

El papel del azar en el desarrollo de las ideas sobre la evolución biológica

Malena León¹, Iván Felsztyna¹ y Pablo Yair Huais¹

¹Taller Evolución de las ideas sobre evolución: Una forma de entender la Biología. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina

Fecha de recepción del manuscrito: 28/04/2015

Fecha de aceptación del manuscrito: 14/07/2015

Fecha de publicación: 15/09/2015

Resumen—Uno de los puntos nodales del cambio de concepción que la propuesta de la evolución de las especies significó dentro de la historia del conocimiento humano, está vinculado a la introducción del azar como parte de la misma. Sin embargo, tanto la ambigüedad del término, como la vasta proliferación de teorías evolutivas que se han elaborado hasta nuestros días, impiden tener una idea acabada de cómo se da esta introducción y cuáles son sus alcances e implicancias. Uno de los objetivos de este trabajo fue esclarecer qué se ha entendido por azar en algunas de las instancias en las que se ha recurrido a este concepto, y cuáles son los alcances y límites en cada uno de los casos. Con tales propósitos, se elaboró un análisis de los conceptos de azar tomados como relevantes para la tarea en cuestión. Luego, se realizó un recorrido por las teorías evolutivas que introducen aspectos novedosos en este sentido; analizando los pensamientos de Darwin, la teoría sintética, el mecanismo de la deriva genética, la teoría neutralista de la evolución molecular y los desarrollos en macroevolución. Al trabajar con cada una de las teorías se efectuó la distinción entre una dimensión en la que se da la generación de la variabilidad y aquella en la que se da la perpetuación de la misma; utilizando ese marco para esclarecer el rol de la aleatoriedad en los distintos casos. A partir del camino recorrido, se ha intentado ver si este análisis arroja alguna luz sobre las especificidades de la biología como ciencia natural. Se arribó a una reflexión propositiva sobre la relación entre biología y filosofía, dentro de la práctica científica.

Palabras clave— Azar, Evolución biológica, Generación de la variabilidad, Perpetuación de la variabilidad, Filosofía de la Biología

Abstract—One of the main issues that the theory of species evolution introduced in the history of human knowledge, is linked with the incorporation of the notion of chance as a part of it. However, the ambiguity of the concept, as well as the huge development of different theories about biological evolution, impedes us to reach a complete understanding about how this introduction is done, and which are its scopes and implications. One of the aims of this article was to clarify what is meant by chance in some of the instances in which this concept was used, and which are the scopes and bounds of each case. With these objectives, an analysis about the notions of chance taken as meaningful for this task, was elaborated. Afterwards, we made a review of the evolutionary theories that introduce new aspects about chance, analyzing Darwin's ideas, the modern synthesis, the genetic drift, the neutral theory of molecular evolution, and some concepts about macroevolution. In the inquiry of each theory, we made a distinction between the stage of generation of variability, and the stage in which this variability is perpetuated; using this conceptual framework to clarify the notion of chance in each case. Finally, we have attempted to analyze if these inquiries shed light about the specificities of biology as a natural science. A proposal about the relationship between biology and philosophy, inside the scientific practice, was reached.

Keywords— Chance, Biological Evolution, Generation of variability, Perpetuation of variability, Philosophy of Biology

INTRODUCCIÓN

Una de las grandes heridas narcisistas que la teoría de la evolución de las especies ha ocasionado en la concepción que el pensamiento occidental ha tenido sobre el lugar de los seres vivos y del hombre en la tierra, ha sido la idea de que no se trata del resultado de un designio divino; antes bien, somos algo así como un accidente. Uno de los puntos claves de esta operación se da con la introducción del azar como parte del proceso evolutivo. Sin embargo, tanto la ambigüedad del término mismo, como la vasta proliferación de teorías sobre la evolución de las especies

que se han elaborado hasta el día de hoy, impiden tener una idea acabada de cómo se da esta introducción y cuáles son sus alcances e implicancias.

Con el objeto de contribuir a esa elucidación, en este trabajo, nos proponemos intentar esclarecer qué se está entendiendo por azar en algunas de las instancias en las que se recurre a este concepto, y cuáles son los alcances y límites en cada uno de los casos. En términos más amplios, procuramos ver si este análisis arroja alguna luz sobre las especificidades de la biología como ciencia natural.

Con tales objetivos, en primer lugar precisaremos cuáles son los conceptos de azar que tomamos como relevantes para nuestra tarea. Luego realizaremos un recorrido por las teorías evolutivas que introducen aspectos novedosos respecto al azar, para ver en qué sentido lo están utilizando. Para contribuir a un mejor tratamiento de la investigación, al trabajar con cada una de las teorías realizaremos la

Dirección de contacto:

Iván Felsztyna, Avenida Vélez Sarsfield 299, CP 5000. Tel: 0351-3253574, ivanfelsztyna@gmail.com.

distinción, en la medida de lo posible, entre una dimensión en la que se da la generación de la variabilidad y aquella en la que se da la perpetuación de la misma.

