

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Evolución biológica y biología evolutiva:

epistemología y didáctica

TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

PRESENTA

JAVIER GUZMÁN SÁNCHEZ

DIRECTORA DE TESIS

M. EN C. ERÉNDIRA ÁLVAREZ PÉREZ

NOVIEMBRE 2013





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

*Al amor y la memoria a mi difunto abuelo José Guzmán y mi difunta
hermana Jimena*

Los amo.

Agradecimientos

Si bien mi sincero agradecimiento se extiende a quienes que creyeron en mí, quiero hacer especial mención y dar un agradecimiento especial y profundo a ciertas personas que me son particularmente entrañables:

A mi familia por el invaluable e inconmensurable amor y paciencia que tuvieron durante todos estos años en la UNAM. Por el hogar y la fe. Y con ella, a Dulce por el amor, las enseñanzas y los acicates. Por ser y estar.

A mis cinco sinodales oficiales; Eréndira, Vladimir y Arturo por las enseñanzas que queriéndolo o no tocaron cuerdas importantes en mi formación como persona, como científico y como profesional. Alejandra y Juan Carlos porque en esta recta final me arrojaron una luz importante para continuar reflexionando e investigando sobre algo que es crucial y apasionante en biología: la evolución biológica.

A Rosaura, Susana, Graciela, Ricardo, David, Juan Manuel, Damián, Omar, Aketzalli y el resto de la biota en el Laboratorio por las charlas, debates, sonrisas, reprimendas, cariño y saber.

A mis sinodales y tutores putativos pero secretos: Víctor por la inspiración de su tesis sobre Variación y la traducción, Alfredo por las cervezas y charlas, y Eric por lo mismo y la crítica constante.

Al Cuadro y sus habitantes, en especial a Arturo, Chars, Fer, Mir, Alex y Cristian.

Tabla de contenido

Introducción	5
Planteamiento del problema	8
Pregunta de investigación	11
Objetivos	11
Antecedentes	12
Capítulo 1 La evolución biológica: hecho natural	14
Capítulo 2. La teoría de la evolución por variación y selección natural, los conceptos asociados a este modelo científico.....	24
2.1 Contexto conceptual: Los trazos de la constelación	26
La dualidad población e individuo.....	28
Reproducción diferencial	31
Herencia de características	34
Historicidad	36
El azar en la intimidad de la evolución biológica	39
Ambiente y seres vivos, el todo y sus interacciones	43
2.2 Conceptos fundamentales de biología evolutiva: Las estrellas de la constelación	47
Selección Natural.....	48
Variación.....	56
Divergencia de carácter.....	61
Adaptación	66
Lucha por la existencia	73
Mutación	77
Especiación.....	87
Extinción.....	90
Capítulo 3. Conceptos, hechos y metáforas en el meollo de la construcción de teorías científicas	95
3.1 La construcción de las teorías científicas	95
3.2 La teoría de la evolución por variación y selección natural como red de conceptos	99
3.3 La red y su referente empírico. La teoría y la evolución biológica.....	111

Capítulo 4. Reflexión didáctica	120
4.1 Glosario de la teoría de la evolución por variación y selección natural.....	125
Fuentes consultadas: bibliografía, hemerografía y cibergrafía.....	144

Introducción

En la ciencia¹, comúnmente se usa el término *evolución* tanto para referirse al hecho de que los seres vivos evolucionan (evolución biológica), como para denominar el campo del conocimiento científico que estudia ese hecho (biología evolutiva). Y, como señala Berovides (1993), esto constituye un problema didáctico.

Diversos biólogos evolutivos, como Theodosius Dobzhansky, Niles Eldredge y Stephen Jay Gould (1973, 2008 y 2002 respectivamente), han expresado preocupación respecto a la comunicación del conocimiento generado en su disciplina. Y en diversos países, existen discusiones muy activas sobre la enseñanza y el aprendizaje de la biología evolutiva, una de las formas de comunicar el conocimiento generado en esta rama de la ciencia.

No obstante el continuo análisis que muchos especialistas han hecho sobre la enseñanza y el aprendizaje de la biología evolutiva, persisten diversos problemas. Esta investigación se refiere al problema señalado por Berovides (1993) sobre usar el mismo término, *evolución*, para referirse a la evolución biológica y a la disciplina que lo estudia, que incluye por supuesto a la teoría de la evolución por variación y selección natural.

En el mismo tenor de las reflexiones de Berovides (1993), en esta investigación se sostiene que es necesario distinguir el hecho (evolución biológica) de las teorías que lo explican desde diferentes aristas y que se agrupan en una disciplina científica (biología evolutiva). En particular, se plantea el caso de la teoría de la evolución por variación y selección natural, dada su solidez entre las diversas explicaciones que abordan los aspectos adaptativos de la evolución biológica (Ruíz y Ayala, 1998; Mayr, 2001; Gould, 2002 [a]). Si bien se han desarrollado distintas disciplinas y

¹ Si bien Berovides (1993) no precisa una clasificación de las ciencias, para efectos de la presente tesis y derivado de la temática de la investigación de Berovides, se asume que las explicaciones desarrolladas en biología evolutiva se pueden clasificar como ciencias naturales de manera que no se empalmen epistemológicamente con las múltiples ciencias existentes, cuyo catálogo sería por demás extenso.

enunciaciones para explicar los procesos evolutivos, la solidez epistemológica de la teoría de la evolución por variación y selección natural es tal que constituye un paradigma (Dobzhansky, 1973; Ruíz y Ayala, 1998; Mayr, 2001; Gould, 2002 [a]; Caponi, 2003).

La teoría sintética integra la propuesta de Darwin y los avances en el conocimiento de los procesos genético-moleculares en los seres vivos. Del mismo modo, los constantes avances en el conocimiento de los organismos han fortalecido la teoría de la evolución por variación y selección natural; de modo que, a través de la historia de la biología evolutiva, se ha subrayado la importancia de ambos conceptos (variación y selección natural) como la dupla alrededor de la cual se articula el resto de la teoría. Esto a pesar de que por mucho tiempo se mantuvo la selección natural como concepto protagónico en la explicación (Hernández-Marroquín, 2011).

En este sentido, conviene atender la precisión que hace Gould (2002 [a]) para caracterizar la teoría de la evolución por variación y selección natural; es necesario mirar con criterio histórico y con detalle la explicación original para buscar resolver los problemas internos que han permeado a lo largo de la historia de la biología evolutiva. En la presente tesis, se señala la indistinción entre hecho y teoría como uno de los problemas internos de la biología evolutiva en el caso particular de la teoría de la evolución por variación y selección natural.

Los problemas internos de las disciplinas científicas pueden permear hasta reflejarse en la comunicación de la ciencia (Echeverría, 1991). En este sentido, los diversos problemas de la biología evolutiva (como los que señalan Berovides, 1993, y Gould, 2002 [a]) pueden permear hasta las distintas formas de comunicar el conocimiento evolutivo, como el caso de la didáctica de la biología evolutiva. Como consecuencia, se pone en riesgo el funcionamiento de la ciencia ya que los conocimientos innovados y sus aplicaciones, a pesar de que han pasado por el tamiz del debate constante con el que se evalúan los avances científicos, no logran incorporarse a la sociedad en la que la comunidad científica existe; es decir que se pone en riesgo tanto la imagen pública de la ciencia como la alfabetización científica (Echeverría, 1991).

La presente investigación parte del problema que identificó Berovides (1993) en la didáctica de la biología evolutiva. Se desarrolla para distinguir la evolución biológica y sus aspectos adaptativos, de la teoría de la evolución por variación y selección natural como explicación científica en el seno de la biología evolutiva; y luego argumentar su relevancia para la educación secundaria en México.

Para alcanzar los objetivos de la presente investigación, se desarrollan cuatro capítulos en torno a la estructura epistemológica de la teoría de la evolución por variación y selección natural. Al cabo de dichos capítulos, se espera dar solidez teórica a la tesis: Se considera importante para la educación secundaria en México, establecer primero la certeza de la evolución biológica como hecho incontrovertible e independiente de explicación que se le dé a este hecho, y luego abordar las teorías que se han desarrollado en biología evolutiva para comprender los distintos fenómenos evolutivos.

Con base en el planteamiento de que existe una diferencia entre el hecho natural y la explicación desarrollada para comprender alguno de sus aspectos, en el primer capítulo se analizan las evidencias y los argumentos que permiten reconocer más allá de duda razonable la evolución biológica como un hecho natural. El análisis se centra en las evidencias que se incluyen en estudios de diversos biólogos evolutivos sobre la teoría de la evolución por variación y selección natural (Darwin, 1859; Ruíz y Ayala, 1999; Mayr, 2001; Gould, 2002; Futuyma, 2005). Con éste primer capítulo se espera dejar claras las razones y evidencias por las que se acepta la evolución biológica como un hecho más allá de duda razonable; y que tal certeza es suficientemente sólida como para sostener el desarrollo de explicaciones científicas al respecto.

En el segundo capítulo se concentra la descripción de los elementos que integran el entramado conceptual que constituye la teoría de la evolución por variación y selección natural según diversos filósofos de la biología y biólogos evolutivos (Darwin, 1859; Gould y Lewontin, 1979; Dobzhansky, *et al.*, 1993; Ruíz y Ayala, 1998 y 1999; Lewontin, 2000; Mayr, 2001; Gould, 2002 [a]; Futuyma, 2005; Dupré, 2006; Hernández-Marroquín, 2011). Dichos elementos se organizaron en dos grupos: uno

con los que constituyen el contexto conceptual que da sentido y cohesión a la teoría y otro con los conceptos fundamentales de la teoría.

En sintonía con la propuesta de Gould (2002) que subraya la importancia del análisis histórico de la teoría para comprender sus detalles e identificar sus posibles dificultades, se acude en el tercer capítulo a Hesse (1974) como referente epistemológico. En dicho capítulo se hace un recuento de la forma que en que Hesse (Hesse, 1974) plantea la construcción de las teorías científicas como explicaciones de los aspectos de fenómenos empíricos y se relaciona dicho planteamiento con la teoría de la evolución por variación y selección natural, ya descrita en los primeros dos capítulos. En el tercer capítulo, se procura aclarar la base de discusión de la presente tesis: existe una distinción entre hecho y teoría en el caso de la evolución biológica y la biología evolutiva, particularmente la teoría de la evolución por variación y selección natural.

A partir del desarrollo disciplinario concentrado en los primeros tres capítulos, esta investigación concluye con una reflexión didáctica sobre la relevancia de incluir la distinción argumentada en el tercer capítulo, en la educación secundaria en México, uno de los objetivos planteados. Con la reflexión didáctica se ofrece un glosario que acaso aclare los conceptos con miras a eliminar la indistinción que se explicó de inicio en el planteamiento del problema.

Planteamiento del problema

La ciencia es un conjunto de disciplinas que, por medio de razonamientos deductivos y distintas metodologías, buscan describir hechos naturales y explicar por qué éstos ocurren (Ruíz y Ayala, 1998). Diversos científicos y filósofos han argumentado que la lógica deductiva prevalece en la labor del científico; no obstante, la visión metodológica más frecuentemente utilizada para referirse a la ciencia de parte del

público lego² es la lógica inductiva (Chalmers, 1987; Dubos, 1967; Hofmann y Weber, 2003; Ruíz y Ayala, 1998; Smith, 2009; entre otros). Este señalamiento refleja una de las tantas aristas de la percepción que tiene la sociedad de la ciencia y de lo mucho que falta por hacer en el terreno de la comunicación y la socialización de esta.

En diversas oportunidades, los científicos han expresado sus preocupaciones y argumentos en pro de la comunicación del conocimiento científico. En particular, es relevante el hecho de que Theodosius Dobzhansky formulara la que seguramente es su más célebre aseveración, “Nada en biología tiene sentido si no es a la luz de la evolución”, en una charla a educadores en 1973. Esta conclusión resume la importancia, mostrada a lo largo de la historia de la biología evolutiva, de la evolución biológica como referente de la biología y su relevancia en la enseñanza “no sólo como parte de la biología sino como su fundamento” (Fail, 2008: 56).

Otro caso es el de Niles Eldredge³. En una entrevista, Mariana Morando y Luciano Ávila (2008) lo cuestionan sobre la mejor manera de llevar al público general el conocimiento de los principios evolutivos; él responde que “la única salida razonable es la educación [...] Nuestra revista *Evolution, Education and Outreach* es un intento modesto de tratar de llegar a las aulas con buena ciencia profesional. Pero todavía estamos experimentando sobre las mejores maneras de lograrlo.” (Morando y Ávila, 2008:41).

Por otro lado, Gould (2002) incluye en sus reflexiones diversos casos en los que un problema epistemológico tiene repercusiones notables en la didáctica de la biología evolutiva. En particular se puede citar el caso de la especiación y la adaptación, dos conceptos fundamentales de la teoría de la evolución por variación y selección natural:

² Lego, en la segunda acepción que recoge la RAE, se refiere a un sujeto falto de letras o noticias; en este caso, lego se al público desactualizado en materia de ciencia y de filosofía de la ciencia.

³ Además de ser uno de los biólogos evolutivos y paleontólogos más influyentes, Eldredge es editor en jefe de la revista *Evolution, Education and Outreach*, que publica investigaciones sobre didáctica de la biología evolutiva y sus alcances, esto pone de relieve la participación que están teniendo los biólogos en la investigación en la didáctica de la biología evolutiva y la necesaria interlocución de éstos con otros especialistas para atender un problema de tal complejidad.

