, con respecto al alimento adecuado, a enemigos potenciales o a la ubicación del nido en las avispas solitarias.

Inicialmente los programas que controlan las actividades teleonómicas se pensaron exclusivamente en función del ADN del genoma. Sin embargo, además de esos programas genéticos podría resultar útil reconocer *programas somáticos*.

Por ejemplo, cuando un pavo real macho se pavonea ante una hembra, sus movimientos de despliegue no se hallan directamente controlados por el ADN en los núcleos de sus células, sino más bien por un programa somático de su sistema nervioso central. Este programa neuronal, por cierto, fue registrado durante el desarrollo bajo control parcial de instrucciones provenientes del programa genético. Pero es ahora un programa somático independiente (Mayr, 1988: 64).

Los programas somáticos son especialmente importantes en el desarrollo. Cada etapa de la ontogenia, junto con las circunstancias ambientales relevantes, representa, por decirlo así, un programa somático para la siguiente etapa del desarrollo. La mayor parte de las estructuras embrionarias que se han citado como prueba de

recapitulación^[4], como los arcos branquiales de los embriones de tetrápodos, son presumiblemente programas somáticos. La razón de que no hayan sido removidos por la selección natural es que esto habría interferido seriamente con el desarrollo ulterior. La existencia y el papel de los programas somáticos han sido comprendidos por los embriólogos al menos desde Kleinenberg (1886).

Los diversos tipos de programas no están separados por límites netos. Todos resultan de causas próximas que han actuado durante la historia evolutiva anterior del organismo. Y todos se hallan asociados con el concepto de causas finales.

Tomar prestado el término programa de la informática no constituye un caso de antropomorfismo. Hay una gran equivalencia entre el programa de los teóricos de la información y los programas genéticos y somáticos de los biólogos. El origen de un programa es irrelevante para esta definición. Puede ser producto de la evolución, como todos los programas genéticos, o puede ser la información adquirida de un programa abierto. Puede ser genético, ya sea cerrado o abierto, o puede ser somático cuando información adicional, adquirida durante la vida del individuo, se agrega a las instrucciones del programa genético.

Una objeción que se ha hecho al concepto de programa es que entonces los reflejos constituirían también actividades teleonómicas. ¿Por qué no? Algunos lo son de modo indudable. Sherrington (1906: 235) era plenamente consciente de la significación del reflejo como acto adaptado. “El propósito de un reflejo —escribió— parece ser un objeto de investigación natural tan legítimo y urgente como el propósito de la coloración de un insecto o de una floración. Y la importancia para la fisiología es que el reflejo no puede ser realmente inteligible para el fisiólogo hasta que sabe a qué apunta”. El párpado se halla claramente programado para cerrarse como reflejo cuando un objeto amenazante o una perturbación se aproxima al ojo. Una función adaptativa similar resulta evidente en el caso de numerosos reflejos. Otros, como el rotuliano, predilecto de los médicos, parecen ser meramente una propiedad irrelevante de ciertos nervios, tan irrelevante como los rumores cardíacos para el funcionamiento del corazón. Sería muy útil que un neurofisiólogo analizara alguna vez la posible significación adaptativa de los reflejos más conocidos.

La dirección de una acción teleonómica es producida por una serie de dispositivos, con el programa mismo, por supuesto, en primer lugar. Pero el programa no provoca un simple despliegue de una *gestalt* completamente preformada, ya que siempre controla un proceso más o menos complejo que debe tener en cuenta las perturbaciones internas y externas. Los procesos teleonómicos durante el desarrollo ontogenético, por ejemplo, se hallan siempre en peligro de descarrilar, aunque sólo sea de manera temporal. Con toda razón, Waddington (1957) ha llamado la atención sobre la frecuencia e importancia de los dispositivos homeostáticos que corrigen esas desviaciones y que virtualmente garantizan la canalización apropiada del desarrollo.

Las retroalimentaciones negativas desempeñan un papel significativo no sólo en el desarrollo sino también en muchos otros procesos teleonómicos. No constituyen,

sin embargo, la esencia de la actividad teleonómica. Como señalé anteriormente, “el aspecto en verdad característico de la conducta orientada a objetivos no es que existan mecanismos que mejoren la precisión con que se alcanza un objetivo, sino más bien que existen mecanismos que inician, es decir ‘causan’, esta conducta finalista” (Mayr, 1988: 46).

Conducta intencional en los organismos pensantes

Algunos filósofos han usado las intenciones humanas y los actos deliberados como ilustraciones ejemplares de procesos teleológicos. Esto introduce en el análisis conceptos tales como propósito, intención y conciencia, y lo convierte en un aspecto de la psicología humana. Pero este campo es altamente contencioso, y, en un tratamiento anterior de la teleología (Mayr, 1992), excluí por tanto de los análisis la conducta intencional.

Muchos trabajos recientes sobre conducta animal me han convencido desde entonces de que estaba equivocado. La conducta intencional que se halla claramente orientada a fines está muy difundida entre los animales, en especial entre los mamíferos y aves, y cumple todos los requisitos para ser llamada teleológica. Varias especies de grajos entierran en otoño bellotas y semillas de piñón, para retornar a esos escondrijos (que recuerdan con notable precisión) y recuperar este alimento cuando, hacia el final del invierno, las fuentes naturales de alimento están en gran parte agotadas. La bibliografía etológica está llena de descripciones de conductas animales que son claramente intencionales y que revelan una planificación cuidadosa. Otro ejemplo famoso son las estrategias de caza de las leonas. Cuando preparan un ataque, la manada se divide en dos grupos, uno de los cuales se desplaza detrás de la víctima elegida, cortando su ruta de escape. En esa planificación intencional no existe en principio diferencia entre los seres humanos y los animales pensantes.

Rasgos adaptativos

Los rasgos que contribuyen a la adaptación de un organismo son mencionados de manera habitual en la bibliografía filosófica como sistemas teleológicos o funcionales. Ambas designaciones son potencialmente delusorias. Estos rasgos son sistemas estacionarios y, como señalé con anterioridad (Mayr, 1988: 51-52), la palabra teleológico no parecería ser apropiada para fenómenos que no implican movimientos.

La denominación sistema teleológico es delusoria por una segunda razón. Fue adoptada por la bibliografía filosófica más antigua con el supuesto de que estos rasgos se habían originado en virtud de alguna fuerza teleológica de la naturaleza. Esta suposición era en gran parte una herencia de la teología natural, con su creencia en que Dios había otorgado la utilidad de cada rasgo. La falacia de esta idea ha sido

refutada en forma particularmente efectiva por Dawkins en su espléndido libro *El relojero ciego* (1986). El interés de Immanuel Kant por la teleología se concentraba en los rasgos adaptativos. Debido al escaso conocimiento biológico disponible a fines del siglo XVIII no pudo suministrar una explicación causal. Por consiguiente, atribuyo la adaptación a fuerzas teleológicas, con lo que presumiblemente quería significar la mano de Dios (Mayr, 1988: 57-59; 1991). Desde 1859 semejante rendición se ha vuelto innecesaria. Darwin nos ha enseñado que los cambios evolutivos en apariencia teleológicos y la producción de rasgos adaptativos constituyen simplemente el resultado de la variación evolutiva consistente en la producción de grandes cantidades de variaciones en cada generación, y en la supervivencia probabilística de los individuos que quedan tras la eliminación de los fenotipos menos aptos. La adaptación es por lo tanto un resultado *a posteriori* más que una búsqueda de objetivos *a priori*. Por esta razón, la palabra teleológico es delusoria cuando se la aplica a los rasgos adaptativos.

Tampoco deberían ser denominados sistemas funcionales dado el significado dual confuso de la palabra función. De hecho, la mayoría de los que emplean la terminología sistemas funcionales se referían al papel biológico de estos rasgos y a su efectividad en el cumplimiento de este papel. Las causas próximas y finales (evolutivas) a menudo se confundieron en los análisis funcionalistas. Munson (1971) y Brandon (1981) han descrito en forma excelente las razones por las cuales un lenguaje adaptacionista, en conexión con rasgos adaptativos y con una respuesta a las preguntas “¿para qué?”, debe preferirse al lenguaje teleológico o funcional.

Una de las características de los rasgos adaptativos es que pueden llevar a cabo actividades teleonómicas. Son, por así decirlo, órganos ejecutivos de los programas teleonómicos. Por tanto, he propuesto (Mayr, 1988) que quizá podrían ser considerados como programas somáticos.

Más que cualquier otra cosa es la existencia de rasgos adaptativos lo que ha llevado a los biólogos a hacer preguntas “¿por qué?”. El primer sector de la biología en que se emplearon fue en la investigación fisiológica. Cuando a Harvey se lo interrogó acerca de qué lo había inducido a pensar en la circulación de la sangre, contestó: “Me pregunté por qué había válvulas en las venas” (Krafft, 1982). Evidentemente sólo permiten un flujo unidireccional de la sangre, y esto, en forma casi automática, llevó a suponer la circulación. Un descubrimiento fisiológico tras otro resultó de hacer preguntas “¿por qué?” acerca de órganos con funciones desconocidas. “¿Por qué?” y “¿para qué?” resultaron ser preguntas igualmente productivas en otras ramas de la biología, y el valor heurístico en otras de esta metodología no se ha agotado en modo alguno.

Teleología cósmica

Con anterioridad al siglo XIX existía una creencia casi universal en el sentido de que

los cambios en el mundo se debían a una fuerza interna o a una tendencia hacia el progreso y hacia una perfección cada vez mayor (véase más arriba). Gillispie (1951), Glacken (1967) y Mayr (1982) hemos descrito el inmenso poder de esta ideología. En fecha tardía como 1876 K. E. von Bauer efectuó un apasionado alegato en pro del reconocimiento del finalismo a fin de complacer a la gente “que considera el mundo y en especial el mundo orgánico como resultado de un desarrollo que tiende hacia finalidades más altas, y que es guiado por la razón” (1876). Los más decididos adversarios de la selección natural fueron teleologistas, y las teorías teleológicas de la evolución (ortogénesis, etc.) siguieron siendo dominantes hasta el siglo xx (Kellogg, 1907, Mayr, 1982; Bowler, 1983; 1987).

Cuando se empezó a caer en la cuenta de que el mundo no era ni reciente ni constante, se propusieron tres categorías de explicaciones para los cambios aparentemente finalísticos.

- 1) Estos cambios se deben a la acción de un planificador evolutivo (explicación teísta).
- 2) Estos cambios se hallan guiados por un programa incorporado, análogo a un programa teleonómico en el genotipo de un individuo (explicaciones ortogenéticas). Gran parte de la investigación posdarwiniana dio como resultado el aporte de pruebas de que semejante programa cósmico no existe, y que las irregularidades de la evolución cósmica son demasiado grandes como para ser compatibles con la existencia de un programa. De hecho, para la época de la síntesis evolucionista (décadas de 1930 y 1940) todo el apoyo a las teorías ortogenéticas había desaparecido.
- 3) No existe una teleología cósmica; no hay una tendencia en el mundo hacia el progreso o la perfección. Cualesquiera cambios y tendencias en el cosmos que se observen en el transcurso de la historia del mundo son resultado de la acción de leyes naturales y de la selección natural. Esta tercera explicación se ajusta a los hechos observados de tal manera que torna innecesario apelar a las otras dos explicaciones.

La refutación de la teleología cósmica deja un problema por resolver: ¿cómo se puede explicar la tendencia aparentemente ascendente en la evolución orgánica? Un autor tras otro ha hecho referencia a la progresión desde los procariotas inferiores (bacterias) a los eucariotas nucleados, a los metazoarios, a los mamíferos y las aves de sangre caliente, y finalmente a los seres humanos con sus desarrollados cerebros, lenguajes y culturas. Los defensores de la ortogénesis nunca se cansaron de sostener que esto constituía prueba irrefutable de la existencia de algún poder intrínseco en la naturaleza viviente que la guiaba hacia el progreso, e incluso hacia una finalidad última. Nuevamente fue Darwin quien mostró que semejante supuesto no era inevitable. La selección natural, actuando en cada población, generación tras

generación, es de hecho un mecanismo que favorece el surgimiento de especies cada vez más adaptadas; propicia la invasión de nuevos nichos y zonas adaptativas; y como resultado final de la competencia entre las especies favorecería el desarrollo de lo descrito mejor como tipos avanzados. Según esta explicación, no caben dudas acerca de lo que ha sucedido durante los diversos pasos desde las bacterias más primitivas hasta los seres humanos. Que se justifique referirse a esto como progreso es todavía algo sujeto a discusión. Sin embargo, hay algo que queda claro: la selección natural aporta una explicación satisfactoria del curso tomado por la evolución orgánica y torna innecesario apelar a fuerzas sobrenaturales teleológicas. Y quienes aceptan que en la evolución ha tenido lugar un avance o progreso no lo atribuyen a fuerzas o tendencias teleológicas, sino más bien a la selección natural.

EL ESTADO ACTUAL DE LA TELEOLOGÍA

La eliminación de los mencionados cuatro procesos materiales de la categoría teleológico, previamente tan heterogénea, no deja ningún residuo. Esto prueba la inexistencia de la teleología cósmica.

El reconocimiento de que cuatro procesos en apariencia teleológicos —o sea los procesos teleonómicos, los teleomáticos, el logro de la adaptación mediante la selección natural y la conducta orientada a fines— constituyen fenómenos estrictamente materiales ha privado a la teleología de su anterior misterio y de sus connotaciones sobrenaturales. Existe la adaptación (la *Zweckmässigkeit* de Kant) en la naturaleza viviente, pero Darwin demostró que su origen puede explicarse en forma materialista. Aunque existen por cierto muchas actividades y procesos orgánicos claramente orientados a fines, no hay necesidad de involucrar a fuerzas sobrenaturales, porque el objetivo ya se halla codificado en el programa que dirige estas actividades. En principio, tales procesos teleonómicos pueden reducirse a causas fisicoquímicas. Finalmente, están todos los procesos de la naturaleza inorgánica que alcanzan sus respectivas terminaciones pero que se deben simplemente a la operación de leyes naturales tales como la gravedad y las leyes de la termodinámica. Ninguno de los cuatro procesos teleológicos reconocidos funciona de modo retrospectivo desde un objetivo futuro desconocido; no existe la causación retrospectiva. Esto refuta la afirmación hecha a menudo anteriormente de que existe un conflicto entre las explicaciones causales y las teleológicas. Tal afirmación sería verdadera si existiese la teleología cósmica, pero no es válida para ninguno de los cuatro tipos de teleología aceptados por la ciencia en la actualidad.

TELEOLOGÍA Y EVOLUCIÓN

Después de que Darwin estableciese el principio de la selección natural, este proceso fue ampliamente interpretado, tanto por partidarios como por adversarios, como teleológico. La propia evolución se consideró a menudo como un proceso teleológico porque llevaría a “mejoras” o a un “progreso” (Ayala, 1970). Tal interpretación quizá no fuera por completo irracional dentro del marco del paradigma transformista de Lamarck. Pero ya no constituye una perspectiva razonable cuando se aprecia debidamente la naturaleza variable de la evolución darwinista, que no posee una finalidad última y que, por así decirlo, comienza de nuevo con cada generación. En el mejor de los casos la selección natural puede encajar con la definición de Pierce de los procesos “finosos” (Pierce, 1958; Short, 1984). Sin embargo, considerando con cuánta frecuencia la selección natural lleva a fatales callejones sin salida, y teniendo en cuenta cuán a menudo en el curso de la evolución su premio cambia, dando como resultado un movimiento irregular en zigzag del cambio evolutivo, parecería particularmente inadecuado emplear la denominación de teleológico para cualquier forma de evolución direccional. La selección natural, por cierto, constituye un proceso de optimización, pero no tiene finalidad definida, y considerando la cantidad de limitaciones y la frecuencia de los eventos azarosos sería sumamente delusorio denominarla teleológica. Tampoco cualquier mejora en la adaptación es un proceso teleológico, porque el que un cambio evolutivo dado pueda ser calificado o no como un aporte a la adaptación constituye una decisión estrictamente *post hoc*. Ninguno de los quince autores que hicieron contribuciones a un volumen reciente sobre selección natural y optimización en el curso de la evolución (Dupré, 1987) ha empleado el término teleológico.

Debe tenerse esto presente si se tropieza con lenguaje teleológico en las interpretaciones evolutivas (O’Grady, 1984). Cuando un autor dice que las especies han desarrollado mecanismos de aislamiento para proteger su integridad genética, quiere decir simplemente que los individuos que evitaban la hibridación con individuos de otras especies poseían mayor éxito reproductivo que los que hibridaron. Una predisposición genética para no hibridar, por tanto, fue recompensada con éxito reproductivo (Mayr, 1988). La selección natural tiene que ver con las propiedades de los individuos de una generación determinada; no posee, simplemente, ningún objetivo de largo alcance, aunque esto pueda parecer así cuando se mira de modo retrospectivo una larga serie de generaciones. Lamentablemente, algunos autores, incluso en la bibliografía más reciente, parecen dotar a la evolución con una capacidad teleológica. En fecha tan cercana como 1985 J. H. Campbell escribió: “Se torna cada vez más evidente que los organismos desarrollan estructuras especiales para promover sus capacidades de desarrollarse, y que esas estructuras expanden enormemente el alcance de la evolución. No obstante, la función es fundamentalmente un concepto teleológico, en especial cuando se la aplica al proceso evolutivo” (Campbell 1985). Como Munson (1971) ha señalado con razón, un

empleo tan dudoso de la palabra teleológico puede evitarse fácilmente usando lenguaje adaptacionista.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Ayala, F. J. (1970), "Teleological explanation in evolutionary biology", *Philosophy of Science*, N. 37, pp. 1-15.
- Baer, K. E. von (1876), *Studien aus der Geschichte de Naturwissenschaften*. San Petersburgo, H. Schmitzorf.
- Beckner, M. (1959), *The biological way of thought*, Nueva York, Columbia University Press.
- Berg, L. S. (1926), *Nomogenesis, or evolution determined by law*, Londres, Constable.
- Bergson, H. (1911), *L'évolution créatrice*, París, Alcan [trad. esp.: *La evolución creadora*, Madrid, Espasa Calpe, 1973].
- Bock, W. J. y G. von Wahlert (1969), "Adaptation and the form-function complex", *Evolution*, N. 19, pp. 269-299.
- Bowler, (1983), *The eclipse of Darwinism*, Baltimore, The Johns Hopkins University Press [trad. esp.: *El eclipse del darwinismo*, Barcelona, Labor, 1985].
- (1987), *The non darwinian revolution*, Baltimore, Johns Hopkins University Press.
- Campbell, J. H. (1985), "An organizational interpretation of evolution", en D. Depew y B. H. Weber (comps.), *Evolution at a crossroads* Cambridge, MA, MIT press, pp. 133-167.
- Collingwood, R. G. (1945), *The idea of nature*, Oxford, Clarendon Press [trad. esp.: *Idea de la Naturaleza*, México, Fondo de Cultura Económica, 1950].
- Craig, W. (1916), "Appetites and aversions as constituents of instincts", *Biological Bulletin*, N. 34, pp. 91-107.
- Cummins, R. (1975), "Functional analysis", *Journal of Philosophy*, N. 72, pp. 741-765.
- Curio, E. (1973). "Towards a methodology of teleonomy"; *Experientia*, N. 29, pp. 1045-1058.
- Davis, B. D. (1961). "The teleonomic significance of biosynthetic control mechanisms"; *Cold Spring Harbor Symposia*, N. 26, pp. 1-10.
- Dawkins, R. (1986), *The blind watchmaker*, Londres, W. W. Nonon [trad. esp.: *El relojero ciego*, Barcelona, Labor, 1988].
- Delbrück, M. (1971), "Aristotle-totle-totle", en J. Monod y E. Borek (comps.), *Of Microbes and Life*, Nueva York, Columbia University Press, pp. 50-55.

- Dupré, J. (comp.) (1987), *The latest on the best: Essays on evolution and optimality*, Cambridge, MA, MIT Press.
- Engels, E.-M. (1982), *Die Teleologie des Lebendigen*, Berlín, Duncker & Humblot.
- Gillispie, C. C. (1951), *Genesis and geology*, Nueva York, Harper & Bros.
- Glacken, C. J. (1967), *Traces on the Rhodian shore. Nature and culture in Western thought from ancient times to the end of the eighteenth century*, Berkeley, University of California Press.
- Gotthelf, A. (1976), “Aristotle’s conception of final causality”, *Review of Metaphysics*, N. 30, pp. 226-254.
- Goudge, T. A. (1961), *The ascent of life*, Toronto, University of Toronto Press.
- Grene, M. (1972). “Aristotle and modern biology”: *Journal of Historical Ideas*, N. 33, pp. 395-424.
- Hartmann, E. von (1872), *Das Unbewusste vom Standpoint der Physiologie und Deszendenzlehre*, Berlín, C. Duncker.
- Hempel, C. G. (1965). *Aspects of scientific explanation*, Nueva York, Free Press.
- Hull, D. L. (1973), *Darwin and his critics*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- (1982), “Philosophy and biology”, *Contemporary Philosophy*, N. 2, pp. 298-316.
- Huxley, J. (1942), *Evolution: The modern synthesis*, Londres, Allen & Unwin [trad. esp.: *La evolución. Síntesis moderna*, Buenos Aires, Losada, 1946].
- J. Huxley, T. H. (1870), *Lay sermons, addresses and reviews*, Londres, Macmillan.
- Jacob, F. (1970), *La logique du vivant*, París, Gallimard (trad. esp.: *La lógica de lo viviente*, Barcelona, Laia, 1973).
- Kellogg, V. L. (1907), *Darwinism today*, Nueva York, Henry Holt.
- Kleinenberg, N. (1886), “Über die Entwicklung durch Substitution von Organen”: *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, pp. 212-224.
- Kohn, D. (1989), “Darwin’s ambiguity: The secularization of biological meaning”: *British Journal for the History of Science*, N. 22, pp. 215-239.
- Kolb, D. (1992). “Kant, teleology, and evolution”: *Synthese*, N. 91, pp. 9-28.
- Krafft, F. (1982), “Die Idee der Zweckmässigkeit in der Geschichte der Wissenschaften”, *Berichte zur Wissenschaftsgeschichte*, N. 5, pp. 1-152.
- Kullmann, W. (1979), *Die Teleologie in der aristotelischen Biologie*, Heidelberg, C. Winter.
- Lenoir, T. (1982a), *The strategy of life*, Dordrecht, D. Reidel.
- (1932b), “Teleology without regrets”, *Studies in the History and Philosophy of Science*, N. 12, pp. 293-353.
- Lovejoy, A. O. (1936), *The great chain of being*, Cambridge, MA, Harvard University, Press [trad. esp.: *La gran cadena del ser*, Barcelona, Icaria, 1983].

- Mayr, E. (1964), "The evolution of living systems", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, N. 51, pp. 934-941.
- (1974), "Teleological and teleonomic. A new analysis": *Boston Studies in the Philosophy of Science*, N. 14, pp. 91-117.
- (1982), *The growth of biological thought: Diversity, evolution and inheritance*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- (1988), *Toward a new philosophy of biology*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- (1991), "The ideological resistance to Darwin's theory of natural selection", *Proceedings of the American Philosophical Society*, N. 135, pp. 123-139.
- (1992), "The idea of teleology", *Journal of Historical Ideas*, N. 53, pp. 117-135.
- (1998), "The multiple meanings of teleological", *History and Philosophy of the Life Sciences*, N. 20, pp. 35-40.
- Monod, J. (1970), *Le hasard et la nécessité*, Paris, Seuil [trad. esp.: *El azar y la necesidad*, Barcelona, Barral Editores, 1970].
- Munson, R. (1971), "Biological adaptation", *Philosophy of Science*, N. 38, pp. 200-215.
- Nagel, E. (1961), *The structure of science. Problems in the logic of scientific explanation*, Nueva York, Harcourt, Brace & World.
- (1977), "Teleology revisited: Goal directed processes in biology", *Journal of Philosophy*, N. 74, pp. 261-301.
- O'Grady, R. T. (1984), "Evolutionary theory and teleology", *Journal of Philosophy*, N. 74, pp. 261-301.
- Osborn, H. F. (1934), "Aristogenesis, the creative principle in the *Origin of Species*", *American Naturalist*, N. 68, pp. 193-235.
- Pierce, C. S. (1958), *Collected papers*, comp. por A. W. Burks, Cambridge, MA, Harvard University Press, vol. VII, pp. 298-316.
- Pittendrigh, C. S. (1958), "Adaptation, natural selection and behavior", en A. Roe y G. G. Simpson (comps.), *Behavior and evolution*, New Haven, Yale University Press, pp. 390-416.
- Rensch, B. (1947), *Neuere Probleme der Abstammungslehre*, Stuttgart, Enke.
- Roger, J. (1989), *Buffon: A life in natural history*. Paris, A. Fayard.
- Rosenberg, A. (1985), *The structure of biological science*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Ruse, M. (1973), *The philosophy of biology*, Londres, Hutchinson [trad. esp.: *La filosofía de la biología*, Madrid, Alianza, 1990].
- (1981), "The last word on teleology, or optimality modes vindicated", en M. Ruse (comp.), *Is science sexist?*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 85-101.

- Sattler, R (1986), *Biophilosophy*, Berlín, Springer-Verlag.
- Sherrington, C. S. (1906), *The integrative action of the nervous system* New Haven Yale University Press.
- Short, T. L. (1984), “Teleology in nature”, *American Philosophical Quarterly*, pp. 311-320.
- Simpson, G. G. (1944), *Tempo and mode in evolution*, Nueva York Columbia University Press.
- (1949), *The meaning of evolution*, New Haven, Yale University Press [trad. esp. *El sentido de la evolución*, Buenos Aires, EUDEBA, 1984].
- (1958), “Behavior and evolution”, en A. Roe y G. G. Simpson (comps.), *Behavoir and evolution*, New Haven, Yale University Press, pp. 507-535.
- Sterelny, K, y P. E. Griffith (1999), *Sex and death*, Chicago, University Press.
- Waddington, C. H. (1957), *The strategy of the genes*, Londres, Allen & Unwin.
- Wilson, E. B. (1925), *The cell in development and heredity*, 3. ed., Nueva York, Macmillan, p. 1005.
- Wimsatt, W. (1972), “Teleology and the logical status of function statements”, *Studies in the History and Philosophy of Science*, N. 3, pp. 1-80.
- Woodger, J. H. (1929), *Biological principles*, Londres, Routledge & Kegan Paul.

4

¿Análisis o reduccionismo?

Es de sentido común creer que un fenómeno complejo no puede ser comprendido plenamente si no se lo divide en componentes más pequeños, cada uno de los cuales debe ser estudiado por separado. Este enfoque fue el adoptado por los filósofos jónicos cuando reducían los fenómenos naturales a cuatro elementos básicos —tierra, agua, aire y fuego—; el análisis ha constituido una tradición filosófica desde entonces. El anatomista no estudiaba el cuerpo como un todo sino que trataba de entender sus operaciones disecándolo en sus partes: órganos, nervios, músculos y huesos. El objetivo de la microscopía era el estudio de componentes cada vez más pequeños de tejidos y células. El intento de llevar el análisis a niveles cada vez más bajos, a componentes cada vez más pequeños, estaba motivado primariamente en que se trata de una metodología muy heurística.

Gran parte de la historia de la biología es un relato de los triunfos de este enfoque analítico. La diversidad orgánica como un todo no resultó manejable hasta que los organismos fueron segregados en especies. La teoría celular de Schwann y Schleiden fue tan exitosa porque mostró que tanto las plantas como los animales estaban hechos de los mismos elementos estructurales básicos: las células. La fisiología logró sus descubrimientos más importantes por medio del análisis más cuidadoso de, los principales órganos, hasta llegar a las células y macromoléculas. Y puede exhibirse un éxito similar del análisis para cualquier disciplina biológica. Debido a esta ininterrumpida historia de éxitos nadie hubiera cuestionado la importancia heurística del análisis.

Los mecanicistas, en su oposición al vitalismo, exigían que todos los fenómenos de la vida se analizaran hasta sus componentes más bajos para mostrar que no quedaba residuo alguno tras explicar todo en términos de la física y de la química. Esto culminó en la famosa declaración de Berlín, hecha por los fisiólogos Brücke, DuBois Reymond y Helmholtz “para promover la verdad de que en el mundo orgánico no hay otras fuerzas en actividad que las fisicoquímicas conocidas”: Limitaban su afirmación a las fuerzas, y no la aplicaban a sistemas, ni a conceptos, ni siquiera a procesos. No obstante, el poder explicativo de este enfoque parecía tal que hasta el naturalista Weismann expresó con soltura que ciertos procesos biológicos se debían al “movimiento de las moléculas”.

Con posterioridad, al tratar de explicar los fenómenos biológicos en términos químicos y físicos, este proceso ya no se describía como análisis sino como

reducción. Como los acontecimientos ulteriores mostraron, este término resultó más bien delusorio. Los reduccionistas llamaron antirreduccionistas a sus oponentes, otro término desafortunado, porque la mayoría de ellos eran simplemente no reduccionistas que llevaban sus análisis sólo hasta ese nivel inferior donde aún reditúa información útil. No eran reduccionistas porque no adoptaron la creencia de los reduccionistas científicos de que “en principio” todo en la naturaleza viviente puede ser reducido a la química y a la física (Mayr, 1988), ni adoptaron la creencia de que todo en la ciencia puede ser plenamente entendido en el nivel más bajo de organización.

La composición de los dos campos, los reduccionistas y los no reduccionistas, cambió en forma más bien drástica con el tiempo. Mientras el vitalismo siguió vivo y era promovido por autores distinguidos tales como Driesch, Bergson, J. S. Haldane, Smuts y Meyer-Abich, todos los biólogos no vitalistas adoptaron en mayor o menor medida el credo reduccionista. No obstante, luego de que el vitalismo se tornara obsoleto, la creencia en un reduccionismo estricto quedó confinada cada vez más a los fisicalistas, mientras que la mayoría de los biólogos adoptó un organicismo holístico. Aceptaron el análisis constructivo pero rechazaron las formas más extremas de reduccionismo.

Hasta bien entrado el siglo xx los filósofos, en forma casi sistemática, confundieron análisis con reducción. Sin embargo, el aislamiento de todas las partes, aun las más pequeñas, no es suficiente para una explicación completa de la mayoría de los sistemas como la que pretenden los reduccionistas. Para ello, también se necesita comprender la interacción entre esas partes. Como señaló hace ya tiempo T. H. Huxley, fragmentar el agua en el gas hidrógeno y el gas oxígeno no explica la liquidez del agua.

Un enfoque que incluya un estudio de las interacciones de alto nivel en un sistema complejo se denomina enfoque holístico. Se halla en conflicto con los diversos intentos de filósofos, fisicalistas y algunos biólogos de “reducir la biología a la física y la química”.

Si fuesen verdaderas las afirmaciones de los reduccionistas de que cualquier fenómeno requiere para su explicación completa únicamente una disección total hasta llegar a sus partes más pequeñas y una explicación de las propiedades de esas partes más pequeñas, entonces la importancia de cada rama de la ciencia sería tanto mayor cuanto más cercana se hallase del nivel de esas partes más pequeñas. No es preciso decir que los trabajadores de las ramas más complejas de ciencia vieron en esta afirmación sólo una maniobra de los químicos y los físicos para inflar el valor de sus respectivos campos. Como dijo correctamente Hilary Putnam: “Lo que [el reduccionismo] fomenta es la veneración de la física acoplada con un descuido de las ciencias de ‘alto nivel’. El amartelamiento con lo que se supone posible en principio se acompaña de una indiferencia a la práctica y a la estructura real de la *práctica*” (1973).

La rivalidad reduccionista existía no sólo entre las ciencias sino también en el seno de ellas. En los días en que la biología molecular pensaba que iba a reemplazar a todas las otras ramas de la biología, el bioquímico George Wald dijo que no debía pensarse en la biología molecular como en un campo especial o un tipo diferente de biología; “es la totalidad de la biología” (Wald, 1963). En el mismo espíritu de arrogancia reduccionista un filósofo concedió en forma condescendiente que “la investigación en biología clásica puede tener algún valor” [¡pero únicamente “puede tener”!] (Schaffner, 1967). Con afirmaciones como ésta no cabe sorprenderse de que durante algún tiempo la discusión sobre el reduccionismo se tornara bastante acalorada.

De manera retrospectiva es posible preguntarse por qué el problema de la reducción puede haberse convertido en componente dominante de la filosofía de la biología, como por ejemplo, en el tratamiento de Ruse (1973) y Rosenberg (1985). Como dijo Hull con razón, “hay por cierto más en la filosofía de la biología que la cuestión de si la biología puede o no ser reducida a la química y la física” (1969b: 251).

¿En qué consiste la diferencia crucial entre los conceptos de análisis y de reducción? El practicante del análisis sostiene que la comprensión de un sistema complejo se facilita dividiéndolo en partes pequeñas. Los estudiantes de las funciones del cuerpo humano eligen como primer enfoque su disección en huesos, músculos, nervios y órganos. No hacen ninguna de las dos afirmaciones de los reduccionistas: (A) que la disección debería continuar “hasta las partes más pequeñas” —o sea los átomos y las partículas elementales— y (B) que tal disección suministrará una explicación completa del sistema complejo. Esto revela la naturaleza de la diferencia fundamental entre análisis y reducción. El análisis continúa hacia abajo sólo en tanto reditúa nueva información útil y no pretende que las “partes más pequeñas” den todas las respuestas.

TIPOS DE REDUCCIÓN

La lectura de la bibliografía sobre la reducción produce asombro y consternación ante la heterogeneidad del empleo del término reducción. En su debido momento se volvió muy evidente que se necesitaba una clasificación de los diferentes tipos de reducción, y esto fue de hecho intentado por una serie de autores. El tema se menciona en lógica y en otras ramas de la filosofía, así como también en diversas ramas no biológicas de la ciencia. Es muy conocido el intento de reducción de la termodinámica a la mecánica. Popper (1974) ha descrito en forma excelente el éxito limitado, pero sobre todo los fracasos, de la reducción en las ciencias físicas. En mi propia descripción voy a dejar de lado todos los estudios de la reducción que no tienen que ver con la biología. Para un tratamiento más técnico del reduccionismo véase Hoyningen-Huene

(1989).

ANÁLISIS

El primer paso de la clarificación es trazar una distinción neta entre análisis y reducción. El método de análisis consiste en fragmentar un sistema más o menos complejo en sus componentes, hasta llegar al nivel molecular si resultara productivo. Esto permite el estudio separado de cada componente. Es una continuación del enfoque histórico que llevó de la anatomía gruesa a la microscopía, y de la fisiología de los órganos a la fisiología celular. Tan útil es el análisis, como serias son las limitaciones en su aplicación. En biología sólo se ha aplicado, en el sentido más estricto, al estudio de las causas próximas. Como han mostrado tanto Simpson (1974) como Lewontin (1969), el enfoque fisicoquímico es totalmente estéril en biología evolutiva. Los aspectos históricos de la organización biológica se hallan por completo fuera del alcance del reduccionismo fisicoquímico.

El análisis difiere de la reducción en que no sostiene que los componentes de un sistema, revelados por el análisis, aporten información completa sobre todas las propiedades de un sistema, porque el análisis no suministra una descripción plena de las interacciones entre los componentes de un sistema. A pesar de que constituye un método altamente heurístico para el estudio de los sistemas complejos, sería un error referirse al análisis como reducción.

REDUCCIÓN EXPLICATIVA

Los proponentes de una reducción estricta hacen una de las siguientes dos afirmaciones.

- 1) Ningún fenómeno biológico de alto nivel puede entenderse mientras no se lo analiza hasta llegar a los componentes del nivel inferior siguiente; este proceso debe continuarse hacia abajo hasta el nivel de los componentes y procesos puramente fisicoquímicos.
- 2) Como consecuencia de esta línea de razonamiento, también se afirma que un conocimiento de los componentes en el nivel más bajo permite la reconstrucción de todos los niveles más altos y suministra una comprensión exhaustiva de éstos. Estas afirmaciones de los reduccionistas se basan en su convicción de que las totalidades no son más que las sumas de sus partes; las propiedades emergentes no existen.

La experiencia ha mostrado que esas pretensiones de los reduccionistas resultan

raramente confirmadas. Enunciaré una serie de razones para este fracaso.

Lo que cuenta en el estudio de un sistema complejo es su organización. El descenso a un nivel más bajo de análisis a menudo disminuye el poder explicativo del análisis precedente (Kitcher, 1984: 348). Nadie sería capaz de inferir la estructura y función de un riñón aunque se le diese un catálogo completo de todas las moléculas de las que está compuesto.

Este argumento es válido no sólo para sistemas biológicos complejos, sino también para los inanimados. Si quiero entender la naturaleza y la función de un martillo, aplico las leyes apropiadas de la mecánica. Si tratase de analizar el martillo en el nivel inferior siguiente y determinar, por ejemplo, de qué clase de madera está hecho el mango, entonces estudiaría la estructura de esta madera con el microscopio, y continuaría hacia abajo hasta la química de las moléculas, de los átomos y de las partículas elementales constituyentes del mango. No agregaría absolutamente nada a la comprensión de las propiedades del martillo *en tanto martillo*. En realidad, el martillo podría estar hecho de plástico (como algunos martillos modernos) o de un metal ligero y resistente. Es la combinación de un mango y una cabeza lo que constituye el martillo y permite la explicación de su función. Un ulterior análisis hacia abajo no agrega nada.

Se podrían exhibir miles de ejemplos que demostrarían en forma igualmente convincente cuán errada es la afirmación de que el análisis descendente de un sistema hacia el nivel más bajo de integración lleva de manera automática a una comprensión mejor y más completa. De hecho, en el curso de un análisis descendente tarde o temprano se alcanza invariablemente un nivel en que el significado total del sistema se destruye cuando el análisis se lleva más abajo.

El físico más pragmático confiesa que los avances espectaculares de la física del estado sólido y de las partículas elementales no han tenido realmente ningún impacto sobre el concepto del mundo medio. Esta confesión resulta más bien dolorosa para los reduccionistas, quienes en su momento habían proclamado con gran estridencia que todos los misterios del mundo que quedaban iban a ser resueltos tan pronto como se pudieran construir aceleradores de partículas más poderosos. En realidad, ahora es bastante evidente que un conocimiento exhaustivo de los protones, los neutrinos, los quarks, los electrones y cualesquiera otras partículas elementales que pudieran existir no ayudaría en absoluto a explicar el origen de la vida, la diferenciación por medio de la ontogenia, o las actividades mentales del sistema nervioso central. Las afirmaciones opuestas, hechas tan a menudo por reduccionistas excesivamente entusiastas, carecen de fundamento.

Esto no niega que el análisis pueda *ocasionalmente* producir “esclarecimiento ascendente”. Por ejemplo, el descubrimiento de la estructura del ADN por Watson y Crick hizo posible explicar dos propiedades principales de este ácido nucleico: su modo de replicación y de transporte de información. Ambas, no obstante, pertenecen al mismo nivel jerárquico.

El sistemático fracaso del reduccionismo explicativo indica que en el análisis biológico debe adoptarse un enfoque diferente, basado en (A) la percepción de que todos los sistemas biológicos son sistemas ordenados, que deben gran parte de sus propiedades a esta organización y no simplemente a las propiedades fisicoquímicas de los componentes; (B) la percepción de que existe un sistema de niveles de organización con las propiedades de los sistemas más elevados, no necesariamente reducible a (o explicado por) los de los niveles inferiores; (C) el reconocimiento de que los sistemas biológicos almacenan información adquirida históricamente y no accesible al análisis fisicalista reduccionista; y (D) el reconocimiento de la frecuencia de la aparición de emergentes. En los sistemas complejos emergen a menudo propiedades que no son desplegadas por (y no pueden ser predichas a partir de) un conocimiento de los componentes de esos sistemas.

EMERGENCIA

La emergencia, la aparición de características inesperadas en los sistemas complejos, ha constituido durante largo tiempo un tema muy polémico en la filosofía de la biología. ¿Tiene realmente lugar? Y si es así, ¿qué es lo que la provoca? ¿Constituye necesariamente un indicio de factores metafísicos o sobrenaturales?