El recorrido historiográfico de la evolución de las ideas de la evolución tiene su comienzo en el aporte de Lamarck. Su contribución en el asunto que nos convoca no es significativa. Si recorremos su gran aporte al pensamiento de la evolución, es decir, la *Filosofía Zoológica* (Lamarck, 1809), no encontramos la palabra azar ni una sola vez. Según su pensamiento, la *generación de la variabilidad* está dada por el uso y el desuso de los distintos órganos, y la fuerza intrínseca de cada individuo de seguir la tendencia al progreso. A su vez, la *perpetuación de la variabilidad* se da por herencia de caracteres adquiridos. Ninguna de estas instancias está atravesada por un proceso azaroso de algún tipo. A partir de esta consideración podemos decir que el primer núcleo significativo para el tema en cuestión es la propuesta darwiniana. Por ende, luego de realizar un pequeño estudio sobre los conceptos de azar que serán relevantes en este contexto, haremos un análisis de los pensamientos de Darwin, la teoría sintética, el mecanismo de la deriva genética, la teoría neutralista de la evolución molecular y, en último lugar, las consideraciones macroevolutivas; tomando en consideración, en cada uno de los casos, las dos dimensiones descriptas. Finalmente, intentaremos ver qué luz arroja este recorrido sobre la relación entre biología y filosofía.

QUÉ DECIMOS CUANDO DECIMOS AZAR

Antes de realizar un análisis más profundo respecto al rol que desempeña el azar en distintas teorías evolutivas, es necesario precisar cómo estamos entendiendo este concepto. Consideramos que la distinción más atinada para este objetivo es la introducida por Eble (1999).

En primer lugar, esta distinción deja de lado dos nociones de azar que no tienen una connotación evolutiva. Una de ellas es la que entiende al azar como lo sin causa; que implicaría una concepción ontológica no laplaceana; cuyo único correlato científico cercano es, quizá, la física cuántica. La otra, es el concepto de azar entendido ampliamente como ausencia de un plan deliberado, en contraste con la teología natural. Estas son las dos concepciones que serán dejadas de lado a lo largo de todo nuestro trabajo, dado que las relevantes son precisamente las que sí tienen connotaciones evolutivas.

En las siguientes nociones encontramos un primer grupo que se puede entender como de nociones *estadísticas* de azar; nociones vinculadas a la curiosa característica que tiene este fenómeno de ser, en términos de Ian Hacking (1999), *domesticado* mediante leyes de probabilidad. Eble distingue principalmente dos nociones dentro de este grupo. La primera de ellas declara que un evento sería azaroso por ser impredecible, dado que ignoramos las causas. Una característica de este tipo de aleatoriedad es que, pese a esta ignorancia, se le puede asociar un comportamiento probabilístico. Es un concepto más operacional; que puede ser complejizado tomando un aporte de Roberta Millstein (2000). La filósofa señala que en esta noción podemos distinguir en realidad dos más: una que haga referencia a la ignorancia, y otra a la aleatoriedad del muestreo. El argumento para distinguirlos es que en realidad se trata de fenómenos que pueden coincidir, pero que son

independientes entre sí. Dicha distinción se puede ilustrar imaginando el típico caso de la extracción de pelotas de colores de una bolsa, realizada por alguien que tiene los ojos vendados. Al lado de esta persona podría haber otra que supiera absolutamente todos los factores relevantes para conocer con precisión cuáles son las pelotas que tomará, inclusive antes de que lo haga (como ser, el movimiento de la mano, la posición de las pelotas, todas las leyes relevantes de la física y la psicología). La presencia de esta inverosímil consciencia omnisapiente dejaría de lado una idea de azar por ignorancia, sin por esto implicar la negación de un azar estadístico en el sentido de que se trata efectivamente de una muestra aleatoria. Esta última noción será muy relevante para los razonamientos que aquí nos interesan.

La otra importante noción de azar que podemos entender como *estadístico* es la que anuncia que un evento es azaroso por ser el resultado de la coincidencia de cadenas causales independientes. Dicha concepción, que podemos rastrear incluso hasta el mismo Aristóteles, está muy vinculada al estudio de los procesos naturales.

Finalmente, tenemos la noción de azar *evolutivo* en el sentido más general del término, que hace referencia a que en los eventos en los que se producen cambios evolutivos y se genera variabilidad son independientes con respecto a la necesidad del organismo y la direccionalidad provista por la selección natural en el proceso de la adaptación.

Es menester aclarar que la distinción realizada entre estas tres nociones de azar es útil y certera, pero no implica una disyunción excluyente; más bien son conceptos que se pueden usar en simultáneo (ver Fig. 1).

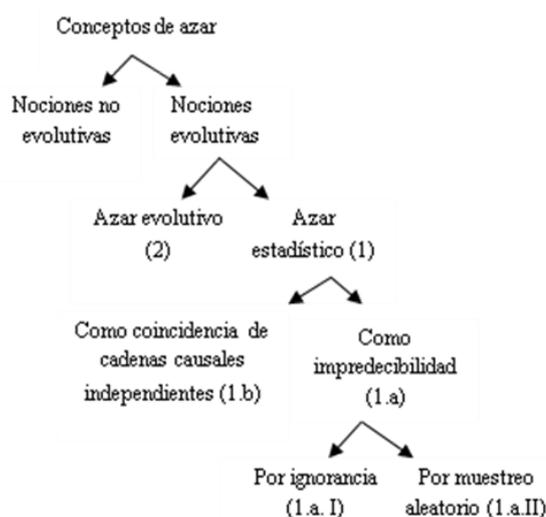


Fig. 1: Esquema de los conceptos de azar que se utilizan en el análisis de las teorías evolutivas.

En concordancia con lo explicado en la introducción, en cada uno de los desarrollos teóricos a analizar se puede realizar la distinción entre una dimensión en la que se da la *generación de la variabilidad* y una en la que se da la *perpetuación* de la misma, y, en cada una de ellas, preguntarse si juega un rol el azar. Las nociones introducidas al respecto, nos muestran que esto último podría responderse por medio de distintos planteos: ¿Se trata de un muestreo aleatorio? ¿Se puede explicar a partir de una única causa, o es la confluencia de distintas cadenas

causales independientes? ¿El proceso está orientado a las necesidades del organismo? ¿La variabilidad está orientada al *fitness*¹?; e.d.: ¿es adaptativa?