“Una vez explicada la especiación como una consecuencia extendida de la adaptación bajo ciertas circunstancias externas, el mismo argumento puede entonces extrapolarse uniformemente a la pauta entera de la evolución de la vida a escala geológica. Alexander (1962, p. 826) explica a los estudiantes que toda filogenia emana del «hecho de la adaptación». Me cuesta trabajo imaginar un cuadro de la evolución más gradualista y meliorista, en el que toda muerte es para mejor y toda vida está en continuo movimiento hacia más y mejor [...]” (Gould, 2002 [b]: 610)

En este sentido, se han realizado diversos estudios sobre la didáctica de las ciencias en general (Adúriz-Bravo e Izquierdo, 2002; Meinardi 2010; Pozo y Gómez-Crespo, 2004; entre otros) y de la biología evolutiva en particular (Álvarez Pérez, *et al.*, 2010; Alters y Nelson, 2002; Berovides, 1993; Demastes, Good y Peebles, 1996; Fail, 2008; Fernández y Sanjosé, 2007; González-Galli, 2005, 2010; Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz, 2009; Hofmann y Weber, 2003; Kaufman y Fumagalli, 1999⁴; Maciel Magaña, 2007; Meinardi, 2002⁵; Smith, 2009; Tidon y Lewontin, 2004; van Dijk, 2009; entre otros), todos ellos constituyen referencias en la panorámica de la frontera de la ciencia y su enseñanza en diferentes públicos (Meinardi, 2010), sean científicos en formación o no.

En principio, los estudios de Berovides (1993) y Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz (2009) señalan el problema de la falta de énfasis o claridad en la diferencia entre el hecho natural que constituye la evolución biológica y la biología evolutiva como disciplina que lo estudia; y consideran este problema como un núcleo relevante para aspirar a una mejor comprensión de los conceptos centrales de la teoría de la evolución por variación y selección natural. Este señalamiento es la base del argumento que se desarrollará en esta tesis, se señala la indistinción entre evolución biológica y biología evolutiva que prevalece en el discurso científico; en los contenidos y los textos, particularmente en la asignatura Ciencias 1 en educación secundaria en México. Se ofrecerán argumentos a favor de que se considere esa diferencia.

⁴ Kaufman y Fumagalli (1999) hacen un recopilado de los estudios que se han hecho sobre la didáctica de ciencias naturales, entre los que incluyen contenidos de biología evolutiva como conceptos claramente pertenecientes a la teoría de la evolución por variación y selección natural, para reflexionar sobre su problemática a fines del siglo XX.

⁵ Elsa Meinardi (2002) aborda la Didáctica de la Biología en general al analizar el estado del arte de esta disciplina y enumerar los problemas que enfrenta, a lo largo de su reflexión es constante la referencia a los distintos temas que convergen en los estudios de biología evolutiva.

En la investigación en didáctica de la biología evolutiva (Álvarez Pérez, *et al.*, 2010; Alters y Nelson, 2002; Berovides, 1993; Fail, 2008; Fernández y Sanjosé, 2007; González-Galli, 2005, 2010, 2011; Good, 1994; Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz, 2009; Hofmann y Weber, 2003; Kaufman y Fumagalli, 1999; Maciel Magaña, 2007; Meinardi, 2002; Smith, 2009; Tidon y Lewontin, 2004; van Dijk, 2009; entre otros) se identifican diversos obstáculos para una enseñanza precisa y afortunada del conocimiento especializado. Entre esos trabajos, hay algunos (Álvarez Pérez, *et al.*, 2010; Alters y Nelson, 2002; Berovides, 1993; Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz, 2009) que señalan el problema que interesa a la presente investigación⁶. En ese sentido y de acuerdo con Berovides (1993) y con Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz (2009), es necesaria una mirada reflexiva y crítica al interior del discurso evolutivo y de la transposición didáctica en este campo.

Pregunta de investigación

¿Por qué es relevante distinguir evolución biológica de biología evolutiva en el proceso de enseñanza y de aprendizaje?

Objetivos

Distinguir el hecho de que los seres vivos evolucionan de la teoría de la evolución por variación y selección natural, como explicación científica en el marco de la biología evolutiva.

⁶ En la carrera de biología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, puede constatarse empíricamente que en los biólogos en formación aún está presente la indistinción entre el hecho de que los seres vivos evolucionan y la disciplina que lo estudia.

Argumentar la relevancia de distinguir evolución biológica de biología evolutiva en la enseñanza y el aprendizaje de este tema en educación secundaria.

Antecedentes

Al igual que Berovides (1993), esta tesis aborda el problema que implica obviar la distinción entre el hecho de que los seres vivos evolucionan y la disciplina que lo estudia. Ahora bien, éste problema cobra mayor relevancia cuando alcanza a permear hasta la educación pública; pues puede generar contrasentidos en la comprensión tanto del hecho (evolución biológica) como de la teoría que lo explica. Para contextualizar la presente investigación, se acude al estudio de Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz (2009), que se centra en la didáctica de la biología en México e incluye dicha indistinción como uno de los obstáculos para la correcta y precisa enseñanza de la biología.

Berovides (1993) argumenta que precisamente algo que parece ser muy claro dentro de la biología evolutiva no se refleja en la educación media superior de Cuba, donde hizo su estudio. En este caso particular, la diferencia entre el hecho natural y la disciplina científica que lo explica, la biología evolutiva, se obvia tanto en el discurso científico como en el didáctico, de manera que se les presenta a los estudiantes una disciplina científica llamada evolución que estudia un hecho natural homónimo. Una reflexión sobre los problemas internos en biología evolutiva puede construirse a partir de identificar cómo es que tales problemas afectan la didáctica de la biología evolutiva (*Cfr.* Berovides, 1993).

Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz (2009: 107) “analizan las dificultades que entraña el aprendizaje en la escuela de conceptos evolutivos centrales”. El conocimiento

paradigmático⁷ que se deriva de las constantes revoluciones científicas es el que se intenta llevar al aula (Cfr. Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz, 2009), aunque,

“en el contexto educativo, un número significativo de estudios muestra que existe una gran dificultad para que los alumnos comprendan conceptos centrales del neodarwinismo, revelan la existencia de concepciones alternativas que no son válidas desde el punto de vista evolutivo [...] Estas concepciones alternativas constituyen obstáculos epistemológicos que dificultan la comprensión de uno de los fenómenos más relevantes del estudio de lo vivo: la evolución de las especies a través del tiempo.” (Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz, 2009: 108)

Después de analizar cada uno de los conceptos centrales en el contexto educativo, Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz (2009: 112) señalan los núcleos problemáticos relevantes para la enseñanza aprendizaje. Uno de esos núcleos es el tema que aborda Berovides (1993); Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz (2009: 112) señalan que “es muy frecuente que a los alumnos no se les explicita” la diferencia entre el hecho de que los seres vivos evolucionan y la disciplina que lo estudia.

El caso particular de esta tesis es precisamente la diferencia entre la evolución biológica como hecho natural que se estudia a través de teorías desarrolladas en el seno de la biología evolutiva como disciplina científica. La preocupación por observar de cerca y estudiar esta diferencia nace, como sucedió con Berovides (1993) y con Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz (2009), entre muchos otros, desde la problematización del proceso de enseñanza y aprendizaje. Es objetivo de esta investigación esclarecer, desde la epistemología de la biología, esa distinción y aportar argumentos que puedan usarse en posibles propuestas didácticas.

⁷ Tanto en Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz (2009) como en esta investigación se siguen los argumentos de Kuhn (1982) sobre el conocimiento paradigmático en ciencia.

Capítulo 1 La evolución biológica: hecho natural

Para sostener que la evolución biológica es un hecho más allá de duda razonable y que la explicación paradigmática de sus aspectos adaptativos es la teoría darwiniana, hacen falta evidencias contundentes que con el desarrollo de la biología evolutiva se han consensuado, fortalecido y ampliado en cuanto a las disciplinas en que las aportan. Su fuerza radica en ser el sostén empírico de la explicación darwiniana y constituyen una base suficiente como *hechos*, de acuerdo con lo explicado por Hesse (1974), como para que a partir de ellos se desarrollen teorías científicas. De hecho, tanto la cantidad como la calidad de los estudios que describen las evidencias de la evolución biológica ha crecido considerablemente en los más de cien años en que se ha desarrollado la biología evolutiva (Mayr, 2001).

Merced a la precisión de los estudios que se han desarrollado para comprender las evidencias que dan cuenta de la evolución biológica como un hecho natural, éstas constituyen elementos exclusivos de la teoría de la evolución por variación y selección natural; “no tendrían sentido en alguna otra explicación” (Mayr, 2001: 13). Cabe señalar que las evidencias de la evolución biológica no son conceptos en sí mismos, sino descripciones de aquellos factores empíricos que permiten sostener la explicación que sí articula conceptos desarrollados con el rigor de la biología evolutiva y otras disciplinas científicas. Probablemente, las evidencias de la evolución biológica constituyan la frontera entre el hecho natural y la explicación enunciada en el seno de la biología evolutiva.

El *registro fósil* es “la evidencia más convincente” (Mayr, 2001) de la evolución biológica como hecho natural. De hecho es “nuestra única forma de documentar de manera confiable la secuencia de eventos pretéritos a través de largos periodos de tiempo” (Benton y Pearson, 2001: 405). Darwin (1859), consciente de las debilidades del *registro fósil*, desarrolló su defensa como evidencia a lo largo de los capítulos sexto, noveno y décimo; en los que precisa de qué aspectos de la evolución biológica

da cuenta el *registro fósil* y cómo se articula con los conceptos de su explicación. Dicha defensa mantiene su solidez a pesar de que el *registro fósil* es, en general, una secuencia incompleta y en consecuencia, no sugiere por sí solo gradualidad en la evolución biológica⁸.

Darwin (1859) también era consciente de su ignorancia sobre los procesos de fosilización y la falta de nitidez de este campo en su época. El desarrollo de disciplinas como las ciencias de la tierra, la paleontología y la paleobiología arrojó más luz en el conocimiento sobre el *registro fósil* y confirmó que es una secuencia incompleta, por lo que no es evidencia suficiente para afirmar gradualidad en la evolución biológica, además de que la probabilidad de que un organismo se fosilice ya muerto es muy baja (Mayr, 2001; Gould, 2002 [a]).

Aun cuando la gradualidad de la evolución biológica no siempre se refleja en el *registro fósil* y esto suele ser lugar común de los detractores de la teoría darwiniana, su fuerza como evidencia se centra en que da cuenta de la extinción y es posible comparar organismos pretéritos con organismos posteriores y actuales de manera que se observe la relación de ancestro-descendiente. Además, es posible comparar los organismos a lo largo del tiempo en sitios distintos.

“Podemos comprender claramente por qué una especie una vez perdida no volverá a aparecer, aun cuando las condiciones de vida, tanto orgánicas como inorgánicas, sean recurrentes de manera idéntica. Esto porque los descendientes de una especie podrían estar adaptados, y esto ha ocurrido sin duda un sinnúmero de ocasiones, para llenar el sitio exacto de la otra especie en la economía de la naturaleza y, por lo tanto, suplirla; aún ambas formas, la vieja y la nueva, no serían idénticas; pues ambas habrán heredado seguramente distintos caracteres de sus distintos progenitores.” (Darwin, 1859: 238-239)

En todos los niveles de organización existe la herencia de características, de manera que dos entidades en un mismo nivel pueden ser similares al tiempo que sus diferencias son evidentes (Gould, 2002 [a]). La evidencia que encontró y defendió

⁸ Ahora bien, existen casos concretos en que los que el *registro fósil* incluye secuencias completas de ancestros y descendientes, de modo que se muestra el cambio gradual a través de las generaciones; dichos casos son de reciente descubrimiento y se enfocan en fósiles de plancton marino que siguen secuencias de cambios morfológicos a lo largo de 500,000 años (Benton y Pearson, 2001).

Darwin (1859) ganó fuerza mientras las distintas disciplinas científicas aumentaban la nitidez y el conocimiento sobre los diversos niveles de organización de lo vivo.

La relación entre ancestros y descendientes se basa en las diferencias cronológicas entre uno y otro estrato de roca a lo largo de una *columna estratigráfica*, de manera que se pueda determinar la antigüedad de los fósiles inmersos en los distintos estratos. Para discernir entre uno y otro es necesario analizar su composición.

“Ciertas rocas [...] contienen minerales radioactivos [...] cada uno de estos minerales decae con una tasa específica; los físicos han determinado sus vidas medias [...] de esta manera, la edad de una roca dada puede ser calculada [...] Las rocas sedimentarias, que no contienen minerales radioactivos, son datadas por su colocación en relación con estratos que sí se pueden datar” (Mayr, 2001: 19).