Como ha señalado Mandelbaum (1971: 380), la perspectiva de que las totalidades compuestas poseen propiedades no evidentes en sus componentes se ha aceptado ampliamente desde mediados del siglo XIX. El principio ya había sido enunciado por Mill, pero fue Lewes (1874-1875) quien no sólo presentó un análisis exhaustivo del tópico sino que también propuso el término emergencia para este fenómeno. Tratamientos valiosos del tema fueron presentados por Goudge (1965), Mandelbaum (1971), por Ayala y Dobzhansky (1974), y por mí (Mayr, 1982: 63, 863). C. Lloyd Morgan, en su trabajo *Emergent evolution* (1923), difundió el concepto en forma muy amplia. Para Popper (1974: 269), el término indica “un paso evolutivo aparentemente imprevisible”: y por eso fue empleado de modo muy frecuente en conexión con el origen evolutivo de la vida, la mente y la conciencia humana.

La diferencia más decisiva entre reduccionistas y no reduccionistas (= holistas) es su actitud respecto de la emergencia. Para los reduccionistas, las totalidades no son más que la suma de sus partes; no poseen propiedades emergentes. Para el holista, las propiedades y los modos de acción en un nivel de integración más alto no son explicables en forma exhaustiva por la adición de las propiedades y los modos de acción de sus componentes tomados aisladamente. Este pensamiento está bien expresado en el clásico enunciado según el cual “el todo es más que la suma de sus partes”. En la creencia de que el término emergencia implica algo metafísico ha sido propuesta una serie de otros términos para este fenómeno, tales como *fulguración* por Lorenz (1973) y *composicionismo* por Simpson (1964) y Dobzhansky (1968).

En el transcurso de su larga historia el término emergencia fue adoptado por autores con perspectivas filosóficas muy divergentes. Fue especialmente empleado por los vitalistas, pero para ellos, como resulta evidente de los escritos de Bergson y de otros, constituía un principio metafísico. Esta interpretación fue compartida por la mayoría de sus oponentes. J. B. S. Haldane (1932: 113) señaló que “la doctrina de la emergencia [...] se opone radicalmente al espíritu de la ciencia”. La razón de esta oposición a la emergencia es que ésta se caracteriza por tres propiedades que a primera vista parecen estar en conflicto con una explicación mecanicista: primera, que se produce una auténtica novedad —o sea, algún rasgo o proceso previamente inexistente—; segunda, que las características de esta novedad son cualitativamente —no sólo cuantitativamente— diferentes de cualquier cosa existente con anterioridad; tercera, que era imprevisible antes de su emergencia, no sólo en la práctica sino en principio, incluso basándose en un ideal y completo conocimiento del estado del cosmos.

Los defensores de la emergencia insistieron en que este proceso debería considerarse simplemente como una propiedad inmanente de la naturaleza, tal como se halla registrada por su aparición universal. Señalan que pueden surgir nuevas propiedades siempre que un sistema más complejo se construye a partir de componentes más simples. Esto ya fue demostrado por Mill y Lewes y difundido ampliamente por T. H. Huxley cuando se refirió a la emergencia de la “acuosidad” del agua, un compuesto de dos gases, hidrógeno y oxígeno. En la década de 1950, Niels Bohr, quien aceptaba la emergencia, también usó el agua para ilustrar el principio de emergencia. La aparición de propiedades inesperadas en el nivel molecular, como en el caso de la formación de agua, demuestra de manera particularmente persuasiva que la emergencia constituye un principio empírico y no metafísico. Esto también puede demostrarse mediante otro ejemplo sencillo, la emergencia de las propiedades “martillo” cuando se juntan un mango y una cabeza.

Una de las objeciones clásicas de los reduccionistas al emergentismo es que nada nuevo se produce en un caso de emergencia. Pero esta afirmación sólo es parcialmente verdadera. Es cierto que no se produce una nueva sustancia; un martillo consiste en las mismas sustancias que sus componentes tomados por separado, el mango y la cabeza. No obstante, algo nuevo se ha producido: la interacción del mango con la cabeza. Ni el mango de madera por sí mismo ni la cabeza del martillo pueden desempeñar (con algún grado de eficacia) las funciones de un martillo. Cuando se los junta, “emergen” las propiedades de un martillo. Y esta interacción agregada constituye la propiedad crucial de cualquier sistema emergente, desde el nivel molecular hasta los niveles superiores. La emergencia se origina mediante las nuevas relaciones (interacciones) de los componentes previamente desconectados. De hecho, el no tener en cuenta la importancia de tales conexiones constituye una de las fallas básicas del reduccionismo. Las conexiones entre la cabeza del martillo y el mango no existen hasta que se los junta. Lo mismo vale para cualquier interacción en

un sistema biológico complejo. El tratamiento con los componentes separados no indica nada acerca de sus interacciones. Y como en el mundo viviente estas interacciones son singulares para cada individuo existente (salvo en los dones asexuales), su singularidad refuta las afirmaciones de los reduccionistas.

Para los científicos prácticos, la emergencia de algo cualitativamente nuevo constituye un hecho de la vida diaria. No tienen dificultades con este fenómeno porque saben que las propiedades de los sistemas superiores no se deben sólo a las propiedades de los componentes, sino también al ordenamiento de esos sistemas. Algunos autores han sostenido que la emergencia se halla en conflicto con la teoría darwinista de la evolución gradual porque el nuevo fenotipo está separado por un paso neto. Esta objeción, empero, se debe a que se confunde la gradualidad del fenotipo con la gradualidad de la población. Lo que cuenta es que el cambio evolutivo tiene lugar en poblaciones, y cierta cantidad de discontinuidad en los fenotipos involucrados no constituye una consideración relevante.

Resulta sumamente evidente que la emergencia evolutiva es un fenómeno empírico sin fundamentos metafísicos. La aceptación de este principio es importante porque ayuda a explicar fenómenos que con anterioridad parecieron hallarse en conflicto con una explicación mecanicista del proceso evolutivo. Elimina cualquier necesidad de invocar principios metafísicos para el origen de las novedades en el proceso evolutivo.

REDUCCIÓN TEÓRICA

El reduccionismo explicativo no fue el único tipo de reducción promovido por los filósofos. Muchos de ellos, apoyaron una forma de reducción denominada *reducción teórica*. Esta forma de reducción se basa en la afirmación de que las teorías y leyes en un campo de la ciencia no son otra cosa que casos especiales de teorías y leyes formuladas en otra, más básica, rama de la ciencia, en especial de la ciencia física. De acuerdo con esta creencia, todas las regularidades (“leyes”) observadas en el mundo viviente no son más que casos especiales de las leyes y teorías de las ciencias físicas. Por lo tanto, a fin de lograr la unificación de la ciencia, es tarea del filósofo de la ciencia “reducir” las teorías de la biología a las más básicas de las ciencias físicas.

En general, los científicos mostraron poco interés en la reducción teórica. Constituyó mayormente una preocupación de los filósofos de la ciencia; de hecho, era el aspecto de la reducción el que tenía mayor interés para ellos (Hull, 1972). El tratamiento clásico es el de Nagel (1961). La reducción teórica también ha sido activamente promovida por Schaffner (1967; 1969) y Ruse (1971; 1973; 1976), y en forma algo más cauta por Rosenberg (1985). Refutaciones decisivas han sido aportadas por Hull (1974), Kitcher (1984) y Kincaid (1990).

El proceso de la reducción teórica es habitualmente descrito como sigue: “una

teoría T_2 (que tiene que ver con un nivel de organización superior) es reducida a una teoría T_1 (que tiene que ver con un nivel inferior) si T_2 no contiene términos primitivos propios, o sea, si el aparato conceptual de T_1 es suficiente para expresar T_2 ". A fin de enunciar las condiciones de reducción fuerte en forma más concisa (Ayala, 1968), para reducir una rama de la ciencia más especial a una más básica, según Nagel (1961) debe cumplirse lo siguiente.

- 1) Que todas las leyes y teorías de la ciencia más especializada constituyan las consecuencias lógicas de los constructos teóricos de la más básica; ésta es la condición de *derivabilidad*.
- 2) Para lograr esta reducción, todos los términos técnicos empleados en la ciencia más especializada deben ser redefinibles en función de la ciencia más básica; ésta es la condición de *conectabilidad*.

El postulado de la conectabilidad tropieza con especiales dificultades para la reducción de teorías biológicas, porque el marco conceptual de la biología es tan absolutamente diferente del de las ciencias físicas que casi nunca existe una posibilidad de traducir un término biológico a otro de la física o la química. Repasando los glosarios de los libros de diversas ramas de la biología se tropieza con cientos, si no miles, de esos términos biológicos intraducibles, como por ejemplo, territorio, especiación, selección de la hembra, efecto fundador, impronta, inversión parental, meiosis, competición, cortejo y lucha por la existencia, para dar sólo algunos. Esta intraducibilidad de los conceptos biológicos ya era conocida por Woodger (1929: 263). Con posterioridad, fue en particular Beckner (1959) quien llamó la atención sobre ella y enumeró muchos ejemplos.

Los filósofos reduccionistas habitualmente han intentado apoyar su postura en favor de la reducción tratando de reducir la genética mendeliana a la genética molecular. Pero Hull (1974) y en especial Kitcher (1984) demostraron cuán infructuoso ha resultado este intento. No es sólo la intraducibilidad de los términos y conceptos biológicos lo que torna imposible la reducción teórica, sino también el hecho de que muy pocas generalizaciones biológicas pueden conectarse con alguna de las leyes de la física o la química. Una dificultad especial está representada por la escasez de leyes relativas a sistemas biológicos complejos. En vista de todas estas pruebas, Popper (1974: 269, 279, 281) concluyó que "como filosofía, el reduccionismo es un fracaso [...] vivimos en un universo de novedad emergente; de una novedad que, como norma, no es completamente reducible a ninguna de las etapas precedentes".

Sólo en la biología de las causas próximas la reducción teórica es ocasionalmente factible. Por otro lado, ningún principio de la teoría evolutiva histórica puede ser nunca reducible a las leyes de la física o la química. A contrapelo de las afirmaciones

de algunos reduccionistas, esto no tiene nada que ver con ninguna supuesta inmadurez de la biología. De hecho, las nuevas percepciones obtenidas por la genética molecular durante los últimos cuarenta años han tornado la imposibilidad de la reducción aún más clara de lo que era con anterioridad (Kitcher, 1984).

CONSECUENCIAS DEL FRACASO DEL REDUCCIONISMO

No muchos años atrás, Ruse preguntó: “¿por qué muchos de los grandes biólogos de la actualidad se oponen en forma inflexible a cualquier tipo de tesis de reduccionismo biológico?” (1973: 217). La respuesta resulta ahora obvia. Es porque estos biólogos extendieron la naturaleza de los problemas biológicos mucho mejor que los fisicalistas que en esa época dominaban la filosofía de la ciencia. La popularidad del reduccionismo declinó bruscamente en la filosofía de la ciencia tan pronto se comprendió mejor su naturaleza y, en especial, cuánto difería del análisis.

REDUCCIÓN Y FILOSOFÍA

Mi tratamiento de la reducción es el de un científico. Los filósofos de la ciencia lo tratarían en forma muy diferente, basando sus argumentos en las leyes, en la lógica y en el aparato de la filosofía de la ciencia. Un ejemplo típico de tal enfoque es el “Reduccionismo en una ciencia histórica” de Rosenberg (2001). La mayoría de los científicos no acaban de ver qué es lo que tal tratamiento “filosófico” agregaría a la comprensión de un fenómeno o de un proceso. La reducción, al no considerar la interacción de los componentes, no cumple con lo que promete. Puede pasarse por alto en la construcción de cualquier filosofía de la biología.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Ayala, F. (1968), “Biology as an autonomous science”, *American Scientist*, N. 56, pp. 207-221.
- Ayala, F. y T. Dobzhansky (comps.) (1974), *Studies in the philosophy of biology: Reduction and related problems*, Berkeley, University of California Press.
- Beckner, M. (1959), *The biological way of thought*, Nueva York, Columbia University Press.
- Dobzhansky, T. (1968), “On Cartesian and Darwinian aspects of biology”: *Graduate Journal*, N. 8(1), pp. 99-117.
- Goudge, T. A. (1965), “Another look at emergent evolutionism”, *Dialogue*, N. 4(3), pp. 273-285.

- Haldane, J. B. S. (1932), *The causes of evolution*, Nueva York, Longman, Green.
- Hoyningen-Huene, P. (1989), “Epistemological reductionism in biology”, en P. Hoyningen-Huene y F. M. Wuketis (comps.), *Reductionism and systems theory in the life sciences*, Dordrecht, Kluwer, pp. 29-44.
- Hull, D. (1969a), “The natural system and the species problem”, en C. G. Sibley (comp.), *Systematic biology*, Washington, DC, National Academy Press, pp. 56-61.
- (1969b). “What philosophy of biology is not”, *Journal of Historical Biology*, N. 2, pp. 241-268.
- (1972), “Reduction in genetics, biology or philosophy?”, *Philosophy of Science*, N. 39, pp. 491-499.
- (1974), *The philosophy of biological science*, Englewood, NJ, Prentice-Hall.
- Kincaid, H. (1990), “Molecular biology and the unity of science”, *Philosophy of Science*, N. 57, pp. 575-593.
- Kitcher, P. (1984), “1953 and all that”, *Philosophical Reviews*, N. 93, pp. 335-373.
- Lewes, G. H. (1874-1875), *Problems of life and mind*, 2 vol., Londres, Longman, Green.
- Lewontin, R. (1969). “The bases of conflict in biological explanation”, *Journal of the History of Biology*, N. 2, pp. 35-45.
- Lorenz, K. (1973), *Die Rückseite des Spiegels*, Múnich, R. Piper [trad. esp.: *La otra cara del espejo*, Barcelona, Plaza y Janés, 1980].
- Mandelbaum, M. (1971), *History, man, and reason*, Baltimore, The Johns Hopkins University Press.
- Mayr, E. (1982), *The growth of biological thought: Diversity, evolution and inheritance*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- (1988), “The limits of reductionism”, *Nature*, N. 331, pp. 475.
- Morgan, C. L. (1923), *Emergent evolution*, Londres, Williams & Norgate.
- Nagel, E. (1961), *The structure of science. Problems in the logic of scientific explanation*, Nueva York, Harcourt, Brace & World [trad. esp.: *La estructura de la ciencia*, Buenos Aires, Paidós, 1981].
- Popper, K. (1994), *Unended quest*, La Salle, IL, Open Court Publishing.
- Putnam, H. (1973), “Reductionism and the nature of psychology”, *Cognition*, N. 2, p. 135.
- Rosenberg, A. (1985), *The structure of biological science*, Cambridge, Cambridge University Press.
- (2001), “Reductionism in a historical science”, *Philosophy of Science*, N. 68, pp. 135-168.
- Ruse, M. (1971), “Reduction, replacement, and molecular biology”, *Dialectica*,

N. 25, pp. 39-72.

—(1973), *The philosophy of biology*, Londres, Hutchinson [trad. esp.: *La filosofía de la biología*, Madrid, Alianza, 1990].

—(1976), “Reduction in genetics”, R. S. Cohen *et al.* (comps.), *Boston Studies in the Philosophy of Science*, vol. 32, Dordrecht, Reidel, pp. 633-651.

Schaffner, K. S. (1967), “Approaches to reductionism”, *Philosophy of Science*, N. 34, pp. 137-147.

—(1969), “Theories and explanations in biology”, *Journal of the History of Biology*, N. 2, pp. 19-33.

Simpson, G. G. (1964), *This view of life*, Nueva York, Harcourt, Brace & World.

—(1974), “The concept of progress in organic evolution,” *Social Research*, N. 41, pp. 28-51.

Sterelny, K. P. J. Griffith (1999), *Sex and death*, Chicago, University of Chicago Press.

Wald, G. (1963), *Molecular biology at Harvard*, Newsletter, Harvard Foundation for Advanced Study Research, 15 de marzo de 1963, 1.

Woodger, J. H. (1929), *Biological principles*, Londres, Routledge & Kegan Paul.

Cada período en la historia de los seres humanos civilizados estuvo dominado por un conjunto definido de ideas o ideologías. Esto es tan válido para los antiguos griegos como para el cristianismo, el Renacimiento, la revolución científica, la Ilustración y los tiempos actuales. Constituye una cuestión del mayor interés la pregunta por la fuente de las ideas dominantes de la era presente. También se puede hacer esta pregunta en términos diferentes. Por ejemplo, ¿cuáles libros han tenido mayor impacto sobre el pensamiento contemporáneo? Inevitablemente, la Biblia tendría que mencionarse en primer lugar. Antes de 1989, cuando se declaró la bancarrota del marxismo, *El capital* de Karl Marx hubiera ocupado un claro segundo puesto, y ejerce todavía un influjo dominante en muchas partes del mundo. Sigmund Freud ha experimentado altibajos en su influencia. El biógrafo de Albert Einstein, Abraham Pais, manifestó la excesiva pretensión de que las teorías del físico “han cambiado profundamente el modo como los hombres y mujeres actuales piensan acerca de los fenómenos de la naturaleza inanimada”. No había acabado de publicarlo, no obstante, cuando País reconoció su exageración. “En realidad sería mejor decir ‘los científicos actuales’ que ‘los hombres y mujeres actuales’”, escribió, porque se necesita estar versado el estilo de pensamiento fisicalista y en técnicas matemáticas para poder apreciar las contribuciones de Einstein. En realidad, dudo que alguno de los grandes descubrimientos de la física en la década de 1920 haya tenido cualquier tipo de influencia sobre las concepciones de la gente promedio. La situación, sin embargo, es diferente con respecto a *El origen de las especies* (1859) de Darwin. Ningún otro libro, salvo la Biblia, ha hecho tanto impacto sobre el pensamiento actual. Espero poder demostrar que esta evaluación se justifica no sólo porque Darwin, más que cualquier otro, fue responsable de la aceptación de una explicación laica del mundo, sino también porque revolucionó las ideas acerca de la naturaleza de este mundo en una sorprendente cantidad de maneras.

LA PRIMERA REVOLUCIÓN DARWINIANA

Antes de Darwin la concepción del mundo estaba dominada por la física. Si bien la naturaleza viviente, desde Buffon en adelante, ocupó un lugar de importancia creciente en el pensamiento de los filósofos, no pudo organizarse adecuadamente

hasta que la biología se convirtió en una rama reconocida de la ciencia. Y esto no sucedió hasta mediados del siglo XIX. Se precisaba una previa aceptación de ideas enteramente nuevas, provenientes de la biología, y ni la ciencia establecida ni la filosofía estaban listas para admitirlas. Su aceptación requería una revolución ideológica. Y ésta, como finalmente resultó, fue en realidad una revolución radical. Requirió mayores —y más profundas— modificaciones de la visión del mundo de la persona promedio que las que habían tenido lugar en los siglos precedentes. Es habitual que esto se pase por alto porque tradicionalmente se considera a Darwin sólo un evolucionista. Sin duda lo era, y en efecto fue él quien fundó la ciencia laica. En la década de 1860, el marbete “darwinista” describía a alguien que rechazaba el origen sobrenatural del mundo y de sus cambios. No requería una aceptación de la selección natural (Mayr, 1991). La introducción de la ciencia laica constituyó la primera revolución darwiniana.

LAS CONTRIBUCIONES DE DARWIN A UN NUEVO *ZEITGEIST*

Al reemplazar la ciencia divina por la laica, Darwin revolucionó profundamente las ideas del siglo XIX. Pero su impacto no se limitó a la evolución y a las consecuencias del pensamiento evolucionista, incluidas la evolución ramificada (ascendencia común) y la posición de los seres humanos en el universo (descendencia de los primates); también entrañó una serie completa de ideologías nuevas. Eran, en parte, refutaciones de conceptos venerables tales como el de teleología, y en parte, la introducción de conceptos enteramente nuevos, como el de biopoblación. En conjunto, produjeron una real conmoción revolucionaria en el pensamiento de los seres humanos actuales.

La evolución constituye un fenómeno tan obvio para cualquier estudioso de la naturaleza que su rechazo casi universal hasta mediados del siglo XIX es algo enigmático. Como dijo con razón el genetista Dobzhansky, “nada en biología tiene sentido si no es a la luz de la evolución”, lo cual es seguramente correcto para toda la biología no funcional. Por cierto, hubo quienes propusieron la evolución antes de Darwin —Buffon e incluso Jean Baptiste Lamarck con su teoría bien desarrollada— pero todavía en 1859 la totalidad de los legos y casi todos los naturalistas y filósofos aún aceptaban un mundo estable y constante. Con la evolución mirando a todos en la cara, ¿por qué sin embargo resultó, en general, tan inaceptable hasta 1859? ¿Qué fue lo que impidió la aceptación de lo aparentemente obvio?

Mi conclusión meditada es que ciertas ideologías y conceptos fundamentales, componentes del *Zeitgeist* de principios del siglo XIX, fueron los que impidieron una admisión más temprana del evolucionismo. Quiero analizar ahora algunos de esos factores.

CIENCIA SECULAR

Una aceptación literal de cada palabra de la Biblia constituía el enfoque estándar de cada cristiano ortodoxo a principios del siglo XIX. Todo en este mundo, tal como se lo ve, había sido creado por Dios. La teología natural agregaba la convicción de que, en el momento de la Creación, Dios había instituido también una serie de leyes que seguiría manteniendo la adaptación perfecta de un mundo bien diseñado. Darwin desafió los tres componentes principales de esta creencia. Sostuvo, en primer lugar, que el mundo evoluciona en lugar de mantenerse constante; en segundo lugar, que las especies nuevas no son creadas especialmente sino que derivan de ancestros comunes; y en tercer lugar, que la adaptación de cada especie se halla regulada en forma continua por la selección natural. En las teorías de Darwin no se precisa la interferencia divina o la acción de fuerzas sobrenaturales en todo el proceso de evolución del mundo viviente, ni en todo el proceso de la selección natural. La propuesta revolucionaria de Darwin era, por tanto, reemplazar el mundo controlado de manera divina por uno estrictamente secular, gobernado por leyes naturales.

Resulta asombroso que la propuesta darwiniana de un mundo en evolución a partir de ancestros comunes fuese aceptada desde 1859 casi inmediatamente por la mayoría de los naturalistas y filósofos. Esto no solamente fue válido para Inglaterra sino también, en forma amplia, para el continente europeo, en particular para los países germanoparlantes y Rusia. Casi de un día para otro, la evolución se había tornado una idea aceptable, aunque la polémica acerca de sus causas continuó durante otros ochenta años. El propio Darwin fue en gran parte responsable de la rapidez de este cambio debido al abrumador conjunto de pruebas de la evolución que presentaba *El origen*. En realidad, había hecho aun más, y esto no se suele mencionar en sus biografías. Presentó unos cincuenta o sesenta fenómenos biológicos fácilmente explicables mediante la selección natural pero muy reacios a cualquier explicación por la creación especial, e igualmente inexplicables para el así llamado diseño inteligente (véase Darwin, 1859: 35, 95, 133, 139, 186, 188, 194, 203, 399, 406, 413, 420, 435, 456, 469, 478, 486 y *passim*).

LA ASCENDENCIA COMÚN Y LA POSICIÓN DE LOS SERES HUMANOS

La teoría de Darwin sobre la ascendencia común fue aceptada con tanta rapidez porque aportaba una explicación para la jerarquía de los tipos de organismos según Linneo, y para los descubrimientos de los anatomistas comparativos. La teoría de la ascendencia común, sin embargo, también llevó a una conclusión difícilmente digerible para la mayoría de los contemporáneos victorianos de Darwin. Postulaba que los ancestros de los seres humanos eran monos. Si los seres humanos habían

descendido de monos, entonces no se hallaban fuera del resto del mundo viviente sino que eran en realidad parte de él. Esto marcaba el final de cualquier filosofía estrictamente antropomórfica. Si bien Darwin no cuestionó las características singulares del *Homo sapiens*, cosa que tampoco hacen los evolucionistas modernos, desde una perspectiva zoológica los seres humanos son sólo monos que han evolucionado en forma especial. De hecho, todas las investigaciones modernas han revelado la increíble similitud entre los seres humanos y los chimpancés. El hombre comparte con ellos el 98% de sus genes, y muchas de sus proteínas —por ejemplo, la hemoglobina— son idénticas. Se ha vuelto evidente en los últimos años que, en un estudio filosófico de los seres humanos que trate de cuestiones tales como la naturaleza de la conciencia, la inteligencia y el altruismo humanos, ya no se puede ignorar el origen de estas capacidades humanas en nuestros ancestros antropoides. Esto es verdad aunque, mediante la evolución, la humanidad haya adquirido muchas características y facultades únicas.

PENSAMIENTO POBLACIONAL

Iré ahora directamente a un análisis de los fundamentos filosóficos de las teorías de Darwin. Con la evolución como algo tan obvio para cualquier estudioso de la naturaleza viviente, ¿por qué insumió tanto tiempo el que este hecho evidente se tornase aceptable? Veré esto en un caso determinado. El concepto darwiniano más original e importante fue el de la selección natural. ¿Por qué se mostraron no sólo los filósofos sino incluso la mayoría de los biólogos tan hostiles a esta teoría durante tanto tiempo? Sostengo que el marco conceptual del período precedente y, en especial, la aceptación casi universal del pensamiento tipológico —lo que Popper llamaba esencialismo— fue responsable de este retraso. Esta clase de pensamiento fue introducida en la filosofía por Platón y los pitagóricos, quienes postularon que el mundo consistía en una cantidad limitada de clases de entidades (*eide*), que únicamente el tipo (esencia) de cada una de esas clases de objetos poseía realidad, y que todas las aparentes variaciones de estos tipos eran inmateriales e irrelevantes. Se consideraba que los tipos platónicos (o *eide*) eran constantes, intemporales, y cada uno claramente diferenciado de los demás. Ese pensamiento tipológico fue adoptado de manera universal por los científicos físicos porque todas las entidades fundamentales de la materia, tales como las partículas nucleares y los elementos químicos, están de hecho constante y netamente diferenciadas entre sí.

Darwin rechazó esa descripción para la diversidad orgánica. En lugar de ella, introdujo un modo de pensamiento que actualmente se denomina *pensamiento poblacional*. En una biopoblación no hay dos individuos, ni siquiera dos mellizos idénticos, que sean realmente idénticos. Esto es válido hasta para los seis mil millones de individuos de la especie humana. Es esta variación entre individuos

singularmente diferentes lo que tiene realidad, mientras que el valor medio estadístico calculado de esta variación constituye una abstracción. Este enfoque era un concepto filosófico totalmente nuevo, crucial para la comprensión de la teoría de la selección natural. La novedad de este concepto quedaba destacada cuando el propio Darwin a veces recaía en el pensamiento tipológico. Fue por esta razón que no pudo resolver el problema del origen de nuevas especies.

El pensamiento poblacional posee enorme importancia para la vida diaria. Por ejemplo, el no aplicarlo constituye la principal fuente del racismo. Muchos de los asociados de Darwin, como Charles Lyell y T. H. Huxley (Mayr, 1982), nunca adoptaron el pensamiento poblacional y siguieron siendo tipologistas por el resto de sus vidas. En consecuencia no pudieron, entender y aceptar la selección natural. El pensamiento tipológico se hallaba tan firmemente arraigado en aquella época que no cabe sorprenderse de que haya habido que esperar ochenta años, hasta la década de 1930, para que el concepto de selección natural fuese finalmente adoptado en forma universal por los evolucionistas.

EL PROGRAMA GENÉTICO

Fue Darwin quien aportó el concepto de biopoblación, una de las diferencias fundamentales entre el mundo vivo y el inanimado. Otro concepto igualmente exclusivo del mundo viviente, el de *programa genético*, no pudo concebirse hasta que la citología, la genética y la biología molecular maduran. Es responsable de la causación dual de todas las actividades de y en los organismos vivientes.

Quizá la más profunda diferencia entre el mundo inanimado del físico y el mundo animado del biólogo sea la causación dual de todos los organismos. La totalidad y cada cosa que tienen lugar en el mundo físico se hallan controladas exclusivamente por las leyes naturales: la gravitación, las leyes de la termodinámica y muchas otras descubiertas por las ciencias físicas. Esas leyes describen las propiedades de toda la materia; incluso los organismos vivientes y sus partes, en tanto son materiales, están tan sometidos a ellas como la materia inanimada. Las leyes de las ciencias físicas resultan particularmente evidentes en el estudio de la vida en los niveles celular y molecular. La formación de teorías en fisiología se basa en forma casi exclusiva en leyes naturales. Sin embargo, los organismos se hallan también sometidos a un segundo conjunto de factores causales, la información provista por sus programas genéticos. No existe actividad, movimiento o conducta de un organismo que no esté influida por el programa genético. Este programa, que consiste en el genotipo de cada individuo viviente, es producto de miles de millones de años de selección natural en cada generación. Las leyes estructurales y los mensajes del programa genético funcionan en forma simultánea y en armonía, pero los programas genéticos sólo aparecen en los organismos vivientes. Aportan una línea de demarcación absoluta

entre el mundo inanimado y el viviente.

Los naturalistas, por supuesto, han sido conscientes de esta diferencia fundamental durante miles de años, pero su explicación de la misma no era válida. Ellos trataban de atribuir la vida a la fuerza oculta del vitalismo, cierta *vis vitalis*, pero finalmente fue posible determinar que tal fuerza no existe. Darwin no era vitalista, pero no pudo explicar la vida. Esto se tornó factible recién en el siglo XX merced a los descubrimientos de la citología, la genética y la biología molecular. Al fin las ciencias suministraron una explicación naturalística de la vida.

FINALISMO

Quiero ahora referirme a otro concepto dominante en filosofía durante la primera mitad del siglo XIX. Cuando el filósofo Immanuel Kant, en su *Crítica del juicio* (1790), trató de desarrollar una filosofía de la biología basándose en la filosofía fisicalista de Newton, fracasó en forma desconcertante. Finalmente concluyó que la biología es diferente de las ciencias físicas y que se debe encontrar algún factor filosófico no empleado por Newton. De hecho, pensó que había encontrado ese factor en la cuarta causa de Aristóteles, la causa final (teleología). Y por eso Kant atribuyó a la teleología no sólo el cambio evolutivo (que no fue realmente reconocido por él como tal), sino también todo asunto biológico que no podía explicar mediante las leyes newtonianas. Esto tuvo un efecto más bien desfavorable sobre la filosofía alemana del siglo XIX, porque una confianza en la teleología, carente de sustento real, desempeñó un papel importante en las filosofías de todos los seguidores de Kant.

El gran logro de Darwin fue ser capaz de explicar por la selección natural todos los fenómenos para los cuales Kant había considerado necesario invocar la teleología. El gran filósofo estadounidense Willard Van Ormond Quine, en una charla que tuve con él cerca de un año antes de que falleciese, me dijo que el más grande logro filosófico de Darwin era la refutación de la causa final de Aristóteles. El proceso puramente automático de la selección natural, que produce abundantes variaciones en cada generación, siempre descartando los individuos inferiores y favoreciendo a los mejor adaptados, puede explicar todos los procesos y fenómenos que, antes de 1859, sólo podían explicarse mediante la teleología. Actualmente todavía se reconocen cuatro fenómenos o procesos teleológicos en la naturaleza (véase el capítulo 3), pero todos pueden ser explicados por las leyes de la química y de la física, en tanto que una teleología cósmica, como la aceptada por Kant, no existe.

EL PAPEL DEL AZAR

El determinismo constituyó una filosofía dominante antes de Darwin. Laplace se

había jactado de que, si pudiese conocer la ubicación y el movimiento de cada objeto en el universo, entonces podría predecir cada detalle de la historia futura del mundo. En esta filosofía no había lugar para el azar o el accidente. Darwin también acató formalmente este determinismo. Aceptó la creencia establecida en ese período según la cual cada proceso aleatorio en el universo tenía una causa. Pero las leyes newtonianas de la física no eran suficientes para explicar la variación genética. De modo que Darwin hizo uso del principio, por entonces universalmente aceptado, de la herencia de los caracteres adquiridos. Los animales domésticos, dijo, son más variables que los silvestres porque tienen una dieta más rica, y los cambios así producidos son heredados. Para él todas las mutaciones eran resultado de una causa observable. No fue hasta la década de 1890 que el concepto de mutaciones espontáneas fue introducido en biología por De Vries.

La variación darwiniana, al no basarse en las leyes newtonianas, no resultaba aceptable para los filósofos de la época. Esas variaciones se consideraban fenómenos fortuitos o accidentes. El físico y filósofo Herschel se refirió de manera despectiva a la selección natural como la ley del revoltijo. No estaba sólo en esta crítica: Sedgwick, el geólogo de Cambridge, y otros críticos censuraron a Darwin por invocar el azar como factor evolutivo. Una y otra vez se le preguntó a Darwin: ¿cómo puede usted creer que un órgano tan perfecto como el ojo puede haberse originado por azar? Aún se carece de un análisis exhaustivo de la historia de la aceptación gradual del azar en la explicación científica. Ahora que se ha caído en la cuenta de que el azar en la evolución es parte de la naturaleza bigradual, en dos pasos, de la selección natural (véase el capítulo 7), los procesos de selección o eliminación durante el segundo paso de la selección natural pueden hacer uso de la contribución positiva hecha por la variación aleatoria en el primer paso.

Por la misma época, mediados del siglo XIX, la importancia del azar fue también descubierta por las ciencias físicas, y el aval de Darwin a ese fenómeno pronto dejó de ser criticado tan severamente. Cuando los autores actuales hablan de variación aleatoria no están negando la existencia de fuerzas causales moleculares, pero sí niegan que tal variación genética constituya una respuesta a las necesidades adaptativas de un organismo. Semejante respuesta nunca ocurre, y la biología molecular ha mostrado que no existe la herencia de los caracteres adquiridos. A pesar de sus incertidumbres, Darwin fue por cierto uno de los grandes pioneros en cuanto a hacer de la naturaleza fortuita de muchos fenómenos biológicos un concepto aceptable.

LEYES

En la filosofía newtoniana de la ciencia las teorías se basaban habitualmente en leyes. Darwin aceptaba en general este enfoque. Y por eso emplea el término ley en forma

muy libre en *El origen*. Denominaba ley a cualquier causa o suceso que parecía tener lugar con algún tipo de regularidad. Sin embargo, estoy bastante de acuerdo con los filósofos actuales que rechazan la legitimidad de referirse a las regularidades evolutivas como leyes, porque estas regularidades no se vinculan con lo básico de la materia como lo hacen las leyes de la física. Se hallan invariablemente restringidas en el espacio y el tiempo, y suelen tener numerosas excepciones. Por eso es que el principio de falsación de Popper no puede usualmente aplicarse en biología evolutiva, porque las excepciones no falsean la validez general de la mayor parte de las regularidades.

Si se concluye que no existen leyes naturales en la biología evolutiva, hay que preguntarse entonces en qué deben basarse las teorías biológicas. En la actualidad, el enfoque ampliamente aceptado es que las teorías de la biología evolutiva se fundan en *conceptos* más que en leyes, y esta rama de la ciencia posee por cierto abundantes conceptos sobre los cuales basar teorías. Voy a mencionar tan sólo conceptos tales como selección natural, lucha por la vida, competición, biopoblación, adaptación, éxito reproductivo, selección de la hembra y dominio del macho. Admito que algunos de estos quizá puedan, con un poco de esfuerzo, convertirse en seudoleyes, pero es indiscutible que tales “leyes” son algo muy diferente de las leyes naturales de Newton. Como resultado de esto una filosofía de la física basada en leyes naturales resulta ser algo muy distinto de una filosofía de la biología basada en conceptos.

El propio Darwin no había caído realmente en la cuenta de esta diferencia, si bien fue él, más que cualquier otro, quien introdujo la nueva práctica de formación de teorías basadas en conceptos y no en leyes naturales.

EL MÉTODO DE DARWIN

Darwin era primero y sobre todo un naturalista. Su método favorito era también el del naturalista: hacia una serie de observaciones y desarrollaba conjeturas fundándose en ellas. Consideraba que este enfoque era el método inductivo y consignó en su autobiografía que se tenía por fiel seguidor de Bacon. No obstante, algunos estudiosos de su obra —Ghiselin (1969) por ejemplo— pensaron que este método era mejor descrito como hipotético deductivo. En realidad, tal vez se esté más cerca de la verdad diciendo que Darwin era un pragmático que empleaba cualquier método que le redituara los mejores resultados. Era un observador penetrante, y no caben dudas de que la observación constituía su enfoque más productivo. Sin embargo, también era un hábil experimentador, y, en especial en sus investigaciones botánicas, llevó a cabo numerosos experimentos. Como ocurre con todos los naturalistas, el método que empleó quizá con mayor frecuencia fue el comparativo.

TIEMPO

El método más ampliamente usado en las ciencias físicas es el experimento. No obstante, en sus estudios evolutivos Darwin tuvo que amañárselas con un factor que resulta irrelevante en la mayor parte de las ciencias físicas, salvo en la geología y la cosmología: el factor tiempo. No es posible experimentar con sucesos biológicos en el pasado. Fenómenos tales como la extinción de los dinosaurios y todos los otros eventos evolutivos resultan inaccesibles para el método experimental y requieren una metodología enteramente diferente, la de las así llamadas narrativas históricas. En este método se desarrolla un argumento imaginario de sucesos pasados basado en sus consecuencias. Entonces se hace todo tipo de predicciones a partir de este argumento y se determina si se han cumplido. Darwin empleó este método con mucho éxito en sus reconstrucciones biogeográficas. Por ejemplo, ¿cuáles de los antiguos puentes terrestres postulados resultan sustentados por las distribuciones actuales y cuáles no?

Durante mucho tiempo, la importancia del método de las narrativas históricas ha sido pasada por alto por los filósofos. Sin embargo, constituye un método indispensable siempre que se estudian las consecuencias de hechos pasados. Si se considera la productividad de este método, resulta sorprendente cuánto ha sido descuidado por los historiadores de la ciencia. Por ejemplo, ¿en qué medida han usado narrativas históricas autores como Buffon, Linneo, Lamarck y Blumenbach?

En mis escritos me he referido a los fundamentos filosóficos del pensamiento de Darwin, y lo he llamado uno de los más grandes filósofos. Éste no es un punto de vista ampliamente aceptado. Aunque fue uno de los más grandes filósofos de todas las épocas, su filosofía de la biología difiere de manera tan fundamental de las filosofías basadas en la lógica, la matemática y las ciencias físicas que su naturaleza filosófica fue tradicionalmente omitida.

RESUMEN

Voy a tratar de resumir ahora las contribuciones de Darwin al pensamiento de los seres humanos actuales. Fue responsable del reemplazo de una cosmovisión fundada en el dogma cristiano por una cosmovisión estrictamente laica. Sus escritos, además, llevaron al rechazo de varias perspectivas antes dominantes del mundo, tales como el esencialismo, el finalismo, el determinismo y la suficiencia de las leyes de Newton para la explicación de la evolución. Reemplazó estos conceptos refutados por una serie de conceptos nuevos de vasta importancia también fuera de la biología, como los de biopoblación, selección natural, la importancia del azar y la contingencia, la importancia explicativa del factor tiempo (narrativas históricas) y la importancia del

grupo social para el origen de la ética. Casi todos los componentes del sistema de creencias de los seres humanos actuales se hallan de algún modo afectados por una u otra de las innovaciones conceptuales de Darwin. Su obra en conjunto constituye el fundamento de una nueva filosofía de la biología en rápido desarrollo. No pueden caber dudas de que el pensamiento de todas las personas occidentales de la actualidad ha sido profundamente afectado por el pensamiento filosófico de Darwin.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Darwin, C. (1859), *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*, Londres, John Murray [1964, facsímil de la primera edición, Cambridge, MA, Harvard University Press] [trad. esp.: *El origen de las especies*, Madrid, Edaf, 1998].
- Ghiselin, M. (1969), *The triumph of the Darwinian method*, Berkeley, University of California Press.
- Kant, I. (1755), *Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels* [trad. esp.: *Historia general de la naturaleza y teoría del cielo*, Buenos Aires, Juárez Editor, 1969].
- (1790), *Die Kritik der Urteilskraft*, Berlín, Georg Reimer [trad. esp.: *Crítica del juicio*, Madrid, Espasa Calpe, 1977].
- Lloyd, E. A. (1988), *The structure and confirmation of evolutionary theory*, Contributions in Philosophy, vol. 37, Nueva York, Greenwood.
- Lovejoy, A. O. (1936), *The great chain of being*, Cambridge, MA, Harvard University Press [trad. esp.: *La gran cadena del ser*, Barcelona, Icaria, 1983].
- Mayr, E. (1959). “Darwin and the evolutionary theory in biology”, en B. J. Meggers (comp.). *Evolution and anthropology. A centennial appraisal*, Washington, DC, The Anthropological Society of Washington, pp. 1-10.
- (1982), *The growth of biological thought: Diversity, evolution and inheritance*, Cambridge, MA, Harvard University Press (Belknap Press).
- (1991), “The ideological resistance to Darwin’s theory of natural selection”, *Proceedings of the American Philosophical Society*, N. 135, pp. 123-139.
- (1993), “The resistance to Darwinism and the misconceptions on which it was based”, en W. Schopf y J. Campbell (comps.), *Creative evolution*, Boston, Jones & Bartlett, pp. 35-46.
- (2001), “The philosophical foundations of Darwinism”, *Proceedings of the American Philosophical Society*, N. 145, pp. 488-495.