CHARLES DARWIN

Darwin podría considerarse la gran bisagra a la hora de pensar la introducción de una noción de azar en la explicación de la variedad y adecuación de los organismos vivos que pueblan la tierra. Sin embargo, en su obra, en la que ni si quiera se encuentra la palabra ‘azar’, esta idea sigue siendo altamente difusa, constituyendo un tema en el que claramente el pensador no llegó a respuestas últimas y en el que explicitaba su ignorancia (Darwin, 1859):

“Hasta aquí he hablado algunas veces como si las variaciones, tan comunes en los seres orgánicos en domesticidad, y en menor grado en los que se hallan en estado natural, fuesen debidas a la casualidad. Esto, por supuesto, es una expresión completamente incorrecta, pero sirve para confesar francamente nuestra ignorancia de las causas de cada variación particular.”

Aunque en el último periodo de su carrera haya esbozado algunas propuestas al respecto, podemos acordar en que en el primer Darwin, la *generación de la variabilidad* es azarosa, pero no es explicada. Esto está vinculado con que en el momento histórico no contaba con las herramientas necesarias para ser más preciso en esta cuestión. En cambio, la *perpetuación de la variabilidad* se da por selección natural, por lo que está orientada al *fitness* y no es azarosa en este sentido. Acá, el azar en la generación y la necesidad en la perpetuación, son consecutivas, no alternativas.

Determinar qué tipo de aleatoriedad hay que atribuirle a esta fase de la evolución según el pensamiento darwiniano es una tarea sumamente compleja, y que en muchos casos implicará una sobre interpretación a partir de desarrollos posteriores, en lugar de un compromiso con aquello que el pensador efectivamente expresó. Lo más atinado y certero que podemos afirmar al respecto es un sentido de azar que se puede extraer de forma clara del siguiente pasaje (Darwin, 1859):

“[La evolución por selección natural] depende absolutamente de lo que, en nuestra ignorancia, llamamos variabilidad espontánea o accidental. Supongamos un arquitecto que construirá un edificio, con rocas irregulares que han caído de un precipicio. Podría decirse que la forma de cada fragmento es accidental. Sin embargo, la forma de cada uno ha sido determinada... por eventos y circunstancias dependientes de las leyes naturales; pero no hay relación entre estas leyes y el propósito para el cual cada fragmento será usado por el constructor. De la misma manera, las variaciones de cada criatura son determinadas y fijadas por leyes inmutables; pero estas leyes no guardan relación con la estructura viva, que es lentamente construida por el poder de la selección.”

Así, si bien con el reconocimiento de la ignorancia al respecto se enuncia en distintos pasajes algunas posibilidades -que tienen que ver con el problema de la

falta de predicción, la coincidencia de cadenas causales independientes y otras opciones- podemos decir que lo importante para Darwin era marcar la brecha entre el motivo de la variación y la orientación a esa adaptación; es decir, lo que en el apartado anterior decidimos llamar una noción de azar *evolutivo* (ver Fig. 1).

En consonancia con estas conclusiones va una investigación reciente de Pence (2014) en la que el investigador recupera la pregunta de si habría algún rasgo de *azar estadístico* (ver Fig. 1) en la propia teoría de Darwin. La misma discusión se habría mantenido entre dos importantes discípulos del escritor del *Origen de las especies*. Una revisión de la correspondencia mantenida entre ellos muestra cómo Pearson quería demostrar que el trabajo de Darwin podría ser considerado estadístico, mientras Galton le señala que el maestro no había tenido ninguna afición por la estadística, postura a favor de la cual se posiciona Pence.

Por otra parte, en el mismo artículo, Pence también señala que hay otro modo en que se introduce el azar en Darwin. El naturalista inglés habría reconocido que si bien las características que otorgan a un individuo rasgos más “adaptados” le brindan al mismo mayores capacidades de subsistencia, las mismas no le garantizan que necesariamente vaya a sobrevivir sí o sí. En el apartado *Deriva genética y azar. Selección natural vs. Deriva genética* explicaremos cómo la incorporación de esta idea puede llevar a un enriquecimiento de la noción de *fitness* a partir de la distinción entre la supervivencia potencial y efectiva de los organismos, la que sería compatible con la incorporación de idea estadística de azar. Así, si bien no hay un desarrollo en Darwin de un azar estadístico, sí podemos reconocer, a favor de Galton y en contra de Pence, que hay ciertos aspectos que permitirían sentar las bases para dichos desarrollos.

LA TEORÍA SINTÉTICA EN SUS INICIOS

Sería erróneo pensar que la teoría sintética es un cuerpo unificado de principios que se pueden describir de manera homogénea y que se mantiene intacta desde su aparición hasta nuestros días. Es sabido que muchas de las críticas o evidencias relevantes que han salido a la luz en los años subsiguientes han sido reconocidas e incorporadas por algunos de sus representantes (por ej., Gallardo, 2011). Para analizar lo novedoso de su aporte en cuanto al concepto de azar, tomaremos los principios centrales al momento de su aparición, dado que las críticas relevantes que fueron incorporadas y que compelen al concepto en juego serán tratadas en secciones siguientes.

En cuanto a la *generación de la variabilidad*, podemos encontrar un predominio absoluto del azar. El mismo es introducido tanto por los mecanismos de mutación aleatoria de genes, como por los procesos relacionados a la reproducción sexual: *crossingover*, unión aleatoria de gametas, entre otros.