Cada elemento que compone las rocas de un estrato puede tener variantes (isótopos) rastreables y medibles, de manera que la tasa de cada uno es la base sobre la que se compara un estrato con otro. Uno de los isótopos más conocidos es el Carbono 14, cuyo decaimiento radioactivo genera rastros de otros elementos; la cantidad de estos rastros es lo que permite determinar la edad de considerando el tiempo necesario para que el mineral decaiga lo suficiente como para producir esa cantidad del otro elemento. Cada isótopo tiene una vida media y en ésta se basa el análisis para el que es utilizado; en el caso del Carbono 14, su vida media ronda los 5,730 años y constituye un isótopo excelente para estudios arqueológicos aunque muy limitado para análisis evolutivos, cuyas escalas de tiempo geológico son mucho más amplias. Para estratos con rocas ígneas se utiliza frecuentemente el Potasio 40, que tiene una vida media de 1.26 mil millones de años. Existen diversos elementos cuyos isótopos pueden ser utilizados, dependerá de su vida media el que sean elegibles o no para un estudio en particular (Dawkins, 2009).

Una vez datado un estrato, es posible tomarlo como referencia para establecer la edad de otros estratos que no pueden ser datados a través del decaimiento radiactivo; tal es el caso de las rocas sedimentarias, donde se encuentra la mayoría de los fósiles (Mayr, 2001; Dawkins, 2009). Sin embargo,

“Sólo una fracción increíblemente pequeña de organismos que alguna vez vivieron se preservan como fósiles. Con frecuencia, los estratos que contienen fósiles están en placas que subsecuentemente son subducidos y destruidos en los procesos tectónicos [Con frecuencia, los estratos que contienen fósiles están en placas que subsecuentemente pasan por procesos tectónicos de subducción y son destruídas] Incluso es muy improbable que algún organismo sea fosilizado en algún momento, pues la mayoría de los animales y las plantas muertos son comidos por carroñeros o decaen.” (Mayr, 2001: 14)

De hecho, “pocos linajes fósiles están sorprendentemente completos [...] por ejemplo [...] el linaje que va de los reptiles terápsidos hasta los mamíferos.” (Mayr, 2001). Con estas secuencias es posible constatar el gradualismo de la evolución biológica y, obviamente, la evolución biológica misma. En linajes como estos es posible verificar que existieron formas tan similares que es muy difícil decidir cuál pertenece a un grupo o a otro; en el ejemplo, cuál es un reptil y cuál ya es un mamífero.

Estas secuencias de ancestros y descendientes se han delineado con mucha precisión en árboles que reflejan la reconstrucción filogenética de la biodiversidad actual; esto es, la reconstrucción de la historia de los taxones⁹, grupos de organismos que “deben consistir en descendientes del ancestro común más reciente, sólo se puede inferir esa descendencia común mediante el estudio de sus caracteres homólogos” (Mayr, 2001: 16). Las comparaciones necesarias para la conformación de taxones y la reconstrucción de filogenias deriva en otra de las evidencias de la evolución biológica: la *anatomía comparada*.

“Ya se acostumbraba en el siglo XVIII llamar a ciertos organismos “relacionados” cuando eran similares” (Mayr, 2001: 22-23); la *anatomía comparada* era una disciplina formal y rigurosa desde los estudios de Georges Cuvier. Con el desarrollo de la biología molecular y la genética, el soporte de las reconstrucciones que relacionan a ciertos organismos es más sólido. Tanto los datos moleculares como los morfológicos

“son completamente independientes (las filogenias moleculares normalmente se basan en secuencias que no tienen funciones biológicas), de manera que su correspondencia

⁹ En español, suele utilizarse indistintamente *taxa* como *taxones* para el plural de taxón; el primero constituye un latinismo asimilado por el uso y castellanizado en *taxones*.

justifica la cofianza en que las relaciones son reales: que los linajes forman grupos monofiléticos y que, de hecho, descienden de ancestros comunes” (Futuyma, 2005:528).

Existe debate respecto de una secuencia monofilética general, es decir que todos los organismos se originaran de un ancestro común; de hecho Darwin insinuó que la vida pudo haberse originado a partir de algunos ancestros primordiales (Futuyma, 2005). Sin embargo, no existen evidencias suficientes para permitir el consenso respecto de una u otra opción; en general se acepta que, la mayoría de los grupos de seres vivos que se conocen sí son monofiléticos.

Aunque la reconstrucción filogenética sigue en constante debate, sobre todo respecto del sentido tipológico de los grupos propuestos y el que muchos taxones se basan primordialmente en caracteres morfológicos; la nitidez con que se observan las diferencias y las similitudes entre organismos a nivel molecular y genético ha sido un gran aporte para llevar a un consenso científico en lo que toca a la filogenia (Mayr, 2001). La *anatomía comparada* constituye un primer paso en la comprensión de las secuencias de ancestros y descendientes, pero debe ser complementada con datos moleculares (Mayr, 2001; Futuyma, 2005; Dawkins, 2009).

Un ejemplo sencillo es la relación de ancestro-descendiente que existe entre lobos y perros. Si bien en un principio se pensaba que los perros se podrían dividir en dos grupos, uno descendiente de lobos y otro de chacales, la única evidencia que se tenía se reducía a “las personalidades y caracteres de las razas” (Dawkins, 2009: 28). Sin embargo, dicha clasificación cambió con el análisis de datos moleculares que dejan sin lugar a dudas “que los perros domésticos no tienen ancestros entre los chacales en absoluto [sino que] todas las razas de perros son lobos modificados [...]” (Dawkins, 2009).

La comparación morfológica y molecular no se limita a los organismos contemporáneos, también se aplica para establecer o esclarecer las relaciones de parentesco entre fósiles y seres vivos similares. El principal debate estriba en que la especialización del investigador afecta la manera en que clasifica los organismos, pues

deviene una elección un poco arbitraria entre dos opciones: *separar* especies en varios taxones o *juntarlas* en pocos taxones (Mayr, 2001).

Al clasificar a los seres vivos en grupos, los investigadores se basan en las similitudes entre organismos, de manera que cuando las características no presentan diferencias significativas se les considera *homologías* y son suficientes para agrupar a los organismos en cuestión y sugerir su origen común (Futuyma, 2005: 528-529). La fortaleza de las *homologías* como base de la clasificación aumenta cuando son exclusivas del grupo y cuando se identifican a lo largo del ciclo de vida de los organismos, dado que “en ocasiones [las homologías] son más evidentes en estadios tempranos del desarrollo que en organismos adultos.” (Futuyma, 2005.: 529).

Las homologías son características, en el fenotipo o en el genotipo, que indirectamente dan cuenta del parentesco entre los organismos de un grupo. “La homología [...] siempre es inferida [pues] se debe a la herencia parcial del mismo genotipo a partir de un ancestro común” (Mayr, 2001: 27). Estas inferencias se soportan en evidencias empíricas y pueden alcanzar tal fortaleza que sirvan de sustento para nuevas explicaciones; sin embargo, se mantienen como elementos de un aparato teórico que recurre a la evidencia para soportarse epistemológicamente¹⁰.

La comparación fenotípica en distintos estadios del desarrollo se ha subrayado como evidencia del parentesco entre organismos y por lo tanto de un ancestro común a ellos, como productos de la evolución biológica, desde los estudios de Karl Ernst von Baer. La idea de que las grandes similitudes entre los organismos en estadios tempranos de desarrollo acusan un origen común es imprecisa, dado que se basó en el principio de escala natural y establece un paso de los organismos de lo general y homogéneo a lo particular y heterogéneo (Mayr, 2001).

La explicación de von Baer concluía con el hombre en la cúspide de la escala natural, la cual fue modificado fuertemente gracias a la aceptación de la teoría darwiniana ya que se publicó *El Origen de las Especies* (1859). A partir de ello, Haeckel defendió la idea de

¹⁰ Hay que tener presente que la ciencia es una empresa que se aproxima tangencialmente a la verdad y la certeza (Ortiz-Rodríguez, 2011 comunicación personal) aunque en ocasiones esa aproximación puede ser asintótica. De modo que las discusiones sobre lo que es la certeza o la verdad sobrepasan los objetivos de esta tesis.

que “la ontogenia es la recapitulación del a filogenia” (Mayr, 2001: 29), una tesis exagerada como generalización aunque producto de la evidencia irreductible que aporta la embriología comparada para la hipótesis del ancestro común a los organismos de un grupo particular (Mayr, 2001).

Con el aumento del conocimiento de los organismos gracias a la biología del desarrollo, es claro que los seres vivos no pasan por todas las formas ancestrales; aunque sí es posible observar recapitulación en la expresión del genotipo heredado que da lugar a estructuras ancestrales que derivan en características novedosas:

“Por ejemplo, si uno corta el ducto pronefros de un embrión de anfibio, no se desarrollará el mesonefros. Del mismo modo, la remoción de la banda central del dorso del arquéteron evita el desarrollo de una notocorda y, con ello, de un sistema nervioso. Por lo tanto, el pronefros y la banda media aparentemente inútiles se recapitulan, porque tienen una función vital al ser organizadores embrionicos de estructuras que se desarrollan posteriormente” (Mayr, 2001: 30)

De hecho, se sabe de estructuras *vestigiales*, que son aparentemente inútiles para organismos que las comparten con parientes en los que sí tienen una función evidente; esta es otra evidencia, en tanto constituyen remanentes de características adaptativas para ancestros comunes a dichos organismos (Mayr, 2001). Sin embargo, la utilidad o inutilidad de las características dependen necesariamente del momento en el que se establece una relación muy específica con el medio (Lewontin, 2000); de manera que las estructuras *vestigiales* sólo “son informativas al mostrar el curso previo de la evolución” (Mayr, 2001: 31). A lo largo de la evolución biológica se puede seguir la secuencia de cambios en el desarrollo que resultan en formas novedosas que, de fijarse, constituyen nuevos puntos de partida y en ese sentido en el estudio de la ontogenia podrían recapitularse los episodios en la filogenia de los organismos, pero sólo como una secuencia histórica y de una manera general.

De la mano con el estudio interno de los organismos, los *datos moleculares* constituyen una evidencia de la evolución biológica insoslayable y muy posterior a Darwin. Son indispensables para comprobar y fortalecer las relaciones de parentesco en que se basa la clasificación de los organismos a partir de la comparación de sus

características fenotípicas, además de que son fundamentales para la caracterización de procesos como la mutación (Mayr, 2001).

Particularmente en el caso de la mutación, la medición de la velocidad del proceso de cambio en la información genética se debe a que “Zuckerlandl y Pauling (1962) mostraron que muchas moléculas, tal vez la mayoría, tienen una tasa generalmente constante de cambio a través del tiempo. Tales moléculas sirven como *reloj molecular*” (Mayr, 2001:37). Estos análisis no son definitivos, pues las frecuencias y las tasas de mutación dependen de cada molécula, y necesitan complementarse con la comparación morfológica. Sin embargo, la gran precisión de los estudios moleculares es tal que a menudo se le toma injustamente como la evidencia principal (Mayr, 2001).

Desde la enunciación de la teoría darwiniana, la *distribución geográfica* se incluye entre las evidencias de la evolución biológica (Ruíz y Ayala, 1999); con el desarrollo de la biogeografía su fuerza y solidez han aumentado. Las diferentes ubicaciones de organismos en el mundo ya se conocían para cuando se publicó *El Origen de las Especies* (1859), y Darwin se basó en estas diferencias en la distribución dadas por procesos geológicos para elaborar su explicación (Ruíz y Ayala, 1999).

La distribución geográfica atestiguada durante el viaje del HMS Beagle fue crucial para la concepción de la selección natural como elemento fundamental de la teoría darwiniana y constituye su primer referente empírico (Ruíz y Ayala, 1999). Con el desarrollo de la biogeografía y la ecología, se tiene conocimiento de organismos muy poco relacionados con funciones muy similares en su ecosistema, lo cual sugiere cierta convergencia en los procesos evolutivos de algunos organismos (Futuyma, 2005).

Al respecto, Darwin abundó en el análisis de los hábitos alimenticios de la fauna que observó, en lo que posteriormente llamó “*la economía de la naturaleza*” de acuerdo con sus lecturas de Malthus (pese a que ése es el nombre asignado por Darwin, el concepto se desarrolló posteriormente como el de nicho ecológico) (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002). Dicho análisis permitió la enunciación del concepto de lucha por la existencia primero y de selección natural después, ambos desarrollados con base en la importancia que en la teoría de la evolución por variación y selección natural se

asigna a la relación entre organismos, y entre éstos y las condiciones ambientales en que viven (Gould, 2002).

Cada especie presenta estrategias distintas para lograr sobrevivir y reproducirse, cada una de las cuales afecta de formas diferentes a los organismos con los que comparten espacio y tiempo. Un claro ejemplo de esta “economía de las especies” puede verse entre las angiospermas pueden observarse diversas maneras de lograr su reproducción, desde garantizar la polinización hasta asegurar la dispersión de los frutos logrados. Después de todo “diferentes especies hacen las cosas de distintas maneras, y frecuentemente no entenderemos las diferencias hasta que hayamos examinado la economía de las especies completa” (Dawkins, 2009: 49). A través del tiempo pueden observarse casos en los que las relaciones entre los organismos parecen moldear la manera en que evolucionan, después de todo de ellas depende la supervivencia diferencial y la reproducción diferencial, fenómenos que son explicados por la selección natural (Dawkins, 2009).