6

Las cinco teorías de Darwin sobre la evolución^[6]

Darwin fue un teorizador inveterado, y se convirtió en el autor de numerosas teorías evolutivas, algunas grandes, otras pequeñas. Solía referirse a éstas en singular, como “mi teoría”, y trataba la invariabilidad de las especies, su ascendencia común y la selección natural como a una sola teoría. Todavía recuerdo cuán escandalizado me sentí cuando, como joven evolucionista, descubrí que Darwin había rechazado la —perfectamente válida— teoría de Moritz Wagner sobre la especiación geográfica (y la importancia del aislamiento) porque éste no había aceptado la selección natural. ¿Cómo podía Charles Darwin, mi héroe, haber hecho algo que yo consideraba totalmente ilógico? El no haber reconocido la independencia de las diversas teorías de su paradigma evolutivo también acarreó dificultades a Darwin en su análisis del principio de divergencia (Mayr, 1992). Hace poco llegué a la conclusión de que la ceguera de Darwin para admitir esto se convirtió en una de las principales razones de las interminables polémicas sobre biología evolutiva después de 1859. Sin embargo, ya se ha tornado muy claro que el paradigma de Darwin consiste en varias teorías principales independientes (Mayr, 1985). No cabe sorprenderse de que diferentes paladines evolucionistas difiriesen entre sí acerca de la validez de esas teorías y fundaran escuelas encontradas. Escuelas que siguieron enfrentándose durante casi ochenta años hasta que se logró una síntesis en las décadas de 1930 y 1940.

Aceptación de las teorías darwinianas por los evolucionistas

	Ascendencia común	Gradualismo poblacional	Especiación natural	Selección
Lamarck	No	Sí	No	No
Darwin	Sí	Sí	Sí	Sí
Haeckel	Sí	Sí	?	En parte
Neolamarckianos	Sí	Sí	Sí	No
T. H. Huxley	Sí	No	No	(No)
De Vries	Sí	No	No	No
T. H. Morgan	Sí	(No)	No	Importante

Un análisis de las diversas teorías darwinianas me llevó a la conclusión de que el paradigma de Darwin consiste en cinco teorías principales independientes. Que esas teorías son en realidad “lógicamente independientes” entre sí ha sido confirmado por

varios autores recientes. La aceptación de algunas y el simultáneo rechazo de otras por determinados autores constituyen quizá la mejor prueba de su independencia (véase cuadro en esta página).

Sólo presento aquí una versión abreviada (pero algo revisada) de un análisis muy detallado de las cinco teorías de Darwin (Mayr, 1985). Para información adicional conviene referirse a ese tratamiento monográfico.

Existe una razón muy convincente de por qué el darwinismo no puede constituir una única teoría homogénea: la evolución orgánica consiste en dos procesos esencialmente independientes, la transformación en el tiempo y la diversificación en el espacio ecológico y en el geográfico. Los dos procesos requieren como mínimo dos teorías por completo independientes y muy diferentes. Si, no obstante, quienes escriben sobre Darwin casi invariablemente han hablado de la combinación de estas diversas teorías como de “la teoría de Darwin” en singular, fue en gran medida a causa del propio Darwin. Él no sólo se refirió a la teoría de la evolución propiamente dicha como “mi teoría”, sino que también llamó así a la de la ascendencia común por selección natural, como si la ascendencia común y la selección natural constituyesen una sola teoría.

No contribuyó a promover la discriminación entre sus diversas teorías que Darwin tratara la especiación bajo selección natural en el capítulo 4 de *El origen*, y que atribuyera muchos fenómenos, en particular los de la distribución geográfica, a la selección natural, cuando eran en realidad consecuencias de la ascendencia común. En vista de esta situación, considero urgentemente necesario dividir el marco conceptual de la evolución darwiniana en las teorías principales que constituyeron la base de su pensamiento evolucionista. Por conveniencia, he fragmentado el paradigma evolutivo de Darwin en cinco teorías; otros, por supuesto, podrán preferir una división diferente. Cuando los autores posteriores se refirieron a la teoría de Darwin casi siempre pensaban en una combinación de algunas de las siguientes cinco teorías. Para el propio Darwin eran la evolución propiamente dicha, la ascendencia común, el gradualismo, la multiplicación de las especies y la selección natural. Alguno podrá afirmar que de hecho esas cinco teorías constituyen un paquete lógicamente inseparable, y que Darwin tenía mucha razón en tratarlas como tales. Esta afirmación, sin embargo, es refutada por el hecho —que he demostrado en otro lugar (Mayr, 1982b: 505-510)— de que la mayoría de los evolucionistas del período inmediatamente posterior a 1859 —o sea los autores que habían aceptado la teoría de la invariabilidad de las especies— rechazaron una o varias de las otras cuatro teorías de Darwin. Esto demuestra que las cinco teorías no constituyen una totalidad indivisible.

LA EVOLUCIÓN PROPIAMENTE DICHA

Ésta es la teoría según la cual el mundo no es ni constante ni perpetuamente cíclico, sino que en forma continua y parcial va cambiando de dirección, y que los organismos se van transformando con el tiempo. Es difícil para los hombres actuales imaginar cuán difundida se hallaba todavía —en la primera mitad del siglo XIX, y en particular en Inglaterra—, la creencia de que el mundo es esencialmente constante y de corta duración. Hasta la mayoría de quienes, como Charles Lyell, eran plenamente conscientes de la gran edad de la Tierra y de la marcha continua de la extinción, se rehusaban a creer en una transformación de las especies. La creencia en la evolución era también denominada como la teoría de la invariabilidad de las especies. Para un autor actual la evolución propiamente dicha ya no es una teoría. Es un hecho de la misma categoría que el de que la Tierra gira en tomo del Sol y no al revés. Los cambios documentados por el registro fósil en estratos geológicos datados con precisión constituyen el hecho que denominamos evolución. Es la base fáctica sobre la cual descansan las otras cuatro teorías evolutivas. Por ejemplo, todos los fenómenos explicados por la ascendencia común carecerían de sentido si la evolución no fuese un hecho.

ASCENDENCIA COMÚN

El caso de las tres especies de sinsontes de Galápagos aportó a Darwin una percepción muy importante. Las tres habían descendido claramente de una sola especie ancestral en el continente sudamericano. De esta conclusión distaba sólo un corto paso el postulado de que todos los sinsontes descendían de un ancestro común, y que en realidad cada grupo de organismos descendía de una especie ancestral. Esto constituye la teoría de Darwin sobre la ascendencia común.

Debe subrayarse que los términos *ascendencia común* y *ramificación* describen para un evolucionista exactamente el mismo fenómeno. La ascendencia común refleja una perspectiva hacia atrás, y la ramificación una perspectiva hacia delante. El concepto de ascendencia común no era enteramente original de Darwin. Buffon ya la había considerado para parientes próximos tales como los caballos y los asnos, pero dado que no aceptaba la evolución no había desplegado este pensamiento en forma sistemática. Existieron ocasionales propuestas de ascendencia común en una serie de otros autores predarwinianos, pero hasta ahora los historiadores no han llevado a cabo una búsqueda cuidadosa de adherentes tempranos al linaje común. Decididamente, esta teoría no fue sostenida por Lamarck, quien, si bien propuso la ocasional partición de “masas” (taxones superiores), nunca pensó en la partición de las especies y en la ramificación como hecho normal. Él deducía la diversidad a partir de la generación espontánea y de la transformación vertical de cada linaje, en forma separada, en etapas de perfección más alta. Creía que la ascendencia era ascendencia

lineal dentro de cada línea filética, y el concepto de ascendencia común le era desconocido.

Ninguna de las teorías de Darwin se aceptó con tanto entusiasmo como la ascendencia común. Probablemente es correcto decir que ninguna de sus otras teorías tuvo poderes explicativos inmediatos de semejante envergadura. Todo lo que hasta ese punto había parecido arbitrario o caótico en la historia natural empezó a tener sentido. Los arquetipos de Owen y de los anatomistas comparativos podían ahora explicarse como herencia de un ancestro común. Toda la jerarquía linneana se tornó súbitamente muy lógica, porque resultaba evidente que cada taxón superior consistía en los descendientes de un ancestro aún más remoto. Pautas de distribución que anteriormente habían parecido caprichosas podían explicarse en función de la dispersión de los descendientes. Virtualmente todas las pruebas de la evolución enumeradas por Darwin en *El origen* consistían en realidad en pruebas de la ascendencia común. El establecimiento de la línea genealógica de tipos aislados o aberrantes se convirtió en el programa de investigación más difundido del período posterior a 1859, y en gran medida ha seguido siendo el programa de investigación de los anatomistas comparativos y de los paleontólogos hasta el día de hoy. El echar luz sobre los ancestros comunes también se transformó en el programa de la embriología comparativa. Incluso quienes no creían en la recapitulación estricta a menudo descubrían en embriones similitudes que desaparecían en los adultos. Estas similitudes, tales como los notocordios en los turrificados y vertebrados, y los arcos branquiales en los peces y los tetrápodos terrestres, habían resultado totalmente enigmáticas hasta que fueron interpretados como vestigios de un pasado común.

Nada ayudó tanto a la rápida adopción de la evolución como el poder explicativo de la teoría de la ascendencia común. Pronto se demostró que hasta los animales y las plantas, aparentemente tan diferentes unos de otros, podían derivarse de un solo ancestro unicelular. Esto había sido predicho por Darwin cuando propuso que “todas nuestras plantas y animales [han descendido] de una forma única, en la cual fue insuflada primero la vida” (Darwin, 1975: 248). Los estudios citológicos (meiosis, herencia cromosómica) y la bioquímica confirmaron plenamente las pruebas de la morfología y la sistemática acerca de un origen común. Uno de los triunfos de la biología molecular fue establecer que los eucariotas y los procariotas poseen códigos genéticos idénticos, y de ese modo dejar es caso lugar para la duda acerca del origen común de incluso esos dos grupos. Aunque aún está por determinarse una serie de conexiones entre los taxones superiores, en particular entre los filos^[*] de plantas e invertebrados, probablemente no queda ningún biólogo que ponga en duda que todos los organismos existentes sobre la Tierra en la actualidad han descendido de un único origen de la vida.

Sólo en un área la aplicación de la teoría de la ascendencia común encontró vigorosa resistencia: la inclusión de los seres humanos en la línea de descendencia total. A juzgar por las caricaturas de la época, ninguna de las teorías de Darwin

resultó menos aceptable para los victorianos que la descendencia de los seres humanos de los otros primates. Sin embargo, hoy esta descendencia no sólo se halla notablemente bien sustentada por el registro fósil, sino que la similitud bioquímica y cromosómica de los seres humanos con los monos africanos es tan grande que resulta enigmático por qué son tan diferentes en morfología y desarrollo cerebral.

GRADUALISMO FRENTE A SALTACIONISMO

La tercera teoría darwiniana era la de que la transformación evolutiva siempre procede en forma gradual y nunca por saltos. Nunca podrá entenderse la insistencia de Darwin sobre el gradualismo de la evolución, ni la fuerte oposición a esta teoría, salvo si se tiene en cuenta que virtualmente todo el mundo en aquella época era esencialista. La aparición de nuevas especies, documentada por el registro fósil, sólo podía tener lugar por medio de nuevos orígenes, o sea por saltaciones. Sin embargo, como las nuevas especies estaban adaptadas de manera perfecta y no había pruebas de una producción frecuente de especies inadaptadas, Darwin vio únicamente dos alternativas. O bien la nueva especie perfecta había sido creada por un Creador todopoderoso y omnisapiente, o bien —si tal proceso sobrenatural resultaba inaceptable— la nueva especie se había desarrollado gradualmente a partir de especies preexistentes mediante un lento proceso, en cada etapa del cual su adaptación se mantenía. Darwin adoptó esta segunda alternativa.

Esta teoría del gradualismo constituía una toma de distancia radical respecto de la tradición. Las teorías del origen saltacional de las nuevas especies habían existido desde los presocráticos hasta Maupertuis y los progresivistas entre los llamados geólogos catastrofistas. Estas teorías saltacionistas eran compatibles con el esencialismo.

La teoría de la evolución totalmente gradualista de Darwin —no sólo las especies sino también los taxones superiores surgen por medio de una transformación gradual— tropezó de inmediato con fuerte oposición. Hasta los más cercanos amigos de Darwin se sentían poco satisfechos con ella. T. H. Huxley le escribió la víspera de la publicación de *El origen*: “Usted se ha lastrado con una dificultad innecesaria al adoptar sin reservas el *natura non facit saltum*” (Darwin, F., 1887: 2, 27). A pesar de las instancias de Huxley, Galton, Kolliker y otros contemporáneos, Darwin insistió casi con obstinación en el gradualismo de la evolución, aunque estaba plenamente consciente de la revolucionaria naturaleza de este concepto. Con las excepciones de Lamarck y Geoffroy, casi todo el mundo que alguna vez pensó acerca de los cambios en el mundo orgánico fue un esencialista y recurrió a las saltaciones.

No está claro cuál era la fuente de la firme creencia de Darwin en el gradualismo. Este problema aún no se ha tratado en forma adecuada. Lo más probable es que el gradualismo haya sido una extensión del uniformismo de Lyell desde la geología al

mundo orgánico. Bronn criticó justificadamente a Lyell por no llevarlo a cabo. Darwin, por supuesto, también tenía razones estrictamente empíricas para su insistencia en el gradualismo. Su trabajo con razas domésticas, en especial con palomas, y sus conversaciones con criadores de animales lo convencieron de cuán asombrosamente diferentes podían ser los productos finales de una selección lenta y gradual. Esto encajaba bien con sus observaciones de sinsontes y tortugas en las Galápagos, cuya mejor explicación era como resultado de una transformación gradual.

Por último, Darwin tenía motivos didácticos para insistir en la lenta acumulación de pasos más bien cortos. Respondía al argumento de sus oponentes —en el sentido de que se debería estar en condiciones de “observar” el cambio evolutivo debido a la selección natural— diciendo: “Como la selección natural actúa solamente a través de la acumulación de sucesivas y ligeras variaciones favorables, no puede producir modificaciones grandes o súbitas; sólo puede actuar a través de pasos muy cortos y lentos” (1859: 471). No cabe duda de que la aparición general del pensamiento poblacional en Darwin reforzó esta adhesión al gradualismo. Tan pronto como se adopta el concepto de que la evolución tiene lugar en poblaciones y las transforma con lentitud —y de esto Darwin estaba cada vez más persuadido—, se está automáticamente forzado a adoptar también el gradualismo. En su origen, el gradualismo y el pensamiento poblacional quizá constituyeron líneas de pensamiento independientes en el marco conceptual de Darwin, pero acabaron reforzándose recíprocamente en forma poderosa.

Los naturalistas eran los principales sostenedores de la evolución gradual, con la que tropezaban por doquier en la forma de variaciones geográficas. Los genetistas acabaron por llegar a la misma conclusión por medio del descubrimiento de mutaciones cada vez más ligeras, de la poligenia y de la pleiotropía. El resultado fue que el gradualismo estuvo en condiciones de celebrar una victoria completa durante la síntesis evolucionista a pesar de la oposición sistemática de Goldschmidt y Schindewolf. La definición del gradualismo como evolución poblacional —y esto es lo que Darwin pensaba principalmente— permite decir que, a pesar de toda la oposición encontrada, en última instancia Darwin prevaleció incluso con su tercera teoría evolutiva. Entre las excepciones al gradualismo sentadas con claridad existen casos de híbridos estabilizados que pueden reproducirse sin cruzarse (como los alotetraploideos), y casos de simbiogénesis (Margulis y Sagan, 2002).

En la teoría del gradualismo no se dice nada acerca de la velocidad con que ocurren los cambios. Darwin se había percatado de que la evolución pudo a veces progresar con bastante rapidez, pero, como ha señalado recientemente Andrew Huxley (1981) con razón, también pudo contener períodos de estasis completa “durante los cuales estas mismas especies permanecieron sin ningún tipo de cambios”. En su conocido diagrama (1859: frente a la p. 117). Darwin permite que una especie (F) continúe sin cambios durante 14.000 generaciones o incluso través de

una serie completa de estratos geológicos (p. 124). La comprensión de la independencia del gradualismo y de la velocidad evolutiva es importante para evaluar la teoría de los equilibrios discontinuos (Mayr, 1982c).

LA MULTIPLICACIÓN DE LAS ESPECIES

Esta teoría de Darwin trata de la explicación del origen de la enorme diversidad orgánica. Se estima que sobre la Tierra hay de cinco a diez millones de especies de animales, y de uno a dos millones de especies de plantas. Si bien sólo una fracción de esta cantidad se conocía en la época de Darwin, el problema de por qué hay tantas especies y de cómo se originaron ya estaba presente. Lamarck había ignorado la posibilidad de una multiplicación de la especie en su *Philosophie zoologique* (1809). Para él, la diversidad se producía por adaptación diferencial. Pensó que las, nuevas líneas evolutivas se originaban por generación espontánea. En el mundo de estado estable de Lyell la cantidad de especies era constante y aparecían nuevas para reemplazar las que se habían extinguido. Cualquier idea acerca de la división de una especie en varias especies hijas estaba ausente de la mente de estos autores tempranos.

La búsqueda de la solución al problema de la diversificación de las especies requería un enfoque enteramente nuevo, y sólo los naturalistas estaban en condiciones de hacerlo. L. von Buch en las Islas Canarias, Darwin en las Galápagos, Wagner en África del Norte y Wallace en la Amazonia y el Archipiélago Malayo fueron los pioneros de esta empresa. Al agregar la dimensión horizontal (geografía) a la vertical que había hasta entonces monopolizado el pensamiento evolutivo, todos fueron capaces de descubrir especies geográficamente representativas (alopátricas) o incipientes. Pero además estos naturalistas encontraron numerosas poblaciones alopátricas que se hallaban en todos los estadios intermedios concebibles de la formación de especies. La neta discontinuidad entre especies que tanto había impresionado a John Ray, Carl Linneo y otros estudiosos de la situación no dimensional (los naturalistas locales), resultaba ahora complementada por una continuidad entre las especies que se debía a la incorporación de la dimensión geográfica.

Si se definen las especies simplemente como tipos morfológicamente diferentes, se está eludiendo la verdadera cuestión de la multiplicación de las especies. Una formulación más realista del problema de la especiación no fue posible hasta el desarrollo del concepto de especie biológica (K. Jordan, Poulton, Stresemann, Mayr). Únicamente entonces se advirtió que el verdadero problema radica en la adquisición de aislamiento reproductivo entre especies contemporáneas. La transformación de una línea filética en la dimensión temporal (evolución filética gradual, como se la denominó luego) no echa luz sobre el origen de la diversidad. ¿Qué es entonces lo

que sí lo hace?

Darwin luchó con el problema de la multiplicación de las especies toda su vida. Sólo después de descubrir tres nuevas especies de sinsonte en diferentes islas de las Galápagos desarrolló un concepto plenamente coherente de la especiación geográfica. Su pensamiento, en ese período, parece haberse inspirado de modo exclusivo en la bibliografía zoológica.

Pero en su debido momento Darwin tomó conocimiento de algunas variedades de plantas, en particular gracias a su amigo el botánico Hooker (Kottler, 1978; Sulloway, 1979). Y esta nueva información pareció complicar el cuadro. Darwin no cayó en la cuenta de que los botánicos estaban empleando el término variedad no para razas geográficas (subespecies), como hacían los zoólogos, sino para un tipo de variantes completamente diferente. En la mayor parte de los casos, para un botánico una variedad era una variedad individual (“morfo”) dentro de una población. Como hasta ese momento una variedad (de animales) que fuese una raza geográfica constituía una especie incipiente, Darwin supuso que lo mismo era válido para cualquier variedad, incluidas las de las plantas. De ahí que una variedad individual de plantas fuese una especie incipiente. Hasta esa expansión de la terminología de Darwin desde la variedad geográfica a la variedad individual, la especiación constituía un proceso geográfico. Sin embargo, si diversas variedades individuales que coexistiesen en la misma localidad podían convertirse simultáneamente en diferentes especies nuevas, entonces la especiación podía ser un proceso simpátrico. Y Darwin desarrolló, ayudado por su nuevo “principio de divergencia”, un nuevo argumento de especiación simpátrica (Mayr, 1992). Su argumento resultó aparentemente tan convincente que, desde la década de 1860 en adelante, la especiación simpátrica, basada en el principio de divergencia, fue tan aceptada como la especiación geográfica, basada en el aislamiento de las variedades geográficas (subespecies). La aplicación del principio de divergencia a la especiación constituye un proceso complejo, y remito para su explicación a un análisis más detallado (Mayr, 1992). El tratamiento que hizo Darwin de la especiación en *El origen* revela su confusión acerca de las especies y la especulación. Esto no se clarificó hasta la síntesis en la década de 1940.

Si bien Darwin merece crédito, junto con Wallace, por haber planteado concretamente por primera vez el problema de la multiplicación de las especies, el pluralismo de la solución propuesta llevó a una serie de continuas polémicas que aún no ha terminado del todo. Al principio, desde la década de 1870 a la de 1940, la especiación simpátrica constituyó quizá la teoría de la especiación más aceptada, aunque algunos autores, sobre todo los ornitólogos y los especialistas en otros grupos que exhibían fuertes variaciones geográficas, insistieron en la especiación geográfica exclusiva. Empero, la mayoría de los entomólogos y de los botánicos, aunque admitía la aparición de especiación geográfica, consideraba que la especiación simpátrica era la forma de especiación más común, y por tanto la más importante. Después de 1942

la especiación alopátrica resultó más o menos victoriosa durante unos veinticinco años, pero luego se encontraron tantos casos de especiación simpátrica bien analizados, en particular entre los peces y los insectos, que actualmente ya no caben dudas acerca de la frecuencia de la especiación simpátrica.

En conjunto, los paleontólogos pasaron completamente por alto el problema de la multiplicación de las especies. Por ejemplo, no se encuentran tratamientos de ella en las obras de G. G. Simpson. Los paleontólogos finalmente incorporaron la especiación a sus teoría (Eldredge y Gould, 1972), pero sus conclusiones se basaban en las investigaciones sobre especiación de quienes estudiaban organismos vivientes.

Existen tres razones por las cuales la especiación sigue constituyendo semejante problema 145 años después de la publicación de *El origen*. La primera es que, como pasa en muchas de las investigaciones evolutivas, los evolucionistas analizan los resultados de procesos evolutivos pasados y por consiguiente están forzados a llegar a sus conclusiones mediante la inferencia. En consecuencia, se tropieza con todas las dificultades bien conocidas en la reconstrucción de secuencias históricas. La segunda dificultad es que aún hay una gran ignorancia acerca de los procesos genéticos durante la especiación, a pesar de todos los adelantos en la materia. Y, por último, se ha tornado evidente que mecanismos genéticos diferentes se hallan involucrados en la especiación de distintas clases de organismos y en diversas circunstancias.

Un descubrimiento más bien inesperado en la década de 1970 fue responsable de la amplia aceptación de la especiación simpátrica desde entonces. Como señalé en 1963, la especiación simpátrica exitosa sólo es posible si existe una simultánea cooperación de dos nuevos factores, la preferencia de nicho y la preferencia de pareja. Mi previa aversión a la especiación simpátrica se basaba en mi suposición de que estas dos preferencias serían tratadas en forma separada por la selección natural. Investigaciones recientes, en particular las de los peces cíclidos de Camerún, demostraron que las dos podían combinarse. Si, por ejemplo, las hembras tenían preferencia por machos de un nicho alimentario determinado —o sea, un alimentador bentónico— y por los machos que exhibían esta preferencia en su fenotipo, esta preferencia conjunta podía producir rápidamente una nueva especie simpátrica. Mi supuesto de una herencia separada de las dos preferencias no era válido. De los mamíferos o las aves no me constan casos de especiación simpátrica. Sin embargo, presuntamente es frecuente en grupos de insectos con especificidad de hospedero. El mapeo de los alcances geográficos de especies vinculadas de manera estrecha en familias tales como los *Cerambycidae* y los *Buprestidae* debería aportar una respuesta.

SELECCIÓN NATURAL

La teoría darwiniana de la selección natural fue su teoría más osada y más novedosa.

Versaba sobre el mecanismo del cambio evolutivo y, en especial, sobre cómo este mecanismo podía dar cuenta de la aparente armonía y adaptación del mundo orgánico. Trataba de suministrar una explicación basada en la naturaleza en lugar de la sobrenatural propia de la teología natural. La teoría de Darwin sobre este mecanismo era singular. No existía nada como ella en toda la bibliografía filosófica desde los presocráticos hasta Descartes, Leibniz, Hume o Kant. Sustituía la teología en la naturaleza por una explicación esencialmente mecánica.

Presenté un análisis detallado de la selección natural en el capítulo 5. A fin de evitar la redundancia, me limito aquí a unos pocos aspectos de la selección. Para Darwin, y para todo darwinista desde entonces, la selección natural procede en dos pasos: la producción de variaciones y el filtrado de estas variaciones mediante selección y eliminación. Si bien denomino a la teoría de la selección natural de Darwin su quinta teoría, en realidad ésta constituye, a su vez, un pequeño paquete de teorías, incluidas la existencia perpetua de un excedente reproductivo (superfecundidad), la heredabilidad de las diferencias individuales, la discontinuidad de los determinantes de la herencia y varias otras. Algunas de estas teorías no fueron explícitamente enunciadas por Darwin, pero están implícitas en su modelo en conjunto. Sin embargo, todas son compatibles con la naturaleza poblacional de la selección. Toda selección tiene lugar en poblaciones y modifica la composición genética de cada población, generación tras generación. Esto contrasta completamente con el carácter discontinuo de la evolución saltacional por medio de individuos en aislamiento reproductivo. Sin embargo, lo que siempre se pasa por alto es que hasta la evolución continua es levemente discontinua debido a la secuencia de generaciones. En cada generación se reconstituye un reservorio génico enteramente nuevo, del cual salen los individuos que son los blancos de la selección en esa generación.

La selección natural fue la teoría de Darwin más encarnizadamente resistida. Si fuese verdad, como han sostenido algunos sociólogos, que esta teoría fue consecuencia inevitable del *Zeitgeist* de la Gran Bretaña de principios del siglo XIX, de la Revolución Industrial, de Adam Smith y de las diversas ideologías de la época, la selección natural tendría que haber sido adoptada inmediatamente por casi todo el mundo. La verdad es exactamente lo opuesto: la teoría fue casi universalmente rechazada. En la década de 1860, sólo unos pocos naturalistas, como Wallace, Bates, Hooker y Fritz Müller, podrían haberse denominado seleccionistas cabales. Lyell nunca se interesó por la selección natural, y era obvio que hasta T. H. Huxley, al defenderla en público, se encontraba a disgusto y quizá no creía realmente en ella (Poulton, 1896; Kottler, 1985). Antes de 1900 ni un solo biólogo experimental, ya fuera en Gran Bretaña o en otra parte, aceptó la teoría (Weismann era fundamentalmente un naturalista). Por supuesto, ni siquiera Darwin era un seleccionista total, porque siempre había dejado un lugar para los efectos del uso y del desuso, así como también para alguna ocasional influencia del ambiente. La

resistencia más decidida provino de quienes habían sido educados en la ideología de la teología natural. Eran incapaces de abandonar la idea de un mundo diseñado por Dios y de aceptar en cambio un proceso mecánico. Más importante aún era que la aplicación coherente de la teoría de la selección natural implicaba un rechazo de toda forma de teleología cósmica. Sedgwick y K. E. van Baer se mostraron muy claros en su resistencia a eliminar la teleología.

La selección natural representa el rechazo no sólo de cualquier causa finalista que pueda tener un origen sobrenatural, sino también de todo determinismo en el mundo orgánico. La selección natural es completamente “oportunista”, como G. G. Simpson la calificó; es “chapucera” (Jacob, 1977). Comienza, por así decirlo, desde el principio en cada generación, como lo describí más arriba. A lo largo del siglo XIX los científicos físicos eran todavía deterministas en su perspectiva, y un proceso tan indeterminista como el de la selección natural era simplemente inaceptable para ellos. Sólo se tienen que leer las críticas a *El origen* escritas por algunos de los físicos más conocidos de la época (Hull, 1973) para ver cuán enérgicamente los físicos objetaban la “ley del revoltijo” de Darwin (F. Darwin, 1887: 2, 37; Herschel, 1861: 12). Desde los griegos hasta la actualidad se discute de manera interminable acerca de si los acontecimientos de la naturaleza se deben al azar o a la necesidad (Monod, 1970). Curiosamente, en las polémicas sobre la selección natural el proceso a menudo se ha descrito bien como “puramente fortuito” (Herschel y muchos otros opositores a la selección natural), o bien como un proceso de mejoramiento estrictamente determinista. Ambas descripciones pasan por alto la naturaleza bigradual (en dos pasos) de la selección natural y el hecho de que en el primer paso predominan los fenómenos aleatorios, mientras que el segundo es decididamente de naturaleza no aleatoria. Como dijo con toda razón Sewall Wright: “El proceso darwiniano de permanente interacción de un proceso aleatorio con otro selectivo no constituye algo intermedio entre el puro azar y la pura determinación, sino que es, en sus consecuencias, cualitativamente por completo diferente de uno y otro” (1967: 117).

Aunque todo el mundo aceptó la evolución bien pronto, al principio sólo una minoría de biólogos y muy pocos no biólogos se convirtieron en seleccionistas consecuentes. Esto fue así hasta el período de la síntesis evolucionista. En lugar de eso adoptaron teorías finalistas, neolamarckianas y saltacionales. La controversia sobre la selección natural de ningún modo ha terminado. Aún hoy la relación entre selección y adaptación se debate en forma encendida en la bibliografía evolucionista, y se ha cuestionado la legitimidad de adoptar un “programa de adaptación”, o sea, buscar la significación adaptativa de las diversas características de los organismos (Gould y Lewontin, 1979). Pero la cuestión que realmente se enfrenta no es tanto la de si la selección natural ahora es universalmente aceptada por los evolucionistas — un asunto al que se puede responder afirmativamente sin vacilar— sino más bien la de si el concepto de selección natural de los evolucionistas actuales sigue siendo el de Darwin o se ha modificado considerablemente.

Cuando Darwin desarrolló por primera vez su teoría de la selección natural se hallaba todavía propenso a pensar que ésta era capaz de producir una adaptación casi perfecta, según el espíritu de la teología natural (Ospovat, 1981). Ulteriores reflexiones y la percepción de las numerosas deficiencias en la estructura y la función de los organismos —quizás en especial la incompatibilidad de la extinción con un mecanismo productor de perfección— indujeron a Darwin a reducir sus pretensiones en materia de selección; de ese modo, todo lo que demandaba en *El origen* era que “la selección natural sólo tiende a hacer a cada organismo, a cada ser orgánico, tan perfecto como —o ligeramente más perfecto que— los otros habitantes del mismo territorio con los cuales tiene que luchar por la supervivencia” (1859: 201). Actualmente somos aun más conscientes de las numerosas restricciones que hacen imposible que la selección logre la perfección, o, para ponerlo en términos tal vez más realistas, incluso que llegue a un punto cercano de la perfección (Gould y Lewontin, 1979; Mayr, 1982a).

LOS VARIADOS DESTINOS DE LAS CINCO TEORÍAS DE DARWIN

Puedo ahora resumir el destino posterior de cada una de las cinco teorías de Darwin que analicé más arriba. La evolución propiamente dicha, lo mismo que la teoría de la ascendencia común, fueron aceptadas con mucha rapidez. Dentro de los quince años de la publicación de *El origen* ya no quedaba casi ningún biólogo competente que no se hubiera convertido en evolucionista. En cambio, el gradualismo tuvo que luchar, porque el pensamiento poblacional era un concepto aparentemente muy difícil de aceptar para cualquiera que no fuese un naturalista. Aún hoy, en los análisis de los equilibrios discontinuos, se hacen afirmaciones que indican que algunas personas todavía no entienden el núcleo del pensamiento poblacional. Lo que cuenta no es el tamaño de la mutación individual, sino sólo si la introducción de novedades evolutivas tiene lugar por medio de su incorporación gradual a las poblaciones o por medio de las producciones de un único individuo nuevo que es progenitor de una nueva especie o de un taxón superior.

Que una teoría de la multiplicación de las especies constituye un componente esencial, indisoluble de la teoría evolutiva, tal como lo declararon primero Wallace y Darwin, es algo que actualmente se da por supuesto. Lo que todavía se discute es cómo tiene lugar esta multiplicación. Que la especiación alopátrica, y sobre todo su forma particular de especiación peripátrica (Mayr, 1954; 1982c) es la manera más común, constituye algo ampliamente aceptado. Que la especiación por poliploidismo es usual en las plantas también se admite. Pero sigue siendo materia de discusión cuán importantes son otros procesos, como los de la especiación simpátrica y la parapátrica.

Finalmente, la importancia de la selección natural, la teoría a la que en general se

refieren los biólogos actuales cuando hablan de darwinismo, hoy es aceptada con firmeza por prácticamente todo el mundo. Las teorías rivales —como las finalistas, el neolamarckismo y el saltacionismo— se han refutado de manera tan exhaustiva que ya no se las estudia con seriedad. Quizá donde el biólogo moderno difiere más con Darwin y los neodarwinistas tempranos es en que atribuye a los procesos estocásticos un papel mucho más grande. El azar desempeña una función no sólo durante el primer paso de la selección natural —la producción de individuos nuevos, genéticamente únicos—, sino también durante el proceso probabilístico de la determinación del éxito reproductivo de esos individuos. Y, sin embargo, cuando se consideran todas las modificaciones que se han hecho a las teorías darwinistas entre 1859 y 2004, resulta que ninguno de esos cambios afecta la estructura básica del paradigma darwinista. Carece de toda justificación la afirmación de que ese paradigma se ha refutado y que tiene que ser reemplazado por algo nuevo. A mi parecer, es casi milagroso que Darwin en 1859 haya llegado tan cerca de lo que se consideraría válido 145 años después. Y esta extraordinaria estabilidad del paradigma darwinista justifica que sea tan ampliamente aceptado como fundamento legítimo de una filosofía de la biología y, en especial, como base de la ética humana.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Darwin, C. (1859), *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*, Londres, John Murray [1964, facsímil de la primera edición, Cambridge, MA, Harvard University Press] [trad. esp.: *El origen de las especies*, Madrid, Edaf, 1998].
- Darwin, F. (comp.) (1887), *The life and letters of Charles Darwin, including an autobiographical chapter*, 2 vol., Nueva York, Appleton.
- Darwin, C. (1975), *Charles Darwin's natural selection*, en R. C. Stauffer (comp.), Cambridge, Cambridge University Press.
- Eldredge, N. y S. J. Gould (1972), "Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism", en T. J. M. Schopf (comp.). *Models in paleobiology*, San Francisco, Freeman, pp. 82-115.
- Gould, S. J. y R. C. Lewontin (1979), "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme", *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, N. 205, pp. 581-589.
- Herschel, J. F. W. (1861), *Physical geography of the globe*, Londres, Longmans, Green.
- Hull, D. L. (1973), *Darwin and his critics. The reception of Darwin's theory of evolution by the scientific community*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Huxley, A. (1981), "Anniversary address of the president": *Supplement to Royal*

Society News, N. 12, pp. I-VII.

- Jacob, F. (1977), "Evolution and tinkering", *Science*, N. 196, pp. 1161-1166.
- Kottler, M. J. (1978), "Charles Darwin's biological species concept and theory of geographic speciation: The transmutation notebooks", *American Scientist*, N. 35, pp. 275-297.
- (1985), "Charles Darwin and Alfred Russel Wallace. Two decades of debate over natural selection", en D. Kohn (comp.), *The Darwinian heritage*, Princeton, Princeton University Press, pp. 367-432.
- Lamarck, J-B. (1809). *Philosophie zoologique, ou exposition des considérations relatives a l'histoire naturelle des animaux*, 2 vols. París, Savy [trad. esp.: *Filosofía zoológica*, Barcelona, Mateu, 1971].
- Margulis, L. y D. Sagan (2002), *Acquiring genomes: A theory of the origins of species*, Nueva York, Basic Books.
- Mayr, E. (1954), "Change of genetic environment and evolution", en J. Huxley, A. C. Hardy y E. B. Ford (comps.), *Evolution as a process*, Londres, Allen & Unwin, pp. 157-180.
- (1982a), "Adaptation and selection", *Biologisches Zentralblatt*, N. 101, pp. 161-174.
- (1982b), *The growth of biological thought: Diversity, evolution and inheritance*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- (1982c), "Speciation and macroevolution": *Evolution*, N. 36, pp. 1119-1132.
- (1985), "Darwin's five theories of evolution": en D. Kohn (comp.), *The Darwinian heritage*, Princeton, Princeton University Press, pp. 755-772.
- (1992), "Darwin's principle of divergence": *Journal of the History of Biology*, N. 25, pp. 343-359.
- Monod, J. (1970), *Le hasard et la nécessité*, París, Seuil [trad. esp.: *El azar y la necesidad*, Barcelona, Barral Editores, 1970].
- Ospovat, D. (1981), *The development of Darwin's theory: Natural history natural theology, and natural selection, 1838-1859*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Poulton, E. B. (1896), *Charles Darwin and the theory of natural selection*, Londres, Cassell.
- Sulloway, F. J. (1979), "Geographic isolation in Darwin's thinking: The vicissitudes of a crucial idea", *Studies in the History of Biology*, N. 3, pp. 23-65.
- Wright, S. (1967), "Comments", en P. S. Moorhead y M. M. Kaplan (comps.), *Mathematical challenges to the neo-Darwinian interpretation of evolution*, Filadelfia, Wistar Institute Press, pp. 117-120.

7

La maduración del darwinismo

Aunque Darwin había presentado en 1859 los principios básicos del Darwinismo con gran detalle en *El origen de las especies*, fueron necesarios otros ochenta años para que los biólogos los aceptasen plenamente. Hubo muchas razones para tanta inarmonía en la biología evolutiva durante ese largo período. Quizá la principal fue que el propio concepto del darwinismo siguió cambiando con el tiempo. Y diferentes Darwinistas avalaron distintas combinaciones de las cinco teorías de Darwin (véase el capítulo 6). En mi libro *Una larga controversia* (Mayr, 1991), describo nueve usos distintos del término darwinismo, que estuvieron más o menos difundidos en diferentes períodos. Únicamente un tratamiento cronológico puede hacer justicia a la historia del concepto de darwinismo.

ETAPAS EN LA MADURACIÓN DEL DARWINISMO

En la actualidad, resulta obvio por qué hubo tanta inarmonía en la biología evolutiva durante sus primeros ochenta años. Al principio el darwinismo sólo significaba anticreacionismo. Un evolucionista era etiquetado de darwinista siempre que adoptase al menos la teoría de que el cambio evolutivo se debía a causas naturales y no a la acción divina (Mayr, 1991; 1997). Se era darwinista si se consideraba a la ciencia una empresa laica. De acuerdo con esto los opositores a la selección natural, tales como T. H. Huxley y Charles Lyell, fueron denominados darwinistas. No cabe sorprenderse de que el término darwinista haya tenido tantos significados en el siglo XIX.

1859-1882

Los primeros años posteriores a 1859 fueron un período de considerable confusión en la biología evolutiva. Por cierto, dos de las cinco teorías de Darwin —la del desarrollo del mundo y la de la ascendencia común— se aceptaron casi universalmente de inmediato. Pero sus otras tres teorías no fueron bien recibidas. La selección natural, en particular, constituyó en gran medida una idea minoritaria.