En cambio, en la *perpetuación de la variabilidad* no hay lugar para el azar, dado que hay completa orientación al *fitness*. El mecanismo de perpetuación de la variabilidad es, por supuesto, la selección natural.

Ahora bien, es menester cuestionarnos acerca de cuál es el tipo de azar que se da en la generación de la variabilidad.

¹ El concepto de *fitness* necesariamente deberá ser definido con precisión para poder avanzar en estas reflexiones. Abordaremos esto en el apartado *Deriva genética y azar. Selección natural vs. Deriva genética*.

Intentaremos analizarlo a la luz de referencias al respecto hechas por importantes pensadores.

Gould (1982) considera que “*Por la palabra “aleatorio” en este contexto los evolucionistas están diciendo que no está dirigido a la adaptación, pero no que todo los cambios mutacionales son igualmente probables*”. A partir de esta cita, podemos decir que, por un lado, al decir que no puede tratarse de cualquier cambio, se está suponiendo la posibilidad de un azar estadístico; pero el mismo no es explicado. Más bien, se hace énfasis en una noción evolutiva más amplia de azar: los cambios no están dirigidos a la adaptación.

Por otra parte, Wright (1967) considera que “*El significado de aleatoriedad es que las variaciones como grupo no están correlacionadas con el curso que posteriormente tomará la evolución por selección natural. Las variaciones están severamente limitadas a los cambios acumulados en la evolución pasada*”. Aquí se está suponiendo la posibilidad de un azar como coincidencia de causas: una limitación de porqué las variaciones no son igual de probables en cualquier dirección y dimensión posibles, sino que se limitan por la confluencia con estados de cosas anteriores. Nuevamente subyace la idea de un azar estadístico, pero se pone el énfasis en la falta de relación entre la generación de la variación y la selección natural que actuará sobre ellas, por lo que prima un azar en sentido *evolutivo* más amplio.

En síntesis, podemos decir que si bien hay un lugar abierto por esta teoría para la posibilidad de un sentido *estadístico* más profundo de azar, el principal énfasis está puesto en su sentido *evolutivo* (ver Fig. 1). Si se entiende que el principal objetivo de estas corrientes es la búsqueda de una explicación no teleológica del hecho de que los seres vivos que habitan el planeta estén completamente adecuados al ambiente y las funciones que desempeñan - como si hubieran sido diseñados para que puedan cumplir esos objetivos-, podemos decir que la principal operación teórica del Darwinismo, cohesionada de manera aún más esquemática en la teoría sintética, es la de realizar una gran escisión entre un primer momento de variabilidad azarosa, completamente opuesto a cualquier idea de *telos*, y un segundo momento de presión selectiva. Este eje teórico permite comprender que el principal énfasis de la teoría esté puesto en el azar en sentido evolutivo, es decir, en la separación entre, por un lado, la fuente que otorga variabilidad y, por otro, la fuerza de selección que sobre ella actúa. Posteriores aportes pondrán en cuestión el rol que el azar estaría jugando en ambas dimensiones, según la teoría sintética, y permitirán enriquecer el concepto del mismo, al profundizar su sentido estadístico.

DERIVA GENÉTICA Y AZAR. SELECCIÓN NATURAL VS. DERIVA GENÉTICA

Cuando pensamos en la noción de azar dentro de las teorías evolutivas, uno de los primeros conceptos que consideramos es el de la deriva genética, el mecanismo evolutivo estocástico por excelencia. Si nos situamos dentro del programa adaptacionista, la deriva genética viene a explicar la perpetuación de todos aquellos caracteres que no parecen haber sido fijados por selección natural. La selección sería un mecanismo que fija sólo aquellos caracteres que aumentan el *fitness* del individuo, mientras

que la deriva genética sería un mecanismo ligado al azar, que genera resultados sin direccionalidad alguna. El funcionamiento del proceso de deriva genética puede dar lugar a situaciones de distintos tipos. Así, por ejemplo, este mecanismo puede contribuir a la generación de *maladaptaciones*, es decir, caracteres fijados en individuos que producen una disminución en su *fitness*. Asimismo, puede contribuir a limitar al proceso de adaptación o incluso modelar a las presiones selectivas (Lenormand, 2009).

Como se dijo anteriormente, Darwin consideraba que la generación de la variabilidad estaba ligada al azar, en un sentido evolutivo, pero no concebía la posibilidad de que el destino de esos caracteres variables pudiera ser azaroso, dado que el único mecanismo posible de perpetuación de la variabilidad sería la selección natural, tanto positiva como negativa. Aquellos organismos que, por azar, estuvieran mejor “equipados”, sobrevivirían y se reproducirían en mayor medida que aquellos individuos que no contaran con esas ventajas. En otras palabras, el azar y la selección natural serían etapas consecutivas, pero nunca alternativas, en el proceso evolutivo. Lo mismo ocurre en la teoría sintética, pero allí ya existe un mecanismo físico para explicar la generación azarosa de la variabilidad: la aparición de mutaciones puntuales en el ADN. La novedad que introduce el concepto de deriva genética reside en que se erige como un mecanismo alternativo a la selección natural, haciendo intervenir al azar, también, en la etapa de *perpetuación de la variabilidad*. En este momento encontraremos una consolidación de la noción estadística de azar (ver Fig. 1).

Una buena aproximación al concepto de deriva genética es la metáfora del experimentador que extrae pelotas de una bolsa con los ojos vendados (Beatty, 1984). La bolsa representa a una población natural, en un momento determinado, y las pelotas son de dos colores diferentes, representando las frecuencias alélicas de un carácter. Las frecuencias alélicas de la segunda generación quedan determinadas por la proporción de pelotas de cada color que son extraídas por el experimentador. En la naturaleza, este muestreo “ciego”, que vendría a ser la deriva genética, puede tomar dos formas:

- Muestreo aleatorio de progenitores: El proceso que determina cuáles de los individuos de una generación serán los progenitores de la siguiente, y cuántos descendientes dejará cada uno de ellos.