Precisamente la fuerte influencia de las relaciones entre seres vivos en la reproducción derivó en la enunciación del concepto de selección sexual. Retomando el ejemplo de la polinización, existen estudios que han arrojado bastante luz en la comprensión de las estrategias de las angiospermas para atraer animales como una muy diversa cantidad de insectos, aves y mamíferos, que transporten su polen a otras flores para procurar heredar su información genética más que otros individuos. Sea a través de la producción de néctares más dulces o de hormonas que “engañan” al polinizador, por ejemplo, cada vez se logra mayor nitidez para conocer cómo es que a través del tiempo las plantas parecen especializarse en una relación particular con un organismo en específico (Dawkins, 2009).

Es necesario aclarar que las relaciones entre los organismos no constituyen por sí solas una evidencia de la evolución biológica. La evidencia está en las *tendencias evolutivas* que describe la herencia de características que permiten a los organismos sobrevivir y reproducirse. Estas tendencias sólo se pueden observar a través de las generaciones. Un ejemplo de esto es la herencia de características que permiten el

mimetismo con el ambiente a través de las generaciones de organismos cuya supervivencia depende de no ser descubiertos, ya sea por su presa o por su depredador. Un examen del paso de dichas características de padres a crías podría sugerir especialización en el organismo en cuestión, aunque en definitiva esto no implica planeación en la evolución biológica (Dawkins, 2009) [Para éste particular, véase el apartado: El azar en la intimidad de la evolución biológica, del inciso 2.1 del presente documento].

El análisis de las tendencias evolutivas depende de la duración del ciclo de vida y de las tasas de mutación del organismo en cuestión. Por ejemplo, el paso de características ventajosas en medios específicos de una generación a otra en poblaciones bacterianas puede verse en un tiempo razonablemente corto, de modo que en algunos años se podrían describir las tendencias de una u otra especie. En organismos cuyas vidas son mucho más largas y las generaciones tardan varios años en reproducirse, es necesario un análisis que incluya los organismos vivos y los ancestros disponibles en el registro fósil (Dawkins, 2009).

El desarrollo de la teoría de la evolución por variación y selección natural a partir del planteamiento darwiniano ha fortalecido la certeza de que la evolución biológica es la causa de la abrumadora *diversidad biológica* que existe en la Tierra. Acaso ésta diversidad sea la evidencia más contundente de la evolución biológica; en ella se resumen las especializaciones que los organismos han heredado generación tras generación a través de millones de años, así como las similitudes que sugieren que las especies descienden de un ancestro común (Dawkins, 2009).

El conocimiento desarrollado en biología evolutiva es resultado de una labor multidisciplinaria constante. Más evidencias de la evolución biológica pueden encontrarse de manera indirecta en cada una de las ciencias y disciplinas que sirven de apoyo para las diversas áreas de la biología evolutiva, aunque en definitiva esas evidencias no tengan la fortaleza de otras más directamente relacionadas con la evolución biológica. Algunas de las disciplinas que aportan estas evidencias indirectas son las ciencias de la tierra y la química.

Capítulo 2. La teoría de la evolución por variación y selección natural, los conceptos asociados a este modelo científico

En 1859, Darwin enunció su teoría a través de lo que llamó *un largo argumento* (Darwin, 1859; Gould, 2002 [a]) y en él desarrolló una explicación sobre la manera en que los seres vivos evolucionan y, específicamente, la forma en que se originan las especies a partir de sus adaptaciones. Esta teoría constituye un hito en la historia de las ciencias naturales y la base de lo que en el siglo XX se desarrolló como la *síntesis evolutiva* o la teoría sintética, en la que convergen los planteamientos de Darwin y los avances alcanzados en genética y biología molecular para constituir uno de los paradigmas centrales de la biología evolutiva de los siglos XX y XXI (Mayr, 2001; Gould, 2002 [a]).

El desarrollo de la teoría sintética refleja el aporte de distintas disciplinas de la biología al planteamiento darwiniano, de manera que el paradigma que constituyen como conjunto (la teoría de la evolución por variación y selección natural) incluye explicaciones más detalladas y precisas para aspectos de la evolución biológica que no contempló Darwin en su planteamiento original (Gould, 2002 [a]). En este capítulo se exponen los conceptos que se entretajan en la teoría de la evolución por variación y selección natural, para la comprensión de los aspectos adaptativos de la evolución biológica.

En sintonía con la propuesta de Hesse (1974), este capítulo se organiza en dos incisos: contexto conceptual y conceptos fundamentales. Ambos constituyen elementos que convergen en la construcción de la teoría de la evolución por variación y selección natural. Si bien la manera en que convergen se explica en el capítulo 3, conviene especificar que la propuesta de Hesse (1974) explica cómo una teoría científica se construye como una red de conceptos.

En este sentido, se plantean los incisos del presente capítulo como dos elementos de una constelación (metáfora que se utiliza en esta tesis para referirse a la teoría de la

evolución por variación y selección natural). Por un lado, los conceptos fundamentales de la teoría de la evolución por variación y selección natural se proponen como las “estrellas” de la constelación cuya forma, nombre y características específicas dependen de “trazos” particulares establecidos por quien estudie en concreto tales conceptos en conjunto. Por otro lado, el contexto conceptual se plantea como dichos “trazos”; es el grupo de componentes teóricos que constituyen los enlaces necesarios entre los conceptos fundamentales para que la teoría de la evolución por variación y selección natural se integre con cohesión, coherencia e identidad.

El contexto conceptual se desarrolla en el primer inciso. A continuación, se abordan los conceptos fundamentales, aquellos que constituyen los elementos *sine qua non* la teoría de la evolución por variación y selección natural carecería por completo de sentido. En contraste con el contexto conceptual, sí se ha alcanzado consenso entre biólogos evolutivos en la definición de los conceptos fundamentales. En el inciso 2.2 se describen estos conceptos a través de la convergencia de lo que diversos biólogos evolutivos¹¹ han dicho al respecto.

En particular, el criterio para la selección de los conceptos fundamentales se basa en el planteamiento de Gould (2002) en cuanto a los cortes críticos en el coral con el que ilustra la estructura de la teoría de la evolución por variación y selección natural. El conjunto de conceptos fundamentales adquiere forma por la manera en que se relacionan con la teoría los sujetos tanto del público especializado como del público lego. Asimismo, esta relación depende de la forma en que interactúe el público con la teoría.

En este sentido, es la comunicación y la apreciación de la teoría lo que se ve afectado por las sociedades y sus contextos, no la integridad de la teoría como forma de conocimiento científico. Con esta precisión en mente, se propone la metáfora de la constelación para ejemplificar la imagen específica que genera el conjunto de los conceptos fundamentales de acuerdo a las personas que los estudian.

¹¹ Darwin (1859); Dobzhansky (1950); Gould y Lewontin (1978); Dobzhansky, *et.al* (1993); Mayr, (1998; 2001); Gould y Lloyd (1999); Ruíz y Ayala (1999); Futuyma (2005); Hernández-Marroquín (2011), entre otros.

En la metáfora de la constelación se propone que así como cada estrella tiene sus características particulares independientemente de quienes las estudien, los fenómenos evolutivos existen independientemente de que se busque explicarlos. Ahora bien, cuando se agrupan las estrellas para dar forma a una constelación y ésta es estudiada, cada estrella recibirá un nombre y se relacionará con el resto de acuerdo al trazado que siga la constelación; de igual forma, los conceptos con que se explican los fenómenos evolutivos que interesan a una teoría [siguiendo la propuesta de Hesse (1974)] permitirán relacionar tales fenómenos de acuerdo al contexto conceptual de la teoría en conjunto. Es necesario subrayar que la selección de fenómenos evolutivos no es arbitraria, sino que obedece a los planteamientos científicos de la biología evolutiva.

2.1 Contexto conceptual: Los trazos de la constelación

En el desarrollo de una teoría científica, las explicaciones nodales se sostienen gracias a enunciaciones de apoyo en una red dinámica que nace con una postura científica respecto de un hecho natural (Hesse, 1974). Las enunciaciones de apoyo derivan de las interacciones entre las explicaciones nodales, de manera que se relacionan indirectamente con el hecho natural del que parte la teoría (Hesse, 1974).

Hesse (1974) define la función de los conceptos de una enunciación científica como el resultado de su aprendizaje, comprensión, introducción y uso por parte de quienes interactúan con la enunciación; además, explica que el desarrollo de las teorías científicas depende de que los conceptos funcionen. En este sentido, el modo en que el usuario entra en contacto con la teoría es crucial para que funcionen sus conceptos (Hesse, 1974), así como sucede con las estrellas en el firmamento, las constelaciones que se dibujan con las mismas estrellas dependen de quien las mira.

De hecho, existen diversos estudios¹² sobre la introducción del darwinismo en países específicos con contextos históricos en particular, como el de Ruíz (1991) [*Positivismo y evolución: Introducción del darwinismo en México*]. La apreciación de una teoría en particular puede ser distinta en un país o en otro, aunque los conceptos y el contenido teórico del entramado sean los mismos en su enunciación.

Hesse (1974) plantea la estructura de las teorías científicas como un entramado de conceptos, cuya dinámica obedece al desarrollo de sus enunciaciones en el seno de la comunidad científica. En esta investigación, se plantea que la red que constituye la teoría de la evolución por variación y selección natural se encuentra embebida en un contexto conceptual, un conjunto exclusivo de elementos que le dan forma y sentido completo a la teoría.

Los elementos del contexto conceptual deben mantenerse constantemente articulados con el conjunto de conceptos fundamentales. Sin embargo, es posible que mientras se estudia la teoría se elidan los elementos del contexto conceptual; esto es, que su presencia no sea evidente. Como consecuencia, parte del contenido de la teoría se pierde y el sentido merma, de manera que su comprensión se dificulta aunque no se impide. Por el contrario, los conceptos fundamentales, que corresponden a los nodos de la red embebida en el contexto conceptual, no pueden elidirse sin derrumbar la teoría.

El arreglo al que se apega esta investigación, explicado por Hesse (1974), define a una teoría científica como una red dinámica. En este sentido, el contexto conceptual también es dinámico para permitir el movimiento del entramado de conceptos fundamentales. Además, la frontera entre ambos es permeable; de manera que existe la posibilidad de que en algún momento de la dinámica de la teoría, uno de los elementos del contexto conceptual pudiera devenir concepto fundamental, una vez que se defina y delimite como tal merced a la convención y el rigor de la biología evolutiva.

¹² Glick, Puig-Samper y Ruíz (1999) editaron un compendio de estudios sobre la introducción del darwinismo en España y los distintos países de Latinoamérica: *The reception of darwinism in the iberian world*. A pesar de que el compendio de estudios ha alcanzado tres volúmenes, en esta investigación nos referimos sólo al editado en 1999.

Es necesario recordar que los elementos del contexto conceptual no son conceptos, sino componentes teóricos que permiten dar forma, cohesión y sentido al entramado de conceptos fundamentales para constituir la teoría de la evolución por variación y selección natural. Como se mencionó, el contexto conceptual se asemeja a los trazos imaginarios con que se “unen” las estrellas de un grupo en específico para dar forma a una constelación; sin tales trazos, el grupo no mantendría la unión necesaria para poder constituir la imagen en cuestión a pesar de que se puedan identificar cada una de las estrellas.

La dualidad población e individuo

En biología evolutiva, existe un debate en torno a las unidades de selección: aquellas entidades en el mundo vivo que, en el seno de la teoría de la evolución por variación y selección natural, sobrevivirán y heredarán sus características de manera tal que tienen un efecto estadístico en las poblaciones de dichas entidades. Dicho debate comenzó con el planteamiento darwiniano y ha desembocado en distintas posturas (Gould y Lloyd, 1999).

Pese a que el planteamiento de Darwin se basa en el organismo como unidad de selección, con el desarrollo de la biología evolutiva se han identificado distintos niveles de organización en los que ocurren procesos explicados por el concepto de selección natural. Gould y Lloyd (1999) agrupan las diversas unidades de selección, identificadas en los distintos niveles de organización, bajo el término “interactor” o “individuo darwiniano” con las siguientes características:

“(i) Interactúan con el ambiente, ampliamente construido como todos los factores bióticos y abióticos que lo rodean, de manera que

(ii) Una o más de sus características tiene éxito reproductivo diferencial a través de la interacción, que

(iii) Relativamente una mayor o menor cantidad (en relación con otros individuos a su nivel [de organización y complejidad]) de su material hereditario (sea como fuere agrupado) pasa a la siguiente generación.” (Gould y Lloyd, 1999: 11904)¹³.

En consecuencia, se puede concluir que un individuo en la teoría de la evolución por variación y selección natural es cualquier entidad del mundo vivo que cumpla con esas características; y, que dichos individuos son las unidades de selección. En este sentido, los grupos de seres vivos similares constituyen una población si se hace un análisis al nivel de organización del organismo; por otro lado, si el análisis se realiza a nivel poblacional, el individuo darwiniano sería la población. Así, la selección natural constituye un concepto que explica fenómenos que muestran cómo un individuo darwiniano se ve favorecido con respecto a otros similares, en cuanto a la supervivencia y la reproducción (ambas al unísono), para que sus características trasciendan a través de las generaciones en el curso de la evolución biológica.

La importancia de las poblaciones fue introducida por Darwin en 1859, y deriva de la necesidad de distinguir, en ciencias naturales, dos tipos de cambios: el que ocurre en los objetos materiales debido a sus características físico-químicas; y la evolución, “debida a la selección de ciertas entidades a partir de poblaciones altamente variables de individuos únicos, y la producción de variación novedosa con cada generación.” (Lewontin, 1983 *apud*. Mayr, 1988: 15).