El transmutacionismo y las dos teorías transformistas fueron mucho más aceptadas que la evolución variacional de Darwin (Mayr, 2001). Él había bajado los

brazos en lo que respecta a la especiación, y sus enormes esfuerzos para explicar la naturaleza y el origen de la variación no habían tenido éxito. La herencia de los caracteres adquiridos se admitía casi universalmente. Darwin la adoptó junto con la selección natural. Esto lo ayudó a explicar la ubicuidad de las nuevas variaciones, y para él no interfería con la primacía de la selección natural. Una gran proporción de los naturalistas aceptaron esa combinación de selección natural y herencia de caracteres adquiridos (Plate, 1913).

1883-1899

En 1883 August Weismann, el más grande evolucionista después de Darwin, publicó su refutación de la herencia de los caracteres adquiridos, y fue seguido por Alfred Russel Wallace y otros darwinistas. Con sus teorías generales Weismann preparó el terreno para el redescubrimiento de Mendel, como Correns ha señalado con razón. Romanes (1894) acuñó el término *neodarwinismo* para esta nueva clase de darwinismo sin la herencia de los caracteres adquiridos. Algunos historiadores recientes han aplicado el término neodarwinismo al conjunto de teorías surgidas de la síntesis evolucionista, pero esto no es correcto. Neodarwinismo es la designación que corresponde al darwinismo revisado por Weismann (el cual excluía cualquier herencia de los caracteres adquiridos).

1900-1909

Cuando la obra de Gregor Mendel fue redescubierta en 1900, muchos esperaron que la nueva ciencia de la genética, con sus leyes de la herencia, aportaría las respuestas para las grandes controversias acerca de la evolución que habían ardidido desde la época de Darwin.

Sin embargo, los principales genetistas mendelianos que estaban más interesados en la evolución —Hugo De Vries (uno de los “redescubridores” de Mendel), William Bateson y Wilhelm Johannsen— rechazaron, desafortunadamente, la selección natural, la piedra angular del pensamiento de Darwin. En su lugar, De Vries adoptó el saltacionismo. De acuerdo con él, una nueva especie se origina por una mutación genética de gran envergadura que de un solo salto (saltación) hace surgir una nueva especie. Esta teoría de las saltaciones dominó la genética evolutiva desde 1900 hasta alrededor de 1915. Por desgracia, como esta teoría mendeliana-mutacionista del cambio evolutivo fue ampliamente aceptada por los genetistas, la mayoría de los naturalistas la consideró, con la denominación de mendelismo, como la teoría genética de la evolución, aunque no fue aceptada por algunos “mendelianos”. Como los naturalistas creían en general en la evolución gradual y en la variación poblacional, juzgaron al mendelismo saltacionista como inaceptable, y esto creó una brecha aparentemente insalvable entre los evolucionistas.

Desde la época de Darwin y también con anterioridad, quienes habían observado poblaciones vivientes se dieron cuenta de que el origen de nuevas especies constituía habitualmente un proceso gradual. Estos naturalistas no querían saber nada del mutacionismo, y en su lugar se aferraban al concepto de evolución gradual, enunciado por primera vez por Jean-Baptiste Lamarck a principios del siglo XIX. Como el gradualismo era explicado por el transformismo lamarckiano, estos naturalistas se convirtieron en lamarckianos.

Los mendelianos, sin embargo, no eran los únicos genetistas de esa época. Había otros —incluidos Nilsson-Ehle, Baur, Castle, East y, en Rusia, Chetverikov— que aceptaban la aparición de pequeñas mutaciones y de la selección natural. Empero, la existencia de estos genetistas gradualistas fue ignorada por los naturalistas, quienes concentraron su ataque sobre el saltacionismo de De Vries y sus seguidores. En conjunto, la interpretación de Darwin, con su acento sobre el papel de la selección natural, experimentó un nadir de popularidad en este período temprano de la genética (principios de la década de 1900), cuando a menudo se la declaró difunta.

1910-1932

La nueva ciencia de la genética desarrolló nuevas metodologías y un nuevo marco conceptual, y se alejó del transmutacionismo de los mendelianos. Alrededor de 1910, en el laboratorio de T. H. Morgan en la Universidad de Columbia, Nueva York, apareció en escena una nueva generación de genetistas cuyos hallazgos contradijeron las opiniones de los primeros mendelianos. En sus experimentos con la mosca de la fruta (*Drosophila*), estos investigadores descubrieron que la mayor parte de las mutaciones eran suficientemente pequeñas como para permitir un cambio gradual en las poblaciones; no se necesitaban grandes saltos. Pronto el saltacionismo de los mendelianos se consideró obsoleto. Entre 1915 y 1932, los genetistas poblacionales matemáticos Fisher (1930), Wright (1931) y Haldane (1932) demostraron que genes con no más que pequeñas ventajas selectivas podían, en su momento, incorporarse al genotipo de las poblaciones. La evolución filética se podía explicar ahora en función de la nueva genética. Por desgracia, la mayoría de los naturalistas no se percataron de estos progresos y siguieron luchando contra el antigradualismo de los primeros mendelianos.

De acuerdo con la teoría más o menos unificada de Fisher y sus colegas, la evolución fue definida como un cambio en las frecuencias génicas de las poblaciones, cambio producido por medio de la selección natural gradual de mutaciones aleatorias pequeñas. Para 1932 se había alcanzado un consenso acerca de estos hallazgos entre las diversas escuelas rivales de genetistas. Era una síntesis entre los genetistas poblacionales matemáticos y los seleccionistas darwinistas. Esta síntesis, que podría denominarse síntesis fisheriana, por su más destacado representante, resolvió uno de los dos principales problemas de la biología evolutiva: el problema de la adaptación.

Por cierto, la adaptación es —como había creído Darwin— un resultado de la selección natural que actúa sobre la variación abundante. Desafortunadamente, esta síntesis fisheriana de fines de la década de 1920 ha sido confundida por muchos historiadores con una segunda síntesis que involucraba la biodiversidad.

LA EXPLICACIÓN DEL ORIGEN DE LA BIODIVERSIDAD

La adaptación constituye sólo la mitad de la historia de la evolución. La biología evolutiva trata de dos procesos discretos: la evolución filética en el tiempo en el marco de una población dada, y el origen y multiplicación de las especies. Fisher, Wright y Haldane estaban sobre todo interesados en determinar cómo una población evoluciona mientras el ambiente cambia. Esta rama de la biología evolutiva se ha descrito como el estudio de la *anagénesis*. A los naturalistas, en cambio, les importaba más la diversidad y la determinación de cómo una nueva especie se ramifica a partir del tronco de la especie parental. Este estudio del origen de la biodiversidad se describe a menudo como *cladogénesis*. En otras palabras, los genetistas poblacionales matemáticos estaban interesados en la dimensión vertical o “temporal” de la evolución (cambios en el tiempo en el marco de una población determinada), mientras que los naturalistas estaban sobre todo interesados en la dimensión horizontal o geográfica de la evolución (la producción de una nueva especie en un momento determinado).

1937-1947

Este segundo gran problema evolutivo —la multiplicación de las especies o el origen de la biodiversidad— no fue resuelto por la síntesis fisheriana. Los genetistas eran incapaces de explicar la especiación porque sus métodos los constreñían en cada momento dado al estudio de una sola población, de un solo reservorio génico. En tanto que la síntesis fisheriana resolvió el conflicto entre la genética mendeliana y la selección natural, no pudo hacer lo propio con el conflicto entre la genética matemática y la biodiversidad. Fisher, Haldane y Wright eran conscientes del problema del origen de la biodiversidad y se refirieron a él en forma vaga —Wright en particular—, pero al parecer no advirtieron el papel desempeñado por la localización geográfica de las poblaciones y por el aislamiento. Una explicación de cómo la vida prolifera en tantas formas diferentes en un momento dado —opuesta a una sola forma que cambia continuamente en el transcurso del tiempo— fue el logro de una segunda síntesis propuesta en 1937 por la obra de Dobzhansky *Genética y el origen de las especies*.

En realidad, los naturalistas europeos ya tenían en la década de 1920, mediante su trabajo en taxonomía e historia natural, una explicación para el origen de la

biodiversidad. Según estos naturalistas taxonomistas la especiación tiene lugar cuando dos poblaciones de una misma especie se separan físicamente, y durante este aislamiento espacial quedan en aislamiento reproductivo, ya sea por medio del desarrollo de barreras de esterilidad o de incompatibilidades conductuales (mecanismos aisladores). A veces la separación geográfica tiene lugar a causa de una nueva barrera física (una nueva cadena montañosa o un brazo de mar) (especiación dicopátrica), y a veces se produce porque una población fundadora se establece más allá del previo radio de acción de la especie (especiación peripátrica). Si la población geográficamente aislada posee el potencial para una divergencia principal, una nueva especie va a aparecer por ramificación a partir de la especie parental. Tanto la especiación dicopátrica como la peripátrica son descritas como especiación geográfica.

Estas ideas acerca de la especiación permanecieron ignoradas por los genetistas de laboratorio. Mientras tanto, los naturalistas tampoco fueron capaces de llegar a una comprensión cabal de la evolución a causa de su ignorancia de los últimos avances en materia de genética. Todavía estaban discutiendo sobre el modelo saltacional del mendelismo temprano, que había sido refutado tiempo atrás por Fisher y sus colegas. Dado que los naturalistas como Stresemann y Rensch o los zoólogos franceses no podían aceptar los largos saltos genéticos de De Vries y no habían caído en la cuenta de las pequeñas mutaciones descubiertas por los genetistas posteriores, volvieron al lamarckismo para explicar la evolución gradual. Los naturalistas (entre los que me incluyo) aceptaron la noción lamarckiana de que la variación surgió por medio del uso o desuso de las partes corporales existentes, y que esos “caracteres” adquiridos podían ser pasados a la descendencia. Aunque la mayoría de los naturalistas defendía a capa y espada la selección contra los errores de los saltacionistas, también conservó una explicación lamarckiana de la variación que era obsoleta. Así, a pesar de los grandes adelantos llevados a cabo en genética y taxonomía, existía una profunda brecha de incompreensión entre los genetistas experimentales y los naturalistas taxonomistas. Algunos genetistas matemáticos daban crédito al “modelo de paisaje” de Wright, pues creían que había contribuido a la solución de la teoría de la especiación geográfica, pero un análisis crítico de la teoría no suministra apoyo a esta suposición.

Esta brecha fue finalmente salvada por la “síntesis evolucionista” de la década de 1940. Como ya mencioné, existió una síntesis anterior entre la genética y el darwinismo. Me referí a ella como síntesis fisheriana (origen de la genética poblacional matemática). Ésta ha sido frecuentemente confundida con la síntesis posterior de Dobzhansky (origen de la biodiversidad) en historias escritas por genetistas. La síntesis temprana (fisheriana) trataba de reservorios génicos singulares, de poblaciones singulares, de variaciones genéticas y del origen de la adaptación. No contribuyó a la solución del problema de la biodiversidad. La brecha entre los genetistas, interesados particularmente en la variación y la adaptación, y los

taxonomistas, interesados en el origen de la biodiversidad, siguió existiendo.

Ya no había, en realidad, ningún conflicto entre la interpretación de la evolución basada en micromutaciones (como la que ahora sostenían los genetistas) y las ideas evolucionistas de los naturalistas. No obstante, los genetistas sólo se ocuparon de una población determinada, y el campo del origen de la biodiversidad se hallaba más allá de su metodología. De ahí que siguiera habiendo un hiato considerable entre los genetistas y los naturalistas (taxonomistas). La publicación en 1937 de *Genética y el origen de las especies*, de Dobzhansky, empezó a salvarlo. Dobzhansky, en razón de su formación y antecedentes, se hallaba idealmente preparado para esa tarea. Naturalista desde que era chico, había recibido su educación biológica en Rusia, donde se interesó por la variación individual y la geográfica, y por la especiación en un grupo de escarabajos (*Coccinellidae*). A los 27 años llegó a los Estados Unidos y se unió al laboratorio de T. H. Morgan, donde se familiarizó a fondo con la genética evolutiva moderna. El feliz resultado de estas dos influencias tan diferentes fue su libro *Genética y el origen de las especies*, publicado en 1937. Esta obra mostraba a los genetistas y a los naturalistas que sus respectivas teorías de la evolución eran perfectamente compatibles, y que era posible lograr una síntesis de las dos principales áreas de la biología evolutiva: el estudio de la evolución filética en poblaciones (anagénesis) y el origen de la biodiversidad (especies, especiación, macroevolución) (cladogénesis). Esta síntesis de los dos campos fue completada en publicaciones subsiguientes por Mayr (1942), *Systematics and the origin of species*; Huxley (1942), *La evolución. Síntesis moderna*; Simpson (1944), *Tempo and mode in evolution*; y Stebbins (1950), *Variation and evolution in plants*; en el continente europeo lo fue por B. Rensch (1947).

La síntesis de la década de 1940 trataba principalmente del origen y la significación de la biodiversidad: cómo y por qué surgen nuevas especies. Cada población tiene que estar bien adaptada en todo momento, y esto explica los cambios que ocurren en una especie con el tiempo. Pero una población no tiene que generar nuevas especies para permanecer adaptada. Los mecanismos que producen nuevas especies requieren explicaciones muy diferentes de los mecanismos estudiados por los genetistas que sostienen la adaptación.

Otro logro importante de la síntesis evolucionista fue el establecimiento de un frente común de los verdaderos darwinistas contra las tres teorías no darwinistas de la evolución que todavía estaban en boga alrededor de 1930: el lamarckismo (que hoy sigue siendo aceptado por muchos naturalistas), el saltacionismo [promovido por Schindewolf (1950) y por Goldschmidt (1940), con sus “monstruos viables”]^[8] y la ortogénesis (creencia en cierto tipo de componente evolutivo dirigido a fines, teleológico). Tras la síntesis, estas tres teorías cesaron de desempeñar un papel en los análisis evolutivos serios (Mayr, 2001).

Cuando en 1947 los evolucionistas se encontraron en Princeton, en un simposio destinado a celebrar la síntesis, hallaron que se había llegado realmente a un consenso

y que las grandes polémicas de los cincuenta años previos ya eran materia para historiadores. Sólo quedaba un desacuerdo serio entre los dos campos: el objeto de la selección. Para los naturalistas —como lo había sido para Darwin— era el individuo, mientras que para los genetistas era el gen, en parte por la facilidad de computarlo. Se trata, en realidad, de una diferencia importante, porque ilustra la tendencia reduccionista de los genetistas poblacionales, en tanto que los principales arquitectos de la síntesis, en particular los naturalistas, eran fuertemente holísticos en sus concepciones. Incluso antes de la síntesis, yo era, como la mayoría de los naturalistas, un holista. Para mí la evolución tenía que ver con todo el organismo, y el organismo en conjunto constituía el blanco de la selección. Por supuesto, ésta era la tradición darwinista. Admito que durante la síntesis empleé la fórmula estándar de los genetistas de que “la evolución es un cambio en la frecuencia génica”: aunque era de hecho incompatible con mi pensamiento holístico. Pero no caí en la cuenta de esta contradicción hasta muchos años después (Mayr, 1977). En realidad, a pesar de la síntesis, la definición de evolución (ya fuese reduccionista u holista) siguió siendo el principal punto de desacuerdo entre los genetistas y los naturalistas. Para los naturalistas la evolución es más que un cambio en las frecuencia génicas; es la adquisición y el mantenimiento de la adaptación y el origen de nueva biodiversidad.

1950-2000

Inmediatamente después de la síntesis vino la revolución molecular, un episodio en verdad revolucionario en la historia de la biología. Avery demostró en 1944 que el material genético no consiste sólo en proteínas sino también en ácidos nucleicos; Watson y Crick descubrieron en 1953 la estructura del ADN, lo cual permitió explicar las actividades de ese ácido nucleico. Su descubrimiento aportó una nueva dimensión crítica al análisis genético y resolvió innumerables cuestiones antes insolubles. Finalmente, en 1960 Jacob y Monod demostraron que hay varios tipos de ADN y, en particular, un ADN regulador especial que controla la actividad de los genes estructurales. Estos descubrimientos produjeron un cambio tan catastrófico en las ideas hasta entonces predominantes que se justificaba esperar un efecto radical sobre el darwinismo.

Por cierto, la biología molecular hizo innumerables contribuciones importantes a la comprensión de la evolución. Mostró que el código genético es esencialmente el mismo desde las bacterias primitivas hasta los organismos multicelulares superiores. Esto prueba que toda la vida existente sobre la Tierra desciende de un mismo origen. La biología molecular también mostró que la información puede transferirse únicamente desde los ácidos nucleicos a las proteínas, y no desde las proteínas a los ácidos nucleicos. Ésta es la razón por la que no puede haber ninguna herencia de caracteres adquiridos.

GENÓMICA

El mayor impacto de la revolución molecular sobre la biología evolutiva provenía de la genómica, el estudio comparativo de las secuencias génicas. Demostró que muchos genes son muy antiguos. Por ejemplo, algunos genes de mamíferos pueden identificarse con genes de filos de no cordados y hasta con genes procariotas. La genómica permite el estudio de los efectos del reemplazo de pares de base singulares, el efecto de la inserción de ADN no codificante, el reemplazo de genes por transferencia lateral, y el efecto de todos los numerosos cambios de genes y de su posición en los cromosomas. La invención del reloj molecular por Zuckerkandl y Pauling ha representado una contribución enorme a la metodología evolutiva. La genómica va en camino de convertirse en una rama principal de la genética evolutiva. No es posible describirla en pocas palabras, y debo referir al lector a la bibliografía relevante (Campbell y Heyer, 2002).

La revolución molecular es particularmente importante por dos razones. Condujo a una restauración de muchas divisiones de la biología clásica, como la biología del desarrollo y todos los temas de la fisiología génica que habían sido descuidados antes. Al adoptar los métodos y teorías moleculares estas áreas experimentaron una revitalización y una aproximación a las ramas modernas de la biología. Quizá el otro progreso más interesante fue que, mediante la biología molecular, numerosos físicos y bioquímicos se interesaron por la evolución. El resultado consistió en un activo tendido de puentes entre ramas de la biología que anteriormente mostraban escasa comprensión recíproca. Así fue que la biología molecular efectuó en el siglo xx un aporte importante a la unificación de la biología. Un estudio de cualquier número actual de *Evolution*, de *The American Naturalist* o de otras revistas evolucionistas evidencia cuánto han contribuido los métodos moleculares a la solución de problemas evolutivos.

No obstante, el enfoque centrado en los genes de la mayoría de los biólogos moleculares ha llevado a algunos desacuerdos. Por ejemplo, la así llamada evolución neutral es considerada por muchos biólogos moleculares como un modo importante de evolución, pero es ignorada por los naturalistas porque los genes neutrales no son visibles en el fenotipo.

La secuencia de pares de base en el genoma suministra una cantidad enorme de información sobre la relación y la filogenia de los organismos. Los caracteres morfológicos estándar, empleados desde el comienzo de los estudios filogenéticos, fueron a veces insuficientes para proveer una filogenia fidedigna. Los métodos de la biología molecular han aportado abundante información como para permitir una reestructuración revolucionaria de la filogenia de muchos grupos de organismos.

LA ROBUSTEZ DEL PARADIGMA DARWINISTA ACTUAL

El período que va desde la década de 1940 (síntesis evolucionista) hasta el presente ha sido un período de grandes adelantos en biología, incluidos el origen y el surgimiento espectacular de la biología molecular. Se hubiese podido esperar una revisión exhaustiva del darwinismo. Sorprendentemente, no ocurrió nada por el estilo. El paradigma darwinista producido en la década de 1940 durante la síntesis evolucionista pudo resistir sin ninguna revisión de fondo todos los ataques de que fue objeto durante los últimos cincuenta años. Esto sugiere que, con prudencia, es posible creer que el paradigma darwinista adoptado durante la síntesis evolucionista es en esencia válido. La fórmula darwinista básica —la evolución es resultado de la variación genética y de su ordenamiento mediante la eliminación y la selección— es suficientemente comprehensiva como para hacer frente a todas las eventualidades naturales. La búsqueda de una nueva teoría evolutiva (paradigma) parece ahora una empresa fútil. Durante las últimas cinco décadas o más, casi todos los años se publicó un nuevo trabajo o incluso un nuevo libro en el cual se sostuvo que existía un serio error o una omisión en el darwinismo. El autor proponía una nueva teoría o teorías que, sostenía, corregirían ese error y llenarían el vacío. Por desgracia, ni una sola de esas propuestas resultó ser constructiva. Invariablemente se confirmó el darwinismo clásico, y fue posible refutar las supuestas mejoras o correcciones. Esto me indica que el darwinismo se halla cerca de la plena madurez. Por supuesto, existen numerosos problemas no resueltos, como el de la función de gran parte del ADN no codificante, pero no veo cómo la solución de cualquiera de los enigmas que quedan podría tener algún efecto perceptible sobre el paradigma darwinista básico.

Las principales controversias en biología evolutiva durante los últimos años, tales como las que versan sobre la importancia de la adaptación, el papel del azar, el pensamiento poblacional, el gradualismo de la evolución, la constancia de las velocidades evolutivas, etc., tienen que ver con individuos y poblaciones, no con genes. Ni siquiera el descubrimiento de Jacob y Monod de la existencia de diferentes tipos de genes, estructurales y regulatorios, afectó a la teoría darwinista. Las dos razones principales de la robustez del paradigma darwinista son probablemente el fracaso del reduccionismo y la simplicidad del darwinismo básico.

EL DARWINISMO EN LA ACTUALIDAD

Éste es un panorama sumamente abreviado de la historia del darwinismo desde 1859, y en especial desde la década de 1920. Hace poco he publicado varias otras narrativas detalladas de la historia de la síntesis, con un análisis de los diversos errores e

imprecisiones que afean los planteas de algunos genetistas e historiadores (Mayr, 1992; 1993; 1997; 1999a; 1999b; 2001). Señalo, en particular, que algunos autores confunden la síntesis fisheriana de la década de 1920 con la síntesis de la década de 1940.

¿Qué denominación debería darse a la versión del darwinismo desarrollada en la década de 1940? A menudo se la ha llamado, erróneamente, como neodarwinismo. Pero esta elección es claramente incorrecta. Neodarwinismo es el término dado por Romanes en 1894 al paradigma Darwinista pero sin la herencia blanda (o sea, sin una creencia en la herencia de los caracteres adquiridos), mas ha sido válido para todo el darwinismo desde la década de 1920. La nueva teoría evolutiva, producto de la síntesis de las teorías de los estudiosos de la anagénesis y de la cladogénesis, se ha denominado teoría sintética de la evolución. En realidad, la mejor solución sería llamarla de nuevo simplemente darwinismo. De hecho, es en esencia la teoría original de Darwin con una teoría válida de la especiación y sin la herencia blanda. Pero como esa herencia fue refutada hace más de cien años, no puede haber error si se vuelve a la simple denominación de darwinismo, porque abarca lo fundamental del concepto original de Darwin. Se refiere, en particular, a la interacción entre la variación y la selección, el núcleo del paradigma darwinista. Certifica que la mejor opción respecto del paradigma evolutivo adoptado por los evolucionistas actuales tras un largo período de maduración, sería llamarlo simplemente darwinismo.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Campbell, A. M. y L.J. Heyer (2002), *Discovering genomics, proteomics, and bioinformatics*, San Francisco, Benjamin Cummings.
- Dobzhansky, T. (1937), *Genetics and the origin of species*, Nueva York, Columbia University Press [trad. esp.: *Genética y el origen de las especies*, Madrid, Revista Occidente].
- Fisher, R. A. (1930), *The genetical theory of natural selection*, Oxford Clarendon press.
- Goldschmidt, R. (1940), *The material basis of evolution*, New Haven, Yale University Press.
- Gould, S. J. (1977), “The return of hopeful monsters”, *Natural History*, N. 86 (junio/julio), pp. 22-30.
- Haldane, J. B. S. (1932), *The causes of evolution*, Nueva York, Longman Green.
- Huxley, J. (1942). *Evolution. The modern synthesis*, Londres Allen & Unwin [tr. esp.: *La evolución. Síntesis moderna*, Buenos Aires, Losada, 1946].
- Mayr, (1942), *Systematics and the origin of species*. New York, Columbia University Press.

- (1977), “The study of evolution historically viewed” en C. E. Goulden (comp). *The changing scene in natural science, 1776-1976*, Filadelfia, Academy of Natural Sciences, Special Publication, N. 12, pp. 39-58.
- (1991), *One long argument*, Cambridge, MA, Harvard University Press [tr. esp.: *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Barcelona, Crítica, 1992].
- (1992), “Controversies in retrospect” en D. Futuyma y J. Antonovics (comps.), *Oxford surveys in evolutionary biology University*, vol. 8. Oxford, Oxford University Press, pp. 1-34.
- (1993), “What was the evolutionary synthesis?”, *Trends in Ecology and Evolution*, N. 8, pp. 31-34.
- (1995), “Darwin’s impact on modern thought”, *Proceedings of the American Philosophical Society*, N. 139, pp. 317-325.
- (1997), “The establishment of evolutionary biology as a discrete biological discipline”, *BioEssays*, N. 13, pp. 263-266.
- (1998), nuevo Prefacio a E. Mayr y W. B. Provine (comps.), *The evolutionary synthesis: Perspectives on the unification of biology*, Cambridge, MA, Harvard University Press, pp. IX-XIV.
- (1999a), “Postscript: Understanding evolution”, *Trends in Ecology and Evolution*, N. 14 (9), pp. 372-373. [Escrito para recepción del premio Crafoord].
- (1999b), “A evolutionist’s perspective”, *Quarterly Review of Biology*, N. 74, pp. 401-403.
- (1999c), Prólogo a *Systematics and the origen of species* (nueva edición), Cambridge, MA, Harvard University press, pp. XXIII-XXXV.
- (2001), *What evolution is*, Nueva York, Basic Books.
- Plate, L. (1913), *Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung: ein Handbuch des Darwinismus*, 4. ed., Leipzig, W. Engelmann.
- (1923), *Die Abstammungslehre*, Jena, Gustav Fisher.
- Rensch, B. (1947), *Neuere Probleme der Abstammungslehre*, Stuttgart, Enke.
- Romanes, G. J. (1894 [1892-1897]), *Darwin, and after Darwin: An exposition of the Darwinian theory and a discussion of post-Darwinian questions*, vol. 1-3, Chicago, Open Court Publishing.
- Schindewolf, O. H. (1950), *Grundfragen der Paläontologie*, Stuttgart, Schweizerbart.
- Simpson, G. G. (1944), *Tempo and mode in evolution*, Nueva York, Columbia University Press.
- Stebbins, G. L. (1950), *Variation and evolution in plants*, Nueva York, Columbia University Press.
- Woese, C. R. (2002), “On the evolution of cells”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, N. 99, pp. 8742-8747.

Wright, S. (1931), "Evolution in Mendelian populations"; *Genetics*, N. 16, pp. 97-159.

8

Selección

La piedra angular del paradigma darwiniano de la evolución fue la teoría de la selección natural. Sin embargo, de todas sus teorías ésta fue la última aceptada por sus seguidores. Pasaron unos ochenta años antes de que fuese plenamente admitida por los biólogos y, por supuesto, todavía hoy tropieza con mucha resistencia entre los legos, en particular entre quienes tienen afiliaciones religiosas. En realidad, al principio hubo buenas razones para esa resistencia. Y aun más importante, durante largo tiempo existieron pocas pruebas convincentes de la existencia de la selección en la naturaleza. Actualmente hay abundantes pruebas, tanto de la investigación de campo como de la de laboratorio (Endler, 1986; Futuyma, 1999). Pero también hubo considerable incertidumbre acerca de diversos aspectos específicos de la selección. En este capítulo no voy a presentar un tratamiento completo del tema de la selección natural pues lo he hecho hace muy poco en *What evolution is* (2001, capítulo 6, pp. 115-146). En lugar de eso voy a seleccionar, para tratarlos especialmente, varios aspectos de la selección acerca de los cuales todavía existen dudas.

¿QUÉ ES LA SELECCIÓN?

En vista de las persistentes polémicas, desde 1859 en adelante, acerca de la naturaleza de la selección, parecería lo más conveniente empezar por una definición concisa, pero esto no es factible debido a las discusiones acerca del carácter de este proceso. En 1963 definí la selección natural como “éxito reproductivo diferencial” no aleatorio. Aún hoy es una formulación válida, pero pone énfasis en el resultado de este proceso más que en su mecanismo.

Para Darwin y la mayoría de sus partidarios durante los siguientes sesenta años, la selección natural constituía un proceso más bien simple. Debido a la lucha por la existencia tenía lugar una enorme mortalidad en cada generación, y sólo los mejores sobrevivían. Por fortuna, la naturaleza ofrecía una provisión virtualmente inagotable de variación, y por medio de la supervivencia de los mejores existía un avance evolutivo constante.

Darwin tomó prestado el término selección del vocabulario de los criadores de animales y de los cultivadores de plantas. Pero pasó por alto que los criadores, al igual que la naturaleza, utilizaban en realidad dos métodos muy diferentes para

mejorar sus ganados. De acuerdo con uno de esos métodos, se seleccionaban como reproductores de la próxima generación los individuos con aquellas características que representaban el ideal al que los criadores apuntaban. Ellos dirían simplemente que escogían como reproductores “los mejores ejemplares” de sus ganados. Fue éste el método en el que Darwin aparentemente pensaba cuando empleaba la palabra seleccionar.

Sin embargo, los criadores a menudo usaban un método diferente, al que llamaban “tría” (*culling*). En este método se eliminaban sólo los ejemplares realmente inferiores, y todos los restantes se empleaban como reproductores. Por supuesto, esto no era en absoluto una “selección de los mejores”. La naturaleza emplea los mismos dos métodos. En un año duro en lo que respecta a los factores de supervivencia (únicamente sobreviven los mejores individuos; todos los otros son eliminados. En un año benigno sólo los peores son triados y la mayoría de los ejemplares sobrevive. Al comienzo de la siguiente temporada de crianza, como resultado de tan grande supervivencia se dispone de una población mucho más diversificada para la selección sexual y para las contingencias selectivas. La existencia de la tría fue prontamente señalada por Herbert Spencer, cuando llamó a la selección natural “supervivencia de los óptimos”. Debería haber dicho “supervivencia de los mejores”^[9]. Los sobrevivientes son los que quedan luego de que todos los individuos inferiores han sido eliminados. La eliminación no es para nada una “selección de los óptimos”.

Es curioso que nunca se haya señalado que las consecuencias de un proceso de eliminación pueden ser muy diferentes de las de un proceso de selección. La selección da como resultado la supervivencia de los óptimos, y sólo van a existir relativamente pocos individuos que merezcan esa designación. En una verdadera selección un ave con una cola embarazosa, como la del pavo real, nunca emergería como “óptima”. En contraposición, la eliminación dejaría en un año promedio un porcentaje de sobrevivientes mucho mayor que el que dejaría la selección de sólo los óptimos. Este gran reservorio de sobrevivientes suministra amplio material para la selección sexual y para el azar. Provee una explicación para lo fortuito de gran parte del cambio evolutivo. La evolución por eliminación aporta una explicación muy superior de lo que realmente acontece durante la evolución que la “selección de los óptimos” de la bibliografía evolucionista clásica. La eliminación de los inferiores tiene lugar, por supuesto, en forma simultánea con la selección de los óptimos, pero difiere en vigor según las diferentes situaciones. La impredecibilidad de gran parte de la evolución, descrita en forma tan gráfica por Gould (1989) en *La vida maravillosa*, se halla bien explicada por la eliminación, pero una restricción a la selección de los óptimos no podría dar cuenta de ella.

En realidad, la selección de los óptimos y la eliminación de los peores suceden en forma simultánea. También se puede concebir que ocurren en forma paralela. La selección natural, además, es considerada en la actualidad como dos procesos muy diferentes: la selección natural propiamente dicha (selección de supervivencia) y la

producción diferencial de progenie debido a la variación de la capacidad de lidiar con factores ambientales diferentes de las parejas y de la selección sexual (selección para el éxito reproductivo) —en forma específica, el éxito en la competencia por las parejas—. En ciertos tipos de organismos una selección tal para el éxito reproductivo puede ser más importante que la selección de supervivencia.

LA SELECCIÓN NATURAL, UN PROCESO EN DOS PASOS

Un resumen adecuado del paradigma darwinista es la frase variación y selección. Sin embargo, casi desde la publicación de *El origen* (1859) ha existido una controversia acerca de si es la variación o la selección lo más importante. Para algunos darwinistas cada componente del fenotipo era resultado directo de la selección. Para otros, muchos de los aspectos del fenotipo eran fenómenos fortuitos que tenían lugar en el curso de la evolución. Ahora se sabe que esta discusión es en buena medida delusoria. Cada paso en la evolución es afectado tanto por la variación como por la selección.

Se llega a una perspectiva más equilibrada si se considera la selección como un proceso en dos pasos. Cada población en cada generación debe pasar por ambos pasos. El primero es la producción de variación. Cada objeto potencial de selección experimenta varios procesos: la mutación, la reestructuración de los cromosomas durante la meiosis, el movimiento aleatorio de los cromosomas a diferentes células hijas durante la división reductora, y los factores fortuitos del encuentro de los dos gametos. En este primer paso todo es azaroso, todo es aleatorio. El segundo paso de la selección es el destino del nuevo cigoto, desde su formación hasta su reproducción exitosa. Aquí el factor dominante es la selección, si bien el azar aún desempeña un papel considerable.

Todavía existe incertidumbre acerca de la cuestión de cuánta variación, se halla disponible en cada generación. En la perspectiva clásica, que supone que tras una instancia de selección natural sólo quedan los mejores, hay disponible relativamente poca variación. Sin embargo, de acuerdo con el modelo de eliminación, en el que sólo los ejemplares verdaderamente inferiores son vulnerables, sigue habiendo una gran cantidad de variación entre los individuos menos inferiores. Raras veces se destaca esto en las discusiones sobre la selección natural. Significa que, a pesar de la eliminación, siempre habrá variación abundante, consistente no sólo en los mejores ejemplares sino, de hecho, en todos los no tan malos como para ser excluidos por eliminación. Para llamar la atención sobre la existencia de dos procesos en gran medida independientes —la eliminación de los peores y la selección de los mejores— los he descrito como si ocurrieran en forma secuencial. En realidad, tienen lugar simultáneamente. Lo que importa es el tamaño de la generación entre los dos extremos, los mejores y los peores. Cuanto mayor es esta generación y cuanto más

rica es en variación, mayor es la oportunidad para la selección de pareja (“selección sexual”) y para las contingencias. Ningún pavo real con su cola embarazosa podría haber evolucionado si siempre se hubieran seleccionado sólo los pavos “óptimos” para la supervivencia. Sin embargo, un proceso de eliminación benigna dio como resultado la disponibilidad de un amplio reservorio de variación. Esto suministró a la siguiente generación una provisión de variantes mucho más rica que la de la “selección de los óptimos”. Los opositores del darwinismo siempre preguntaron cómo podría la selección haber tolerado tantas tendencias evolutivas más bien aberrantes. De hecho, no hubieran tenido ninguna probabilidad con el principio de “selección de los óptimos”. No obstante, con el concepto más tolerante de eliminación una amplia gama de fenotipo variables en su capacidad para lidiar con contingencias ambientales se halla todavía disponible (en tanto no sean tan malos que deban ser excluidos por eliminación). En tal situación, el azar sería particularmente importante en la decisión de cuáles serán los afortunados que habrán de producir la siguiente generación. Hay que recordar también que los objetos de la selección son los fenotipos, no los genes singulares.

Algunos entusiastas han sostenido que la selección natural puede hacer cualquier cosa. No es así. Las opciones de la selección son bastante limitadas. Darwin no tenía razón cuando sostuvo que “la selección natural escudriña cada día y a toda hora en todo el mundo cada variación, hasta la más ligera” (1859: 84). En realidad, la selección es muy liberal en lo que torna disponible para la selección sexual y para el azar. Así, incluso algunos individuos más bien aberrantes pueden convertirse en progenitores de nuevos linajes evolutivos. Este punto ha sido acertadamente subrayado por Gould (1989). Además, el mantenimiento de la adaptación perfecta de una población puede ser impedido por numerosas restricciones (véase Mayr, 2001: 140-143). Debe tenerse en cuenta en todo momento que la selección natural es un fenómeno poblacional relacionado con individuos. Cualquier interpretación tipológica yerra.

SELECCIÓN PARA EL ÉXITO REPRODUCTIVO

Cuando se habla de selección natural siempre se piensa inconscientemente en la lucha por la existencia. Se piensa en los factores que favorecen la supervivencia, tales como la capacidad de superar condiciones meteorológicas adversas, la de escapar de los enemigos, la de lidiar mejor con parásitos y agentes patógenos, y la de ser exitoso en la competencia por el alimento y la habitación; en pocas palabras, la de tener cualquier característica que incremente las probabilidades de su pervivencia. Esta “selección de supervivencia” es aquello en lo que la mayoría de la gente piensa cuando habla de selección natural. Darwin, empero, vio con toda claridad que existían otros factores que aumentaban la probabilidad de dejar descendencia.

Cualquiera de esos factores puede describirse como selección para el éxito reproductivo, que abarca la competición por las parejas. Entre esos factores que Darwin aisló para ser objeto de atención especial se encuentran rasgos que afectan el éxito en la competencia por las parejas, ya sea por medio del combate entre machos o por selección de las hembras. Combinó esos dos modelos de selección de pareja bajo la denominación de *selección sexual*. Para indicar cuán importante consideraba Darwin este proceso, le dedicó los dos tercios de *El origen del hombre*.

Desde los días de Darwin se ha tornado evidente que la selección sexual es sólo uno de un reino mucho más amplio de fenómenos, y que, en lugar de llamar a esas actividades “selección para el éxito reproductivo en competencia directa con individuos coespecíficos”. También incluye fenómenos tales como los conflictos entre los padres y su descendencia, la rivalidad fraternal, la inversión parental desigual, las tasas de división desiguales en procariotas, y la mayor parte de los fenómenos estudiados por la sociobiología. A diferencia de la selección para la supervivencia, la auténtica selección está presente en cualquier clase de selección para el éxito reproductivo. Estudios recientes (Carson, 2002) han mostrado que la selección de las hembras puede ser importante en *Drosophila*, incluso en la selección de pareja ordinaria, y probablemente en muchas otras especies. Teniendo en cuenta cuántas nuevas clases de selección para el éxito reproductivo se descubren año tras año, estoy empezando a preguntarme si este proceso no es aun más importante que la selección de la supervivencia, al menos en ciertos organismos superiores. Es curioso que los factores que contribuyen al éxito reproductivo hayan sido en gran medida descuidados por los evolucionistas hasta aproximadamente 1970. En ese momento los naturalistas redescubrieron el importante hallazgo de Darwin (1871) de que las hembras pueden desempeñar un papel decisivo en la selección de sus parejas. Esto favorece la evolución de características en los machos que resultan atractivas para las hembras.

Además, en particular como resultado del estudio de los himenópteros sociales (hormigas, abejas), se demostró cuántos factores de historia vital favorecen la selección para el éxito reproductivo. Así se desarrolló una floreciente rama de la biología, la *sociobiología* (Wilson, 1975). Como J. B. S. Haldane fue el primero en señalar, la conducta altruista respecto de los parientes próximos resultará favorecida por este tipo de selección (*Selección parentelar*), y esto explica la existencia de castas neutrales entre los himenópteros sociales (Hamilton, 1964).

NIVELES DE SELECCIÓN

Una de las cuestiones más básicas de la biología evolutiva es cuáles objetos son seleccionados en el proceso de la selección natural. Lloyd (1992) encontró cerca de doscientas referencias a libros y trabajos de biólogos y filósofos, empezando por el

propio Darwin, que se ocuparon de esta cuestión, “y éstas representan sólo una fracción de la bibliografía sobre el asunto”, informa. De hecho, en la bibliografía reciente la respuesta a este tema ha sido discutida todos los años por al menos media docena de autores. [Este análisis no constituye una reseña. Por consiguiente el listado bibliográfico se ha reducido a un mínimo. Otros títulos relevantes pueden encontrarse en las obras de Lloyd (1992) y Brandon (1990)]. Un examen de esta bibliografía me ha convencido de que las principales causas de controversia sobre esta cuestión están constituidas por ciertas diferencias conceptuales básicas, así como también por el fracaso de los oponentes en adherir a una definición rigurosa de los términos. Es evidente que se precisa un enfoque que trate de hacer una crítica cuidadosa de los argumentos de las partes en disputa. Es lo que intento hacer aquí.