- Muestreo aleatorio de gametas: El proceso que determina cuál de los dos alelos de un individuo heterocigota será transmitido a la siguiente generación.

Si asimilamos el concepto de deriva genética al ejemplo del experimentador ciego, nos queda claro por qué este mecanismo consiste en un muestreo aleatorio de la población, en tanto que cada individuo tiene la misma probabilidad de ser muestreado, más allá de sus características físicas.

En este sentido, podemos establecer una diferencia entre el mecanismo de la selección natural y el de la deriva genética. La selección natural consiste en un muestreo direccionado y no aleatorio, ya que está totalmente determinado por un criterio, las diferencias individuales en el *fitness*. Así, la dicotomía entre selección y deriva puede reducirse a la pregunta sobre la importancia relativa que tienen, en los cambios evolutivos, el muestreo basado en

diferencias de *fitness* y el muestreo aleatorio, no basado en *fitness*.

Pero, si hacemos hincapié en el *fitness* para demarcar la diferencia entre ambos mecanismos, es indispensable establecer una definición clara de este concepto (Beatty, 1984). De acuerdo a la definición más difundida, el *fitness* de un organismo es la medida de su éxito reproductivo. De acuerdo a I.M Lerner, “*los organismos que tienen más descendencia son los de mayor fitness, en sentido darwiniano*” (Lerner, 1958). Pero, según Beatty, si el *fitness* es definido de esta manera, no puede establecerse una distinción clara entre la selección natural y la deriva genética. El proceso de muestreo de progenitores no podría no estar basado en diferencias de *fitness*, si asumimos que aquellos organismos que dejan más descendientes son, por definición, los de mayor *fitness*. Bajo esta concepción, todos los mecanismos evolutivos estarían basados en diferencias de *fitness*.

Una concepción alternativa, y más esclarecedora, es considerar al *fitness* no como el número real de descendientes de un individuo, sino como su potencial reproductivo, es decir, el número de descendientes que éste está físicamente dispuesto a producir. De esta manera, sí pueden hacerse distinciones entre aquellos cambios evolutivos que están basados en diferencias de *fitness*, y aquellos que son aleatorios. En el ejemplo que propone Beatty, queda ilustrado por qué esta concepción es superadora de la anterior. Tomamos dos hermanos gemelos, genéticamente idénticos, e imaginamos que uno de ellos es golpeado por un rayo. Como consecuencia, el primero muere sin dejar descendencia, mientras que el segundo sobrevive y se reproduce. Si nos situáramos en la primera definición, el gemelo golpeado por el rayo poseería un *fitness* igual a cero, y esta descarga eléctrica no podría ser otra cosa que un agente de selección natural. En cambio, bajo la segunda concepción, ambos individuos poseen el mismo valor de *fitness*, ya que potencialmente podrían dejar el mismo número de descendientes, y la caída del rayo actúa como un fenómeno estocástico, que aleatoriamente elimina a uno de los individuos, sin basarse en diferencias de *fitness*.

Beatty complejiza aún más el concepto, al aclarar que debe tenerse en cuenta la influencia de las condiciones ambientales para definir el potencial reproductivo de un organismo. Por tanto, el *fitness* sería el potencial reproductivo de un organismo, en un determinado ambiente.

Al considerar la influencia del ambiente, involucramos una gran cantidad de condiciones que pueden afectar a la capacidad reproductiva de un individuo. Estas condiciones son variables, y pueden afectar a cada individuo, también, de una manera variable. Por lo tanto, ya no podemos hablar de un determinado valor de *fitness* para un grupo de individuos, sino que tenemos que referirnos a distribuciones de valores de *fitness*. Para un organismo particular, en un ambiente determinado, no hay un único valor de descendientes que potencialmente podría producir, sino un rango de valores. Podríamos graficar este concepto en la forma de una distribución normal, en la que en el eje “x” se representan los posibles valores de *fitness*, y en el eje “y” la probabilidad de que un organismo produzca un cierto número de descendientes.

Una vez definido al *fitness* como una variable aleatoria, Beatty explica su tesis central, que consiste en afirmar que es difícil, y hasta imposible, diferenciar si un determinado cambio evolutivo es producido por deriva genética, o si ese cambio es producto de un resultado improbable de la selección natural. Nuevamente, esta idea queda ilustrada por un ejemplo. Imaginemos una población de polillas negras y de polillas blancas, en un ambiente en el que el 60% de los árboles tiene corteza oscura, y el otro 40% es de corteza clara. En este caso diríamos que las polillas negras tienen mayor *fitness*, dado que el bosque les otorga más posibilidades de camuflarse y de escapar al ataque de las aves predatoras y, por lo tanto, un potencial reproductivo más alto que el de las polillas blancas. Pero, no hay que olvidar que consideramos al *fitness* como una variable aleatoria, es decir que el valor más probable de descendientes de las polillas negras será más alto que el de las polillas blancas, pero hay un amplio rango de valores posibles. Supongamos que en una generación particular, encontramos, entre las polillas que se salvaron de los predadores, una menor proporción de polillas negras de la que era característica en la población, y una mayor proporción de polillas blancas. Podemos interpretar que las polillas negras se habían posado más frecuentemente en los árboles claros, aun siendo mayor la frecuencia de árboles oscuros. En este caso, es difícil sostener que los individuos de mayor *fitness* fueron seleccionados, pero también es difícil explicar que el cambio evolutivo fue completamente aleatorio. Es decir, no podemos afirmar que el cambio de proporciones fenotípicas haya sido producido por selección natural, pero tampoco podemos asegurar que la deriva genética haya sido el mecanismo que produjo este resultado. Esto se debe a que, siempre que haya distribuciones de *fitness* asociadas a distintos grupos de organismos, habrá un rango de posibles resultados de la selección natural, siendo algunos resultados más probables y más representativos de las diferencias de *fitness* entre los distintos grupos, pero también habrá otros resultados, más improbables y no tan representativos de esas diferencias, que también son posibles.