Con la aportación de Darwin, se comprende que “la variación de individuo a individuo dentro de una población es la realidad de la naturaleza, mientras que el valor promedio (el “tipo”) sólo es una abstracción estadística” (Mayr, 1988: 15). Con el pensamiento poblacional dando forma y cohesión a la teoría de la evolución por variación y selección natural, es posible ver la dualidad entre la variación individual y sus efectos estadísticos en las poblaciones como una de las causas de la especiación y la evolución. A partir del planteamiento darwiniano, se comprenden los conceptos

¹³ Gould y Lloyd (1999) logran un avance notable en el constante debate en torno a las unidades de selección y la definición de los individuos en biología evolutiva. Sin embargo, hace falta un análisis más profundo y un espacio adecuado para contribuir a la discusión. Por sus límites y alcances, esta investigación se mantendrá alineada con la definición que Gould y Lloyd (1999) ofrecen.

adaptativos de la evolución biológica con base en la variación de individuos que alimenta los cambios en las poblaciones (Lewontin, 2000).

Para explicar los aspectos adaptativos de la evolución biológica, la teoría darwiniana basó la selección natural y la divergencia de carácter, dos de sus conceptos fundamentales más sólidos e importantes, en la variación que existe entre los individuos de una población (Gould, 2002 [a]). Esta variación biológica permite la supervivencia diferencial y la reproducción diferencial, pues ambas dependen de que los organismos compartan sólo algunas características y sean disímiles en otras (Ruíz y Ayala, 1999).

El análisis de la variación biológica a través de la teoría de la evolución por variación y selección natural pone de relieve las diferencias y las similitudes entre los grupos de organismos además de las características discretas de un organismo (Mayr, 1988). Con este enfoque, es más recurrente analizar las diferencias por encima de las similitudes pues el origen de las especies se ubica, desde la propuesta de Darwin, en la separación de individuos de una población específica a partir de sus diferencias, sea por competencia —selección natural— o por distanciamiento basado en el aumento de esas diferencias —divergencia de carácter— (Mayr, 1988; Gould, 2002 [a]).

Con la teoría de la evolución por variación y selección natural, las poblaciones son vistas como entidades para un análisis estadístico de la variación biológica. La dualidad se refiere a que tanto la población como los individuos son unidades de análisis y su importancia es equivalente: La población es un conjunto restringido en espacio y tiempo que, no obstante las características únicas de los organismos que la integran, tiene cohesión merced a las similitudes de sus individuos (Mayr, 1988; Lewontin, 2000). Ahora bien,

“decir que todos los miembros de una población son únicos no significa que difieran entre sí en todo. Por el contrario, pueden empatar en varios aspectos, como es el caso de individuos conespecíficos [...] A pesar de que es altamente característica del mundo vivo, la unicidad no le es exclusiva.” (Mayr, 1988: 16)

Las diferencias entre características discretas (variación) son relevantes en el estudio de los aspectos adaptativos de la evolución biológica, como materia prima de la selección natural y la divergencia. Sin embargo, dicha relevancia sólo cobra sentido cuando la variación tiene un efecto estadístico en las poblaciones.

Tan íntimo es el pensamiento poblacional a la teoría de la evolución por variación y selección natural, que puede tergiversarse con sólo elidir del contexto conceptual la dualidad entre población e individuo. En consecuencia, la comprensión cabal de los aspectos adaptativos de la evolución biológica, a través de la teoría de la evolución por variación y selección natural, se dificulta.

De hecho, las dificultades propias de la teoría en relación con su comprensión y posterior comunicación están directamente vinculadas con la presente investigación, dado que la docencia es una forma de comunicar el conocimiento. En este particular, es probable que la evolución biológica (por ende, sus aspectos adaptativos) se visualice como una sucesión de cambios en el individuo y no a través de generaciones que se suceden dentro de las poblaciones en ambientes específicos, cuando se enseña la teoría de la evolución por variación y selección natural pero con la dualidad entre población e individuo elidida (Cfr. González-Galli, 2011).

Reproducción diferencial

Según el planteamiento darwiniano, sólo algunos organismos sobreviven y de entre ellos, sólo algunos alcanzan a reproducirse y a heredar sus características (Ruíz y Ayala, 1999; Lewontin, 2000; Gould, 2002 [a]). La reproducción diferencial es uno de las principales ideas para comprender a cabalidad la selección natural y la selección sexual. Darwin (1859) desarrolló el concepto de selección sexual para explicar de manera concreta el por qué unos organismos logran reproducirse y otros no (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]). De hecho,

“Para tener un efecto real en la evolución, la selección (como sea que ocurra) debe cambiar las frecuencias de alelos o genotipos que afectan la adecuación. Esto significa que la variabilidad genética debe estar presente; líneas hereditarias que son uniformemente homocigóticas no ofrecen oportunidades para que la selección produzca algún cambio evolutivamente conspicuo.” (Hall y Hallgrímsson, 2008: 571).

Es necesario que los organismos hereden su acervo genético y que sea de manera diferencial, de modo que se alimente la variación biológica.¹⁴ Ahora bien, los cambios en las frecuencias genotípicas en un grupo de organismos deben ser significativos estadísticamente para que sus efectos prevalezcan en el curso de la evolución biológica. Los procesos que derivan en frecuencias genotípicas contrastantes y significativas estadísticamente en las poblaciones de seres vivos se pueden explicar a través de la selección natural.

Dobzhansky (1950: 161) acude a la definición de Bateson de genética para sostener que “la herencia, la variación y la descendencia son aspectos de un mismo fenómeno básico, a pesar de que, superficialmente, parecieran antagonistas”. Evidentemente, la herencia y la descendencia implican reproducción. Ruíz y Ayala (1999) consideran que la reproducción diferencial ha ganado importancia con el advenimiento del neodarwinismo y con el desarrollo del conocimiento respecto de caracteres genéticos y moleculares. “La selección natural es un sesgo estadístico en la tasa relativa de reproducción de unidades genéticas alternativas.” (Ruíz y Ayala, 1999: 311).

Junto con la supervivencia diferencial, la reproducción diferencial constituye el mecanismo causal de los fenómenos que se explican a través de la selección natural (*Cfr.* Gould, 1995). Este argumento se fortalece en virtud de que la teoría de la evolución por variación y selección natural nació con el planteamiento de Darwin, regido por el concepto de selección natural, que era “principalmente, la sobrevivencia diferencial [...] íntimamente relacionada con la reproducción [diferencial]” (Ruíz y Ayala, 1999: 310).

Sin embargo, es frecuente que los análisis en biología evolutiva centren su atención en la reproducción diferencial, obviando la supervivencia (Ruíz y Ayala, 1999), de

¹⁴ Si bien esta es la explicación clásica, no es la única manera en que surge la variación biológica (Véase Hernández-Marroquín, 2011).

manera que se corre el riesgo de limitar el poder explicativo del concepto de selección natural al perder de vista la diferencia entre los dos elementos del mecanismo causal y su consecuencia. Por lo tanto: los organismos deben sobrevivir y reproducirse, ambas con mayor frecuencia que sus similares, de manera que sus características pasen de generación en generación; la consecuencia de que ambos fenómenos ocurran a dueto en la evolución biológica puede explicarse mediante la selección natural. Si bien ambos pueden entenderse de manera separada, conviene subrayar que el dueto que se menciona implica que para que tengan sentido en el seno de la teoría de la evolución, reproducción diferencial y supervivencia diferencial deben ser comprendidos en conjunto. El dueto es lo que permite que la evolución biológica suceda y no cada elemento por separado: la trascendencia de la información genética a través de las generaciones precisa de la reproducción, sin embargo ésta inequívocamente necesita que el organismo sobreviva. En este mismo tenor, la supervivencia cobra sentido con la reproducción.

Con su peculiar y divertida forma de explicar la evolución biológica, Richard Dawkins (1996) resume la importancia del binomio reproducción diferencial y supervivencia diferencial para la evolución biológica:

“Todos los organismos que han vivido [...] pueden mirar hacia atrás a sus ancestros y declarar orgullosamente: Ninguno de nuestros ancestros murió en la infancia. Todos alcanzaron la adultez, y cada uno fue capaz de encontrar al menos una pareja heterosexual y copular exitosamente.” (Dawkins, 1996: 1)

La reproducción diferencial aumenta la precisión explicativa de la teoría de la evolución por variación y selección natural al establecer un segundo tamiz en las poblaciones de seres vivos: de entre los supervivientes en una población, sólo algunos lograrán reproducirse. De esta manera, es un complemento necesario para que la teoría tenga un sentido completo; en particular, conceptos fundamentales como la especiación y la selección natural incluyen la reproducción diferencial en su base.

Herencia de características

La evolución biológica sucede a través del tiempo y de generación en generación. En la teoría darwiniana,

“la selección ocurre cuando las propiedades [relevantes] de un individuo [en particular] interactúan con el ambiente en un sentido causal tal que influencia la representación relativa de aquello con lo que ese individuo contribuya a la herencia que reciben sus generaciones futuras” (Gould, 2002 [a]: 597).

La explicación de Darwin se articuló a partir de la reproducción y la supervivencia diferencial; todos sus conceptos se desarrollaron embebidos en el entendido de que el efecto de una característica específica sólo se puede evaluar en términos de su frecuencia dentro de una población con cada generación (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]). Lo que implica necesariamente el paso de ciertas características a través de las generaciones.

La reproducción y la herencia son dos fenómenos estrechamente vinculados, la herencia es uno de los resultados de la reproducción de los organismos. Dado que la relevancia de la variación depende de la frecuencia de las características y del surgimiento de variaciones en cada generación, todos los conceptos de la teoría de la evolución por variación y selección natural deben comprenderse bajo el entendido de que algunas características son heredables y en esa herencia se encuentra el paso de la variación biológica a través de las generaciones.

En este particular, es necesario subrayar que

“una *característica* es simplemente una abstracción útil para la descripción [del organismo], y como tal no puede ser heredada [...] lo que se hereda es un patrón dinámico de procesos del desarrollo que guía¹⁵ el curso de las transformaciones del cuerpo [del individuo] desde la fertilización hasta el nacimiento, hasta la adultez y hasta la muerte [...] El resultado del desarrollo en cualquier estadio es una función

¹⁵ Dobzhansky (1950: 161) aclara que “esta guía, sin embargo, no implica en absoluto nada parecido al total determinismo”.

tanto de la herencia del individuo en desarrollo como del ambiente en el que el proceso tiene lugar.” (Dobzhansky, 1950: 161).

Con esto en mente y a partir de que “los organismos son fenómenos históricos” (Mayr, 1988: 17), el paso de sus características –las funciones de las que habla Dobzhansky (1950) – de generación en generación es lo que da cuenta de la historia que se explica con las filogenias reconstruidas por los biólogos evolutivos para comprender el estado actual de la biodiversidad (Gould, 2002 [a]). Los estadios de esa historia resultan de procesos ignotos para Darwin, pero esclarecidos a partir de los estudios de Mendel sobre la manera en que las características se segregan con la herencia (Hernández-Marroquín, 2011).

De acuerdo con la síntesis moderna y las explicaciones que de ésta derivaron, se han estudiado con gran precisión los procesos de la herencia de las características como vía de paso de la variación biológica (Gould, 2002 [a]; Hernández-Marroquín, 2011). Precisamente, la síntesis moderna implica la vinculación de la teoría darwiniana con los estudios desarrollados a partir de Mendel sobre los mecanismos de la herencia (Gould, 2002 [a]). Gracias a Mendel, aumentó la nitidez con que se conocen “la estructura y la operación del genotipo en del desarrollo individual y evolutivo” (Dobzhansky, 1950: 162).

La herencia de características tiene una estrecha relación con las complejas relaciones entre los organismos y el medio ambiente, pues “no determina las características; determina, de acuerdo con una extraña expresión propuesta por el biólogo danés Raunkaier, la *norma de reacción*¹⁶ del organismo ante el ambiente” (Dobzhansky, 1950: 161). En este sentido, y en el mismo en el que la herencia y la variación convergen en la descendencia de los organismos (Dobzhansky, 1950), la herencia de características constituye un componente de gran relevancia en el contexto que sustenta el entramado de conceptos fundamentales de la teoría de la evolución por variación y selección natural.

¹⁶ También Lewontin (2000) trata las normas de reacción.

Según Dobzhansky (1950) y Lewontin (2000), es frecuente tratar la herencia de características de forma tal que se excluya la importancia del ambiente. En este tratamiento de los organismos, resultan más relevantes los mecanismos moleculares comunes que las diferencias entre los seres vivos –tanto individuos como especies– pues “esos elementos comunes deben [...] formar parte de su esencia prefijada, en lugar de derivar de fuerzas accidentales y variables del ambiente exterior. Y entonces se sostiene que esa esencia prefijada está en los genes.” (Lewontin, 2000: 18).

Sin embargo, esta investigación se alinea con las críticas de Lewontin (2000) ante la atomización de los organismos en una especie de nuevo planteamiento platónico¹⁷. En este sentido, se procura mantener la visión integral de la teoría de la evolución por variación y selección natural como una construcción dinámica y compleja para comprender los aspectos adaptativos de la evolución biológica como fenómeno complejo. La herencia es el vehículo de la variación biológica a través de las generaciones, de manera que la evolución biológica debe comprenderse con base en el entendido de que, por medio de distintos procesos genéticos y moleculares, hay elementos del genotipo que pasan de una a otra generación y que guían el desarrollo de un fenotipo en particular.