LOS OBJETOS DE LA SELECCIÓN

La dificultad empieza con la descripción exacta del proceso de la selección. Una vez que Darwin descubrió este nuevo principio buscó la terminología adecuada para él, y pensó que la había hallado en el término selección (1859), una palabra que los criadores de animales usaban para referirse al escogimiento de su ganado de cría. Sin embargo, como primero Herbert Spencer y luego Alfred Russel Wallace se lo señalaron, no existe un agente en la naturaleza que “seleccione lo mejor” tal como sí lo hacen los criadores. Se trata más bien de que los beneficiarios de la selección son todos los individuos que quedan después de que los ejemplares menos aptos han sido eliminados. La selección natural es, entonces, un proceso de “eliminación no aleatoria”: El enunciado de Spencer, “supervivencia de los más aptos”, era muy legítimo, siempre que la expresión “más aptos” fuese definida correctamente (Mayr, 1963: 199) como éxito reproductivo.

Si bien la mayoría de los evolucionistas admiten hoy que el organismo individual es el objeto principal de la selección, existe aún considerable discusión acerca de la validez de aceptar objetos de selección adicionales. Algunos años atrás intenté enumerar todos los términos empleados por diversos autores (Mayr, 1997); presento aquí una versión revisada de ese listado.

El gen

El redescubrimiento de la obra de Mendel en 1900 llevó a que los genetistas reemplazasen cada vez más al individuo por la ductilidad matemática de parte del gen como objeto de la selección. Hacia 1930 éste era el punto de vista estándar entre ellos, en particular entre los genetistas poblacionales matemáticos. Fue en este período cuando se difundió una definición: “evolución es el cambio de frecuencias génicas en las poblaciones”. Para los naturalistas, empero, el objeto de la selección

siguió siendo el individuo. Pero hasta entre los genetistas empezaron a manifestarse dudas en las décadas de 1940 y 1950. Un grupo de genetistas poblacionales holísticos, que incluía a Lerner (1954), Mather (1943) y Wallace y otros (1953), empezó a poner énfasis en la cohesión del genotipo. Por mi parte atacé la “genética de la bolsa de habas” (Mayr, 1959) y afirmé con contundencia que el fenotipo era el blanco de la selección (Mayr, 1963: 279-296). Pero el reemplazo del gen por el individuo entre los genetistas constituyó un proceso lento.

La idea del gen como objeto de la selección era todavía ampliamente aceptada en fecha tan tardía como 1970; por ejemplo, por Lewontin. Pero finalmente fue severamente criticada (Wimsatt, 1980; Sober y Lewontin, 1982); los críticos señalaron que “los genes desnudos”, “al no ser objetos independientes” (Mayr, 1976), no son “visibles” para la selección, y que por ramo nunca pueden servir de blanco de la misma. Además, el mismo gen —por ejemplo, el de la célula falciforme humana— puede resultar beneficioso en condiciones heterocigótica, (en áreas con *Plasmodium falciparum*), pero deletéreo y a menudo letal en el estado homocigótico. Muchos genes poseen valores de aptitud diferentes cuando se los coloca en distintos genotipo. El seleccionismo génico es también invalidado por la pleiotropía de muchos genes y por la interacción de genes que controlan los componentes poligénicos del fenotipo. En una ocasión el propio Dawkins (1982: punto 7) admitió que el gen no es objeto de la selección: “los replicadores genéticos no son seleccionados directamente sino por poder [...] [por] sus efectos fenotípicos”. ¡Precisamente! Tampoco son blanco de la selección las combinaciones de genes —como, por ejemplo, los cromosomas—; únicamente lo son sus portadores.

El gameto

Como sólo una pequeña fracción de todos los huevos es fertilizada y sólo una fracción infinitesimal de los gametos masculinos logra fertilizar un huevo, los gametos constituyen potencialmente una categoría de entidades sujeta a selección intensa. Pero es difícil medir su aptitud. Los gametos tienen dos conjuntos de características. Uno consiste en los atributos necesarios para facilitar la fertilización. Evidentemente, la capacidad de nadar rápidamente, la de percibir los huevos no fertilizados, y la de poder penetrar la membrana del huevo son propiedades de los espermatozoides de suma importancia para lograr el objetivo. En los últimos años se ha llevado a cabo mucho trabajo experimental sobre estas características. Sin embargo, estas propiedades fenotípicas de los espermatozoides quizá son producidas por el teste paternal, y son probablemente parte del fenotipo ampliado del padre. No tienen nada que ver con el genoma haploide de los gametos, el cual, por lo que se sabe, no tiene ningún tipo de influjo sobre la capacidad de fertilización de esos gametos. En algunos organismos los gametos (por ejemplo, los granos de polen de las plantas y los gametos en natación libre de los organismos acuáticos) parecen tener propiedades

específicas que influyen el éxito en el apareamiento. En ciertos organismos el aparato reproductor de la hembra ejerce un importante influjo sobre el destino de los espermatozoides (Eberhard, 1996).

El organismo individual

Desde Darwin hasta hoy la mayoría de los evolucionistas (Lloyd, 1992) ha considerado al organismo individual como el objeto principal de la selección. El fenotipo, en realidad, es la parte del individuo “visible” para la selección (Mayr, 1963: 184, 189). Cada genotipo, al interactuar con el ambiente, produce una serie de fenotipos, lo cual fue denominado por Woltereck (1909) “norma de reacción”: Por lo tanto, cuando un evolucionista dice que “el genoma es un programa que dirige el desarrollo”, no sería correcto pensar en el mismo de un modo determinista. El desarrollo del fenotipo involucra muchos procesos estocásticos y ambientales, que excluyen una relación uno a uno entre genotipo y fenotipo. Por supuesto, ésta es precisamente la razón por la cual se debe aceptar el fenotipo como el objeto de la selección, y no el genotipo.

Distintas expresiones fenotípicas del mismo genotipo pueden diferir considerablemente en su valor de aptitud. Lo que es visible para la selección es el fenotipo que “tapa” el genotipo subyacente (Brandon, 1990). El término fenotipo se refiere no sólo a características estructurales sino también a las conductuales y a los productos de esa conducta, tales como nidos de aves y redes de arañas. Dawkins (1982: punto 7) ha introducido para esas características el muy útil término *fenotipo ampliado*. Sin embargo, esas conductas específicas de la especie se hallan programadas en el sistema neuronal de esos individuos y por eso no difieren en principio de los aspectos morfológicos del fenotipo.

En este contexto, cuando empleo el término individuo lo hago siempre con el mismo significado que tiene en el lenguaje cotidiano, o sea, el organismo individual. Los filósofos también han aplicado el término “individuo” a “particulares” tales como la especie. He evitado esta denominación porque tiende a crear confusión.

El objeto de la selección, ¿individuo o gen?

La genética no existía en 1859, cuando Darwin publicó *El origen de las especies*. Para él, el individuo era obviamente el objeto de la selección. Y también lo fue para la generalidad de los darwinistas hasta que surgió la genética. Entonces la mayoría de los genetistas adoptaron el gen como blanco de la selección, mientras que para la mayoría de los taxonomistas y naturalistas siguió siendo el individuo. Durante la síntesis evolucionista de la década de 1940, los dos grupos lograron un amplio acuerdo, pero es curioso que siguiera existiendo una diferencia de base: la mayoría de los genetistas aún consideraba al gen como objeto de la selección, mientras que para

los naturalistas seguía siendo el individuo. No obstante, en las décadas de 1960 y 1970 una cantidad creciente de genetistas cayó en la cuenta de que el gen aislado no es visible para la selección y que la fórmula “la evolución es un cambio de la frecuencia génica” resulta bastante delusoria (Mayr, 1977). Para la década de 1980 casi todos los genetistas habían completado el traspaso (Sober, 1984) y casi todos los evolucionistas habían aprendido que se deben distinguir las dos cuestiones: ¿selección de? y ¿selección para? (véase más abajo).

Cuando Williams (1966) rechazó la selección grupal, pudo haber escogido en su lugar bien el individuo, o bien el gen como objeto de la selección. Aunque para esa época quizá la generalidad de los evolucionistas había vuelto a la elección darwiniana del individuo, Williams eligió el gen (“alelos alternativos en poblaciones mendelianas”) (p. 3). Él no ignoraba el significado del individuo: “Podemos decir con seguridad que los individuos caracterizados por la agilidad, la resistencia a la enfermedad, la agudeza perceptiva y la fertilidad son más aptos que los menos ágiles, menos resistentes, etc.” (p. 102), pero también dice: “No podemos medir la aptitud por el éxito evolutivo sobre una base individual” (p. 102).

La elección por parte de Williams del gen como objeto principal de la selección fue adoptada por una cantidad de evolucionistas, y de manera muy entusiasta por Dawkins, en particular en su libro *El gen egoísta* (1976). Sin embargo, salvo en el caso de Dawkins y de un puñado de sus seguidores, el rechazo por parte de los genetistas del gen como blanco de la selección ya estaba por entonces prácticamente consumado.

De modo evidente, una de las razones principales para que Williams haya escogido el gen antes que el individuo fue la estabilidad del primero. Insiste en que “sólo el gen es suficientemente estable como para ser en efecto seleccionado” mientras que “los genotipos tienen vidas limitadas y no logran reproducirse a sí mismos” (p. 109). Es obvio que no se dio cuenta de que la frecuencia de un gen en una población puede incrementarse en forma constante por más recombinaciones a las que esté sometido en diversos genotipos en el curso de las subsiguientes generaciones. El principio mendeliano de herencia particulada permite que un gen no sea afectado por la recombinación. La herencia mezclada no existe.

Selección parentelar

Haldane fue el primer evolucionista en señalar que la selección de parientes que comparten un sector del genotipo de un individuo tendría significación selectiva. Este tipo de selección se denomina *selección parentelar*. Por supuesto, esto resulta obvio en las relaciones entre los progenitores y su inmediata descendencia, pero, como subrayó Haldane, vale en principio también para parientes más distantes. En este caso la *selección parentelar* y la selección del grupo social se superponen, y resulta difícil distinguir una de otra. La mayor parte de la selección parentelar es también selección

grupal. Los miembros de ambos grupos se conocen desde el nacimiento y están acostumbrados a ayudarse recíprocamente. No hay manera de dividirla en una selección parentelar y una selección grupal. Sobre otros problemas de la selección parentelar véase Mayr (2001: 132, 257).

Selección grupal

Se ha producido una larga y áspera polémica acerca de si los grupos, como totalidades cohesivas, pueden servir como blancos de la selección. La respuesta es: “depende”. Hay muchas clases diferentes de reuniones de individuos (“grupos”), algunas de las cuales llenan los requisitos para ser objetos de la selección, y otras no. En determinado momento clasifiqué los grupos basándome en su tamaño y las relaciones geográficas (Mayr, 1986), pero este enfoque resultó poco productivo. Existe, sin embargo, otro enfoque que produce resultados netos de modo habitual. Es obvio que un grupo, cuyo valor selectivo (cuando está aislado) es simplemente la media aritmética de los valores de aptitud de los individuos que lo componen, no es blanco de la selección. Si un determinado grupo es especialmente exitoso se debe a la aptitud superior de los individuos componentes. Este tipo de grupo ha sido a menudo incluido en las teorías de selección grupal. No obstante, esta selección grupal falsa o “blanda” no es en absoluto una selección grupal. La aptitud de tal grupo es la media aritmética de la aptitud de los individuos que lo componen. Al contrario, si, debido a la interacción de los individuos componentes, o bien debido a una división del trabajo u otras acciones sociales, la aptitud de un grupo es superior o inferior a la media aritmética de los valores de aptitud de los individuos componentes, entonces el grupo en conjunto puede servir como objeto de la selección. Denomino a esto *selección grupal dura*. Es interesante señalar que ya Darwin lo había apreciado en un análisis de los grupos de seres humanos primitivos (Darwin, 1871). Esta selección grupal dura, requisito de la explicación de la ética humana, es aún materia de controversia (Sober y Wilson, 1998).

A veces es difícil decidir si el éxito de un grupo determinado se debe a la selección grupal dura o a la blanda. Sin embargo, cuando un grupo de ardillas terrestres resulta en particular exitoso porque tiene un sistema eficiente de centinelas que advierte al grupo de la aproximación de predadores, se trata claramente de selección grupal dura. Es también el caso cuando una manada de leonas se divide para bloquear la vía de escape de una víctima marcada. El éxito de los ataques por sorpresa de los chimpancés a miembros de bandas vecinas depende de lo bien organizada que esté la estrategia de los atacantes. En todos estos casos, el grupo exitoso actúa como unidad y es, en conjunto, la entidad favorecida por la selección. Tales grupos se hallan a menudo integrados por parientes cercanos, y esa selección es de hecho selección parentelar. Y la selección parentelar es en realidad selección individual.

Ningún otro objeto potencial de selección ha sido con tanta frecuencia fuente de discusiones como el grupo. Desde la síntesis hasta la década de 1960 ningún evolucionista se erigió en adalid de la selección grupal. No es apoyada, y de hecho ni siquiera mencionada, por Dobzhansky (1937) ni en mi propio texto, ampliamente usado (Mayr, 1963). No se la encuentra en el índice temático de ninguna de las dos obras. No consigo encontrar una aceptación incondicional de la selección grupal en ninguna otra publicación de biología evolutiva contemporánea. La selección grupal es sostenida sólo en algunas publicaciones de biología y ecología conductual. Konrad Lorenz afirmó a menudo que la selección favorecía determinado rasgo porque era “para el bien de la especie”. Los ecologistas también mostraron una tendencia al pensamiento tipológico, y se encuentran frecuentes referencias en la bibliografía ecológica (Allee, Emerson, Brereton, etc.) que equivalen a un apoyo a la selección grupal. Estas afirmaciones fueron en general pasadas por alto en la bibliografía evolucionista. Todo esto podría haber cambiado cuando en 1962 Wynne-Edwards publicó una vigorosa defensa de la selección grupal. Sostuvo que en los animales, en particular en las aves, y específicamente en el lagópodo escocés-escandinavo, muchos rasgos de su historia natural habían sido adquiridos por selección grupal. Inmediatamente, esta afirmación fue refutada con todo vigor, punto por punto, por David Lack en un análisis soberbio (1966).

Lack no fue el único que rechazó la tesis de la selección grupal. G. C. Williams dedicó un libro entero (*Adaptation and natural selection*, 1966) a este tema. Apartó para dedicarles atención especial (pp. 239-249) las afirmaciones hechas por Wynne-Edwards. Junto con la impugnación de Lack esto constituyó el fin de las afirmaciones mal fundadas de Wynne-Edwards. La refutación de la selección grupal por parte de Williams se consideró en general como totalmente convincente y se la aceptó en los siguientes treinta y cinco años como base de la mayor parte de los análisis del problema de la selección grupal. Por desgracia, sin embargo, esta presentación era seriamente defectuosa en varios aspectos importantes.

En apariencia, Williams tenía ciertas dificultades para definir el término “grupo”: Finalmente, decidió que un grupo, a fin de cumplir los requisitos como objeto de la selección grupal, debía tener *adaptación biótica*. Los individuos tienen adaptaciones orgánicas, pero Williams acuñó la expresión “adaptación biótica” para esas presuntas adaptaciones grupales que los ponen en condiciones de servir como objetos de la selección. Dedicó los capítulos 5-8 (pp. 125-250) a poner a prueba una posible adaptación biótica tras otra a fin de determinar si cumplían los requisitos de esta definición. Por último, concluyó que ninguna de las pretendidas adaptaciones bióticas cumplía los requisitos, y que por tanto no hay lugar para la selección grupal. Pero la definición de Williams de adaptación biótica dejaba afuera numerosos grupos que actualmente se consideran blancos legítimos de la selección natural. La presencia de adaptaciones bióticas no era, por consiguiente, un criterio de clasificación adecuado.

¿Qué otro criterio podía resultar adecuado? Volviendo a Darwin (1871) encontré

finalmente que existía de hecho un criterio para distinguir entre los grupos que son objetos potenciales de selección y los que no lo son (Mayr, 1990). Los denominé *grupos casuales* y *grupos sociales*. Los grupos casuales, como su nombre lo indica, son asociaciones accidentales de individuos, como la mayoría de las bandadas de estorninos y de los cardúmenes de peces. Su composición puede cambiar de hora en hora, y el valor medio de aptitud del grupo casual es igual a la media aritmética del valor de aptitud de los miembros del grupo. Si una manada de cinco ciervos está integrada por tres lentos y dos veloces, el valor de aptitud de la manada se modificaría en forma radical si los predadores matasen a los tres lentos. Los grupos casuales como tales nunca son objetos de selección. Los individuos que los componen, sin embargo, lo son.

Los grupos sociales pueden tener un valor de aptitud que exceda la media aritmética de los valores de sus miembros. La cohesión social de un grupo semejante da como resultado todo tipo de cooperación que incrementa su aptitud en la interacción con grupos competidores. La mayoría de los grupos sociales tienen a la familia como núcleo. A ésta es preciso agregar los parientes más lejanos, tales como nietos, primos, sobrinos, tíos, etc. Todos se han conocido desde el nacimiento y fueron criados dentro de un espíritu de ayuda recíproca. Esto incluye luchar juntos contra los de afuera, compartir el descubrimiento de nuevas fuentes de alimento y agua, defender en conjunto cuevas y territorios, y otras actividades cooperativas similares. Un grupo social cohesivo tal posee un valor de aptitud que excede considerablemente la media aritmética de los valores de aptitud de sus miembros individuales. Darwin (1871), con su impecable intuición, lo vio claramente, y lo mismo hicieron otros autores después de él. Williams (p. 116) cita a Ashley Montagu cuando dice: “Empezamos, entonces, a entender que la evolución es un proceso que favorece a los grupos que cooperan y no a los que no cooperan, y que la ‘aptitud’ es una función del grupo en conjunto, más que de los individuos separados”. Pero Williams, curiosamente, se rehusó a aceptarlo como un caso de selección grupal, porque atribuía por entero el éxito de esos grupos altruistas a las características de los individuos (p. 117). La falla de Williams en cuanto a apreciar que los grupos sociales pueden tener un valor de aptitud por completo diferente del de los grupos casuales dio como resultado una considerable confusión en la bibliografía evolucionista.

El largo análisis de Williams no consiguió demostrar que la selección de grupos sociales no existe. En las páginas 239-249 Williams refuta con efectividad las afirmaciones de Wynne-Edwards (1962) en favor de la selección grupal de grupos casuales, pero no logra probar que la selección grupal no tiene lugar en diferentes circunstancias. Y sin embargo esto lo llevó a rechazar por completo la selección grupal. Este rechazo fue al principio extensamente aceptado, pero durante los últimos treinta y cinco años una creciente cantidad de autores ha reconocido el potencial de los grupos sociales para la selección grupal. Como señaló Darwin, su existencia reviste gran importancia para el desarrollo del altruismo intragrupal. La conclusión

final, ampliamente aceptada en biología evolutiva, es que los grupos casuales nunca son objeto de selección, pero que los grupos sociales, como unidades cohesivas, pueden por cierto serlo. Para estar en condiciones de ser un blanco potencial de selección un grupo social debe hallarse delimitado con claridad y competir con otros grupos sociales semejantes.

Borrello (2003) intentó recientemente restaurar la validez de los argumentos de Williams. Pero su intento no tuvo éxito porque cometió los mismos errores que Williams. No se dio cuenta de que existen diferentes tipos de grupos, algunos de los cuales pueden ser objetos legítimos de selección natural (grupos sociales), mientras que otros claramente no lo son (grupos casuales).

La selección en niveles superiores

Ha habido mucha discusión acerca de si existe o no un fenómeno como la selección específica. En el período posdarwiniano temprano, cuando el pensamiento acerca de la selección era un tanto confuso, se dijo a menudo que ciertos rasgos habían evolucionado porque eran “buenos para la especie”. Esto resultaba muy delusorio. El rasgo seleccionado había sido favorecido porque beneficiaba a determinados individuos de una especie y se había difundido gradualmente a todos los otros. La especie como entidad no responde a la selección.

La selección que afecta en forma simultánea a diferentes niveles de la jerarquía de entidades en proceso de evolución ha sido denominada “selección multiniveles”. En la mayor parte de estos casos una especie resulta victoriosa en la lucha por la vida entre dos especies competidoras, pero la verdadera selección tiene lugar en el nivel de los individuos que integran las poblaciones de las dos especies. Como competidoras por los mismos recursos, actúan como si fuesen miembros de una población de una sola especie, y los miembros de la especie inferior serán de preferencia eliminados. Hasta en estos casos de aparente selección específica los individuos son los blancos principales de la selección. Si el objeto de la selección —por ejemplo, el individuo y la especie— pertenece simultáneamente a dos niveles categoriales diferentes, se habla de “niveles de selección”.

Por cierto, es indiscutible que una especie pueda causar la extinción de otra. La introducción de la perca del Nilo en el lago Victoria de África ha dado como resultado la extinción de varios cientos de especies endémicas de peces cíclidos. El parasítico tordo cabecicafé casi exterminó al chipe de Kirtland en el norte de Michigan hasta que se adoptaron enérgicos procedimientos de erradicación del tordo dentro de la zona de alcance del chipe de Kirtland. Darwin describió en 1859 la exterminación de muchas especies nativas de plantas y animales de Nueva Zelanda como consecuencia de la introducción de especies competidoras provenientes de Inglaterra. Los competidores no eran siempre, en modo alguno, parientes cercanos. A pesar de todos estos ejemplos vacilo en emplear el término selección específica y

prefiero denominar a esos eventos *rotación específica* o *sustitución específica*, porque la verdadera selección tiene lugar en el nivel de individuos competidores de las dos especies. Es esta selección individual que discrimina en contra de los individuos de la especie perdedora lo que provoca la extinción. El resultado, empero, es la supervivencia de una de las dos especies y la extinción de la otra.

Algunos autores han propuesto también que se reconozcan niveles superiores de selección, tales como la selección familiar o la selección cládica, pero nunca estas entidades como tales son objetos de la selección. En esos casos la selección siempre tiene lugar en el nivel de los individuos. Sin embargo, la madre troncal de un nuevo dado puede aportar a este dado genes que afecten la aptitud de todos los individuos del dado. Algunos autores prefieren denominar esos casos como selección cládica.

TÉRMINOS PARA LOS OBJETOS DE SELECCIÓN

Se ha propuesto una serie de términos para la entidad favorecida por la selección, pero todos, como voy a mostrar, son equívocos, o bien cargan con el significado delusorio de su previo empleo cotidiano.

Unidad de selección

Este término fue introducido en 1970 por Lewontin para designar el objeto de la selección. En ciencia, lo mismo que en la vida cotidiana, el término unidad habitualmente se refiere a alguna entidad mensurable. Hay unidades de longitud, de peso y de tiempo, y unidades eléctricas tales como el voltio, el vatio, el ohmio, etc. Es claro que la unidad de selección no se refiere a esta clase de unidades. Ocasionalmente, también se emplea la palabra unidad para entidades concretas; por ejemplo: “El presidente envió varias unidades de infantes de marina al área de los disturbios”: El término unidad de selección fue adoptado por muchos autores, pero muchos otros lo hallaron tan inapropiado que introdujeron nuevos términos. Debido a su ambigüedad el término unidad se ha empleado con frecuencia decreciente en los últimos años, y en su lugar se usa objeto de selección.

Replicador

Dawkins, el autor de este término, enuncia: “Podemos definir un replicador como una entidad en el universo que interacciona con su mundo, incluidos otros replicadores, de tal manera que se efectúan copias de sí mismo” (Dawkins, 1978). También afirma que “una molécula de ADN es un replicador obvio”: En otras palabras, la selección replicadora es esencialmente un nuevo término por selección génica. Una de las ventajas de su término, dice Dawkins, es que automáticamente preadapta nuestro

lenguaje para tratar “con las formas de evolución no relacionadas con el ADN, tales como las que podrían encontrarse en otros planetas”. Me parece una excusa más bien curiosa para introducir un nuevo término en la ciencia. Con el fenotipo del individuo, más bien que el gen, como blanco de la selección, el término replicador se torna irrelevante. Sin duda, se halla en conflicto total con el pensamiento darwinista básico. Lo que es importante en la selección es la producción abundante de nuevos fenotipos para permitir a la especie hacer frente a posibles cambios en el ambiente, lo que es posibilitado por la meiosis y la reproducción sexual, y no tiene nada que ver con la replicación del ADN. Por cierto, el descubrimiento por Mendel de la constancia de los genes, confirmada por todos los trabajos posteriores en genética y biología molecular, constituye un modo sumamente eficiente de conseguir rápidos e inequívocos cambios evolutivos, y refutó la herencia de los caracteres adquiridos. Pero esa constancia no es necesaria para la selección, porque la aceptación por parte de Darwin de una herencia de caracteres adquiridos y de un efecto directo sobre el ambiente era compatible con la selección natural. Él no exigió una constancia completa del material genético. Como el gen no es un objeto de la selección (no hay genes desnudos), cualquier énfasis sobre la replicación precisa resulta irrelevante. La evolución no es un cambio en las frecuencias génicas, como se afirma tan a menudo, sino un cambio de fenotipos, en particular el mantenimiento (o mejora) de la adaptación y el origen de la diversidad. Los cambios en la frecuencia génica son resultado de esa evolución, no su causa. Sostener la selección génica constituye un típico caso de reducción más allá del nivel en que el análisis resulta útil.

Vehículo

En su debido momento Dawkins (1978) se dio cuenta de que el organismo individual que se reproduce posee una función en la selección. Pero al ser un seleccionista génico entendió esa función sólo como la de servir de mecanismo de transporte para los genes. Por eso introdujo el término *vehículo* para referirse a los individuos. Al hacerlo, se le escapó el punto decisivo de que el fenotipo es mucho más que un vehículo del genotipo. El término vehículo fracasa por completo en destacar el importante papel del fenotipo en la selección.

Interactor

Hull (1980) se dio cuenta de lo inapropiado del término vehículo porque comprendió que el objeto de la selección actúa “como un todo cohesivo con su ambiente”. Para subrayar esta interacción propuso el término *interactor* “como entidad que interacciona directamente como un todo cohesivo con su ambiente de tal manera que la replicación [quería decir la reproducción] es diferencial”: El término interactor tiene una serie de debilidades. Una es el énfasis en la constancia durante la

replicación al tiempo que omite toda referencia a la producción de variación durante la meiosis y la reproducción. Más serio es el hecho de que interacto no es un término específico para el blanco de la selección. Toda célula es un interacto; cada órgano del organismo interactúa con los otros órganos, las especies interactúan, y lo mismo las clases de individuos, tales como los dos sexos. Además, la interacción no es conspicua durante la eliminación que da por resultado la selección natural. En biología la interacción es mucho más pertinente para la biología funcional que para la evolutiva. Cuando se oye la palabra interacto la primera idea que aparece no es nunca la selección natural.

Blanco de la selección

Durante muchos años he empleado el término blanco de la selección para el objeto de la selección. Sin embargo, cuanto más me daba cuenta de que la selección natural es, en general, mayormente un proceso de eliminación, mejor comprendía que los individuos eliminados son el verdadero blanco de la selección, y que era más bien delusorio denominar a los que quedaban blanco de la selección. Había que encontrar un término más específico.

Meme

Dawkins (1982) introdujo el término meme para las entidades sujetas a selección en la evolución cultural. Me parece que esta palabra no es otra cosa que un sinónimo innecesario del término concepto. Dawkins aparentemente gustaba de la palabra meme debido a su similitud con la palabra gen. Ni en su definición ni en los ejemplos con que ilustra lo que son los memes menciona Dawkins nada que los distinga de los conceptos. Los conceptos no están restringidos a un individuo o a una generación, y pueden perdurar durante largos períodos. Son capaces de evolucionar.

Selección de y selección para

Quizá las dos preguntas más importantes que es posible hacerse respecto de la selección son “¿selección?” y “¿selección para?”, como Sober (1984) señaló con perspicacia. La cuestión “¿selección?” pregunta cuál es la entidad particular que es seleccionada; en otras palabras, ¿cuál entidad tiene una probabilidad de supervivencia superior como para reproducirse y hacerlo con éxito? Ninguno de los términos analizados en las páginas precedentes parecía demasiado adecuado para este propósito. Así, el término *objeto de selección* pareciera seguir siendo la denominación más apropiada, y es, de hecho, la que más se usa ahora.

Un rasgo que contribuye a la aptitud de un objeto de selección puede hallarse en casi cualquier nivel de organización biológica, desde los pares de base hasta las

especies. A menudo se trata de un gen determinado. Pero tal gen, al ser parte del genotipo, no constituye un blanco independiente de selección. Ésta ha sido una confusión frecuente en los análisis de este tema.

LA SITUACIÓN ACTUAL DE LA SELECCIÓN NATURAL

La teoría darwinista de la selección natural ha resultado totalmente victoriosa tras la completa refutación de la tipología y la teleología. Y sin embargo, como he mostrado, se ha modificado un tanto respecto de la teoría original de Darwin. El conflicto implícito entre selección natural y variación aleatoria que dominó la controversia entre Dawkins y Gould, puede verse como un proceso cooperativo. Ninguna selección tiene lugar sin variación, y la variación carece de sentido sin la subsiguiente selección (eliminación). Ahora es posible entender el aparente antagonismo entre variación y selección como un proceso constructivo. La selección no es estrictamente una selección de los mejores, sino en gran medida una eliminación de los miembros peores de la población. Esto explica el desvío algo inesperado de los nuevos desarrollos evolutivos, que dan lugar a novedades evolutivas.

Además, la selección natural es vista actualmente como dos procesos muy diferentes: la selección natural propiamente dicha (selección de supervivencia) y la selección sexual (selección para el éxito reproductivo). En algunas poblaciones o en ciertos períodos del ciclo vital la selección sexual puede ser más importante que la selección de supervivencia.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Borrello, M. E. (2003), "Synthesis and selection: Wynne-Edwards' challenge to David Lack". *Journal of the History of Biology*, N. 36, pp. 531-566.
- Brandon, R. N. (1990), *Adaptation and environment*, Princeton, Princeton University Press.
- Carson, H. L. (2002), "Female choice in *Drosophila*: Evidence from Hawaii and implications for evolutionary biology", *Genetics*, N. 116, pp. 383-393.
- Darwin, C. (1859), *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*, Londres, John Murray [1964, facsímil de la primera edición, Cambridge, MA, Harvard University Press] [trad. esp.: *El origen de las especies*, Madrid, Edaf, 1998].
- (1871), *The descent of man*, Londres, Murray [trad. esp.: *Origen del hombre*, Madrid, Edaf, 1996].
- Dawkins, R. (1976), *The selfish gene*, Oxford, Oxford University Press [trad. esp.: *El*

- gen egoísta*, Barcelona, Salvat, 1976, 1989].
- (1978), “Replicator selection and the extended phenotype”, *Zeitschrift für Tierpsychologie*, N. 47, pp. 61-76.
- (1982), *The extended phenotype: The gene as the unit of selection*, Oxford, Freeman.
- Dobzhansky, T. (1937), *Genetics and the origin of species*, Nueva York, Columbia University Press [trad. esp.: *Genética y el origen de las especies*, Madrid, Revista de Occidente, 1955].
- Eberhard, W. (1996), *Female control. Sexual selection by cryptic female choice*, Princeton, Princeton University Press.
- Endler, J. A. (1986), *Natural selection in the wild*, Princeton, Princeton University Press.
- Futuyma, D. J. (1999), *Evolutionary biology*, 3. ed., Sunderland, MA, Sinauer Associates.
- Gould, S. J. (1989), *Wonderful life: The Burgess Shale and the nature of history*, Nueva York, W. W. Norton [trad. esp.: *La vida maravillosa. Burgess Shale y la naturaleza de la historia*, Barcelona, Critica, 1999].
- Hamilton, W. D. (1964), “The genetic evolution of social behavior”, *Journal of Theoretical Biology*, N. 7, pp. 1-52.
- Hull, D. (1980), “Individuality and selection”, *Annual Review of Ecology and Systematics*, N. 11, pp. 311-332.
- Lack, D. (1966), *Population studies of birds*, Oxford, Clarendon Press.
- Lerner, M. (1954), *Genetic homeostasis*, Edimburgo, Oliver & Boyd.
- Lewontin, R. (1970), “The units of selection”, *Annual Review of Ecology and Systematics*, N. 1, pp. 1-18.
- Lloyd, E. (1992), “Units of selection”, en E. F. Keller y E. A. Lloyd (comps.), *Keywords in evolutionary biology*, Cambridge, MA, Harvard University Press, pp. 334-340.
- Mather, K. (1943), “Polygenic inheritance and natural selection”, *Biological Reviews*, N. 18, pp. 32-64.
- Mayr, E. (1959), “Where are we?”; *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, N. 24, pp. 1-14.
- (1963), *Animal species and evolution*, Cambridge, MA, Harvard University Press [trad. esp.: *Especies animales y evolución*, Barcelona, Ariel, 1968].
- (1976), *Evolution and the diversity of life*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- (1977), “The study of evolution historically viewed”, en C. F. Goulden (comp.), *The changing scenes in the natural sciences 1776-1976*, Special Publications,

- Filadelfia, Academy of Natural Sciences, N. 12, pp. 39-58.
- (1986), “The philosopher and the biologist”, reseña de *The nature of selection: Evolutionary theory in philosophical focus* de Elliott Sober, 1984, *Paleobiology*, N. 12, pp. 235-239.
- (1990), “Myxoma and group selection”; *Biologisches Zentralblatt*, N. 109, pp. 453-457.
- (1997), “The objects of selection”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, N. 94, pp. 2091-2094.
- (2001), *What evolution is*, Nueva York, Basic Books. Saber, E. y R. Lewontin (1982), “Artifact, cause, and genic selection”: *Philosophy of Science*, N. 49, pp. 157-180.
- Sober, E. (1984), *The nature of selection: Evolutionary theory in philosophical focus*, Cambridge, MA, MIT Press.
- Sober, E. y D. S. Wilson (1998), *Unto others*, Cambridge, MA, Harvard University Press [trad. esp.: *El comportamiento altruista*, Madrid, Siglo XXI de España, 2000]. Wallace, B. (1954), “Coadaptation and the gene arrangements of *Drosophila pseudoobscura*”; *IUBS Symposium on Genetics of Population Structures*, pp 67-100.
- Wallace, B., J. C. King, C. V. Madden, B. Kaufmann y E. C. McGunnigle (1953), “An analysis of variability arising through recombination”, *Genetics*, N. 38, pp. 272-307.
- West-Eberhard, M. J. (2003), *Developmental plasticity and evolution*, Nueva York, Oxford University Press.
- Williams, G. C. (1966), *Adaptation and natural selection*, Princeton, Princeton University Press.
- (1996), *Adaptation and natural selection* [con nuevo prólogo]. Princeton, Princeton University Press.
- Wilson, E. O. (1975), *Sociobiology: The new synthesis*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Wimsatt, W. C. (1980), “Reductionist research strategies and their biases in the units of selection controversy”, en T. Nickles (comp.), *Scientific discovery*, Dordrecht, Reidel.
- Woltereck, R. (1909), “Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphnien”: *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, N. 19, pp. 10-173.
- Wynne-Edwards, V. C. (1962), *Animal dispersion in relation to social behaviour*, Edimburgo y Londres, Oliver & Boyd.

9

Las revoluciones científicas de Thomas Kuhn ¿tienen realmente lugar?^[10]

De acuerdo con la clásica tesis de Thomas Kuhn (1962), la ciencia avanza mediante ocasionales revoluciones científicas, separadas por largos períodos de “ciencia normal”. En el curso de una revolución científica una disciplina adopta un “paradigma” enteramente nuevo, que predomina durante el período siguiente de ciencia normal. El concepto clave del análisis kuhniano de las revoluciones científicas es la aparición de esos cambios de paradigma. Uno de los críticos de Kuhn ha sostenido que éste ha empleado el término paradigma en por lo menos veinte modos diferentes en la primera edición de su libro. Para el modo más importante Kuhn introdujo más tarde la denominación matriz disciplinaria. Una matriz disciplinaria (paradigma) es más que una nueva teoría; es, según Kuhn, un sistema de creencias, valores y generalizaciones simbólicas. Existe una considerable similitud entre la matriz disciplinaria de Kuhn y los términos de otros filósofos, tales como tradición investigativa.

Las revoluciones (los cambios de paradigma) y los períodos de ciencia normal constituyen sólo algunos aspectos de la teoría de Kuhn. Otro es una supuesta inconmensurabilidad entre el paradigma viejo y el nuevo. Hoyningen-Huene (1993) ha presentado un excelente análisis de los enfoques de Kuhn, incluidos los diversos cambios posteriores a 1962.

Pocas publicaciones en la historia de la filosofía de la ciencia han creado una conmoción tan grande como *La estructura de las revoluciones científicas* de Kuhn. Muchos autores pudieron confirmar sus conclusiones; otros, quizá más numerosos, no pudieron hacerlo. En la tesis de Kuhn existen numerosas cuestiones más o menos independientes, pero no pueden analizarse con provecho sin considerar casos concretos. Es preciso estudiar determinadas ciencias en determinados períodos y preguntarse si el cambio de teorías siguió o no las generalizaciones de Kuhn. Por esa razón he analizado algunos de los principales cambios teóricos en biología.

Por ejemplo, en macrotaxonomía, la ciencia de la clasificación de animales y plantas, es posible distinguir un período temprano desde los herbarios (siglo XVI) hasta Carl Linneo, cuando la mayor parte de las clasificaciones se hicieron mediante división lógica. La naturaleza de los cambios hechos de una clasificación a otra dependía de la cantidad de especies clasificadas y de la evaluación de diferentes

clases de caracteres. Este tipo de metodología se suele denominar *clasificación descendente*. En su debido momento se cayó en la cuenta de que se trataba en realidad de un método de identificación, y fue complementado por un método muy distinto —*la clasificación ascendente*— que consistía en disponer grupos cada vez más amplios de especies relacionadas de una manera jerárquica. (El método de la clasificación descendente siguió existiendo paralelamente, y se empleó como clave en todas las revisiones taxonómicas y monografías, y en las guías de identificación de campo). La clasificación ascendente fue usada primero por algunos herbarios y luego por Pierre Magnol (1689) y Michel Adanson (1772). Este método no empezó a adoptarse general mente hasta el último cuarto del siglo XVIII. No existió un reemplazo revolucionario de un paradigma por otro (Mayr, 1982: capítulo 5) porque ambos siguieron existiendo, si bien con objetivos diferentes.

Hubiera sido lógico esperar que la aceptación de la teoría darwiniana de la ascendencia común en 1859 produciría una revolución taxonómica importante, pero eso no sucedió por la siguiente razón. En la clasificación ascendente los grupos son reconocidos basados en el mayor número de caracteres compartidos. No cabe sorprenderse de que los taxones así delimitados consistieran habitualmente en descendientes del ancestro común más próximo. De aquí que la teoría de Darwin aportara la justificación para el método de la clasificación ascendente, pero la teoría de la ascendencia común no dio como resultado una revolución en la taxonomía.

Considérese ahora otro campo, la biología evolutiva. El cuadro simple de la historia bíblica empezó a perder credibilidad a fines del siglo XVII. En el siglo XVIII, cuando se comenzó a percibir la larga duración de los tiempos geológico y astronómico, se descubrieron las diferencias biogeográficas de las distintas partes del mundo, se describió una cantidad de fósiles, etc. (Mayr, 1982), se propusieron varios argumentos nuevos, incluidas creaciones repetidas, pero que operaban con nuevos orígenes. Todos coexistieron con la historia bíblica de la Creación, que seguía siendo apoyada por la mayoría. El primero que socavó estas maneras de ver fue Buffon (1749), muchas de cuyas ideas eran diametralmente opuestas a la imagen del mundo esencialista y creacionista de su época (Roger, 1997). De hecho, fue a partir de estas ideas que se desarrolló el pensamiento evolucionista de Denis Diderot, J. F. Blumenbach, J. G. Herder, Jean-Baptiste Lamarck y otros. Cuando en 1800 Lamarck propuso la primera teoría de evolución gradual genuina, logró pocos conversos; no comenzó una revolución científica. Además, quienes lo siguieron como evolucionistas, como Étienne Geoffroy y Robert Chambers, diferían en muchos aspectos de Lamarck y entre sí. Lamarck no produjo, por cierto, el reemplazo de un paradigma por otro nuevo.