En tanto que algunos resultados son menos representativos de las diferencias en potencial reproductivo de distintos grupos de individuos, apelaremos, en mayor medida, a la deriva genética para explicarlos. De este modo, la pregunta por la importancia relativa de la selección natural y de la deriva genética en los cambios evolutivos de las poblaciones naturales no debería ser del tipo “todo o nada”, sino que ciertos cambios son mejor explicados por selección, otros por la deriva genética, e incluso en otros la mejor explicación es la interacción entre ambos mecanismos.

LA TEORÍA NEUTRALISTA DE LA EVOLUCIÓN MOLECULAR

La teoría darwinista de la evolución, así como también la teoría sintética, sostienen que la selección natural es la principal fuerza evolutiva que moldea y fija los caracteres de los organismos. Como mecanismo alternativo y únicamente a un nivel genético, la teoría neutralista plantea que la mayoría de las mutaciones que surgen son fijadas por un mecanismo distinto del de selección natural, ocupando el azar un rol predominante.

La teoría neutralista se origina en un contexto en el que las ecuaciones matemáticas de difusión se aplican en conjunto con los avances en las técnicas de genética molecular. Esto permitió responder algunos de los siguientes interrogantes: ¿cuál es la probabilidad de fijación de un alelo surgido en una población? ¿Cuál es la velocidad con la que los alelos son sustituidos durante el curso de la evolución? De esta manera, se pudo comenzar a entender cómo evolucionan los genes desde un punto de vista estrictamente molecular.

La estructura básica de la teoría (Kimura, 1983) sostiene que la mayoría de los cambios mutacionales de la secuencia nucleotídica del ADN, detectados con técnicas químicas de genética molecular, son selectivamente neutros. De esto se deduce que los cambios ocurridos no tienen ni más ni menos ventajas que los estados a los que han sustituido. Los cambios ocurridos a nivel genético son entonces fijados mediante el mecanismo de deriva genética. Pueden exponerse dos descubrimientos que apoyan a la teoría neutralista, y que sólo pueden ser explicadas por la misma.

En primer lugar, se ha visto que en diferentes líneas filogenéticas y para una determinada proteína, la tasa de evolución (en términos de sustitución de aminoácidos) es prácticamente constante. Este hecho puede explicarse únicamente mediante el mecanismo de deriva genética, ya que si la selección natural estuviera actuando, la tasa de evolución no debiera ser necesariamente igual en diferentes linajes. Esta tasa debería ser, en cambio, diferente para cada grupo debido a que la presión selectiva debiera ser más o menos fuerte en cada linaje.

En segundo lugar, los estudios de genética molecular permiten sostener que las proteínas sometidas a un grado de limitación funcional pequeña tienen una tasa de evolución mayor que las que poseen mayores limitaciones. Así, aquellas secuencias nucleotídicas codificantes para dominios de proteína con poca o nula función (en una enzima, por ejemplo, sería aquella zona no relacionada con su sitio activo), poseen más “libertad” de ser sustituidos por otras secuencias, ya que el cambio no tiene efecto alguno en el resultado funcional de la proteína. Esto no sucede para las secuencias nucleotídicas codificantes de partes funcionales de una proteína. Este descubrimiento se amplía al hecho de que existe una mayor variabilidad en el tercer nucleótido de un codón codificante de un aminoácido. Un cambio en dicho nucleótido genera un nuevo codón y, debido a que el código genético es degenerado (más de un codón codifica para un mismo aminoácido), es posible que aún así se codifique para el mismo aminoácido –sería el caso de codones sinónimos-. Es decir, la función de la proteína no varía, habiendo una menor limitación funcional en la sustitución del tercer nucleótido del codón. Este segundo descubrimiento puede explicarse únicamente mediante los postulados de la teoría neutralista, siendo el proceso de selección natural insuficiente para dar cuenta de ello.

Respecto a las nociones de azar en la teoría neutralista, se evidencia una noción de azar en la *perpetuación de la variabilidad*, ya que plantea a la deriva genética como mecanismo fundamental. En cuanto al *origen de la variabilidad*, esta teoría plantea la noción de azar evolutivo en sentido general, ya que en sus postulados se reconoce que los cambios no surgen con una orientación al *fitness* del individuo. Por otro lado, al enfocarse únicamente en

aquellos cambios que son neutrales, también se destaca una noción estadística de azar de manera más notable (ver Fig. 1). Eso encuentra su fundamento en que se plantea la existencia de diferentes probabilidades de evolución según el grado de limitación funcional de la secuencia nucleotídica que se estudie, siendo mayor la probabilidad de evolución en regiones genómicas de escasa limitación funcional, en contrapartida con aquellas regiones de mayor limitación funcional.