Historicidad

El desarrollo de los eventos evolutivos es visto frecuentemente como progreso, una secuencia de avances en respuesta¹⁸ a problemas ambientales en un momento y espacio específicos. Sin embargo, desde el planteamiento de Darwin, hay “un rechazo explícito a la existencia de ‘tendencias al progreso’.” De hecho, los eventos en

¹⁷ Aunque no con esas palabras, Dobzhansky (1950) y Gould (2002) también critican el protagonismo molecular en los estudios de biología evolutiva como un sesgo peligroso.

¹⁸ Lewontin (2000) señala que la relación entre el organismo y su ambiente es compleja, multidireccional e impredecible; de manera que la metáfora del problema y la respuesta puede sesgarse a pensar la evolución biológica como un proceso unidireccional y no debe ser así.

secuencia pueden verse como avances interconectados en respuesta a problemas ambientales (Ruíz y Ayala, 1999: 321), en un momento y espacio determinados.

“La evolución [biológica] es fundamentalmente un proceso histórico; lo que evoluciona depende de lo que ya ha evolucionado. En consecuencia, ninguna estructura compleja aparecerá gracias a una combinación azarosa y afortunada de eventos, sino que [...] las nuevas estructuras [se desarrollan] a partir de las viejas.” (Hall y Hallgrimsson, 2008:59)

La secuencia histórica de eventos evolutivos no tiene un destino predeterminado. Sin embargo, existe una tendencia generalizada a pensar en un propósito para cada cosa existente (Gould, 1995; González-Galli, 2010). De manera que es frecuente empatar la descripción de la secuencia histórica de eventos con la idea de progreso, cuyas acepciones sólo incluyen una que no implica el perfeccionamiento de manera explícita (Acción de ir hacia adelante¹⁹). Esta confusión tiene al menos dos consecuencias: (1) confundir el planteamiento de la teoría de la evolución por variación y selección natural con un proceso explícitamente progresivo, de manera que se incurra en un contrasentido; y (2) obviar que la teoría no se refiere a tendencias al progreso, con lo que aumenta el riesgo de contrasentido en la medida en que el discurso pierde precisión al pasar del público especializado al público lego.

Dada la cualidad de histórica en la evolución biológica, *historicidad* es una mejor alternativa para calificarla por encima de *progreso*, cuya segunda acepción es “avance, adelanto, perfeccionamiento”. Lewontin (2000), Dupré (2006) y Gould (2002) explican cómo el estudio de la evolución biológica es necesariamente retrospectivo, de manera que se mira la historia evolutiva de los seres vivos.

En el rechazo al progreso estriba el gran cambio de las adaptaciones perfectas a las adaptaciones diferenciales (Ruíz y Ayala, 1999; Caponi, 2003). Sin embargo, dicho repudio no implica eliminar la teleología—tan característica de la teología natural y otras explicaciones con destinos preordinados para los organismos— de la ~~teoría~~ ^{teoría} para abrazar una explicación estrictamente mecánica, al modo de la física (Caponi, 2003).

¹⁹ El Diccionario de la Real Academia Española (DRAE) recoge dos acepciones para *progreso*: (1) Acción de ir hacia adelante; y (2) Avance, adelanto, perfeccionamiento. Además, la única acepción para *progresar* en el DRAE es (1) Avanzar, mejorar, hacer adelantos en determinada materia.

La dimensión teleológica de la teoría de la evolución por variación y selección natural ha sido objeto de constantes debates dentro y fuera de la biología evolutiva²⁰; como posible conclusión consensuada, se puede decir que la explicación en cuestión es una tercera alternativa como punto medio entre las estrictamente teleológicas y las estrictamente mecánicas, que aunque aborde un “*explicandum* que se muestra teleológico” (Caponi, 2003: 999) no es teleológica, sino que tiene una dimensión teleológica. Esta dimensión se basa en la forma de explicar el diseño en la naturaleza y el calce entre organismos y ambiente efectuado por la selección natural, dos elementos incontrovertidos de la evolución biológica, pues la explicación se desarrolla como respuesta a preguntas sobre la finalidad de las estructuras en los seres vivos²¹ (Caponi, 2003).

Los argumentos que etiquetan a la teoría de la evolución por variación y selección natural como teleológica, frecuentemente se basan en que la teoría explica el cómo algo sucede en los organismos; en cambio, la teoría en realidad se desarrolla como explicación de una diferencia, como respuesta a la pregunta “¿por qué (es decir, con la acción de qué presiones selectivas) P pudo resultar mejor que R en el contexto T?” (Caponi, 2003: 1005). La respuesta debe formularse tomando en cuenta que la evolución biológica es un proceso y su análisis debe ser histórico para tomar en cuenta las particularidades e implicaciones de cada etapa (Gould, 2002 [a]; Caponi, 2003).

Como en una *matrioshka*, la teoría de la evolución por variación y selección natural contiene diversas explicaciones más pequeñas, cada una de ellas es mecánica y se refiere a eventos con una secuencia de causa-efecto que obedece estrictamente a leyes físicas (Caponi, 2003). Sin embargo, la explicación completa —la madre— no es mecánica sino histórica, y sus eventos se explican en función de dos o más alternativas de las cuales una prevalece en un contexto dado, merced a la combinación de azar y necesidad (Ruíz y Ayala, 1999; Caponi, 2003).

²⁰ Para una reflexión detallada y crítica al respecto, conviene revisar a Caponi (2003).

²¹ Caponi (2003) recoge las reflexiones de Brandon (1999) al respecto; según las cuales, es evidente un discurso teleológico en respuesta a preguntas sobre el “para qué” de las cosas, pero ello no implica que, desde el inicio, el discurso apelara a causas finales.

La dimensión teleológica de la teoría de la evolución por variación y selección natural corresponde a la necesidad que, junto con el azar, permiten alteraciones en la supervivencia diferencial y en la reproducción diferencial a lo largo del proceso de selección natural (Caponi, 2003). Esta dimensión es lo que subraya la historicidad de la evolución biológica y permite que la teoría sea “una explicación selectiva de por qué ciertas formas se tornaron más frecuentes que otras” (Caponi, 2003: 1010). Diversos conceptos fundamentales como adaptación, selección natural y lucha por la existencia cobran sentido y cohesión gracias a que la explicación de la evolución biológica que nos ocupa es histórica y selectiva (Caponi, 2003).

En el particular caso de la didáctica de la biología evolutiva, se han desarrollado estudios que establecen una diferencia entre la dimensión teleológica de la teoría de la evolución por variación y selección natural, y la teleología ingenua. Ésta no deriva de la teoría, sino que depende del público no especializado que desarrolla explicaciones teleológicas para fenómenos evolutivos dado que no tiene conocimiento suficiente de la teoría. La teleología ingenua se ha analizado en estudiantes por González-Galli (2010 y 2011) y está señalada como un obstáculo que puede abonar a los problemas ya existentes en la didáctica, además de los que existen de por sí en la comprensión de la dimensión teleológica propia de la teoría. En ese mismo tenor, la presente tesis subraya la importancia de una revisión a los problemas intestinos de biología evolutiva para ayudar a la solución de las consecuencias en la comunicación del conocimiento generado en el estudio de la evolución biológica.

El azar en la intimidad de la evolución biológica

Dubos (1967) resalta que el reduccionismo está inmerso en el discurso científico en aras de la practicidad y la operatividad; Lewontin (1993) y Gould (2002 [a]) abordan el reduccionismo en biología evolutiva como un error que favorece explicaciones

teleológicas. Un método reduccionista lleva a simplificar la dinámica evolutiva hasta una serie de acontecimientos de causa y efecto conocidos y medibles, predecibles, en tanto son conducidos de alguna manera hasta la adaptación óptima y actual (Gould, 2002 [a]:41). Sin embargo, el azar es un elemento inherente a la evolución biológica.

Como se menciona en la Introducción, la comunicación del conocimiento científico refleja los problemas internos de la disciplina, la didáctica es una de las formas de lograr dicha comunicación. Un obstáculo para la didáctica puede entenderse como “una forma de pensamiento establecida que se resiste a cambiar debido a su poder explicativo” y que compite directamente con el planteamiento científico que se pone como alternativa (González-Galli, 2010: 145).

Es posible que el reduccionismo intestino de la biología evolutiva, señalado por Dubos (1967), Lewontin (1993) y Gould (2002), permee a la didáctica y dada la persistencia de esa forma de plantear las explicaciones científicas pueda tener las características que González-Galli (2010) identifica en la teleología como obstáculo en didáctica. Dado que el reduccionismo favorece explicaciones teleológicas dentro de la biología evolutiva, es posible pensar que precisamente dichas explicaciones coincidan con la teleología identificada en la didáctica. Ahora bien, González-Galli (2010) diferencia entre la teleología procedente de la teoría en sí misma, y la teleología ingenua que depende del pensamiento propio de los alumnos y que es independiente de la teoría; ambas constituyen un obstáculo y ofrecen dificultades para la correcta comprensión de la teoría.

Es necesario hacer una precisión en este particular: La teoría de la evolución por variación y selección natural tiene una dimensión teleológica, pero no es una explicación teleológica. Este inciso enlaza el reduccionismo como fuente de explicaciones estrictamente teleológicas, de manera que el azar no exista como elemento de la teoría. Desde el planteamiento darwiniano, en la teoría se plantea el azar como elemento para comprender el origen del estado actual de las formas en los seres vivos; se lo plantea como una tercera alternativa entre el ciego azar propuesto por Demócrito y el diseño deliberado defendido por Paley (Caponi, 2003).

El azar es un elemento de la teoría de la evolución por variación y selección natural desde su enunciación y constituye una de las diferencias más nítidas entre esta teoría y las explicaciones anteriores sobre la evolución biológica. De entre las distintas maneras de concebir el azar, se pueden identificar dos en el discurso darwiniano original: desconocimiento de causa, e imposibilidad de predicción.

Darwin concebía el origen de la variación como algo espontáneo porque desconocía las causas de la variación (Ruíz y Ayala, 1999: 306); en repetidas ocasiones aclara que es posible conocer esas causas con futuras investigaciones y que las adjudica, de manera provisional, al azar. Con el desarrollo de la biología evolutiva se han encontrado varias causas de la variación, de manera que la ignorancia respecto del origen de la variación ha disminuido.

Pese a que el planteamiento darwiniano acude al azar como un elemento de la teoría y del fenómeno que procura explicar, y en este sentido marca una frontera nítida en la historia de la biología, su análisis no fue profundo dado que en el siglo XIX las teorías procuraban esquivar el análisis de procesos estocásticos²² (Gould, 2002 [a]). Fue hasta mediados del siglo XX, cuando el contexto cultural de la biología evolutiva permitió desarrollar explicaciones que bucearan en las profundidades del azar ontológico (Gould, 2002).

Sin embargo, el que la teoría de Darwin y las explicaciones que se desarrollaron a partir de ella incluyeran el azar en su bagaje epistemológico no implica que se excluyera la teleología de la teoría de la evolución por variación y selección natural. Esta dimensión teleológica establece a la teoría como punto medio entre las que excluyen el azar de su aparato explicativo y las que lo dejan, por el contrario, como la fuente única y ciega de los procesos que explican (Caponi, 2003).

“La teoría de la evolución manifiesta el azar y la necesidad conjuntamente intrincados en el meollo de la vida; el azar y el determinismo, trabajando en un proceso natural

²² La presente investigación se apega a la definición ofrecida por el DRAE para estocástico: Perteneciente o relativo al azar. Esta decisión se hizo particularmente para no ahondar en discusiones profundas y complejas que precisan de otro espacio y otro marco teórico.

que ha dado lugar a las más complejas, diversas y hermosas entidades en el universo: los organismos que pueblan la Tierra.” (Ruíz y Ayala, 1999: 314).

El conjunto de azar y necesidad, como binomio epistemológico en la teoría de la evolución por variación y selección natural, evidencia la dimensión teleológica de la explicación dado que el primero se refiere, entre otras cosas, al origen de la variación; y el segundo a la estructura histórica de las explicaciones darwinistas, que “propone un vínculo solución-problema” en vez de uno de causa y efecto pues “la selección natural es un diseñador que actúa en un mundo de escasez”²³ (Caponi, 2003: 1005-1008). Este binomio permite la supervivencia diferencial y la reproducción diferencial de ciertos organismos cuyas variaciones constituyen ventajas en un ambiente particular (adaptaciones), en un proceso complejo explicado a través de la selección natural (Gould, 2002 [a]). El azar resulta ser un elemento íntimo de la teoría. Más allá del origen de la variación (Gould, 2002 [a]; Hernández-Marroquín, 2011), el azar influye en algunas de las condiciones ambientales que plantean nuevas condiciones de selección (Lewontin, 2000).

Con el desarrollo de la biología evolutiva y los análisis a nivel genético y molecular, ha aumentado la importancia del azar en la explicación de los procesos implicados en la evolución biológica (Gould, 2002 [a]). Uno de los ejemplos más notorios es la teoría neutral de la evolución molecular, que constituye un aporte crucial en biología evolutiva como complemento de las explicaciones que se basaron en el planteamiento darwiniano pero que se centraron sólo en la selección natural como concepto rector de la teoría (Gould, 2002 [a]; Hall y Hallgrimsson, 2008).