Nadie puede negar que *El origen de las especies* de Darwin (1859) causó una auténtica revolución científica. De hecho es a menudo considerada como la más importante de todas las revoluciones científicas. Y sin embargo no se ajusta en absoluto a las especificaciones de Kuhn. El análisis de la revolución darwinista

tropieza con muchas dificultades porque el paradigma de Darwin consistía realmente en un paquete completo de teorías, cinco de las cuales son muy importantes (Mayr, 1991: capítulo 6). Las cosas se tornan mucho más claras si se habla de la primera y la segunda revolución científica de Darwin. La primera consistió en la aceptación de la evolución por ascendencia común. Esta teoría fue revolucionaria por dos motivos. En primer Lugar, reemplazó el concepto de creación especial, una explicación sobrenatural, por el de evolución gradual, una explicación natural, material. En segundo lugar, sustituyó el modelo de evolución rectilínea adoptado por los evolucionistas anteriores por el de descendencia ramificada, que requería de un solo episodio como origen de la vida. Ésta fue finalmente una solución persuasiva para lo que numerosos autores, desde Linneo (e incluso antes) en adelante habían intentado, o sea, hallar un sistema “natural”. Rechazaba todas las explicaciones sobrenaturales. Además, implicaba privar a los seres humanos de su posición única y situarlos en la serie animal. La ascendencia común fue admitida en forma notablemente rápida y constituyó quizá el programa de investigaciones más exitoso del período posterior a Darwin. La razón es que encajó muy bien en los intereses de las investigaciones de la morfología y la sistemática, pues aportaba una explicación teórica de hechos empíricos previamente descubiertos, tal como la jerarquía linneana y los arquetipos de Richard Owen y Karl Ernst von Baer. No implicó ningún cambio radical de paradigma. Por otra parte, si se aceptara el período entre Georges Louis Buffon (1749) y *El origen* (1859) como período de ciencia normal, habría que despojar a una cantidad de revoluciones menores, que ocurrieron en esa etapa, de su estatus revolucionario. Esto comprende los descubrimientos de la gran edad de la Tierra, de la extinción, del reemplazo de la *scala naturae* por los tipos morfológicos, de las regiones biogeográficas, de lo concreto de las especies, etc. Todos constituyeron requisitos necesarios de las teorías de Darwin; pueden incluirse como componentes de la primera revolución darwinista y así remontar el comienzo de la revolución darwinista hasta 1749 (Mayr, 1972).

La segunda revolución darwinista (Mayr, 1991) fue provocada por la teoría de la selección natural. Aunque se propuso y explicó plenamente en 1859, tropezó con tan sólida oposición, debido a su conflicto con cinco ideologías predominantes, que no fue aceptada generalmente hasta la síntesis evolutiva de las décadas de 1930 y 1940. Y en Francia, Alemania y algunos otros países existe considerable resistencia a ella incluso en el momento actual. ¿Cuándo tuvo lugar esta segunda revolución darwinista: cuando fue propuesta (1859) o cuando fue aceptada en forma amplia (década de 1940)? ¿Es posible considerar el período entre 1859 y la década de 1940 como de ciencia normal? En realidad, numerosas revoluciones científicas menores ocurrieron en esa etapa, tales como la refutación de la herencia de los caracteres adquiridos (Weismann, 1883), el rechazo de la herencia mezclada (Mendel, 1866), el desarrollo del concepto de especie biológica (E. B. Poulton, K. Jordan, E. Mayr, etc.), el descubrimiento de la fuente de variación genética (mutación, recombinación

genética, diploidia), la comprensión de la importancia de los procesos estocásticos en la evolución (J. T. Gulick, Sewall Wright), el principio fundador (E. Mayr), la propuesta de numerosos procesos genéticos con consecuencias evolutivas, etc. Muchas tuvieron de hecho un impacto más bien revolucionario sobre el pensamiento de los evolucionistas, pero sin ninguno de los atributos que Kuhn estipula para las revoluciones científicas.

Tras la adopción generalizada de la teoría sintética, desde la década de 1950 en adelante, se propusieron modificaciones de casi todos los aspectos del paradigma de la síntesis, y algunas fueron adoptadas. No obstante, no puede caber duda de que a lo largo del período que se extiende entre 1800 y el presente hubo en biología evolutiva lapsos de relativa tranquilidad y lapsos de cambio y controversia más bien vigorosos. En otras palabras, ni la imagen kuhniana de revoluciones cortas y bien definidas, con largos períodos intermedios de ciencia normal, es correcta, ni tampoco lo es la de sus oponentes más extremos, la de un progreso lento, continuo, uniforme.

Quizá el avance más revolucionario de la biología en el siglo xx fue el surgimiento de la biología molecular. Tuvo como resultado un nuevo campo, con nuevos científicos, nuevos problemas, nuevos métodos experimentales, nuevas publicaciones periódicas, nuevos manuales y nuevos héroes culturales, pero, como ha afirmado con razón John Maynard Smith, no fue otra cosa que una continuación fluida de los progresos en genética anteriores a 1953. No existió una revolución en el curso de la cual se rechazase la ciencia anterior. No hubo paradigmas inconmensurables. Fue más bien la sustitución de un análisis grueso por uno más fino y el desarrollo de métodos enteramente originales. El surgimiento de la biología molecular fue revolucionario, pero no constituyó una revolución al estilo de las de Kuhn.

Sería interesante, y aún no se ha hecho, estudiar adelantos importantes en varios otros campos de la biología y ver hasta qué punto cumplen los requisitos de una revolución, si llevaron al reemplazo de un paradigma por otro, y en cuánto tiempo se completó la sustitución. Por ejemplo, ¿el origen de la etología (Konrad Lorenz, Niko Tinbergen) fue una revolución científica?, ¿en cuáles aspectos la propuesta de la teoría celular (T. Schwann, M. J. Schleiden) constituyó una revolución científica?

La misma nueva teoría puede ser mucho más revolucionaria en algunas ciencias que en otras. La tectónica de placas suministra un buen ejemplo. Que esta teoría tuvo un efecto revolucionario —casi se podría decir catastrófico— sobre la geología es obvio. Pero ¿qué pasó con la biología? En lo que concierne a las distribuciones aviarias la narrativa histórica anterior (Mayr, 1946) no tuvo que modificarse prácticamente en nada (la única excepción es una conexión nordatlántica a comienzos del Terciario) como resultado de la adopción de la tectónica de placas. Por cierto, la distribución aviaria en Australonesia no concordó en absoluto con las reconstrucciones de la tectónica de placas, pero las investigaciones posteriores mostraron que las reconstrucciones geológicas eran defectuosas, mientras que la

construcción revisada se ajustaba muy bien a los postulados biológicos. La existencia de una Pangea en el Pérmico-Triásico había sido postulada por los paleontólogos mucho antes de la propuesta de la tectónica de placas. En otras palabras, la interpretación de la historia de la vida sobre la Tierra no fue ni remotamente tan afectada por la aceptación de la tectónica de placas como lo fue la de la geología.

Virtualmente todo autor que ha intentado aplicar la tesis de Kuhn al cambio de teorías en biología ha encontrado que no es aplicable en este campo. Esta conclusión resulta inevitable cuando se consideran las así llamadas revoluciones en biología descritas en las historias de casos dadas más arriba. Hasta en los casos en que existió un cambio más bien revolucionario, no sucedió en absoluto del modo como lo describe Kuhn. Existe una cantidad de distinciones marcadas. En primer lugar, no hay una diferencia neta entre las revoluciones y la “ciencia normal”. Lo que se encuentra es una gradación completa entre los cambios teóricos menores y los mayores. Una cantidad de “revoluciones” menores tiene lugar incluso en cualquiera de los períodos que Kuhn podría designar como “ciencia normal”: Kuhn también admitió esto hasta cierto punto (Hoyningen-Huene, 1993), pero no por ello abandonó su distinción entre revoluciones y ciencia normal.

La introducción de un nuevo paradigma de ningún modo da siempre por resultado el reemplazo inmediato del viejo. Como consecuencia, la nueva teoría revolucionaria puede coexistir con la vieja. De hecho, pueden coexistir hasta tres o cuatro paradigmas. Por ejemplo, después de que Darwin propusiera la selección natural como mecanismo de la evolución, el saltacionismo, la ortogénesis y el lamarckismo compitieron con el seleccionismo durante los siguientes ochenta años (Bowler, 1983). No fue hasta la síntesis evolutiva de la década de 1940 que estos paradigmas competidores perdieron su credibilidad.

Kuhn no traza una distinción entre los cambios teóricos provocados por los nuevos descubrimientos y los que son resultado del desarrollo de conceptos enteramente nuevos. Los cambios producidos por los nuevos descubrimientos suelen tener un impacto mucho menor sobre el paradigma que los cataclismos conceptuales. Por ejemplo, la introducción de la biología molecular por medio del descubrimiento de la estructura de la doble hélice sólo tuvo consecuencias conceptuales menores. No se dio prácticamente ningún cambio paradigmático durante la transición de la genética a la biología molecular, como ha sido señalado por Maynard Smith y otros.

El mayor efecto de la introducción de un nuevo paradigma puede ser una aceleración masiva de la investigación en el área. Esto se ve particularmente bien ilustrado por la explosión de investigaciones filo genéticas tras la propuesta por parte de Darwin de la teoría de la ascendencia común. En anatomía comparada, lo mismo que en paleontología, gran parte de la investigación posterior a 1860 estuvo dirigida a la búsqueda de la posición filogenética de taxones específicos, en particular los primitivos y aberrantes. Existen muchas otras instancias en las cuales descubrimientos notables provocaron relativamente poca conmoción en la estructura

teórica del campo. El inesperado hallazgo de Meyen y Robert Remak de que las células nuevas se originan por la división de células viejas y no por la conversión del núcleo en una nueva célula tuvo un efecto notablemente escaso. Del mismo modo, en lo que respecta a la teoría genética, el descubrimiento de que el material genético está constituido por ácidos nucleicos y no por proteínas tampoco llevó a un cambio de paradigma.

La situación es algo diferente en relación con el desarrollo de nuevos conceptos. Cuando la teorización de Darwin forzó la inclusión de los seres humanos en el árbol de la ascendencia común, provocó por cierto una revolución ideológica. Por otro lado, como subrayó correctamente Popper, el nuevo paradigma hereditario de Mendel no tuvo efecto revolucionario. Los cambios conceptuales tienen mucha más importancia que los nuevos descubrimientos. Por ejemplo, el reemplazo del pensamiento esencialista por el poblacional tuvo un impacto revolucionario en los campos de la sistemática, de la biología evolutiva e incluso fuera de la ciencia (en la política). Este cambio influyó profundamente sobre la interpretación del gradualismo, la especiación, la macroevolución, la selección natural y el racismo. El rechazo de la teleología cósmica y de la autoridad de la Biblia ha tenido efectos igualmente radicales sobre la interpretación de la evolución y la adaptación.

El impacto de un nuevo concepto o descubrimiento revolucionario sobre el paradigma prevaleciente es altamente variable. En el caso de la teoría darwinista de la selección natural, el compromiso ideológico del paradigma precedente con el esencialismo, el teísmo, la teleología y el fisicalismo hizo necesaria no sólo la más profunda revolución nunca producida por una nueva teoría, sino también el más largo período de demora (Mayr, 1991).

La publicación en 1859 de *El origen de las especies* de Darwin fue algo único porque representó una revolución científica múltiple. Me refiero al caso muy especial en que se proponen en forma simultánea varias teorías revolucionarias, como la de la ascendencia común y la de la selección natural. Se trata, en realidad, de dos revoluciones científicas independientes, y cada una puede existir sin la otra. La aceptación entusiasta de la teoría de la ascendencia común y la virtual no aceptación de la teoría de la selección natural en los primeros ochenta años posteriores a 1859 prueban en forma clara esta independencia. La razón para la diferencia en la recepción es que la ascendencia común resultaba fácilmente compatible con el pensamiento de la época, lo cual no era el caso de la selección natural.

El no hallar prácticamente una confirmación de la tesis kuhniana en un estudio de los cambios teóricos en biología fuerza inevitablemente a preguntar qué fue lo que indujo a Kuhn a proponerla. En virtud de que gran parte de las explicaciones en la física se relaciona con los efectos de leyes universales —como no las hay en biología—, es en verdad posible que las explicaciones que involucren dichas leyes se hallen sometidas a las revoluciones kuhnianas. Pero también se debe recordar que Kuhn era físico y que su tesis, al menos según la presentó en sus escritos tempranos, refleja el

pensamiento esencialista y saltacionista tan difundido entre los físicos. Para Kuhn, cada paradigma era en esa época de la naturaleza del *eidos* o esencia platónica, y únicamente podía cambiar mediante su reemplazo por un nuevo *eidos*. La evolución gradual resultaría impensable en este marco conceptual. Las variaciones de un *eidos* son sólo “accidentes”, como fueron llamadas por los filósofos escolásticos, y por eso la variación en el período que se extiende entre cambios de paradigma resulta esencialmente irrelevante y representa sólo la “ciencia normal”. El cuadro de cambio teórico que Kuhn pintó en 1962 era compatible con el pensamiento esencialista de los fisicalistas. Es, empero, incompatible con el pensamiento gradualista de un darwinista. Por eso no cabe sorprenderse de que los epistemólogos darwinistas hayan introducido una conceptualización por completo diferente del cambio teórico en biología, habitualmente denominada epistemología evolucionista.

La tesis principal de la epistemología evolucionista es que la ciencia, tal como la refleja su epistemología actualmente aceptada, avanza de un modo muy semejante a como lo hace el mundo orgánico durante el proceso darwinista. El progreso epistemológico está, por consiguiente, caracterizado por la variación y la selección.

Quizá se podrían sacar de estas observaciones las siguientes conclusiones:

- 1) Existen por cierto revoluciones mayores y menores en la historia de la biología.
- 2) Sin embargo, incluso las revoluciones mayores no necesariamente representan cambios de paradigma súbitos y radicales. Un paradigma anterior y el que lo sigue pueden coexistir durante largos períodos. No son forzosamente inconmensurables.
- 3) Las ramas activas de la biología no parecen experimentar períodos de “ciencia normal”. Siempre tiene lugar una serie de revoluciones menores entre las mayores. Los períodos sin esas revoluciones sólo se encuentran en las ramas inactivas de la biología, pero no sería adecuado denominarlos “ciencia normal”.
- 4) Las descripciones de la epistemología evolutiva darwinista parecen ajustarse al cambio teórico en biología mejor que la descripción que hace Kuhn de las revoluciones científicas. Las áreas activas de la biología experimentan un flujo constante de nuevas conjeturas (variación darwinista), y algunas de éstas tienen más éxito que otras. Se podría decir que las exitosas son “seleccionadas” hasta que son reemplazadas por otras aún mejores.
- 5) Es probable que un paradigma prevaleciente sea más fuertemente afectado por un concepto nuevo que por un descubrimiento.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Bowler, P. J. (1983), *The eclipse of Darwinism*, Baltimore, The Johns Hopkins

- University Press [trad. esp.: *El eclipse del darwinismo*, Barcelona, Labor, 1985].
- Darwin, C. (1859), *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*, Londres, John Murray [1964, facsímil de la primera edición, Cambridge, MA, Harvard University Press] [trad. esp.: *El origen de las especies*, Madrid, Edaf, 1998].
- Hahlweg, K. y C. A. Hooker (1989), *Issues in evolutionary epistemology*, Albany, State University of New York Press.
- Hoyningen-Huene, P. (1993), *Reconstructing scientific revolutions: Thomas S. Kuhn, philosophy of science*, Chicago, Chicago University Press.
- Kuhn, T. (1962), *The structure of scientific revolutions*, Chicago, Chicago University Press [trad. esp.: *La estructura de las revoluciones científicas*, México, Fondo de Cultura Económica, 1971].
- Mayr, E. (1946), "History of North American bird fauna", *Wilson Bulletin*, N. 58, pp. 3-41.
- (1972), "The nature of the Darwinian revolution": *Science*, N. 176, pp. 981-989.
- (1982), *The growth of biological thought: Diversity, evolution and inheritance*, Cambridge, MA, Harvard University Press.
- (1991), *One long argument*, Cambridge, MA, Harvard University Press [trad. esp.: *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*, Barcelona, Crítica, 1992].
- (1994), "The advance of science and scientific revolutions", *Journal of the History of Behavioral Sciences*, N. 30, pp. 328-334.
- Roger, J. (1997), *Buffon: A life in natural history*, Ithaca, Cornell University Press.
- Weismann, A. (1883), *Über die Vererbung*, Jena, Gustav Fischer.

10

Otra mirada al problema de la especie

La especie, junto con el gen, la célula, el individuo y la población local, son en biología las unidades más importantes. La mayor parte de la investigación en biología evolutiva, ecología, biología conductual y casi cualquier otra rama de la biología tiene que ver con especies. ¿Cómo se puede llegar a conclusiones significativas en esta investigación si no se sabe lo que es una especie y, aún peor, cuando diferentes autores hablan acerca de distintos problemas pero emplean para ellos la misma palabra: especie? Pero, según parece, esto sucede todo el tiempo, y es lo que se designa como el problema de la especie. Quizá no haya otra cuestión en biología sobre la cual reine tanta disensión como sobre el problema de la especie. Todos los años se publican varios trabajos, y hasta volúmenes enteros, que intentan lidiar con eso.

La especie constituye por cierto un problema fascinante. A pesar de la maduración del darwinismo todavía se está lejos de haber alcanzado unanimidad sobre el origen de nuevas especies, sobre su significado biológico y sobre la delimitación de los taxones específicos. El grado de confusión remanente ha sido vívidamente iluminado por un libro reciente sobre el concepto de especie filogenética (Wheeler y Meier, 2000). Del análisis de algunos de los autores que participan en la obra resulta muy evidente que no se hallan al tanto de gran parte de la bibliografía actual. El resultado es una gran confusión. Esto me indujo, contrariando mis intenciones previas, a escribir aquí una vez más acerca del problema de la especie, aunque analicé el tema últimamente (Mayr, 1987; 1988; 1996; 2000). Desgraciadamente, varios de los autores de trabajos recientes sobre esta cuestión sólo poseían una experiencia práctica limitada con las especies. Nunca habían lidiado con situaciones taxonómicas concretas que involucraran el rango (¿especie o no?) de poblaciones naturales; en otras palabras, no tenían experiencia práctica con especies reales en la naturaleza. Sus teorías no consiguen aportar respuestas para el taxónomo practicante. Se presume que estoy bien calificado para tratar este tema, al haber analizado el problema de la especie en 64 libros y trabajos científicos publicados entre 1927 y 2000. También tuve que tomar decisiones sobre el estatus de especie cuando describí 26 nuevas especies y 473 nuevas subespecies de aves. Además, tuve que decidir sobre el rango de taxones de nivel específico en veinticinco revisiones genéricas y reseñas sobre fauna. De ahí que no debieran existir dudas acerca de mi idoneidad como sistemático practicante.

La lectura de algunos trabajos recientes sobre la especie ha resultado ser una experiencia más bien perturbadora para mí. Sólo hay un término que se ajusta a algunos de estos autores: *taxonomistas de sillón*. Como nunca habían analizado personalmente ninguna población específica ni estudiado especies en la naturaleza, carecían de toda percepción de lo que son en realidad. Darwin ya conocía esto cuando, en septiembre de 1845, escribió a Joseph Hooker: “Cuán dolorosamente cierta es vuestra observación de que nadie tiene prácticamente derecho de examinar la cuestión de la especie si no ha descrito muchas en detalle” (Darwin, 1887: 253). Estos taxonomistas de sillón tienden a cometer los mismos errores que se han señalado en forma repetida en la bibliografía última. Hay que admitir que la bibliografía relevante está bastante dispersa, y parte de ella puede resultar más bien inaccesible a quien no es taxonomista. Sin embargo, como el concepto de especie es tan importante en la filosofía de la ciencia, se deberían hacer todos los esfuerzos posibles para clarificarlo. Intento presentar aquí, desde la perspectiva de un sistemático practicante, un panorama conciso de los aspectos más importantes del “problema de la especie”.

La especie es la unidad principal de evolución. Una comprensión cabal de la naturaleza biológica de la especie es fundamental para escribir sobre evolución, y en realidad sobre casi cualquier aspecto de la filosofía de la biología. Un estudio de la historia de la especie ayuda a disipar algunas de las malas interpretaciones (Mayr, 1957; Grant, 1994).

¿CUÁL ES LA NATURALEZA DEL PROBLEMA?

Existe una serie de respuestas posibles a esta pregunta. ¿Es quizá que diferentes tipos de organismos tienen en realidad distintos tipos de especies? Esto es concretamente así, porque lo que se denomina especie en los organismos que se reproducen en forma asexual (agamospecie) es en realidad algo muy diferente de la especie en los organismos que se reproducen sexualmente (véase más abajo). Pero también se puede preguntar si incluso todas las especies en los organismos que se reproducen en forma sexual son de una sola clase.

¿HAY DIFERENTES CLASES DE TAXONES ESPECÍFICOS?

No se dispone aún de un buen análisis comparativo en el cual se confronten taxones específicos que difieran radicalmente en su estructura poblacional. Como ornitólogo estoy bien familiarizado con las especies de aves. Éstas tienden a adaptarse a las condiciones locales produciendo razas geográficas (subespecies) (Mayr y Diamond, 2001). Puede plantearse la pregunta acerca de si esta clase de especie

geográficamente variable es la misma que la especie de insectos herbívoros estrictamente específicos del hospedero entre los que la especiación se produce mediante la colonización de una nueva especie hospedera (habitualmente por medio de un proceso de especiación más o menos simpátrico). Mientras que un buen porcentaje de especies de aves muestra variación geográfica y forma subespecies, convirtiéndose así en especies politípicas, la mayor parte de los herbívoros específicos del hospedero parecen permanecer monotípicos.

La especiación por colonización de un nuevo hospedero tiene lugar siempre por gemación, y la especie parental permanece sin cambios. En buena medida se ignora cuántos taxones de animales, plantas, hongos y protistas poseen modos de especiación que podrían producir diferentes clases de taxones específicos. Por ejemplo, ¿los poliploides son una especie de clase diferente de la de los diploides? Queda mucha investigación por hacer.

Una fuente principal del problema de la especie es que la palabra especie se ha empleado para dos entidades completamente distintas: para conceptos de especie y para taxones de especie o taxones específicos.

Un *concepto de especie*, como lo dice la expresión, es el concepto que los naturalistas o los sistemáticos tienen del papel que una especie desempeña en la naturaleza. ¿En qué tipo de fenómenos están pensando cuando emplean la palabra especie?

Un taxón de especie o específico es una población de organismos que cumple los requisitos para ser reconocido como taxón específico de acuerdo con un concepto de especie determinado.

El concepto de especie y el taxón específico son dos fenómenos enteramente diferentes, como resulta obvio a partir de estas definiciones. Se produce un problema de la especie cuando un autor confunde los dos fenómenos. Examinaré, por tanto, los diversos usos de la palabra especie con más detalle.

CONCEPTOS DE ESPECIE

El concepto tipológico de especie

Los autores desde Platón y Aristóteles hasta Linneo y los de principios del siglo XIX reconocían especies, *eide* (Platón) o clases (Mill) basándose en su diferencia. La palabra especie daba la idea de una clase de objetos cuyos miembros comparten ciertas propiedades definitorias. Su descripción distinguía una especie dada de todas las otras. Una clase tal es constante, no cambia con el tiempo, y todas las desviaciones de la descripción de la clase son sólo accidentes, sea, manifestaciones imperfectas de su esencia (*eidos*). Mill introdujo en 1843 la palabra clase por especie, y desde entonces los filósofos han usado ocasionalmente la expresión clase natural por especie (tal como se la definió más arriba), en particular luego de que B. Russell

y Quine la adoptaran.

El uso actual del término especie para objetos inanimados tales como especies nucleares o especies de minerales refleja este concepto tipológico clásico. Hasta el siglo XIX éste era también el concepto de especie más práctico en biología. Los naturalistas estaban ocupados haciendo un inventario de especies en la naturaleza y el método que empleaban para distinguirlas era el procedimiento de identificación de la clasificación descendente (Mayr, 1982; 1992a; 1992b). Las especies eran reconocidas por sus diferencias; eran clases y eran tipos. Con este concepto existió una serie de diferentes denominaciones: especie linneana, especie tipológica y especie morfológica. En el concepto tipológico era aceptable una cantidad limitada de variación, y en años recientes un número creciente de especies animales se reconoció por caracteres no morfológicos, tales como la conducta o las feromonas. La mayoría de las especies hermanas, por ejemplo, no se ajustaba a la terminología del concepto de especie morfológica. Por esta razón se debería quizá emplear más bien el término “concepto de especie fenotípica”, reconocible por el grado de su diferencia fenotípica.

En la época de Linneo este concepto se sustentaba en tres tipos de observaciones o consideraciones. En primer lugar, en el principio de lógica de que la variación tiene que ser repartida en especies. Segundo, en la observación de los naturalistas de que la variación orgánica consistía en especies. No había discusión acerca de cuáles eran las especies de aves que se encontraban en el jardín. Y tercero, en el dogma cristiano de que la variedad de la naturaleza viviente consistía en los descendientes de la pareja de cada clase creada por Dios al comienzo. Y por eso Linneo y sus contemporáneos no encontraron grandes dificultades para clasificar los individuos orgánicos en especies. De hecho, aplicaron este principio no sólo a la naturaleza viviente sino también a entidades inanimadas tales como los minerales. La especie tipológica es una entidad que difiere de otras especies en virtud de constantes diferencias diagnósticas, pero lo que se puede considerar una diferencia diagnóstica es algo subjetivo. El así llamado concepto de especie tipológica es simplemente un modo arbitrario de delimitar taxones específicos. Los resultados de este procedimiento son clases naturales, que no poseen necesariamente las propiedades de una especie biológica.

El criterio para el estatus de especie en el caso del concepto de especie morfológica (tipológica) es el grado de diferencia fenotípica. De acuerdo con este concepto, una especie se reconoce por una diferencia intrínseca reflejada en su morfología, y esto es lo que hace a una especie claramente diferente de cualquiera y de todas las otras. De acuerdo con este concepto, una especie es una clase reconocible por sus caracteres definitorios. Un taxonomista de museo o de herbario que tiene que clasificar numerosas colecciones según el espacio y el tiempo y adjudicarlas a taxones concretos y en lo posible claramente delimitados, puede hallar muy conveniente reconocer especies estrictamente fenéticas en estas actividades catalogadoras. Paso a señalar las dificultades provocadas por este enfoque.

Con el tiempo se desarrollaron falencias en el concepto tipológico. Con frecuencia cada vez mayor se encontraron en la naturaleza especies que contenían numerosos fenos intraespecíficos claramente distintos —o sea diferencias causadas por el sexo, la edad, la estación o la variación genética ordinaria—, tan distintos entre sí que miembros de la misma población a veces diferían unos de otros de modo más notorio que las especies generalmente reconocidas como válidas.

A la inversa, en muchos grupos de animales y plantas se descubrieron especies crípticas similares en extremo y virtualmente indistinguibles que, allí donde coexistían en la naturaleza, no se cruzaban en la reproducción sino que mantenían la integridad de sus respectivos reservorios génicos. Esas *especies hermanas* o crípticas invalidan, por cierto, un concepto de especie basado en el grado de diferencia. Aparecen con mayor o menor frecuencia en casi todos los grupos de organismos (Mayr, 1948), pero según parece son particularmente comunes entre los protozoarios. Sonneborn (1975) acabó reconociendo catorce especies hermanas en lo que él al principio había considerado como una sola especie, *Paramecium aurelia*. Muchas especies hermanas son genéticamente tan diferentes entre sí como las especies morfológicamente distintas.

Quizá la mayor debilidad del concepto de especie tipológica es que no logra responder a la pregunta darwiniana “¿por qué?”. No echa luz sobre las razones para la existencia de especies discretas en aislamiento reproductivo en la naturaleza. No dice nada acerca de la significación biológica de la especie. Las así llamadas definiciones morfológicas de especie no son otra cosa que instrucciones operativas de factura humana para demarcar taxones específicos.

El concepto de especie biológica

Una observación hecha por los naturalistas propuso un criterio enteramente diferente sobre el cual basar el reconocimiento de especies. Se trataba de que los individuos de una especie configuran una comunidad reproductiva. Los miembros de especies diferentes, incluso cuando coexisten en la misma localidad, normalmente no se reproducen cruzándose entre sí. Una barrera invisible las divide en comunidades reproductivas. Cada comunidad en aislamiento reproductivo se denomina *especie biológica*. El concepto que basa el reconocimiento de especies sobre la reproducción se denomina *concepto biológico de especie* (CBE).

Defino la especie biológica como “grupos de poblaciones naturales que se reproducen en forma cruzada y que se hallan reproductivamente (genéticamente) aisladas de otros grupos semejantes”. El énfasis de esta definición ya no cae sobre el grado de diferencia morfológica sino más bien sobre la relación genética. En definiciones anteriores incluí el cruzamiento reproductivo potencial de poblaciones coespecíficas geográficamente separadas. En la actualidad, considero superflua la palabra potencial porque cruzamiento implica la posesión de mecanismos aislantes

que permiten el cruzamiento reproductivo de poblaciones a las que barreras extrínsecas se lo impiden. El concepto de cruzamiento incluye entonces la propensión a cruzarse; indica una propensión: una población espacial o cronológicamente aislada, por supuesto, no se reproduce cruzándose con otras poblaciones, pero puede tener la propensión a hacerlo cuando el aislamiento extrínseco llegue a su fin. El estatus de especie es propiedad de las poblaciones, no de los individuos. Una población no pierde su estatus de especie cuando ocasionalmente uno de sus individuos comete un error y se híbrida con otra especie.

Es muy importante comprender lo que la palabra concepto significa cuando se la combina con la palabra especie. Da a entender el significado de la especie en la naturaleza. Una población o grupo de poblaciones es una especie, de acuerdo con el CBE, si configura una comunidad reproductiva y no se reproduce con miembros de otras comunidades semejantes. El CBE, así definido, desempeña un papel concreto en la naturaleza y difiere en este respecto de todos esos otros así llamados conceptos de especie que no son más que instrucciones, basadas en el juicio humano, acerca de cómo delimitar taxones específicos. Todo así llamado nuevo concepto de especie que se proponga tiene que ser puesto a prueba para verificar si realmente incorpora un nuevo significado de la especie en la naturaleza o si es simplemente un nuevo conjunto de instrucciones para la delimitación de taxones específicos basado en un concepto de especie determinado.

Esta nueva interpretación de las especies de los organismos subrayaba que las especies biológicas son algo muy diferente de las clases naturales de la naturaleza inanimada. Esto no se comprendió plenamente hasta que Darwin legitimó el hacer preguntas “¿por qué?” en biología. Para lograr una comprensión real del significado de especie fue necesario preguntar: ¿Por qué hay especies? ¿Por qué no se encuentra en la naturaleza simplemente una continuidad ininterrumpida de individuos similares o más ampliamente divergentes? (Mayr, 1988b). La razón, por supuesto, es que cada especie biológica es un conjunto de genotipos armónicos y bien equilibrados. Un cruzamiento reproductivo indiscriminado de todos los individuos en la naturaleza llevaría a un colapso inmediato de estos genotipos armónicos. El estudio de los híbridos, con su reducida viabilidad (al menos en la F_2) y fertilidad, lo ha demostrado de manera abundante. Por consiguiente existe un premio muy selectivo para la adquisición de dispositivos, actualmente denominados *mecanismos aisladores*, que favorezcan la reproducción con individuos coespecíficos y que inhiban el apareamiento con individuos no coespecíficos. Esta conclusión aporta la verdadera significación de la especie. La especie habilita la protección de genotipos armoniosos y bien integrados. Es sobre esta percepción que se basa el CBE.

El CBE es sumamente significativo en situaciones locales en que poblaciones diferentes en condiciones de reproducirse se hallan en contacto entre sí. La decisión acerca de cuáles de esas poblaciones se consideran especies no se toma basándose en su grado de diferencia. Se les asigna estatus de especie sobre una base puramente

empírica, o sea, sobre el criterio observado de presencia o ausencia de cruzamiento reproductivo. Observaciones de la situación local han demostrado claramente la superior confiabilidad del criterio de cruzamiento reproductivo sobre el del grado de diferencia. Esta conclusión se sustenta en numerosos análisis detallados de biota locales. Me refiero, por ejemplo, a las plantas de Concord Township (Mayr, 1992a), a las aves de Norteamérica (Mayr y Short, 1970) y a las aves de Melanesia septentrional (Mayr y Diamond, 2001). En particular, no existe dificultad cuando hay una continuidad de poblaciones y el flujo génico da como resultado una cohesión genotípica del conjunto de poblaciones. Es esta combinación de cruzamiento reproductivo y flujo génico lo que confiere a un taxón de especie biológica su cohesión interna.

El CBE tiene una larga historia. Empezó con Buffon en 1749 (Sloan, 1987) y continuó con K. Jordan, E. Poulton, E. Stresemann y B. Rensch. Es sumamente delusorio sostener, como hicieron algunos genetistas, que Dobzhansky fue el autor del CBE. Algunos historiadores recientes han acreditado en mi cuenta la autoría del CBE. Tampoco es correcto. Mi mérito fue proponer una definición simple, concisa, que es en la actualidad casi universalmente empleada en trabajos que tienen que ver con el CBE. Pero fue esta definición, más que cualquier otra cosa, lo que propició su aceptación.

Crítica del CBE. ¿Por qué al CBE, aunque está tan ampliamente aceptado, se lo ataca todavía con tanta frecuencia? Un análisis de numerosos trabajos críticos del CBE me lleva a la conclusión de que la crítica se debe en forma casi invariable a una falla de los autores para hacer una distinción clara entre la categoría de especie (concepto de especie) y el taxón de especie o específico. El CBE (y la definición de especie) tiene que ver con la definición de la categoría de especie y con el concepto sobre el que se basa. Este concepto, la protección de un reservorio génico armonioso, es estrictamente biológico y por supuesto sólo tiene sentido donde un reservorio génico se pone en contacto con los de otras especies, o sea, en una localidad determinada en un momento determinado (la situación no dimensional). Únicamente donde dos poblaciones naturales se encuentran en el espacio y en el tiempo se puede determinar qué es lo que es responsable del mantenimiento de su integridad. En las especies que se reproducen sexualmente nunca cabe ninguna duda acerca de cuál es la barrera reproductiva. Dos especies simpátricas estrechamente emparentadas conservan su diferencia no porque difieran en ciertos caracteres taxonómicos sino porque son reproductivamente incompatibles. La definición de gemelos monocigóticos, como Simpson (1961) señaló con tanta razón, suministra un equivalente causal homólogo. Dos hermanos similares no son gemelos monocigóticos porque sean tan similares, sino que son tan similares porque son gemelos monocigóticos. Es el concepto de aislamiento reproductivo lo que suministra el patrón de medida para delimitar los taxones específicos, y esto sólo puede estudiarse directamente en la situación no

dimensional. Sin embargo, como los taxones específicos poseen una extensión en el espacio y el tiempo, el estatus de especie de poblaciones no contiguas debe determinarse por inferencia (véase más abajo).

Como presenté últimamente un análisis detallado de una serie de objeciones al CBE no voy a repetirme; simplemente remito al lector a ese estudio (Mayr, 1992a: 222-231). Aquí sólo contesto algunas críticas que se han hecho en forma más reciente.

Al enterarse de que el CBE refleja la situación no dimensional Kimbel y Rak (1993: 466) concluyeron que constituye “un fracaso del concepto biológico de especie para explicar el criterio de persistencia temporal de la individualidad”. Esta objeción confunde el concepto de especie con la delimitación de taxones específicos. Se llega a la definición del concepto de especie con la condición de la no dimensionalidad, pero los taxones específicos tienen, por supuesto, una extensión en el espacio y en el tiempo: no se crean de nuevo en cada generación. El CBE presenta la gran ventaja de suministrar un patrón de medida que permite inferir cuáles poblaciones en el espacio y en el tiempo deberían combinarse en un conjunto reproductivamente cohesivo de poblaciones y cuáles deberían quedar fuera. Como mostraré enseguida, ninguno de los conceptos de especie competidores posee ese criterio.

Quiero subrayar, en particular, que *evolucionar* no constituye un criterio de especie, como ha sido sostenido por una serie de autores recientes. Las especies no difieren en este sentido de otras entidades vivientes. Cada especie, por supuesto, es producto de la evolución, pero ése es también el caso de cada población, de cada aislado, de cada grupo de especies, y de cada taxón monofilético superior.

Una población o un grupo de poblaciones constituye una especie según el CBE porque es una comunidad reproductiva y no se reproduce con otras especies. La especie biológica así definida desempeña un papel concreto en la naturaleza, y este concepto de especie difiere en este aspecto de todos los otros así llamados conceptos de especie que no son más que instrucciones basadas en el juicio humano sobre cómo delimitar los taxones específicos. Todo nuevo concepto de especie que se proponga tiene que ser puesto a prueba para verificar si realmente incorpora un nuevo significado de la especie en la naturaleza, o si es simplemente un nuevo conjunto de instrucciones para la delimitación de taxones específicos.

Dificultades para aplicar el CBE. Las especies evolucionan, como todo lo que pertenece a la naturaleza viviente. Con el correr del tiempo, las subespecies pueden convertirse en especies incipientes y finalmente en especies plenarias. En cada grupo de organismos existen situaciones en las cuales las poblaciones se hallan en ese estado intermedio entre “no todavía una especie” y “una especie ya plenaria”. En lo que respecta a las especies biológicas en las aves, esto es válido en particular para las poblaciones geográficamente aisladas (Mayr y Diamond, 2001). El estatus de esas

poblaciones sólo puede determinarse por inferencia. Se debe preguntar: ¿indica el fenotipo de esas poblaciones que hayan alcanzado el nivel de especie? La respuesta a esta pregunta será necesariamente subjetiva. Pero por fortuna el porcentaje de casos discutibles es pequeño. La evolución es responsable del hecho de que se tropiece con esos casos límite en la aplicación de cualquier concepto de especie. Para un análisis más detallado véase Mayr (1988a; 1992; 1996).

Antes de pasar a un análisis de situaciones más difíciles permítaseme repetir que el CBE no es aplicable a los organismos asexuales, que forman clones, no poblaciones. Como los organismos asexuales mantienen su genotipo de una generación a otra al no efectuar cruzamientos reproductivos con otros organismos, no tienen necesidad de ningún dispositivo (mecanismos aisladores) para proteger la integridad y la armonía de su genotipo. En esto concuerdo enteramente con Ghiselin (1974).

La mayor parte de las críticas al CBE se dirigen a decisiones tomadas cuando se lo aplica en la delimitación de taxones específicos. El empleo del CBE como patrón de medida para ordenar poblaciones contiguas en cruzamiento reproductivo no plantea dificultades. Sin embargo, parecería que el criterio de cruzamiento reproductivo no puede aplicarse a la delimitación de especies cuando estén involucradas poblaciones aisladas, ya sea en el tiempo o en el espacio. He presentado con gran detalle el razonamiento usado por los defensores del CBE al asignar esas poblaciones a especies biológicas (últimamente en Mayr, 1988a; 1988b; 1992a). Paso a resumir mis argumentos pero remito a las publicaciones citadas para mayor detalle.