MACROEVOLUCIÓN

A nivel macroevolutivo la distinción en dimensiones de *generación y perpetuación* de la variabilidad pierden sentido, ya que a este nivel se discuten los patrones de origen, diversificación y extinción de taxones superiores a especie, siendo los individuos y los genes unidades incluidas en estos grupos de mayor orden. En macroevolución, por lo tanto, se abordarán las nociones de azar en los procesos de extinción y diversificación de taxones. Este apartado toma como base la lectura y el análisis del estudio de Roberta Millstein (2000), en donde se propone a los modelos estocásticos como modelos explicativos de los patrones macroevolutivos. Asimismo, se tiene en cuenta el análisis de Pavé (2007) sobre el rol del azar en los procesos de diversificación biológica.

Antes de discutir acerca de los modelos estocásticos macroevolutivos, es necesario definir lo que significa que un modelo sea determinista. Según Millstein, un modelo es determinista cuando alude a una causa particular para la explicación de un patrón macroevolutivo. De esta manera, esta explicación sólo sirve para dicho patrón, no siendo extrapolable a otros patrones. El modelo determinista se encuentra entonces limitado al taxón que se está estudiando, y al tiempo en el cual este taxón existe o ha existido. Definido de esta forma un modelo determinista, un modelo estocástico en macroevolución se define como aquel que no se encuentra limitado por un taxón particular ni por el tiempo. Es aplicable y explicativo para cualquier taxón que se estudie y para cualquier período de tiempo.

Una forma de abordar los modelos estocásticos en macroevolución, discutido por Millstein, es mediante la utilización de modelos denominados MBL. En estos modelos, se plantea la existencia de una determinada cantidad de taxones en un determinado intervalo de tiempo. De un intervalo de tiempo al siguiente, cada taxón puede extinguirse, ramificarse (aparición de dos taxones a partir de uno) o bien mantenerse estable. El modelo MBL puede adquirir dos alternativas. La primera, denominada “*freelyfloating*”, tiene como premisa que las tasas de extinción y de ramificación son iguales a lo largo de toda la simulación, y para todos los taxones. La segunda, denominada “*dampedequilibrium*”, establece un número fijo de taxones por intervalo de tiempo. Así, la tasa de extinción será mayor a la tasa de ramificación cuando el número de taxones supere al número preestablecido para el equilibrio, mientras que sucede lo contrario cuando el número de taxones sea menor a aquel número preestablecido.

Las simulaciones mediante los modelos MBL arrojan gráficos que muestran la cantidad de taxones que existen en cada intervalo de tiempo. Comparando estos gráficos con patrones macroevolutivos reales, se pueden observar

algunas coincidencias: intervalos de diversificación e intervalos en donde los taxones se mantienen estables. Es de particular interés resaltar el hecho de que en intervalos de diversificación, los modelos estocásticos parecen ser direccionados. Este comportamiento puede explicarse si se toman a estos modelos como cadenas de Markov, en donde cada estado depende del estado inmediatamente anterior y no de todos los anteriores, y de una cantidad determinada de variables aleatorias. De esta manera, la cadena de Markov constriñe los resultados probables que pueden adquirir los estados subsiguientes, simplemente por azar. Así, puede observarse una aparente direccionalidad en los patrones de diversificación, siendo el azar una explicación suficiente para dicho patrón.

Por otro lado, resulta interesante comparar los modelos estocásticos de macroevolución con el proceso de deriva genética. A primera vista, pueden establecerse algunas semejanzas entre ambos procesos. En primer lugar, ambos procesos realizan un muestreo aleatorio de las unidades de enfoque (el individuo en el proceso de deriva genética, y el taxón en los procesos macroevolutivos), sin importar las diferencias que puedan generar entre sí. En segundo lugar, se deriva de este razonamiento el hecho de que ambos procesos incorporan el azar en un sentido evolutivo amplio. En cuanto a las diferencias, en el proceso de deriva genética no puede plantearse si existe o no limitación temporal, ya que no existen tiempos "buenos" o "malos" a una escala temporal microevolutiva. Esto sí sucede cuando se lleva la escala al tiempo geológico para analizar los patrones macroevolutivos. Otra diferencia rescatable es el hecho de que los modelos estocásticos de macroevolución incorporan el azar *por coincidencia de cadenas causales independientes* (ver Fig. 1). Supongamos, por ejemplo, la extinción de todo un orden de organismos en un determinado tiempo. Los modelos estocásticos pueden explicar esto simplemente por el hecho de que las familias incluidas en el orden se extinguieron por causas diferentes cada una y, simplemente por coincidencia, se extinguieron aproximadamente en el mismo tiempo. De esta manera no se alude a una causa particular común para la extinción de todo el orden, explicación que plantearía un modelo determinista.

Por último, resulta importante destacar que tanto los modelos estocásticos de macroevolución, como los deterministas, no son necesariamente excluyentes. Determinados patrones pueden explicarse de una mejor manera con uno que con el otro, siendo que cada caso particular debe analizarse por separado para determinar qué modelo se ajusta mejor a la realidad.

CONSIDERACIONES FINALES

En el transcurso de esta investigación hemos encontrado en fuentes bibliográficas múltiples propuestas acerca de cómo debería abordarse la relación entre las dos dimensiones que dialogan entre sí cuando se piensa en el rol del azar en la teoría de la evolución de las especies: la filosofía y las ciencias naturales. Incluso, algunas de ellas han sostenido firmemente que habría que separar estas esferas y dejar que en cada ámbito se resuelva lo propio. El recorrido que hicimos parece revelar lo ingenuo y dificultoso de una propuesta como esta, dado que los desarrollos realizados hasta el día de hoy muestran cómo

los supuestos ontológicos que se tengan sobre cómo el mundo es, van a incidir de forma inevitable en la teoría que se formule; por lo que extirparlos sólo daría por resultado una teoría desarticulada.