El concepto de azar es muy complicado y aún no tiene una explicación consensuada. Sin embargo, su importancia en la evolución biológica es insoslayable. A lo largo de los discursos en biología evolutiva²⁴, se pueden identificar diversos elementos como

²³ En la presente tesis se desarrolló con base en la certeza de que la selección natural es un concepto que ayuda a explicar el diseño de los organismos y su evolución, y no una entidad que haría las veces de divinidad en el arreglo del mundo vivo. Hay citas que interpretadas literalmente pudieran sugerir lo contrario. En este sentido, se aclara que no es intención del presente documento ser contradictorio pero se evitan constantes aclaraciones que entorpecerían el ritmo del discurso aquí plasmado.

²⁴ Todos los textos de evolución incluidos en la bibliografía de esta tesis incluyen al azar en su discurso. En general, no tienen apartados destinados a su explicación.

impredecibles, como el caso de que la variación biológica en algún organismo en particular resulte adaptativa. Un concepto que está muy vinculado al azar es la mutación como origen de la variación biológica, y esto es porque los cambios a nivel genético-molecular son tanto impredecibles en su origen como carentes de dirección predeterminada (Dobzhansky, *et.al.*, 1993: 8). Además, el azar es un elemento que ayuda a evitar explicaciones teleológicas y finalistas, precisamente otro de las grandes virtudes de la teoría de la evolución por variación y selección natural (Mayr, 2001).

En la teoría que ocupa a la presente investigación, el azar se vincula constantemente con diversos conceptos fundamentales además del binomio azar-necesidad que se ha mencionado; en especial con la mutación como origen de la variación (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]; Hernández-Marroquín, 2011) y con los factores impredecibles de las condiciones ambientales (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]; Lewontin, 2003). Sin embargo, una relación más precisa se desarrollará en el capítulo 3.

Ambiente y seres vivos, el todo y sus interacciones

Los seres vivos guardan estrechas y complejas relaciones con el ambiente en el que viven, el cual puede entender como “el conjunto de condiciones exteriores que para él [el organismo] tienen alguna relevancia, porque el organismo actúa con esos aspectos del mundo exterior” (Lewontin, 2000: 57)²⁵; esta definición incluye los factores bióticos y abióticos. La teoría de la evolución por variación y selección natural pone de relieve las complejas relaciones entre los organismos y su ambiente como causa de los cambios durante el desarrollo de un diseño originado por procesos internos y heredados (Lewontin, 2000; Gould, 2002).

Como se ha mencionado, la teoría que ocupa a esta tesis busca explicar particularmente los rasgos adaptativos de la evolución biológica. Así, en la propuesta

²⁵ La presente investigación se apega a las propuestas de Lewontin (2000) en virtud de que su argumento se desarrolla en torno a una visión más integradora del mundo vivo dentro de la evolución biológica.

de Darwin se plantea la influencia de la relación entre los organismos y su ambiente en el efecto que hace que una variación sea considerada adaptación o no, y que la influencia del ambiente no interviene directamente como fuente u origen de la variación biológica²⁶ (Ruíz y Ayala, 1999; Lewontin, 2000).

La evolución biológica, explicada a través de la teoría de la evolución por variación y selección natural, se puede entender como la sucesión de dos etapas: la variación en los organismos y la selección de esas variaciones de acuerdo con la relación de los seres vivos y su ambiente (Lewontin, 2000). Dado que la adaptación es una variación que resulta ventajosa en un ambiente particular, como se explicará en el inciso Adaptación del presente documento (ver 1.2 Conceptos Fundamentales), ésta sólo puede apreciarse una vez que las distintas características se seleccionan, en tanto favorecen la supervivencia y la reproducción del organismo; esto sólo puede comprenderse dentro de la relación entre el ser vivo y su ambiente.

Con el desarrollo de la biología evolutiva, se han encontrado procesos internos relacionados directamente con la mutación, particularmente en niveles genético-moleculares (Futuyma, 2005; Hernández-Marroquín, 2011). Efectivamente, el fenotipo se modificará en el desarrollo y debido a la influencia del ambiente, aunque dichas modificaciones no sean relevantes evolutivamente (Ruíz y Ayala, 1999; Lewontin, 2000; Gould, 2002 [a]).

Lewontin (2000) analiza la complejidad de las relaciones entre organismos y ambiente en un afán de argumentar que el todo llamado *evolución biológica* no es la suma de las partes que lo integran. Para dicho análisis, se basa en la certeza de que el ambiente, para ser ambiente, no es independiente de los organismos; “así como no puede existir un organismo sin su ambiente, tampoco puede existir un ambiente sin algún organismo” (Lewontin, 2000: 57). Como se nota al inicio del presente inciso, por definición el ambiente depende del organismo.

²⁶ En el presente inciso no se pretende discutir a profundidad los procesos que dan lugar a la mutación que, como se menciona en el inciso correspondiente (ver 1.2 Conceptos Fundamentales), es uno de los orígenes de la variación biológica.

En el ambiente hay nichos ecológicos que resultan de la suma de dos elementos: factores yuxtapuestos cuya existencia es independiente de los seres vivos y los efectos que en ellos como conjunto tenga el desarrollo de un organismo en particular. Habrá condiciones ambientales que cambien merced a los organismos en una relación con influencias al menos en dos direcciones a través del tiempo, pues la evolución biológica implica la supervivencia y la reproducción de los seres vivos cuyas características le confieran ventajas al momento de “responder” a los cambios en el ambiente. En la lógica de la teoría de la evolución por variación y selección natural, no pueden entenderse como entidades separadas (Lewontin, 2000).

La teoría de la evolución por variación y selección natural cobra sentido siempre que se contextualice en la relación compleja entre el organismo y su ambiente. Desde el planteamiento darwiniano, conceptos fundamentales como adaptación, lucha por la existencia, selección natural y variación se basan en la relación que él observó entre los organismos y su ambiente. Además, al elidir esta relación se corre el riesgo de comprender las adaptaciones como perfectas (Ruíz y Ayala, 1999).

Curiosamente y, contrario a las explicaciones previas a la enunciación darwiniana original, los avances en biología molecular han elidido el ambiente de su campo de análisis para reservar las causas de la evolución a procesos internos de los organismos (Dobzhansky, 1950; Lewontin, 2000). En consecuencia, hay sesgo al concebir el ambiente como un espacio con huecos que ocupan los organismos que tienen ciertas características dependientes de causas internas; este sesgo impide la comprensión integral de la teoría darwiniana aunque al inicio de su enunciación fuera de utilidad (Lewontin, 2000).

Sobre este sesgo, Dobzhansky (1950: 162) argumenta que el problema no es distinguir características genotípicas de elementos ambientales, pues es su interacción lo que establece los patrones del desarrollo²⁷ de un organismo; después

²⁷ Pese a que la interacción entre genotipos y ambiente involucra más elementos que los patrones de desarrollo, en la presente tesis se acudió a Dobzhansky (1950) para ejemplificar el sesgo se ha planteado en sintonía con Lewontin (2000).

de todo “el color de la piel depende tanto del genotipo como de la exposición de la piel a cierta parte del espectro ultravioleta”.

Lewontin (2000), por su parte, añade más elementos a ese conjunto de causas que derivan en el desarrollo de un organismo y a mayores niveles de complejidad en la evolución biológica, al tiempo que recuerda que la identificación de estas causas constituye “una modernización de la metáfora cartesiana de la máquina” y que debe recordarse su naturaleza metafórica.

Dobzhansky (1950), Lewontin (2000) y Gould (2002 [a]) han desarrollado reflexiones sobre diversos temas de biología evolutiva. En particular, dichas reflexiones convergen en la necesidad de una visión más integradora del mundo vivo y de la evolución biológica con todo y la gran complejidad de sus procesos; esta visión contrasta con el reduccionismo heredado del positivismo (Dubos, 1967; Lewontin, 2000; Gould, 2002 [a]).

El organismo y su ambiente constituyen un binomio cuyos elementos gozan de la misma importancia en la evolución biológica, en relaciones complejas y dinámicas de interdependencia²⁸ (Lewontin, 2000). En este sentido, puede hablarse de una...

“[...] aparente naturaleza paradójica de la vida: lo vivo modifica el ambiente y es modificado por condiciones ambientales, y aun así preserva una continuidad interior que es, de hecho, su propiedad básica.” (Dobzhansky, 1950: 163.)

El contexto conceptual que constituyen los elementos recién explicados determina la forma que toman los conceptos fundamentales que se expondrán a continuación, una vez que se entrelazan en el entramado de la teoría de la evolución por variación y selección natural. Cabe recordar que la forma de una teoría, de acuerdo con el planteamiento que sigue esta investigación, es dinámica en el tiempo (Hesse, 1974).

²⁸ Lewontin (2000) argumenta cómo esta visión puede aplicarse al concepto de nicho ecológico, de manera que se evite pensar que el ambiente constituye un escenario con boquetes formados por ciertas condiciones y listos para ser llenados por los organismos que mejor se adapten a ellos.

2.2 Conceptos fundamentales de biología evolutiva: Las estrellas de la constelación

La teoría de la evolución por variación y selección natural es el paradigma de la biología evolutiva para explicar los rasgos adaptativos de la evolución biológica, de hecho la legendaria cita de Theodosius Dobzhansky: “Nada tiene sentido en biología si no es a la luz de la evolución” condensa los argumentos de distintos biólogos evolutivos a favor del poder explicativo de la teoría a través de su historia.

Es necesario analizar la teoría evolutiva desde un punto de vista histórico para comprender el desarrollo de sus conceptos a través del tiempo (Gould, 2002 [a]; Hesse, 1974; Ruíz y Ayala, 1999) a partir de la enunciación original, que ha cambiado sustancialmente en 152 años pero que en su “estructura lógica [...] se mantiene asombrosamente intacta.” (Gould, 2002 [a]: 12), lo cual conlleva la conservación de la explicación original a través de sus transformaciones y enriquecimientos (Hesse, 1974).

Gould (2002 [a]) recurre a la analogía del coral para explicar la base lógica y el crecimiento de la explicación darwiniana, cuyos tres elementos principales corresponden a las tres ramas que darán origen a todo el entramado de la teoría: la lógica central del darwinismo. Los conceptos con que Gould (2002) integra las primeras ramas del coral a partir de su lógica central coinciden con lo que Ruíz y Ayala (1999) incluyen en su metáfora del núcleo duro²⁹ del darwinismo, son conceptos cuya escisión derrumbaría toda la teoría de la evolución por variación y selección natural. En este sentido, los conceptos a los que se refiere esta sección son fundamentales para la teoría de la evolución por variación y selección natural.

En este documento se propone la metáfora de la constelación para comprender la construcción de la teoría de la evolución por variación y selección natural, de acuerdo

²⁹ Vale la pena subrayar que tal como lo señalan Ruíz y Ayala (1999), la metáfora del “núcleo duro” y el desarrollo que hacen sobre los conceptos darwinianos va en sintonía con el planteamiento de Lakatos.

a los planteamientos de Hesse (1974). En ésta metáfora, los conceptos fundamentales son las “estrellas” que se unen gracias a ciertos “trazos” (o contexto conceptual) para constituir una teoría particular con cohesión y sentido específicos.

Del mismo modo en que es posible identificar de manera separada cada estrella en el firmamento, es posible comprender individualmente cada uno de los conceptos fundamentales que a continuación se explicarán, pero su poder explicativo se limita y es posible que se cambie su significado debido a la polisemia natural de los lenguajes³⁰; es necesario articularlos en el contexto conceptual del mismo modo en que un conjunto de estrellas se articula con ciertos trazos para constituir una constelación.

Selección Natural

Uno de los conceptos fundamentales que más interés ha despertado en biología evolutiva es la selección natural, de hecho hay especialistas como Lewontin (2000) y Gould (2002) que critican el protagonismo que se le da a la selección natural como motor de la evolución biológica. Estas críticas no merman la importancia de la selección natural como elemento fundamental de la lógica central de la teoría darwiniana, que se ha mantenido intacta a pesar de que se ha intentado negar su importancia como fuerza evolutiva, su función creativa y su alcance explicativo (Gould, 2002 [a]: 20).

El concepto de selección natural nació como una analogía con la selección artificial y constituye una respuesta enunciada por Darwin (1859), tras un largo proceso, a la polémica sobre el origen del diseño de las estructuras de los organismos; con la selección natural se identifica una relación entre el “diseño” de las adaptaciones y la

³⁰ Precisamente el término *evolución* se tergiversa en significado cuando se separa del contexto científico de la biología evolutiva y es necesario delimitarlo como *evolución biológica* para poder incluirlo en el entramado de la teoría de la evolución por variación y selección natural. (Véase el inciso Planteamiento del problema, de este documento).

función de esas estructuras en los seres vivos, y fue la alternativa ofrecida por Darwin a la idea de un diseño divino de las adaptaciones (Ruíz y Ayala, 1999: 309).