La dificultad básica es que cada población aislada constituye un reservorio génico independiente y evoluciona en forma separada de lo que sucede en el cuerpo principal de la especie a la que pertenece. Por esta razón toda población aislada en forma periférica es en potencia una especie incipiente. El análisis cuidadoso de su genética y de la naturaleza de sus mecanismos aisladores ha mostrado, por cierto, que algunas se encuentran en camino de convertirse en nuevas especies, y algunas pueden haber ya pasado este umbral. En áreas apropiadas para esa pauta de distribución, particularmente en regiones insulares, cada especie principal se halla usualmente rodeada de varias poblaciones que han alcanzado la etapa de ser aloespecie, pero, en lo que al conjunto de éstas se refiere, se debe hacer una inferencia basada en todos los datos y criterios disponibles acerca de cuánto han avanzado por el camino de llegar a ser una especie aparte. Al hacer esta inferencia hay que estar claramente conscientes de lo que realmente se está haciendo. Se están estudiando las pruebas disponibles (propiedades de poblaciones específicas) para determinar si las respectivas poblaciones satisfacen el concepto de especie (la definición del concepto). La lógica de este procedimiento ha sido bien enunciada por Simpson (1961: 69; véase también Mayr, 1992a: 230). Esto significa que no se sostiene que son tan similares porque pertenecen a la misma especie, sino más bien que se infiere que pertenecen a la misma especie porque son tan similares. La biología molecular, por supuesto, ha proporcionado muchos más hechos sobre los cuales basar las conclusiones que los

puros hechos morfológicos, previamente los únicos disponibles para el taxonomista.

La mayor dificultad práctica con que tropieza el investigador es la aparición de evolución en mosaico. Algunas poblaciones pueden adquirir aislamiento reproductivo pero sólo una mínima diferencia morfológica (resultan especies hermanas), mientras que otras poblaciones pueden adquirir morfologías notablemente distintas pero no mecanismos aisladores. Del mismo modo, las tasas de divergencia molecular y la adquisición de especializaciones de nicho varían en forma independiente de la adquisición de aislamiento reproductivo.

Incluso si se aceptan todas las dificultades, resulta evidente que el intento de emplear todos los hechos disponibles para llegar a la decisión correcta puede suministrar una clasificación mucho más significativa que una decisión arbitraria basada simplemente en el grado de diferencia morfológica. Por cierto, la asignación de poblaciones a especies biológicas basándose en el conjunto de criterios analizados por Mayr (1969: 181-187) no habrá de eliminar la posibilidad de un error ocasional. Sin embargo, no hay disponible un método mejor para un biólogo.

Cronoespecies. Los linajes filéticos cambian con el tiempo, algunos muy lentamente, otros rápidamente. En su debido momento el taxón específico que representa el linaje filético puede cambiar lo suficiente como para ser considerado un nuevo taxón específico, diferente de su especie parental. Esto no constituye especiación propiamente dicha sino sólo evolución filética, el cambio genético dentro de un mismo linaje; la cantidad de especies sigue siendo la misma. El problema que afronta el paleontólogo es cómo delimitar taxones específicos dentro de un linaje filético continuo. Esto ha sido intentado por Simpson (1961), por Hennig (1966) y por Wiley y Maydem (2000), pero en todos los casos con poco éxito. He presentado un análisis de este problema en una ocasión anterior (Mayr, 1988b). Simpson, en realidad, no tenía una solución, y la de Hennig era muy arbitraria e insatisfactoria. En ausencia de mejores criterios el paleontólogo se halla forzado a apoyarse en brechas del registro fósil.

¿Existen variantes del CBE? En los últimos cincuenta años se han propuesto una cantidad de conceptos de especie como mejoras del CBE, corrigiendo algunas de sus deficiencias. Francamente, no me han convencido de que ninguna de esas propuestas sea válida.

La propuesta de Simpson (1961) de un concepto evolutivo de especie acepta lo básico del CBE: que las especies son comunidades reproductivas aisladas. “Una especie evolutiva es un linaje (una secuencia de poblaciones descendiente de un ancestro) que evoluciona en forma separada de otras y con su propio papel y tendencias evolutivos unitarios” (1961: 153). No obstante, según esta definición cada población geográfica o cronológicamente aislada cumpliría los requisitos de especie evolutiva. Es, además, imposible determinar para cualquier población si tiene “su

propio papel evolutivo independiente [en el futuro] y tendencias históricas”. Ninguna de estas deficiencias se corrige en la reciente reformulación de la definición de Simpson (Wiley y Maydem, 2000: 73). El concepto de especie de Hennig (1966) está basado en el CBE, y él también acepta la estipulación de que una especie es una comunidad reproductiva. Sin embargo, su definición adolece del mito de que la especie vieja desaparece siempre que se origina una nueva. Por cierto, esto es verdad cuando la nueva especie se origina en la partición de la especie parental (*especiación dicopátrica*), pero no es válido para la especiación peripátrica, en la cual la especie parental puede seguir existiendo más o menos sin modificaciones luego de haber dado origen (por gemación) a una nueva especie (Mayr, 2000: 94-95). No existe brecha en el linaje parental.

Paterson (1985) propuso un “concepto de reconocimiento de especie”, que es, empero, sólo una versión reformulada del CBE (Mayr, 1996; 2000: 20-22; Raubenheimer y Crowe, 1987). No agrega nada a la comprensión del CBE.

El concepto ecológico de especie

El así llamado concepto ecológico de especie (Van Valen, 1976), basado en la ocupación de nicho de una especie, no es viable por dos razones. Las poblaciones locales en casi todas las especies más difundidas difieren en su ocupación de nicho. Una definición ecológica de especie requeriría que estas poblaciones se consideraran especies diferentes, si bien, según todos los otros criterios, es obvio que no lo son. Más fatal para el concepto ecológico de especie son las especies tróficas de los cíclidos (Meyer, 1990), que se diferencian dentro de un mismo conjunto de descendientes de los mismos padres. Están, finalmente, los numerosos casos (pero ninguno profundamente analizado) en que dos especies simpátricas parecen ocupar el mismo nicho, en conflicto con la regla de Gause. Todos estos hechos muestran no sólo cuántas dificultades tiene que afrontar un concepto ecológico de especie, sino también cuán incapaz es de responder a la pregunta darwiniana “¿por qué?” para la existencia de especies ecológicas.

¿Cuán importante es el rango específico? Willmann y Meier (2000: 115-116) piensan que es importantísimo. Yo creo que depende de la situación. En la mayor parte de las situaciones prácticas, en particular para los ecologistas y los estudiosos de la conducta que trabajan en una situación local, el rango de las poblaciones es muy importante. Estos trabajadores deben conocer el estatus de cualquier par de poblaciones que bien coexisten, o bien se hallan en contacto recíproco. Y aquí es donde el CBE permite llegar a conclusiones concretas con mayor facilidad que cualquier otro así llamado concepto de especie.

No muchos años atrás las leyes conservacionistas de los Estados Unidos otorgaron protección especial a organismos amenazados sólo cuando estuviesen

comprometidas especies plenarias. Protesté contra esta interpretación de la ley e insistí en que poblaciones particularmente preciosas debían protegerse aunque no tuviesen estatus plenario de especie. Apliqué este argumento a los leones montañoses de Florida (pantera de Florida) porque se trataba de una población local muy interesante, si bien no constituía una especie plenaria (Mayr y O'Brien, 1991). Esta interpretación fue finalmente aceptada por el gobierno federal debido a la gran presión de parte de los votantes de Florida. Para un ecologista que trabaja sobre la selección de hábitat de los gorriones canoros en poblaciones del área de la Bahía de San Francisco, resulta irrelevante si el gorrión canoro de las Islas Aleutianas se considera una especie separada o no. Excesivo énfasis en el estatus de especie puede en realidad, en ciertas situaciones, hallarse en conflicto con los mejores intereses del conservacionismo.

El taxón específico. El taxón de especie y el concepto de especie se confunden a menudo en los análisis del problema de la especie. Tienen, sin embargo, significados notablemente diferentes. El concepto de especie, como expliqué más arriba, se refiere al significado de la especie en el funcionamiento de la naturaleza. La palabra taxón se refiere a un objeto zoológico o botánico concreto, que consiste en poblaciones (o grupos de poblaciones) clasificables de organismos. El gorrión doméstico (*Passer domesticus*) y la patata (*Solanum tuberosum*) son taxones específicos. Los taxones de especie son particulares, biopoblaciones. Al ser particulares, pueden describirse y delimitarse frente a otros taxones específicos, pero no pueden definirse (Ghiselin, 1997). En otras palabras, un taxón específico consiste en un grupo de poblaciones que se ajusta a la definición de un concepto de especie.

Es curioso que la palabra taxón se haya introducido en la sistemática en forma tan reciente como 1950. Antes de esa fecha, en todas las situaciones en que ahora se emplea la palabra taxón, había que usar los términos categoría o concepto. Hablar de una categoría de especie politépica, como hice en 1942 porque la palabra taxón no estaba todavía disponible, era absurdo. El rango del taxón está dado por la categoría de la jerarquía linneana en que se halla situado.

Un taxón específico, al consistir en poblaciones, es multidimensional; consiste en poblaciones alopátricas. Las poblaciones periféricas en el espacio o el tiempo pueden estar en una etapa intermedia desde el punto de vista evolutivo. El catalogador de escritorio considera esto como una fastidiosa molestia, pero el evolucionista lo saluda como prueba de la acción de la evolución. Debido a lo incompleto del registro fósil, se encuentran sólo relativamente pocas series continuas de ancestros y descendientes, en las cuales es imposible una delimitación de especies. Sin embargo, varios paleontólogos intentaron articular una definición de especie que hiciese posible una separación de especies "verticales". De esas definiciones la más frecuentemente citada es el así llamado concepto de especie evolutiva de Simpson, que fue analizado más arriba. No obstante, fracasó en su objetivo principal.

Estatus ontológico del taxón específico. Ha habido una larga controversia entre los filósofos con respecto al estatus ontológico del taxón específico. Tradicionalmente, y hasta bien avanzado el siglo xx, la especie fue considerada por los filósofos como una clase platónica. Los naturalistas, empero, reconocían desde hada tiempo la naturaleza no clasicista de la especie biológica. A fin de tomar más visible la invalidez de la naturaleza de clase de la especie, Ghiselin (1974) y Hull (1976) propusieron considerar a las especies como individuos. Esto llamó la atención sobre algunas de las propiedades noclasicistas de la especie, tales como la localización espacio-temporal, su carácter circunscrito, su cohesión interna y su capacidad para el cambio (evolución). Aunque coincidieran en que las especies no son clases platónicas, la mayoría de los biólogos y ciertos filósofos se sentían igualmente insatisfechos acerca de denominar individuo a una especie, cuando puede de hecho consistir en millones o miles de millones de organismos individuales, y mostrar mucha menos cohesión que un solo individuo.

Por eso algunos naturalistas propusieron que el término población, aplicado a las especies durante más de cien años, se agregase al vocabulario de la filosofía de la ciencia para designar un fenómeno de la naturaleza, la especie biológica, para el cual ni la palabra clase (conjunto) ni la palabra individuo parecen apropiados (Mayr, 1988a; Bock, 1995). Los taxones de especie biológica son biopoblaciones, no clases. El pluralismo terminológico es la respuesta a esta diversidad.

Subespecie. La aceptación del CBE produjo tensión entre quienes proponían el concepto de especie linneano (tipológico) y quienes defendían el CBE. Cuando en una especie geográficamente variable se encontraban poblaciones con mínimas diferencias entre sí, se clasificaban como subespecies. Desde el punto de vista de la transmisión de información, esto constituía un método sumamente útil. En primer lugar, impidió que la categoría de especie se tomase demasiado heterogénea, al contener tanto especies biológicas válidas y sumamente diferenciadas como razas geográficas locales diferenciadas en forma mínima. En segundo lugar, suministraba de una sola vez información sobre el pariente más cercano de estas variantes geográficas y su alopatria. Cuando esas poblaciones son tratadas como especies plenarias esta información no está disponible. Es particularmente valiosa en géneros de más tamaño (Mayr y Ashlock, 1991: 105). Debe subrayarse que la terminología subespecífica es un dispositivo puramente taxonómico y no posee significación evolutiva. Por cierto, algunas subespecies, en particular las geográficamente aisladas, pueden llegar a convertirse en especies plenarias, pero la mayoría de las subespecies nunca alcanza ese rango.

El CBE, tal como lo presenté en 1942, se basaba en buena medida en las aves (E. Stresemann, B. Rensch, E. Mayr) y los insectos (K. Jordan, E. Poulton). La especiación en los equinoideos marinos parece tener lugar en buena medida como entre las aves (Mayr, 1954), y lo mismo parece suceder con los briozoarios marinos.

Es muy necesario estudiar las especies geográficamente variables en los organismos marinos.

Conceptos de pseudoespecie. En años recientes se introdujo una cantidad de así llamados nuevos conceptos de especie que en realidad no eran conceptos nuevos en absoluto, sino más bien nuevos procedimientos y criterios para la delimitación de taxones específicos. Sus autores ignoran la diferencia fundamental entre el concepto de especie y el taxón específico. Bock (1995) ha aportado un análisis perspicaz del significado de los términos categoría de concepto y taxón.

En la monografía reciente sobre el concepto de especie filogenética (Wheeler y Meier, 2000) se respaldan dos “conceptos de especie” filogenética diferentes. Los autores de estos dos conceptos admiten con franqueza que suministran descripciones de taxones específicos determinados. Mishler y Theriot (2000) afirman que “una especie es el taxón menos inclusivo reconocido en una clasificación filogenética formal [...]. Los organismos se agrupan en especies a causa de las pruebas de monofilia [...] son los grupos monofiléticos más pequeños que merecen reconocimiento formal”. De un modo similar, Wheeler y Platnick (2000) dicen de la especie filogenética que es “el conjunto más pequeño de poblaciones (sexual) o linajes (asexual) diagnosticable mediante una combinación singular de estados de carácter”. Por lo tanto, la diferencia morfológica es su criterio específico principal. Esto también se deduce claramente de la afirmación de Platnick: “allí donde existen, las ‘subespecies’ bien definidas y diagnosticables deberían denominarse simplemente especies” (2000: 174). En varios otros enunciados, estos autores repiten que cualquier población diagnosticable por hasta la menor diferencia bien definida es una especie. Esto no constituye la definición de un concepto y no es ni siquiera una definición satisfactoria, porque los taxonomistas probablemente disentirán entre sí acerca de lo que es “diagnosticable”: Su “significado” no tiene relación con el papel de la especie en la naturaleza. De ahí que no sea un concepto.

Wheeler y Platnick admiten que la aceptación de su concepto de especie llevaría a “un fuerte incremento de la cantidad de especies”. Esto, dicen, es compatible con un “objetivo fundamental de todos los conceptos de especie, descubrir cuántas clases de organismos existen”. No parecen percatarse de que “diferentes recuentos de especies basados en muy distintas definiciones de clases de especies” producirían resultados muy diversos. ¿Por qué debería aceptarse esa definición de especie que lleva a los más elevados totales de cantidad de especies? El concepto subyacente de estos así llamados conceptos de especie filogenética es claramente el grado de diferencia fenotípica. En todos los aspectos y a todos los fines, es un retorno al tradicional concepto de especie linneana.

Organismos que se reproducen asexualmente (agamopecies). El CBE depende del hecho del cruzamiento reproductivo entre poblaciones. Por esta razón, el concepto no

es aplicable a organismos que no tienen reproducción sexual. En los organismos que se reproducen asexualmente (de manera uniparental), las especies se distinguen en forma discrecional basándose en caracteres fenotípicos. La transferencia lateral de genes torna la delimitación recíproca de muchas agamospecies bacterianas en un asunto más bien arbitrario. Estas agamospecies tienen poco en común con la especie tradicional de los eucariotas. Es obvio que no satisfacen la definición del CBE.

Cualquier intento de proponer una definición de especie que sea igualmente aplicable a las poblaciones que se reproducen sexualmente y a las asexuales pierde de vista las características básicas de la definición de especie biológica (la protección de reservorios génicos armoniosos). Todos estos intentos, por tanto, han resultado insatisfactorios. Las agamospecies difieren entre sí por su grado de diferencia fenotípica. En la jerarquía linneana se hallan colocadas en la categoría de especies.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Bock, W. J. (1986), "Species concepts, speciation, and macroevolution", en K. Iwatsuki, P. H. Raven y W. J. Bock (comps.). *Modern aspects of species*, Tokyo, University of Tokyo Press, pp. 31-57.
- (1995), "The species concept versus the species taxon: Their roles in biodiversity analyses and conservation"; en R. Arai, R. M. Kato y Y. Doi (comps.), *Biodiversity and evolution*, Tokyo, National Science Museum Foundation, pp. 47-72.
- Darwin, C. (1887), "Correspondencia", en F. Darwin, *Life and letters of Charles Darwin*, Londres, John Murray, vol. 3.
- Ghiselin, M. T. (1974), "A radical solution to the species problem", *Systematic Zoology*, N. 23, pp. 536-544.
- (1997), *Metaphysics and the origin of species*, Albany, State University of New York.
- Grant, V. (1994), "Evolution of the species concept", *Biologisches Zentralblatt*, N. 113, pp. 401-415.
- Hennig, W. (1966), *Phylogenetic systematics*, Urbana, University of Illinois Press.
- Hull, D. (1976), "Are species really individuals?", *Systematic Zoology*, N. 25, pp. 174-191.
- Kimbel, W. H. y L. B. Martin (comps.) (1993), *Species, species concepts, and primate evolution*, Nueva York, Plenum Press.
- Kimbel, W. H. y Y. Rak (1993), "The importance of species taxa in paleoanthropology and an argument for the phylogenetic concept of the species category", en W. H. Kimbel y L. B. Martin (comps.), *Species, species concepts*,

- and primate evolution*, Nueva York, Plenum Press, pp. 461-484.
- Mayr, E. (1942), *Systematics and the origin of species*, Nueva York, Columbia University Press.
- (1948), “The bearing of the new systematics on genetical problems: The nature of species”; en *Advances in genetics*, vol. 2, Nueva York, Academic Press, pp. 205-237.
- (1954), “Geographical speciation in tropical echinoids”, *Evolution*, N. 8, pp. 1-18.
- (comp.) (1957), *The species problem*, American Association for the Advancement of Science Publication 50, Washington, DC, American Association for the Advancement of Science.
- (1969), *Principles of systematic zoology*, Nueva York, McGraw-Hill.
- (1982), *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*, Cambridge, The Belknap Press of Harvard University Press.
- (1987), “The species as category, taxon, and population”, en J. Roger y J. L. Fischer (comps.), *Histoire du concept d’espèce dans les sciences de la vie*, Paris, Fondation Singer-Polignac, pp. 303-320.
- (1988a), “Recent historical developments”, en D. L. Hawksworth (comp.), *Prospects in systematics*, The Systematics Association Special, vol. 36, Oxford, Clarendon Press, pp. 31-43.
- (1988b), “The why and how of species”, *Biology and Philosophy*, N. 3, pp. 431-441.
- (1992a), “A local flora and the biological species concept”, *American Journal of Botany*, N. 79, pp. 222-238.
- (1992b), “Darwin’s principle of divergence”, *Journal of the History of Biology*, N. 25, pp. 343-359.
- (1996), “What is a species and what is not?”, *Philosophy of Science*, N. 63 (2), pp. 262-177.
- (2000). “The biological species concept”, en Q. D. Wheeler y R. Meier (comps.), *Species concept and phylogenetic theory*, Nueva York, Columbia University Press, pp. 17-29, 93-100, 161-166.
- Mayr, E. y P. D. Ashlock (1991). *Principles of systematic zoology*, Nueva York, McGraw-Hill.
- Mayr, E. y J. Diamond (2001). *The birds of Northern Melanesia*, Nueva York, Oxford University Press.
- Mayr, E. y S. J. O’Brien (1991). “Bureaucratic mischief. Recognizing endangered species and subspecies”, *Science*, N. 251, pp. 1187-1188.
- Mayr, E. y L. L. Short (1970), *Species taxa of North American birds: A contribution to comparative systematics*, Nuttall Ornithological Club Publication 9,

Cambridge, Nuttall Ornithological Club.

- Meyer, A. (1990), "Ecological and evolutionary consequences of the trophic polymorphism in *Cichlasoma citrinellum* (Pisces: Cichlidae)", *Journal of the Linnaean Society*, N. 39, pp. 279-299.
- Mill, J. S. (1843), *A system of logic ratiocinative and inductive*.
- Mishler, B. D. y E. C. Theriot (2000), "The phylogenetic species concept (*sensu* Mishler and Theriot): Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts" en Q. D. Wheeler y R. Meier (comps.), *Species concepts and phylogenetic theory*, Nueva York, Columbia University Press, p. 44-54.
- Paterson, H. E. H. (1965), "The recognition concept of species", en E. S. Verba (comp). *Species and speciation*. Pretoria, Transvaal Museum, Monograph N. 4, pp. 21-29.
- Raubenheimer, D. y T. M. Crowe (1987). "The recognition concept: Is it really an alternative?", *South African Journal of Science*, N. 83, pp. 530-534.
- Roger, J. y J. L. Fischer (comps.) (1981). *Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie*, París, Fondation Singer-Polignac.
- Simpson, G. G. (1961), *Principles of animal taxonomy*, Nueva York, Columbia University Press.
- Sloan, P. (1987), "From logical universals to historical individuals: Buffon's idea of biological species", en J. Roger y J. L. Fischer (comps.), *Histoire du concept d'espèce dans le science de la vie*. Paris. Fondation Singer-Polignac, pp. 97-136.
- Sonneborn, T. (1975), "The *Paramecium aurelia* complex of fourteen sibling species", *Transactions of the American Microscopical Society*, N. 94, pp. 155-178.
- Van Valen, L. (1976), "Ecological species, multispecies, and oaks", *Taxon*, N. 25, pp. 233-239.
- Wheeler, Q. D. y R. Meier (comps.) (2000), *Species concepts and phylogenetic theory*, Nueva York, Columbia University Press.
- Wheeler, Q. D. y N. L. Platnick (2000). The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick), en Q. D. Wheeler y R. Meier (comps.), *Species concepts and phylogenetic theory*, Nueva York, Columbia University Press, pp. 55-69.
- Wiley, E. O. y R. L. Maydem (2000), "The evolutionary species concept", en Q. D. Wheeler y R. Meier (comps.), *Species concepts and phylogenetic theory*, Nueva York, Columbia University Press, pp. 70-89.
- Willmann, R. y R. Meier (2000), "A critique from the Hennigian species concept perspective", en Q. D. Wheeler y R. Meier (comps.), *Species concepts and phylogenetic theory*, Nueva York, Columbia University Press, pp. 30, 101-118, 167.

11

El origen de los seres humanos

El estudio de la evolución de los ancestros humanos se encuentra actualmente en un estado de agitación, tras un período de unos cuarenta o cincuenta años de estabilidad relativa. ¿Cuál es la causa de la presente incertidumbre? Parece que los responsables principales son tres factores diferentes: el reciente descubrimiento de cinco o seis nuevas clases de homínidos fósiles, una aplicación más coherente del pensamiento geográfico al ordenamiento de los taxones de homínidos, y la comprensión de la importancia de los cambios climáticos para la evolución de los homínidos. Estos hechos conducen a una reevaluación de la mayoría del registro fósil y a una buena dosis de saludable y en gran parte irresuelta controversia. En estas páginas mi objetivo es aportar una relación algo especulativa de mi propia reinterpretación de la prehistoria humana.

UNA ERA TIPOLOGICA

Tradicionalmente el estudio de la evolución de los homínidos fue protagonizado por antropólogos físicos que se habían formado como anatomistas humanos, generalmente en Alemania. Su filosofía era la morfología idealista, el marco conceptual habitual de los anatomistas. Para ellos cada fósil constituía un nuevo tipo, al que a menudo se le daba un nuevo nombre, y, si parecía ser en alguna medida verdaderamente diferente, era incluso ubicado en un nuevo género. Las razas geográficas del *Homo erectus* se describieron como géneros diferentes: *Pithecanthropus* (Java) y *Sinanthropus* (China). En la década de 1930, un historiador enumeró más de treinta nombres genéricos y más de cien nombres específicos de especies fósiles de homínidos. Blandiendo la navaja de Occam con escasa piedad recorté todo hasta dejar uno o dos nombres genéricos y alrededor de cinco específicos (Mayr, 1951). Pronto resultó que mi amalgama había sido demasiado radical, pero no estaba demasiado lejos de lo que la mejor clasificación actual de los homínidos acepta. No obstante, en años recientes ha reaparecido una tendencia a la tipología y la partición.

LA RECONSTRUCCIÓN CLÁSICA

La perspectiva clásica de la antropología de mediados del siglo xx acerca de la evolución de los homínidos era ésta: los seres humanos se originaron en África; esta conclusión ahora se acepta universalmente. De hecho, no se ha encontrado fuera de África ni un solo fósil de homínido de más de dos millones de años de antigüedad. Los fósiles africanos más tempranos, de algún modo intermedios entre los chimpancés y el *Homo*, se denominaron australopitecos tras el primer descubrimiento, el del *Australopithecus africanus*, en Sudáfrica. Hasta hace unos pocos años el concepto de los australopitecos se basaba exclusivamente en fósiles encontrados, a partir de 1924, en África Oriental (desde Etiopía a Sudáfrica). La relación que sigue a continuación representa el concepto clásico de los australopitecos según se deriva del estudio de los australopitecos del África Oriental. Como ha sucedido tantas veces en la historia de la paleoantropología, un nuevo y sorprendente fósil, *Sahelanthropus*, se encontró recientemente en África Central (Brunet y otros, 2002), lo cual exige reescribir la historia de los australopitecos. Me abstuve de hacerlo porque el próximo hallazgo podría requerir otra revisión radical. Lo que presento aquí es el cuadro anterior al descubrimiento del *Sahelanthropus*. No obstante, en un breve apéndice voy a describir los rasgos diagnósticos característicos de éste, el más antiguo de los homínidos fósiles.

Se consideró que los australopitecos, debido a su bipedación, se hallaban más próximos al *Homo* que a los chimpancés, a pesar de sus pequeños cerebros. Sin embargo, en el conjunto total de sus caracteres me parecen estar más cerca de los chimpancés. Por ejemplo, sus hábitos a despecho de su bipedación, eran en buena medida arbóreos. Presentaban un dimorfismo sexual acentuado; los machos eran por lo menos 30% más grandes que las hembras. Sus cerebros, de alrededor de 450 cm³, eran casi iguales a los de los chimpancés, y su tamaño prácticamente no se incrementó en los cuatro millones de años que duró su existencia. Mientras que los chimpancés y los gorilas viven en la selva húmeda tropical, los australopitecos lo hacían en la sabana arbórea. Los fósiles australopitecos datan de 6 a 2,5 millones de años atrás. Se encontraron unos pocos australopitecos tardíos, particularmente robustos, de 1,9 millones de años de antigüedad.

En África Oriental, entre Etiopía y Sudáfrica, evolucionaron dos linajes australopitecos: uno grácil (*afarensis-africanus*) y otro robusto (*robustus-boisei*). Los dos linajes eran ampliamente simpátricos tanto en Sudáfrica como en África Oriental.

Aunque se han encontrado una serie de fósiles de homínidos en el período que se extiende entre cuatro y seis millones de años atrás, cuando se podría postular que tuvo lugar la transición desde los chimpancés al *Australopithecus*, ninguno de éstos se encuentra en el esperado punto intermedio entre los dos taxones. En esa época existió aparentemente bastante variación geográfica, por lo que es preciso un análisis mucho más exhaustivo de estos fósiles; también se necesitan más fósiles. Sin embargo, no cabe duda de que el *Australopithecus* es el eslabón intermedio entre los

chimpancés y el *Homo*. (Véase más abajo una evaluación del *Sahelanthropus*).

Esta historia evolutiva simplificada de los homínidos tuvo que ser revisada y ampliada por dos razones: un registro fósil enriquecido y una interpretación más imaginativa de su ambiente, en particular de los cambios climáticos.

EL PASO DEL AUSTRALOPITHECUS AL HOMO

Los fósiles más tempranos de *Homo*, el *Homo rudolfensis* y el *Homo erectus*^[11], se hallan separados del **Australopithecus** por una brecha ancha y no salvada. ¿Cómo se puede explicar esta aparente saltación? Al no disponer de fósiles que puedan servir de eslabones faltantes, hay que recurrir al método venerable de la ciencia histórica, la construcción de una narrativa histórica. Se debe echar mano de todo indicio concebible a fin de construir un argumento probable, y luego poner esta explicación a prueba frente a todos los hechos disponibles. Al reconstruir el clima y la vegetación durante el período de transición es posible de hecho descubrir varios factores que habían sido descuidados en el pasado. Y se debe emplear el método favorito de Darwin: plantear preguntas. ¿Tuvo lugar algún cambio climático durante el período de transición? ¿Qué efecto habría tenido sobre la vegetación? ¿Cuáles son las innovaciones decisivas en la anatomía del *Homo*? ¿Por qué en el *Homo* se reduce el dimorfismo sexual? Trataré de responder estas cuestiones y una serie de otras adicionales. Los lectores que no estén familiarizados con el método de las narrativas históricas podrán decir: “¿Por qué debería creer en algo de esto? No es nada más que especulación”. Sí, se la puede llamar especulación, pero esta denominación pasa por alto que mi argumento se basa en inferencias cuidadosamente sopesadas. Y, al permitir ser puesto a prueba mediante inferencias alternativas, constituye un método muy heurístico. Aporta un argumento “máximamente probable” que sugiere nuevas preguntas que de otra manera no se hubieran formulado.

No voy a presentar aquí una relación detallada de estos desarrollos recientes porque acabo de publicar un estudio completo en otra parte (Mayr, 2001). Lo que presento es, en cambio, un tratamiento abreviado y algo revisado.

CAMBIOS EN EL CLIMA Y LA VEGETACIÓN

En apariencia, el motor decisivo de la evolución humana fue una serie de cambios climáticos. El Mioceno y el Plioceno fueron lapsos de aridez creciente en África. Este período de sequía tuvo su pico probablemente hace unos dos millones de años. A medida que África se tornaba más árida, los árboles de la sabana arbórea sufrieron y muchos murieron; la sabana arbórea se transformó gradualmente en una sabana arbustiva. La muerte de los árboles privó a los australopitecos de su refugio seguro.

Donde no había árboles estaban por completo sin defensa. Eran amenazados por leones, leopardos, hienas y perros salvajes, todos los cuales podían correr más rápido que ellos. Los australopitecos no tenían armas tales como cuernos o colmillos poderosos, ni fuerza para luchar con éxito contra ninguno de sus enemigos potenciales. Es de presumir que la mayoría de los australopitecos perecieron durante los cientos de miles de años que tardó este reemplazo en la vegetación. Hubo dos excepciones. Algunas sabanas arbóreas en lugares en especial favorables conservaron aparentemente sus árboles, y los australopitecos sobrevivieron allí durante un tiempo, como fue el caso del *Australopithecus habilis* y de las dos especies robustas (*Paranthropus*). Lo más importante es que algunas poblaciones australopitecas evolucionaron hasta el *Homo* y se adaptaron a la sabana arbustiva y sus habitantes carnívoros.

¿CÓMO PUDIERON LOS AUSTRALOPITECOS ADAPTARSE A LA SABANA ARBUSTIVA?

Para los australopitecos la sabana arbustiva era un ambiente más bien hostil. Al carecer de las defensas normales (velocidad, fuerza, dientes poderosos) para enfrentarse con los grandes carnívoros, ¿qué fue lo que permitió a los australopitecos vivir en un ambiente sin árboles y ocupado por leones y hienas? La única respuesta posible es el ingenio. Los sobrevivientes pueden haber arrojado rocas, usado largas pértigas —como hacen algunos chimpancés en África Occidental—, o blandido ramas espinosas y, quizá, hasta usado instrumentos para hacer ruido, tales como tambores. En todo caso, con seguridad el fuego fue su mejor defensa. El descubrimiento del fuego constituyó probablemente el paso más importante en la evolución del *Homo*. Al no estar en condiciones de dormir en nidos arbóreos, es sumamente probable que lo hayan hecho en campamentos, protegidos por fuegos. Fueron también los primeros homínidos que hicieron herramientas de piedra laminada, y es concebible que hayan usado láminas más aguzadas para construir lanzas. Algunos australopitecos, que ya evolucionaban hacia el *Homo*, sobrevivieron y finalmente prosperaron. La bipedación arbórea de los australopitecos evolucionó hacia la bipedación terrestre del *Homo*. Los brazos se acortaron y las piernas se alargaron. Pero lo que la selección recompensó más que cualquier otra cosa durante este cambio en un nuevo ambiente hostil —la sabana arbustiva— fue el ingenio, el poder cerebral. Y, de hecho, el incremento en el tamaño del cerebro (de 450 a 700-900 cm³) constituyó el rasgo más destacado del nuevo género *Homo*. El *Australopithecus*, en sus características físicas (salvo la bipedación) —cerebro pequeño, dimorfismo sexual, y modo de vida— era todavía un chimpancé. En la larga evolución entre el chimpancé y el *Homo* el paso decisivo en la hominización fue el que va del *Australopithecus* al *Homo* (véase más abajo).

CAMBIOS EN LA DIETA

La mudanza del hábitat de selva húmeda (chimpancés) a la sabana arbórea requirió presuntamente un cambio considerable de dieta. Los árboles con frutos blandos, tropicales, eran mucho menos frecuentes en el nuevo ambiente, lo mismo que las plantas con hojas lujuriantes y tallos blandos. El alimento de los australopitecos en la sabana arbórea era obviamente más duro. Es de suponer que consistía en gran medida en tubérculos subterráneos, pero éstos constituyen un alimento duro. Es interesante el hecho de que el espesor del esmalte dentario responde aparentemente en forma rápida a las presiones selectivas, y por cierto el esmalte de los dientes australopitecos (en particular el de los incisivos) es más grueso que el de los chimpancés. Como los australopitecos se adaptaron a la sabana arbustiva, con su alimento más duro y que quizá incluía muchos tubérculos, se hubiese esperado en el *Homo* un esmalte aún más grueso. Pero, para asombro general, no es esto lo que se encuentra. El *Homo* tiene un esmalte más fino que el de los australopitecos.

¿Cómo es posible explicar este hallazgo aparentemente contradictorio? ¿A cuál alimento blando mudó el *Homo* su dieta? A esta pregunta se han dado dos respuestas (que no son mutuamente excluyentes). De acuerdo con una, el *Homo* se volvió carnívoro. Pudieron aprovechar cadáveres, sólo en parte consumidos, de víctimas recientes de carnívoros, un alimento eminentemente blando. La otra explicación es el fuego. Permitted cocer y asar partes duras de plantas e incrementó en gran medida la cantidad de alimento disponible. Un resultado de esta dieta mejorada fue un rápido incremento en tamaño corporal. Los gráciles australopitecos tenían una estatura de alrededor de 1,40 m y pesaban unos 50 kilos, mientras que los Neandertales medían alrededor de 1,70 m y pesaban unos 65 kilos.

INCREMENTO EN EL TAMAÑO CEREBRAL

El tamaño del cerebro era estable en los australopitecos. Durante más de dos millones de años siguió siendo de unos 450 cm³, con un promedio ligeramente mayor que el de los chimpancés. Sin embargo, la mudanza a la sabana arbustiva dio como resultado una casi duplicación del tamaño cerebral; alcanzó los 700-900 cm³ en un lapso de alrededor de medio millón de años. No obstante, este incremento probablemente comenzó en una aloespecie en África Central, Occidental o Septentrional. Finalmente, llegó a 1350 cm³ en el *Homo sapiens*.

CAMBIOS EN EL RECIÉN NACIDO

Para alcanzar el tamaño muy aumentado del cerebro adulto del *Homo*, el crecimiento cerebral tenía que acelerarse desde las etapas embrionarias más tempranas. Pero esto provocó nuevas dificultades durante el nacimiento del niño. La postura erecta ponía una medida límite al canal vaginal de la madre. La cabeza del recién nacido no podía exceder un tamaño determinado; por consiguiente, gran parte del crecimiento cerebral tenía que diferirse hasta el período posterior al parto. En otras palabras, el niño tenía que nacer en forma prematura. A medida que el crecimiento del cerebro fue diferido a la época posterior al parto, el recién nacido era cada vez más retardado y desvalido. Un recién nacido humano necesita unos diecisiete meses para alcanzar la agilidad e independencia del chimpancé recién nacido. Estos bebés “prematuros” necesitan una gruesa capa de grasa subcutánea como protección contra el enfriamiento, y esto, a la vez, torna innecesario o inconveniente el pelo. Por eso los bebés humanos son pelados, si se los compara con los peludos hijos de los chimpancés y los gorilas. En el infante humano gran parte del crecimiento del cerebro se pospone hasta después del nacimiento y por esta razón el tamaño del cerebro casi se duplica en el primer año de vida.

EXTENSIÓN DEL CUIDADO MATERNO

Como los recién nacidos eran cada vez más prematuros, la selección en pro de un cuidado maternal mayor se tornó más fuerte. Por fortuna las madres ahora ya no necesitan sus brazos para aferrar ramas de árboles en un modo de vida arbóreo (Stanley, 1998). A medida que el período de embarazo se alargaba y que las madres portaban a sus infantes hasta mucho después del nacimiento, aparecieron mayores exigencias sobre la fuerza de las hembras y el dimorfismo sexual declinó. En lugar de pesar los machos 50% más que las hembras, como entre los australopitecos, la diferencia se redujo en el *Homo* al 15 por ciento.

LA GEOGRAFÍA DE LA EVOLUCIÓN HOMÍNIDA

La paleontología y la antropología clásicas sólo conocían una dimensión, la temporal. El *Australopithecus afarensis* (de 3,9 a 2,8 millones de años atrás) de África Oriental era más antiguo que el *A. africanus* (de 2,8 a 2,3 millones de años atrás) de Sudáfrica. Especies diferentes, como el *A. afarensis* y el *A. africanus*, y el *Australopithecus boisei* y el *Australopithecus robustus*, se situaban preferentemente en el mismo linaje filético. Nunca se ponía énfasis en su ubicación geográfica. Así se pasaba por alto que la mayoría de los géneros de los primates, tanto en Sudamérica como en África y Asia, contienen superespecies con aloespecies geográficamente representativas. En los homínidos, el *A. afarensis* y el *A. africanus*, lo mismo que el *A. boisei* y el *A.*

robustus, son presuntamente aloespecies. La nueva especie del Chad (*Sahelanthropus tchadensis*) es obviamente una aloespecie diferente del *A. afarensis* (Brunet y otros, 2002). En el corto lapso entre 1994 y 2001 se descubrieron no menos de seis nuevos fósiles homínidos. Su asignación taxonómica correcta se facilitará de manera considerable si su ubicación geográfica es tratada como un importante carácter taxonómico.

LA INCOMPLETITUD DE LOS FÓSILES

La variedad de fósiles de homínidos, en particular de los más antiguos, produce grandes dificultades para su interpretación. No menos de cuatro supuestos nuevos géneros de homínidos fósiles se han descrito en los últimos diez años, la mayor parte basándose en especímenes únicos. Los caracteres diagnósticos de estos fósiles ¿se encontrarán también en especímenes futuros, o es que no son plenamente diagnósticos?

El cráneo del *Sahelanthropus tchadensis* documenta las dificultades creadas por lo fragmentario del material. No hay huesos largos; de ahí que no se sepa si el *S. tchadensis* era bípedo. Por lo tanto, este fósil debe compararse no sólo con los australopitecos sino también con los monos africanos (chimpancés y gorilas). A juzgar por sus genes, los seres humanos son claramente muy cercanos a los chimpancés. Por consiguiente, se esperaba que el *S. tchadensis* se pareciera mucho a un chimpancé, pero no es así. Tienen numerosos caracteres no esperables en un ancestro común de los humanos y de los chimpancés. Está el enorme arco superciliar, más grueso incluso que en gorilas machos de cuerpo considerablemente mayor. El *foramen magnum*, a través del cual sale la médula espinal, está situado algo más adelante que en los chimpancés, lo cual sugiere cierto bipedalismo. El hocico bajo la nariz no se proyecta tanto como en un chimpancé o en el *Australopithecus*, por lo que se parece más al *Homo*. Los incisivos tienen el tamaño de los del chimpancé, pero los colmillos son pequeños. La caja del cráneo es del mismo tamaño que la del chimpancé, pero más baja y más estrecha. Los dientes de la mandíbula superior son mayores y de esmalte más grueso que los de los chimpancés. Tal es la mezcla algo inesperada de caracteres del *S. tchadensis*.