Estas consideraciones nos hacen concluir que antes que intentar negar estos inevitables supuestos filosóficos, un quehacer científico genuino deberá abogar por una explicitación de los mismos. Poner sobre la mesa aquello que está en íntima relación con el resto de cosas que se están sosteniendo permite que tanto los apoyos, como las críticas y correcciones a la misma, sean más contundentes, acertados y se hagan desde un lugar más certero.

Es menester aclarar que con esto no queremos decir que la ciencia deba tomar ciertos principios como verdaderos, en virtud de tal o cual discurso filosófico o religioso. De hecho, los avances científicos en innumerables ocasiones han puesto fuertemente en cuestión concepciones previas que se tenían sobre aspectos más fundamentales. La misma teoría darwiniana es uno de los ejemplos más claros de ello; y la puesta en cuestión que la física cuántica realiza sobre el concepto de causalidad es el más reciente.

Por otra parte, también sería engañoso creer que la ciencia tiene la última palabra. La imposibilidad de una verificación absoluta por medio de la contrastación empírica limita las posibilidades en este sentido. En el camino recorrido se explicó cómo, por ejemplo, con respecto a la deriva genética, es imposible terminar de dirimir, frente a los mismos resultados empíricos, entre una "adaptación inesperada" y los resultados azarosos de la deriva. Esto va a seguir ocurriendo siempre que sigamos empleando hipótesis *ad hoc* en nuestras teorías; y por lo que nos ha mostrado la historia de la ciencia desde Popper a esta parte, eso es algo que, por muchos problemas lógicos que comporte, no va a dejar de ocurrir, ni es deseable que así sea.

Sólo nos queda, por ende, como línea a seguir, la idea de que toda idea es revisable, de que la explicitación de los supuestos es positiva, y que no parece haber una teoría absoluta, que explique todo a partir de un único proceso. Con respecto a esto último, queremos resaltar también que, de las propuestas aquí trabajadas, aquellas que tomaban de forma seria al resto de los estudios científicos, terminaban concluyendo que el mejor camino es el de adoptar un pluralismo explicativo, que permita reconocer en cada caso particular cuál es la explicación más prometedora. En el tema que nos convoca, hay muchos casos notables en los que se opta por alternar entre explicaciones por adaptación y explicaciones por deriva, según la adecuación al caso. Esta posibilidad de que para explicar un fenómeno tengamos que recurrir a múltiples formas de causalidad no es producto, necesariamente, de un escepticismo con respecto a los alcances del conocimiento científico: no es el resultado de creer que no se conoce la verdadera causa. Más bien, cuando lo analizamos un poco, parece razonable que la forma más acertada de explicar aquello que nos rodea requiera de muchas formas de explicaciones y tipos de causas, dado que, a fin de cuentas, el mundo en el que vivimos parece ser bastante complejo.

Una cuestión más a mencionar, es que este tipo de explicaciones pluralistas, como aquella por la que termina abogando una profunda consideración de la evolución de las especies, son muy frecuentes en el ámbito de la

biología, y no así en otras disciplinas científicas, como la física. Este hecho se vuelve aún más relevante cuando se observa que el gran corpus de teorías epistemológicas que se ha desarrollado desde la filosofía para pensar al conocimiento que elaboran las ciencias naturales ha tomado como paradigma a la física que, en asuntos como este, tiene un modo de proceder que no admite un pluralismo de este tipo. Así, se refuerza la necesidad de hacer una filosofía de las ciencias que permita a la biología pensarse desde sí misma, sin tener que responder a principios y valores foráneos, tan inadecuados en algunas ocasiones como aquél título que se le ha inculcado de “ciencia exacta”.

REFERENCIAS

- [1] Beatty, J. (1984), “Chance and natural selection”, *Philosophy of science*, 51 (2), pp. 183-211.
- [2] Darwin, C. (1859), *On the origin of species by means of natural selection*. (En castellano: Darwin, C. (1988). *El origen de las especies*, S.L.U Espasa Libros, Barcelona, España).
- [3] Eble, G. (1999), “On the dual nature of chance in evolutionary biology and paleobiology”, *Journal of Information*, 25(1).
- [4] Gallardo, M. H. (2011), *Evolución. El curso de la vida*, Editorial Médica Panamericana, Santiago de Chile, Chile.
- [5] Gould, S. J. (1982), “Darwinism and the expansion of evolutionary theory”, *Science*, 16, pp. 380-387.
- [6] Hacking, I. (1991), *La domesticación del azar*, Editorial Gedisa, Barcelona, España.
- [7] Kimura, M. (1983), *The neutral theory of molecular evolution*, Cambridge University Press, New York, EE.UU.
- [8] Lamarck, J. B. (1809), *Philosophie zoologique*. (En castellano: Lamarck, J.B. (1986). *Filosofía zoológica*, Editorial Alta Fulla, Barcelona, España).
- [9] Leonormand, T., Roze, D., Rousset, F. (2009), “Stochasticity in evolution”, *Trends in Ecology and Evolution*, 24 (3), pp.157-165.
- [10] Lerner, I.M. (1958), *The genetic basis of selection*, New York, Wiley.
- [11] Millstein, R. L. (2000), “Chance and macroevolution”, *Philosophy of Science*, 67, pp. 603-624.
- [12] Pavé, A. (2007), “Necessity of chance: biological roulettes and biodiversity”, *C.R. Biologies*, 330, pp. 189-198.
- [13] Pence, C. H. (2014), “The early history of chance in evolution”, *Studies in History and Philosophy of Science*, 50, pp. 48-58.