El *S. tchadensis* constituye un bello ejemplo de evolución en mosaico. Cada rasgo del cráneo parece haber evolucionado en forma más o menos independiente de los otros. Se necesita mucho más material para poder entender la evolución de los australopitecos tempranos. El *S. tchadensis* pertenece posiblemente a una aloespecie diferente del ancestro del *A. afarensis*. El indicio de bipedación y la estructura dentaria más recia indican que el *S. tchadensis* (de una antigüedad de seis a siete millones de años) no era un habitante de la selva húmeda sino que ya había adquirido algunas adaptaciones a la sabana arbórea.

LOS PRÓXIMOS PASOS

Resulta más bien asombroso lo detallado del cuadro que ya tenemos de la evolución homínida. La biología molecular ha establecido en forma irrefutable la estrecha relación del *Homo* con los chimpancés. Los homínidos ancestrales evidentemente variaban con la geografía, pero, al tener escaso o ningún material de las diferentes aloespecies es imposible inferir las conexiones entre los diversos linajes filéticos. Con la evolución en mosaico difundida aparentemente por todas partes, esa información podría no agregar mucho a la comprensión de la evolución de la especie humana.

La evolución gradual del chimpancé al *Homo* incluyó dos pasos principales. El primero, desde el chimpancé de la selva húmeda al *Australopithecus*, semichimpancé de la sabana arbórea, pudo haber tardado más de medio millón de años y ocurrido en varios pasos mínimos. Ocurrió durante veinte mil generaciones, por lo que avanzó con gradualismo darwinista. El segundo paso, del *Australopithecus* de la sabana arbórea al *Homo* de la sabana arbustiva, pudo haber sido bastante más rápido, pero fue igualmente poblacional y por tanto gradual (Wrangham, 2001).

Los taxonomistas tuvieron que decidir cómo clasificar al *Australopithecus*. Cuando se lo descubrió en 1924, tras larga polémica se determinó que el *Australopithecus* se hallaba más cerca del *Homo* que del chimpancé; en otras palabras, que era un homínido. Esta decisión se basó principalmente en su marcha bípeda. Se pensaba que la adquisición de la postura erecta constituía el paso más importante de la evolución homínida, porque incluía la liberación de las manos para el empleo de herramientas. Pero desde entonces se ha sabido del extenso uso de herramientas por parte de los chimpancés y de la completa estasis del tamaño del cerebro en los más de tres millones de años de existencia de los australopitecos. Los australopitecos clásicos tenían un cerebro del mismo tamaño que el de los chimpancés (alrededor de 450 cm³). En realidad, salvo por la bipedación parcial (aún vivían mayormente en los árboles), los australopitecos eran chimpancés. El paso decisivo al homínido fue el que va del *Australopithecus* al *Homo*.

Todavía no se entienden del todo la naturaleza y la variación de la etapa de la evolución humana que representaron el *Australopithecus* y sus parientes. Se precisan otros dos desarrollos. Se necesita, en primer lugar, un análisis muy detallado de los fósiles “homínidos” descubiertos en los últimos diez años. Hasta ahora lo único que se ha hecho es darles nombres y una descripción mínima. Y, más importante, se precisan más fósiles, particularmente de partes de África más allá de sus regiones orientales y meridionales. Si alguna vez se descubren esos fósiles, cabe esperar que exijan una considerable revisión del cuadro clásico de la evolución humana.

APÉNDICE

El fósil homínido más antiguo, el *Sahelanthropus*, fue descubierto en 1997 en la región desértica de Chad en África Central, a unos 2500 km del valle africano del Rift, situado al este. Se lo encontró asociado con 42 taxones de mamíferos fósiles. Estos fósiles, muchos de ellos también conocidos de otras localidades africanas, permiten datar el sitio del Chad en 6 a 7 millones de años (Mioceno Superior). Esta fecha se aproxima a aquélla en que supuestamente el linaje homínido se separó del linaje chimpancé. Era esperable que un fósil de homínido de semejante antigüedad se hallase a medio camino entre los australopitecos y los chimpancés. Pero, para sorpresa general, no es lo que el *Sahelanthropus* resultó ser. No se trata de un australopiteco con más rasgos de chimpancé, sino de una mezcla singular de caracteres muy primitivos (pequeño cerebro y pequeño cuerpo) y rasgos más bien homínidos (como los pequeños colmillos), más algunos caracteres que no se encuentran ni en los homínidos ni en los chimpancés (enorme arco superciliar). Es un ejemplo extremo de evolución en mosaico.

¿Cómo se puede explicar esta combinación de caracteres en un fósil homínido de 6 a 7 millones de años de antigüedad? ¿Cómo encaja el *Sahelanthropus* en la filogenia homínida? La solución más simple —pero de ninguna manera la más probablemente correcta— sería considerar al *Sahelanthropus* como una de las aloespecies australopitecas. Sin embargo, es suficientemente diferente de las aloespecies del *A. africanus* del África Oriental como para pertenecer a una superespecie distinta. Con su combinación de caracteres se halla tan calificado para ser el ancestro del *H. erectus* como del *A. africanus*. En un mapa reciente (Mayr, 2001: fig. 11.3) he sugerido la posibilidad de que el *Homo* haya descendido de una especie de australopitecos del norte o del oeste de África, y no del África Oriental. No obstante, hasta que se encuentren más fósiles, todo es una suposición.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Brunet, M. y otros (2002), “A new hominid from the upper Miocene of Chad, Central Africa”. *Nature*, N. 418, pp. 145-155.
- Mayr, E. (1951), “Taxonomic categories in fossil hominids”, *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, N. 15, pp. 109-118.
- (2001), *What evolution is*, Nueva York, Basic Books.
- Stanley, S. M. (1998), *Children of the ice age: How a global catastrophe allowed humans to evolve*, Nueva York, W. H. Freeman.
- Wrangham, R. W. (2001), “Out of the pan and into the fire: From ape to human”:

en F. de Waal (comp.), *Tree of origin*, Cambridge, MA, Harvard University Press, pp. 119-143.

12

¿Estamos solos en este universo?

Los seres humanos se han planteado esta pregunta durante más de dos mil años, especulando acerca de dónde podría haber otros mundos, y la cuestión sigue vigente. En este momento, hay una serie de dispositivos en operación que buscan señales de extraterrestres en otros planetas. Esta actividad se denomina búsqueda de inteligencia extraterrestre (SETI [*search for extraterrestrial intelligence*]). A fin de simplificar el análisis, llamo setianos a quienes creen en la existencia de extraterrestres y tratan de comunicarse con ellos. Los setianos, en su mayoría, son físicos y astrónomos. Las especulaciones de los biólogos son más modestas. Con pocas excepciones no preguntan “¿existen otras criaturas semejantes a los seres humanos en otros mundos?”, sino simplemente “¿hay otra vida en alguna parte del universo?”. Los setianos han operado radiotelescopios durante más de veinte años, sin descorazonarse por la ausencia de cualquier indicio en sus registros que pudiera interpretarse como señales provenientes de extraterrestres. Sus oponentes creen que las pruebas que desafían la posibilidad de éxito en este intento son abrumadoras y que ya no tiene sentido continuar con la SETI.

¿CUÁL ES LA RAZÓN DE LA PERMANENCIA DE LA DISCUSIÓN ENTRE LOS SETIANOS Y SUS Oponentes?

Al repasar la voluminosa bibliografía me sorprendí, de pronto, al caer en la cuenta de que en la polémica se estaban confundiendo en forma constante dos preguntas más bien diferentes:

- 1) ¿Cuál es la probabilidad de vida en otra parte del universo?
- 2) ¿Cuál es la probabilidad de comunicarse con extraterrestres?

¿Cuál es la probabilidad de vida en otra parte del universo?

La respuesta a la primera pregunta depende de una serie de condiciones. En primer lugar, hay que definir lo que se quiere decir por “vida”. Cuando los legos hablan de vida en el universo están habitualmente pensando en extraterrestres semejantes a los humanos. Donald Menzel, un distinguido astrónomo de Harvard ya fallecido, se

divertía haciendo dibujos de la vida que se podría encontrar en Marte. Todos eran versiones de la especie humana, pero algunos eran verdes, otros tenían extremidades adicionales, etc. En contraste con esto, cuando los biólogos hablan de vida están pensando en complejos moleculares. Esto, por supuesto, implica decidir qué es la vida. Acepto una definición amplia: la vida debe ser capaz de replicarse a sí misma y de hacer uso de energía proveniente del Sol, o bien de ciertas moléculas disponibles, como de los sulfuros en las fumarolas volcánicas submarinas. Una vida semejante consistiría en bacterias o en conjuntos moleculares aun más simples. Los biólogos especialistas en este campo tienden a pensar que la aparición repetida de una vida similar en planetas de diversos puntos del universo es muy probable. De hecho, hay varias propuestas en la bibliografía acerca de cómo una combinación de carbón, oxígeno, hidrógeno, nitrógeno y otros pocos elementos que se encuentran ampliamente disponibles en el universo podría producir vida en forma espontánea en las condiciones ambientales adecuadas (temperatura, presión, etcétera).

¿Cuán propicio es el universo para la vida? Los setianos y sus oponentes están de acuerdo en que las condiciones propicias para la aparición de la vida y la vida inteligente únicamente se pueden encontrar en planetas. De hecho, entre los nueve astros solares, no sólo la Tierra sino también otros dos planetas (Venus y Marte), en alguna etapa de su desarrollo, han sido adecuados para la vida, presuntamente un tipo de vida similar a la de las bacterias. Si hay miles de millones de planetas y una quinta parte de éstos (más o menos) poseen condiciones propicias para la vida, entonces es seguro que la disponibilidad de mundos no constituirá un problema para el origen de la vida. Así, entonces, los setianos dieron por sentada la existencia de abundantes planetas adecuados. Sin embargo, estudios recientes indican que los planetas solares pueden ser bastante excepcionales. En todos los cálculos de probabilidad de vida en el universo es ahora necesario tener en cuenta que los planetas propicios para la vida en el universo no son frecuentes (Burger, 2002). De hecho, existe aparentemente una cantidad de pasos difíciles entre el *Big Bang* y el origen de un mundo favorable.

¿Cuán difícil habría sido el origen de la vida sobre la Tierra? Probablemente no demasiado difícil, teniendo en cuenta la abundancia de las moléculas necesarias sobre la Tierra temprana. Esta conclusión es confirmada por la rapidez con que la vida apareció una vez que el planeta se tornó habitable. Se supone que las condiciones adecuadas para la vida sobre la Tierra se alcanzaron alrededor de 3,8 mil millones de años atrás. Las primeras bacterias fósiles se encontraron en depósitos que tienen 3,5 mil millones de años de antigüedad. Si se postula que la evolución requirió trescientos millones de años para llegar a las bacterias modernas a partir del primer origen de la vida, se deduce que la vida se originó tan pronto como la Tierra se tornó habitable.

Se podría concluir que el origen de la vida sobre la Tierra fue más bien fácil

porque sucedió tan rápido. No obstante, si hubiese sido tan fácil, ¿por qué no surgieron muchos tipos de vida, de acuerdo con la amplia definición que se ha aceptado, sino que sólo se encuentra uno? El código genético de todos los organismos que viven actualmente sobre la Tierra, hasta las más simples bacterias, es, con pocas excepciones, idéntico, y esto, debido a la naturaleza arbitraria del código, constituye prueba convincente de que toda la vida existente en este mundo tuvo un único origen.

Teniendo en cuenta la aparente facilidad con la que la vida se originó aquí, se podría postular que también se originó en millones de planetas. Si es así, ¿cuánto difiere esta otra vida de la que ahora se encuentra sobre la Tierra? ¿Tenía alguna parte de ella el potencial de desarrollar elevada inteligencia? Me temo que nunca se sabrá. Y aquí toco el problema fundamental de la búsqueda de vida en el universo. ¿Cómo se podrá descubrir si hay vida, en el más amplio sentido de la palabra, en cualquier otra parte del universo si esa vida no posee una civilización electrónica que le permita comunicarse con nosotros?

Aún así, ahora es posible responder a la primera pregunta. Si, hay una elevada probabilidad de que exista otra vida, en sentido amplio, en alguna otra parte del universo. Lamentablemente, por el momento no hay manera de descubrir si tal vida en realidad existe o existió en un planeta más allá del sistema solar.

Lo que no puedo comprender es por qué los setianos buscan rastros de vida con tanta resolución. Encontrarlos constituiría un accidente muy improbable, por lo que la búsqueda sería presuntamente en vano. Esto no probaría nada, porque en realidad podría existir vida en algún lado pero en forma inaccesible a nuestra búsqueda. Si de hecho se encontrase, en forma inesperada, vida con la forma de algún organismo similar a las bacterias, significaría muy poca cosa. Sí, ensamblajes moleculares vivientes pueden originarse ocasionalmente. ¿Y qué? ¿Vale eso centenares de millones de dólares, como la reciente y malhadada sonda marciana? Lo dudo. El dinero podría haberse empleado en forma mucho más efectiva en la investigación de la rápida disminución de la diversidad de las selvas húmedas sobre la Tierra. Pero esa tarea urgente se descuida en favor de la de encontrar algunas bacterias fósiles en Marte. ¿Se debería quizás organizar una búsqueda de inteligencia *terrestre*?

¿Cuál es la probabilidad de comunicarse con extraterrestres? En casi todos los libros y trabajos publicados sobre la vida en el universo los autores comienzan por una pregunta muy simple: ¿hay vida fuera de la Tierra? Pero entonces pronto se torna muy claro que a estos setianos nada les importa menos que la existencia en otros planetas de algunos organismos muy primitivos y similares a las bacterias. Lo que realmente quieren saber es si hay organismos extraterrestres con los que sea posible la comunicación. Pero, por supuesto, ésta es una cuestión muy diferente de la de si, simplemente, hay vida en otra parte.

El proyecto montado para ponerse en contacto con esos organismos, el SETI, es sustentado fundamentalmente por científicos físicos. El pensamiento determinista es

muy común en las ciencias, en las cuales las leyes desempeñan un papel muy importante. Estos setianos parecen suponer que, una vez que la vida se ha originado en alguna parte, a su debido tiempo y en forma inexorable, va a evolucionar hacia la vida inteligente. Los biólogos no están dispuestos a dar semejante salto. Por eso es que sólo un puñado de biólogos sumamente optimistas está dispuesto a apoyar el proyecto SETI.

Los setianos se enfrentan con un problema formidable. ¿Cómo pueden determinar si hay vida en un planeta muy distante? Pronto percibieron que, por el momento, hay una sola posibilidad: que esa vida haya producido organismos superiores bastante similares a los seres humanos y que hayan desarrollado una civilización electrónica. Si esos seres tienen el mismo deseo que tenemos nosotros de descubrir si existe vida en otra parte del universo, enviarán señales electrónicas para ponerse en contacto. Si se montan grandes radiotelescopios y se registran con cuidado todos los aparentes “ruidos” captados por estos instrumentos, necesariamente también se incluirán cualesquiera señales hayan enviado los extraterrestres. Esta búsqueda, por supuesto, descubriría entre los miles de millones de formas posibles de vida sólo a los sumamente inteligentes miembros de una civilización electrónica.

El razonamiento de los setianos supone que en muchos lugares donde la vida se haya originado, ésta finalmente habrá llevado a una alta inteligencia. Conjeturan que la selección natural pondría tan elevada recompensa sobre la inteligencia que la produciría en muchos sitios del universo. Carl Sagan dijo: “Más avisado es mejor”. Bueno, ¿lo es, realmente? Desde los comienzos de la vida sobre la Tierra se han originado mil millones de especies de organismos (Mayr, 2001). Si Sagan hubiera tenido razón, millones de ellas habrían tenido gran inteligencia. Sin embargo, por lo que se conoce, esta facultad surgió en la Tierra sólo una vez. Todo evolucionista sabe cuán exitosa es la selección natural en la producción de adaptaciones necesarias. Las estructuras fotorreceptoras (ojos) se desarrollaron en forma independiente por lo menos cuarenta veces en el reino animal. O, para dar otro ejemplo, la bioluminiscencia también contribuye mucho a la aptitud. Como resultado de ello se ha originado en forma independiente veintiséis veces en el mundo viviente. Se debe concluir que si la elevada inteligencia tuviese un valor de aptitud tan alto como los ojos o la bioluminiscencia habría surgido en numerosos linajes del mundo animal. Pero de hecho se dio en uno sólo de los millones de linajes, el homínido. Todos los otros mamíferos con algún grado de inteligencia poseen cerebros relativamente grandes pero ni remotamente el tipo de inteligencia que les permitiría desarrollar una civilización.

Hay numerosas maneras de demostrar cuán absolutamente improbable es la adquisición de una inteligencia superior. La evolución es ramificación. Cada rama del árbol evolutivo se divide en una serie de ramitas, y cada una de éstas posee la opción de producir inteligencia entre sus descendientes. Esto comienza con los centenares o miles de especies de bacterias, seguidas por los organismos eucariotas más tempranos

y primitivos, que tienen un núcleo pero que en su mayoría son unicelulares. Existen entre ochenta y cien filos de esos eucariotas unicelulares (protistas), que tienen en principio la opción de producir en algún momento elevada inteligencia. Sin embargo, sólo uno lo hizo. Los eucariotas superiores están integrados por los tres reinos de las plantas, los hongos y los animales, todos los cuales, a su vez, tienen potencialmente la posibilidad de producir un linaje con alta inteligencia, de acuerdo con el principio de Sagan de que “más avisado es mejor”. Pero únicamente uno de los cincuenta a ochenta filos de animales produjo los vertebrados, los homínidos y, por último, el *Homo sapiens*. No hay nada determinante acerca de la evolución y la producción de elevada inteligencia. La vida se originó sobre la Tierra unos 3800 millones de años atrás. El linaje homínido se desarrolló hace unos seis o siete millones de años, y la alta inteligencia, hace menos de trescientos mil. Esto demuestra cuán infinitesimal era la probabilidad de que sucediese alguna vez.

Cómputos similares hechos por Diamond (1992) llevan a la misma conclusión, la de la increíblemente baja probabilidad de que se origine inteligencia extraterrestre.

¿Estarían los extraterrestres en condiciones de enviar señales? Supóngase, por la gracia del argumento, que lo totalmente improbable en realidad ocurrió, y que un organismo similar al humano y dotado de un gran cerebro evolucionó en algún planeta. ¿Cuál sería la probabilidad de que nos pudiéramos comunicar con esos extraterrestres? Para tener éxito es preciso que se cumplan una serie de requisitos. En primer lugar, tendrían que tener órganos sensoriales similares a los nuestros. Si su civilización estuviese basada en estímulos olfativos o acústicos, nunca pensarían en enviar mensajes electrónicos. Esto dejaría fuera de juego de una sola vez a la mayor parte de la vida sobre la Tierra. Aquí ha habido durante varios millones de años bandas de cazadores y recolectores muy inteligentes, pero ellos nunca hubiesen construido radiotelescopios, porque esto requiere la existencia de una civilización electrónica. En la Tierra se encuentran rudimentos de inteligencia entre las aves (cuervos, loros) y en una serie de órdenes de mamíferos (primates, delfines, elefantes, carnívoros), pero en ningún caso se desarrolló una inteligencia suficientemente elevada como para fundar civilizaciones.

Aún así es posible preguntar: ¿toda civilización es capaz de comunicación extraterrestre? La respuesta es un claro no. Sobre la Tierra, desde el origen del *Homo sapiens*, han existido unas veinte civilizaciones, empezando con las del Indo y la sumeria, varias otras en el Cercano Oriente, las civilizaciones griega y romana, y desde la caída de Roma las civilizaciones europeas, las tres americanas, y una serie de civilizaciones chinas e indias. Vinieron y se fueron sin producir civilizaciones electrónicas.

Lo que es particularmente característico de las civilizaciones es su corta expectativa de vida. Muchas de éstas duraron menos de mil años y ninguna ha sobrevivido varios miles de años. Si hubiera habido planetas con civilizaciones

electrónicas y éstas hubiesen enviado, antes de 1900, señales a la Tierra durante su corta existencia, unos 1000 o 1500 o 1900 años, nadie sobre la Tierra se habría percatado, porque llegaron antes del comienzo de la civilización electrónica humana.

CONCLUSIÓN

He analizado aquí toda una serie de factores, cada uno de los cuales torna sumamente improbable la posibilidad de comunicación con seres extraterrestres. Y cuando se multiplican todas estas improbabilidades entre sí, se encuentra una improbabilidad de dimensiones astronómicas. Los radiotelescopios de los setianos alcanzan sólo una pequeña fracción de la galaxia solar, con una cantidad limitada de planetas. No tiene importancia para nosotros el que pudiese haber vida, incluso vida inteligente, en alguna parte del infinito universo que no nos sea accesible. Y téngase siempre en cuenta que “vida en el universo” no significa humanoides con inteligencia humana y una civilización electrónica, sino cualquier cosa que la definición de “vida” pueda abarcar.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Burger. W. C. (2002), *Perfect planet, clever species*, Amherst, NY, Prometheus Books.

LIBROS RECIENTES SOBRE VIDA EXTRATERRESTRE

Burger, W. C. (2002), *Perfect planet, clever species*, Amherst, NY, Prometheus Books.

Clark. A. y D. Clark (1999), *Aliens: Can we make contact with extraterrestrial intelligence?*, Nueva York, Fromm International.

Diamond, J. (1992). *The third chimpanzee. The evolution and future of the human animal*, Nueva York, Harper Perennial.

Dick, S. J. (1998), *Life on others worlds: The 20th century extraterrestrial life debate*. Cambridge, Cambridge University press.

Drake, F. y D. Sobel (1992), *Is anyone out there? The scientific search for extraterrestrial Intelligence*. Nueva York, Delacorte Press.

Koerner, D. y S. La Vay (2000). *Here be dragons. The scientific quest for extraterrestrial life*, Nueva York, Oxford University Press.

Mayr, E. (2001), *What evolution is*, Nueva York, Basic Books.

Sullivan, W. (1993), *We are not alone. The continuing search for extraterrestrial*

intelligence, Revised edition, Nueva York, Dutton.

Ward, P. D. y D. Brownlee (2000). *Rare earth: Why complex life is uncommon the universe*, Nueva York, Copernicus Books.

Glosario

Agamospecie. Especie asexual. Una especie que no se reproduce sexualmente. Un grupo de individuos similares que se reproduce por clonación.

Aislamiento geográfico. Separación de una población (reservorio génico) por barreras geográficas.

Alelo. Cualquiera de las expresiones alternativas (estados) de un gen.

Alopátrico. De poblaciones o especies que ocupan espacios geográficos mutuamente excluyentes.

Aloespecie. Especie componente de una superespecie. Las aloespecies diferentes de la misma superespecie ocupan comúnmente espacios geográficos mutuamente excluyentes.

Anagénesis. Cambio evolutivo dentro de un mismo linaje filogenético.

Análisis. Disección de una entidad o sistema más amplio en sus componentes, los cuales pueden ser, entonces, estudiados más fácilmente. No debe confundírsele con la reducción.

Apomorfo. Que se refiere a un carácter recientemente evolucionado (= derivado).

Archaea (Archaeobacteria). Grupo de procariotas que se infiere ha sido importante en el origen de los eucariotas.

Australopiteco. Homínido bípedo fósil, uno de los cuales dio origen al *Homo*. Intermedio entre el chimpancé y el *Homo*.

Biota. Flora y fauna de una región determinada.

Bípedo. Que marcha sobre dos patas o piernas.

Cartesianismo. Filosofía de la biología puramente mecanicista, basada en los escritos del filósofo francés Descartes.

Cigoto. Huevo fertilizado; el individuo que resulta de la unión de dos gametos y sus núcleos.

Cladística (Cladismo). Ordenación de las especies en clases (clados) basada en la “proximidad de la ascendencia común”, o sea, en el punto de ramificación más reciente de la filogenia inferida.

Cladogénesis. Origen y multiplicación de especies y taxones superiores.

Clasificación descendente. Clasificación desde la clase más grande hacia abajo, empleando el principio de división lógica.

- Clon.** Descendencia, derivada por reproducción asexual, de un solo individuo producido sexualmente.
- Concepto biológico de especie (CBE).** Define la especie como grupo de poblaciones naturales que se reproducen en forma cruzada y que se hallan aislados en forma reproductiva (genética) de otros grupos semejantes.
- Concepto de especie tipológica.** Concepto que considera especie a una población o grupo de poblaciones cuando su fenotipo es suficientemente diferente del de otras poblaciones.
- Crecimiento alométrico.** Pauta de crecimiento en la que diferentes partes del cuerpo crecen con velocidades diferentes.
- Cromosoma.** Cuerpo en el núcleo de la célula que contiene el ADN y tiñe profundamente.
- Cronoespecie.** Segmento de un linaje filético que difiere fenotípicamente de otras porciones secuencialmente sucesivas de este linaje.
- Demo.** Población local de una especie; la comunidad de individuos de una especie que pueden reproducirse en forma cruzada en una localidad determinada.
- Dendrograma.** Diagrama en forma de árbol cuyo objetivo es indicar el grado de relación evolutiva.
- Determinismo.** Creencia de que el punto final de la mayor parte de los procesos en la naturaleza inanimada está estrictamente determinado por leyes naturales. Eidos. Término usado por Platón para designar la esencia inalterable de un fenómeno o proceso natural.
- Electroforesis.** Proceso de separar diferentes moléculas, en particular proteínas (polipéptidos) de acuerdo con sus tasas diferenciales de migración en un campo eléctrico.
- Emergentismo.** Tesis de que las totalidades compuestas pueden tener propiedades que no resultan evidentes en sus componentes separados.
- Equilibrios discontinuos.** Alternancia de cambios evolutivos extremadamente rápidos y de otros normales o lentos en un linaje filético.
- Esencialismo.** Creencia en que la variación de la naturaleza puede reducirse a una cantidad limitada de clases básicas que representan tipos constantes, netamente delimitados; pensamiento tipológico.
- Especiación.** Proceso evolutivo que lleva a la multiplicación de las especies.
- Especiación alopátrica.** Evolución de una población hasta constituir una especie separada, incluido un período de aislamiento geográfico.
- Especiación dicopátrica.** Origen de una nueva especie por la división de una especie parental.
- Especiación peripátrica.** El origen de una nueva especie por gemación a partir de

una especie parental, que puede permanecer más o menos inalterable; el logro de estatus de especie por los descendientes de una población fundadora establecida más allá de la periferia de la esfera de acción de la especie parental.

Especiación simpátrica. Especiación sin aislamiento geográfico (espacial); el origen de un nuevo conjunto de mecanismos aislantes dentro de un demo.

Especie politípica. Especie que consiste en varias subespecies.

Especies hermanas. Poblaciones con fenotipos muy similares o idénticos que se hallan en aislamiento reproductivo entre sí; especies crípticas.

Estasis. Período en la historia de un taxón durante el cual la evolución filética parece haberse detenido.

Etología. Ciencia del estudio comparativo de la conducta animal.

Eucariotas. Organismos con células con núcleos, por ejemplo, protistas, plantas, hongos y animales; todos los organismos que no son procariotas.

Evolución en mosaico. Distintas velocidades de cambio evolutivo para diferentes estructuras, órganos y otros componentes del fenotipo en el mismo grupo de organismos.

Fenotipo. Gama completa de producciones del genotipo, que incluye no sólo características estructurales sino también fisiológicas y conductuales.

Filogenia haeckeliana (monofilia). Historia de las líneas de descendencia de grupos de taxones basada tanto en la cantidad de cambio evolutivo (anagénesis) como en la descendencia del ancestro común más reciente (cladogénesis).

Filogenia hennigiana (holofilia). Historia de las líneas de descendencia de ciados basada exclusivamente en su pauta de ramificación.

Finalismo. Concepto de que todo cambio en el mundo, en particular el viviente, es resultado de una tendencia cósmica que le da un propósito; la cuarta causa de Aristóteles.

Gameto. Célula reproductiva masculina o femenina.

Gause, principio de exclusión de. Dos especies no pueden coexistir en la misma localidad si tienen requisitos ecológicos idénticos.

Geisteswissenschaften. Humanidades en idioma alemán.

Gemación. Origen de una nueva rama lateral de un linaje filético por especiación y subsiguiente ingreso de esta especie y de sus descendientes en un nuevo nicho o zona adaptativa, dando como resultado un taxón superior nuevo y bien definido.

Genes regulatorios. Genes (ADN) que controlan la actividad de otros genes.

Genómica. Estudio comparativo de las secuencias génicas.

Genotipo. Constitución genética de un individuo o taxón.

Haploide. Que tiene un solo conjunto de cromosomas; diferente de diploide (dos conjuntos de cromosomas), triploide (tres conjuntos), etc.

- Holístico.** Que considera las totalidades como más que la suma de sus partes, con énfasis en las propiedades que surgen de la organización.
- Homólogo.** Un rasgo en dos o más taxones que puede remontarse al mismo rasgo en el ancestro común de los taxones.
- Jerarquía.** En clasificación, el sistema de rangos que indica el nivel categorial de diversos taxones.
- Lebenskraft.** Fuerza oculta en organismos vivientes que es responsable de la vida. Quien cree en la fuerza es un vitalista. No existen pruebas científicas de la existencia de esta fuerza.
- Mecanismos da aislamiento.** Propiedades que favorecen la reproducción con individuos coespecíficos e inhiben el apareamiento con individuos no coespecíficos.
- Meiosis.** Dos divisiones celulares consecutivas de las células germinales en desarrollo, caracterizadas por el apareamiento y segregación de cromosomas homólogos; las células germinales resultantes tienen un conjunto de cromosomas haploides.
- Mesocosmos.** El mundo existente entre los átomos y las galaxias.
- Mimetismo.** Parecido en color o estructura de los miembros de una especie con otras especies que son desagradables o venenosas.
- Narrativa histórica.** Argumento explicativo de hechos pasados cuya validez debe ponerse a prueba.
- Neodarwinismo.** El paradigma darwinista original, salvo que rechaza la herencia de los caracteres adquiridos.
- Niveles de selección.** Cuando el objeto de la selección pertenece simultáneamente a dos categorías diferentes, por ejemplo el individuo y la especie. A menudo surgen dudas sobre la elección de los objetos de la selección. En el caso de la selección de especies, a fin de evitar la confusión, algunos autores prefieren emplear el término sustitución de especies o reemplazo de especies en lugar de selección de especies.
- Norma de reacción.** La gama de fenotipo producidos por un genotipo cuando interacciona con el ambiente variable.
- Objeto (unidad) de selección.** Entidad expuesta al proceso de selección natural o sexual.
- Ontogenia** Historia del desarrollo de un organismo individual.
- Ortogénesis.** La hipótesis refutada de que las tendencias rectilíneas en la evolución son causadas por un principio finalista intrínseco.
- Paleontología.** Ciencia que trata de la vida en períodos geológicos pasados.
- Paradigma.** Sistema de creencia, valores y generalizaciones simbólicas que, en un

momento dado, predomina en una ciencia o rama científica.

Partenogénesis. Producción de descendencia a partir de huevos no fertilizados.

Pensamiento poblacional. La concepción de que en las poblaciones biológicas de organismos que se reproducen sexualmente todo individuo es único.

Pleiotropia. Capacidad de un gen de afectar varios caracteres, o sea, varios aspectos del fenotipo. Lo inverso de la poligenia.

Poligenia El hecho de que un mismo rasgo fenotípico está determinado por la interacción de varios genes. Lo inverso de la pleiotropia.

Polimorfismo. la presencia simultánea en una población de varios fenotipos discontinuos, con la frecuencia hasta del tipo menos frecuente más elevada que lo que se puede mantener por mutación recurrente.

Poliploidia. La condición en la cual la cantidad de cromosomas es un múltiplo integral mayor que dos del número haploide.

Procariotas. Organismos unicelulares cuyas células carecen de núcleo.

Procesos teleomáticos. Procesos cuyo punto final es regulado por leyes naturales. Aristóteles decía que eran causados “por necesidad”.

Procesos teleonómicos. Procesos que deben su orientación a objetivos al influjo de un programa fruto de evolución.

Programa. información codificada o preordenada que guía un proceso (o conducta), llevándolo hacia la producción de un fenotipo.

Programa genético. Genotipo de todo individuo viviente.

Rango. Ubicación de un taxón en el nivel apropiado en la jerarquía taxonómica de categorías.

Reduccionismo. La creencia de que los más altos niveles de integración de un sistema complejo pueden ser plenamente explicados por medio de un conocimiento de los componentes más pequeños.

Reproducción asexual. Cualquier reproducción que no implica la fusión de los núcleos de diferentes gametos.

Reservorio génico. La composición genérica total de una población.

Saltacionismo. Teoría según la cual la evolución progresa por saltos (pasos discontinuos), no gradualmente.

Scala naturae. La escala de perfección; creencia en la progresión ascendente de los objetos naturales, en particular de los vivientes; progresión lineal desde lo más simple a lo más perfecto.

Selección parentelar (*kin selection*). Ventaja selectiva debida a la interacción altruista de individuos que comparten un sector del mismo genotipo, tales como hermanos, que tienen genotipos muy similares debido a la ascendencia común.

SETI. Sigla de *Search for Extraterrestrial Intelligence*, búsqueda de inteligencia

extraterrestre.

Setiano. Alguien que cree en la existencia de extraterrestres inteligentes en otros planetas e intenta comunicarse con ellos.

Síntesis evolucionista. Unificación de las teorías de los genetistas poblacionales (anagénesis) con las teorías de los naturalistas (cladogénesis); síntesis del estudio del cambio y la adaptación genéticos con el estudio de la biodiversidad y sus orígenes.

Subespecie. Conjunto de poblaciones locales de una especie que habitan una subdivisión geográfica de la esfera de acción de una especie y que difieren en forma taxonómica de otras poblaciones de la especie; subdivisión de una especie politípica.

Superespecie. Grupo monofilético de especies estrechamente emparentadas y entera o mayormente alopátricas que son demasiado diferentes como para ser incluidas en una sola especie.

Taxón. Grupo monofilético de organismos (o de taxones inferiores) que pueden reconocerse por compartir un conjunto definido de caracteres.

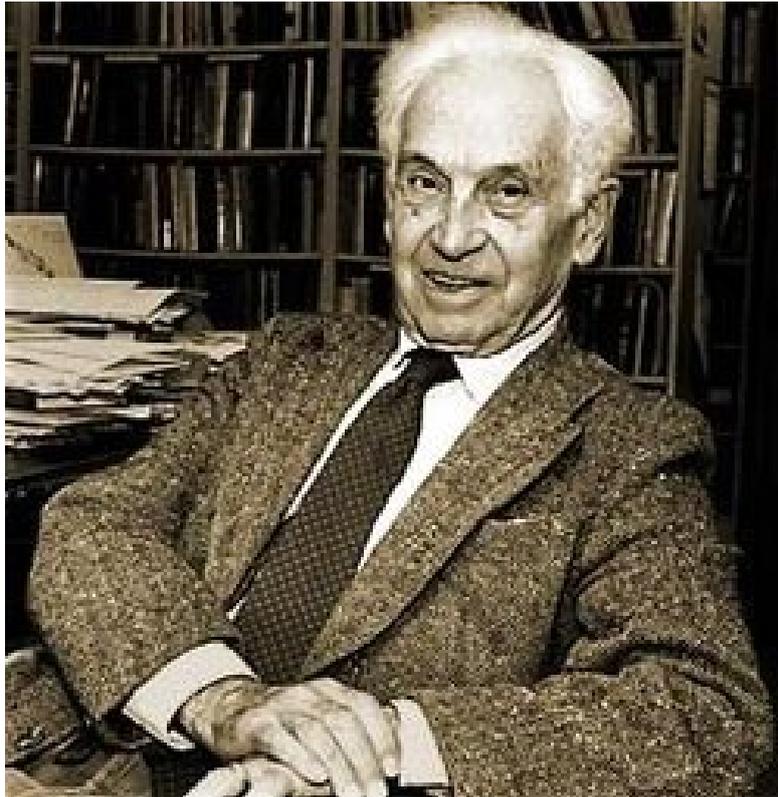
Taxón específico. Una población de organismos que cumple los requisitos para ser reconocida como taxón específico de acuerdo con un concepto de especie determinado.

Teísmo. La creencia en un dios personal.

Uniformismo. Teoría de algunos seólogos predarwinianos, en particular Charles Lyell, según la cual todos los cambios en la historia de la Tierra son graduales (véase **saltacionismo**). Al ser graduales, estos cambios no pueden considerarse actos de creación especial.

Vida en el universo. Cualquier cosa abarcada por la definición de vida elegida, no sólo los homínidos.

Vitalismo. Creencia, hoy totalmente refutada, en la existencia de una fuerza oculta e invisible en los organismos vivientes que es responsable de las manifestaciones de vida en todo organismo viviente.



ERNST W. MAYR (Kempton, Bavaria, Alemania, 5 de julio de 1904 - Bedford, Massachusetts Estados Unidos, 3 de febrero de 2005). Su padre era abogado, pero su familia tenía una larga tradición de médicos. La primera guerra mundial arruinó a su familia y la muerte de su padre, lo llevó a vivir a Dresden. Inició estudios de medicina, pero los abandonó por la zoología hasta lograr su Ph. D. a los 21 años.

Sus inicios como zoólogo se dieron en Indonesia bajo los auspicios de Lord Walter Rothschild, banquero y naturalista que tenía una inmensa colección de aves en un museo de Inglaterra. En esta expedición encontró 26 especies de pájaros y 38 de orquídeas desconocidas en occidente. En 1931 se traslada al American Museum en Nueva York en donde estuvo durante 20 años. En 1935 se casó con Margarete Simon, matrimonio que duró 55 años hasta la muerte de ella en 1990.

Debido a la segunda guerra mundial y a la imposibilidad de viajar al Pacífico, se dedicó a la biología evolutiva, dedicación que le dio como resultado el libro publicado en 1942 *Sistemática y el Origen de las Especies*. En 1953 dejó el museo y aceptó una cátedra en la Universidad de Harvard como profesor de zoología en la que permaneció por el resto de su vida intelectual. En los años setenta, se volcó hacia la filosofía de la biología en un contexto de la filosofía de la ciencia, publicando obras como *The Growth of Biological Thought* (1982), *One Long Argument: Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought* (1991) y *This Is Biology* (1997). Se convirtió en el mentor de un joven zoólogo, llamado Jared Diamond. Su trabajo finalizó con la publicación de la obra *The Birds of Northern Melanesia* en 2001.

A lo largo de su vida recibió muchos premios por su labor científica, se retiró oficialmente en 1975, pero siguió como profesor emérito de la Universidad de Harvard hasta su muerte en el 2005 a los 100 años y durante este período publicó más de 200 artículos.

Notas

[*] Se traduce así el término *imprinting*, que también se vierte a veces como sellado o marcación. [N. del T.] <<

[1] Para un panorama de las controversias entre partidarios e impugnadores de la autonomía de la biología, véase Mayr (1996). <<

[2] Versión revisada por Mayr (1992). [N. del T.] <<

[*] *Finious* en el original inglés. [N. del T.] <<

[4] Alusión a la teoría de Haeckel, según la cual la ontogenia recapitula la filogenia.
[N. del T.] <<

[5] Versión revisada por Mayr (2001). <<

[6] Versión muy revisada por Mayr (1985). <<

[*] Traducimos así la expresión latinizada *phyla* (singular *phylum*), que la nomenclatura científica toma del griego *phyla* (singular *phylon*). En esta nomenclatura equivale a *divisio*, división, y denota el rango de taxones (*taxa*) que se encuentra entre el reino y la clase. [N. del T.] <<

[8] Alusión a la teoría de Goldschmidt sobre la especiación fundada mayormente en la aparición de formas monstruosas pero viables. Esta hipótesis, casi universalmente rechazada en su momento, encontró en Stephen J. Gould y Niles Eldredge quienes la desenterraron y la reivindicaron a partir de la década de 1970 con la teoría de los equilibrios discontinuos. [N. del T.] <<

[9] Spencer habló de *survival of the fittest*, expresión que según Mayr debería haber sido *survival of the fitter*. Usualmente se ha traducido al español la expresión de Spencer como “supervivencia de los más aptos”; pero, a fin de seguir al autor de este libro en su razonamiento, traducimos aquí la expresión de Spencer como “supervivencia de los óptimos”. [N. del T.] <<

[10] Publicado previamente. <<

[11] Sigo a quienes sitúan al *Homo habilis* en el género *Australopithecus*. <<