A diferencia de la selección artificial, en la que el humano busca la conservación de ciertas características de generación en generación de acuerdo con un objetivo preestablecido; en la selección natural, son las variantes en los organismos y sus circunstancias las que determinan qué características pueden o no conservarse dependiendo de que se hereden. En la selección natural no hay un objetivo preestablecido. Darwin resume de una manera muy elegante y cauta el concepto de selección natural:

“¿Se puede, entonces, pensar como improbable, visto ya que las variaciones útiles para el hombre han ocurrido indudablemente, que otras variaciones útiles de alguna manera para cada ser en la grande y compleja lucha por la existencia debería ocurrir en ocasiones a lo largo de miles de generaciones? Si tal cosa ocurre, ¿podemos dudar (recordando que nacen muchos más individuos de los que pudieran sobrevivir) que los individuos que poseen alguna ventaja, por ligera que fuese, sobre otros, podrán tener mayor probabilidad de sobrevivir y procrear más de su tipo? Por otro lado, podemos estar seguros que cualquier variación, en la menor medida, dañina será destruida rigurosamente. Esta conservación de las variaciones favorables y el desecho de las perjudiciales es lo que llamo Selección Natural.”³¹ (Darwin, 1859: 63-64)

Darwin (1859) articula tres ideas en la base de su explicación: existe variación entre los organismos, las características de cada ser vivo pueden resultar benéficas o perjudiciales para su supervivencia de acuerdo con la relación que mantenga con su ambiente, y los organismos tiene más progenie de la que puede sobrevivir (Gould, 2002 [a]: 13). Además, precisa que las variaciones que resulten neutrales en un momento determinado “no serán afectadas por la Selección Natural [sic.] y se mantendrán como un elemento fluctuante, aquel que posiblemente podemos ver en las especies llamadas polimórficas” (Darwin, 1859: 64).

³¹ En Ruíz y Ayala (1999) se plantea que Darwin utilizó como sinónimos la selección natural y la “supervivencia del más apto” de Spencer, a pesar de que son conceptos muy distintos; según el análisis, la diferencia radica en que para Spencer el azar no es aceptado como elemento necesario para la evolución biológica, dado que los cambios forman parte de un progreso que tiende a la heterogenización y la individualización, mientras que Darwin aplica el concepto de selección natural a las interacciones entre seres vivos dentro de la lucha por la existencia, donde el azar sí tiene un papel importante. Sin embargo, el desarrollo de la biología evolutiva ha permitido esclarecer esta sinonimia y saber que fue en aras de la fluidez en el planteamiento darwiniano.

Con la selección natural se articulan los conceptos de adaptación y variación en una secuencia de causa y efecto: la variación en las características de los individuos puede resultar benéfica para su supervivencia en un ambiente determinado y devenir adaptaciones que podrán ser seleccionadas siempre que se hereden. En el caso de las variaciones que resulten perjudiciales para el organismo, es muy probable que éste perezca y no logre heredar sus características; en cuanto a las variantes neutrales, éstas podrán pasar a la siguiente generación siempre que el organismo procrea.

El sentido creativo de la selección natural sirve para explicar tanto la producción de novedades evolutivas como la eliminación de organismos con características desventajosas (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]). El primer caso corresponde a la acumulación de variaciones, con la selección natural se explica la capacidad “de generar novedades incrementando la posibilidad de combinaciones genéticas que, de otra manera, serían extremadamente improbables” (Ruíz y Ayala, 1999: 311). El segundo caso corresponde a la imagen de un tamiz, en el que las variaciones perjudiciales para los organismos no pasan a la siguiente generación (Ruíz y Ayala, 1999). Por otro lado, existe la posibilidad de que una variante de una característica no reporte beneficios a la supervivencia diferencial ni a la reproducción diferencial, en cuyo caso se le clasifica como variación neutra y no entra en los elementos explicados mediante la selección natural, a menos de que se acumule con otras variaciones y en conjunto sí beneficien la supervivencia diferencial y la reproducción diferencial de los organismos en que se presentan (Darwin, 1859; Gould, 2002; Hall y Hallgrímsson, 2008; Hernández-Marroquín, 2011).

La capacidad creadora de la selección natural es relativa, pues depende necesariamente de “la relación organismo con organismo, la más importante de las relaciones” (Ruíz y Ayala, 1999: 48), de la lucha por la existencia.

“La selección natural no producirá³² algo en una especie por el bien exclusivo o el daño en otra; a pesar de que, ciertamente, puede producir partes, órganos y secreciones muy

³² Conviene subrayar que la selección natural no es un concepto que explique fenómenos de generación de variación biológica, de manera que a lo que el discurso se refiere cuando habla de “producción de la selección natural” es a que ciertas características se mantienen en el diseño de un organismo y éstas pueden constituir, con el tiempo, nuevas

útiles o incluso indispensables, o altamente dañinas para otra especie; pero siempre útiles, al mismo tiempo, para el dueño. En cada lugar bien abastecido [de recursos y seres vivos], la selección natural debe actuar principalmente a través de la competencia entre los habitantes (Ruíz y Ayala, 1999: 157-158).

El concepto de selección natural fue enunciado en una época en que era claro que existía variación entre los organismos y que algunas características se heredaban, aunque el mecanismo fuera ignoto (Gould, 2002 [a]). El tercer pilar de la explicación darwiniana, la sobreproducción de crías, “iba en contra de las asunciones populares sobre la benevolencia de la naturaleza” (Gould, 2002 [a]: 13) y tuvo que ser defendido a lo largo de *El Origen de las Especies*.

A partir de los tres fenómenos en que se basa el concepto de selección natural, es posible articular el resto de los conceptos fundamentales de la teoría darwiniana. De este modo, se pretende explicar el que los organismos que “gozan de éxito en la reproducción diferencial podrán, en promedio, ser aquellas variantes que fortuitamente estarán mejor adaptadas a los ambientes locales cambiantes, y estas variantes pasarán sus caracteres favorecidos a sus crías por medio de la herencia.” (Gould, 2002 [a]: 13).

Como se ha mencionado, la selección natural ayuda a explicar la dimensión creativa de la evolución biológica; este particular ha sido objeto de debate (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]). La polémica al respecto incluso ha disminuido la naturaleza metafórica que Darwin (1859) pone en su argumento. Dicho debate comenzó mientras Darwin desarrollaba su argumento...

“Wallace criticó a Darwin por el uso del término de selección natural pues, desde su punto de vista, la utilización de la analogía con la selección artificial se prestaba a la personificación del mecanismo de la selección. Darwin nunca estuvo de acuerdo con abandonar tal nombre de su teoría, pues decía que obviamente se trataba de una metáfora. Una metáfora similar a la de Newton cuando hablaba de la “gravitación” como la atracción entre cuerpos celestes.” (Ruíz y Ayala, 1999:312)

variaciones susceptibles de ser heredadas merced a la supervivencia de sus poseedores (fenómeno explicado a través de la selección natural).

La naturaleza metafórica del concepto de selección natural se encuentra en su nacimiento como analogía con la selección artificial como recurso explicativo. Sin embargo, Darwin (1859) aclara que la selección natural carece completamente de diseñador o de guía dado que prescinde de todo proyecto prefijado: la supervivencia de los seres vivos como resultado de la selección natural no busca la creación de formas perfectas; la selección natural vincula azar con necesidad de los organismos en cuanto al efecto de las variaciones en relación con el ambiente y en cuanto al origen de las variaciones necesarias para el desarrollo de los fenómenos que se entrelazan en la evolución biológica (Ruíz y Ayala, 1999). Efectivamente, es posible delinear una secuencia de estadios de una especie a otra, cada uno “es orientado a la mejora de la adecuación del organismo, pero la secuencia total no está preordenada [...] de hecho en cada paso puede cambiar la dirección en función de las diferentes presiones de selección” (Ruíz y Ayala, 1999: 312).

Gould (2002) explica que Darwin enfocó la selección natural a nivel de organismo, pero los debates de la biología evolutiva aún son fuertes en torno al nivel de complejidad dentro del mundo vivo en el que ocurre la selección natural. Sin embargo, la evolución biológica es altamente compleja y la selección natural puede integrarse en una teoría jerárquica³³, en la que actúa “simultáneamente en un conjunto creciente de niveles, cada uno caracterizado por individuos darwinianos³⁴ distintivos, pero del mismo modo bien definidos dentro de una jerarquía genealógica de gen, linaje celular, organismo, población, especie y clado.” (Gould, 2002: 32).

La propuesta de Darwin se basaba en el nivel del organismo (Gould y Lloyd, 1999) y en ese sentido fue concebido el concepto de selección natural. Sin embargo, la evolución biológica no se limita a ese nivel de organización; Gould (2002) amplía el espectro explicativo con la jerarquía de niveles de organización que constituyen el mundo vivo y en los cuales también hay fenómenos explicados por la selección

³³ Gould (2002 [a]: 33) aclara que su teoría jerárquica toma en cuenta un significado estructuralista de la palabra “jerarquía” en el que todos los niveles son más incluyentes mientras crecen en la lista, puntualiza que debe evadirse el significado vernacular en el que los elementos de una jerarquía ostentan sitios de acuerdo a su importancia relativa.

³⁴ Para Gould (2002 [a]: 32) los “individuos darwinianos” son cada uno de los niveles en la jerarquía que explica y no es del mundo empírico, aunque muchos perfectamente pueden reconocerse como representaciones de cosas “palpables” como el linaje celular o el organismo.

natural. La presente tesis se plantea al tenor de los argumentos de Gould (2002) en cuanto a la jerarquía incluyente, en tanto permite una apreciación más integral de la evolución biológica a pesar de que se pierde el enfoque en los organismos individuales, cuyos fenómenos sin duda constituyen el elemento más conspicuo de la evolución biológica.

Desde la propuesta de Darwin, la reproducción de los organismos y la supervivencia diferencial han sido conceptos fundamentales en la teoría de la evolución por variación y selección natural, aunque para la segunda mitad del siglo XX, fue más evidente la importancia de la reproducción y la herencia como consecuencia (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]).

“Esto es una diferencia importante con el neodarwinismo, pues se ha pasado el centro de la teoría al análisis de la reproducción diferencial, dando por hecho que la supervivencia no es suficiente. La comprensión moderna del principio de selección natural está formulada en términos genéticos y estadísticos” (Ruíz y Ayala, 1999: 310).

Esta diferencia limita la selección natural como un concepto que explica “que algunos genes y combinaciones genéticas típicas sean transmitidos a las generaciones siguientes más frecuentemente que sus formas alternativas” (Ruíz y Ayala, 1999: 310). Pese a que efectivamente, “los organismos tienden a heredar sus genes con una propensión para construir una máquina bien diseñada [y] el mundo se llena de organismos que tienen lo necesario para devenir ancestros” (Dawkins, 1996: 2), es claro que la supervivencia diferencial se añade a la reproducción y la herencia en el grupo de fenómenos que se explican en conjunto con la selección natural.

Al respecto, Hernández-Marroquín (2011) apunta que la reproducción diferencial no es exclusiva de la selección natural:

“Cuando algunos individuos de una población poseen características que aumentan sus probabilidades de sobrevivir y reproducirse en un ambiente dado, y éstas son las que efectivamente les permitieron sobrevivir y reproducirse, se le llama a esa reproducción diferencial *selección natural*. En contraste, cuando la reproducción diferencial no se debió a dichas características de los individuos, se le puede llamar *deriva genética*.” (Hernández-Marroquín: 141-142) [Las cursivas son del original].

El desarrollo de la biología evolutiva ha permitido conocer más niveles de complejidad en el mundo vivo y los procesos con que se puede comprender su funcionamiento, de manera que los conceptos que se articulan en la explicación darwiniana deben ampliarse y sus aplicaciones deben aumentar para evitar minar la cohesión y el poder explicativo de la teoría de la evolución por variación y selección natural (Gould, 2002 [a]).

Según el análisis de Gould (2002), hay al menos tres razones para evitar que la selección natural sea el concepto protagónico, a pesar de su hegemonía explicativa; la funcionalidad, la estructura y la historia de la selección natural. En dicho análisis, se plantea la necesidad de encontrar otros mecanismos además de los explicados por la selección natural para mejorar la funcionalidad epistemológica de la teoría; asimismo, Gould (2002) argumenta que la estructura de la teoría puede fortalecerse al aumentar la importancia de las excepciones como origen de las características funcionales, aunque hasta principios del siglo XXI han sido desestimadas. En cuanto a la historia de la teoría...

“uno tendría que rechazar la contención que representan las homologías constreñidas de herencia y, como resultado de esta contención, el agrupamiento heterogéneo de especies en un morfoespacio orgánico, así como el reflejo de ambas [la contención y el agrupamiento] como la consecuencia de la selección natural al ser constructora de las nuevas características de formas ancestrales, a lo que sigue el control continuo de la selección sobre los patrones subsecuentes de cambio filético en linajes descendientes [...]” (Gould, 2002: 1053).

Pese a estos argumentos, la selección natural ha sido la base de numerosos estudios en biología evolutiva; acaso porque la manera más conspicua en que se originan las especies ocurre cuando hay competencia entre los organismos con base en las características adaptativas de cada uno en función de su ambiente, ya con el resultado de procesos a niveles genético moleculares. De acuerdo con los fenómenos que se han explicado a través de la selección natural, éste concepto puede dividirse en tres tipos: *selección estabilizadora*, cuando hay “reducción en la frecuencia de fenotipos extremos [...] que significa la selección de valores intermedios y estables” en un ambiente sin cambios significativos, *selección direccional*, cuando ocurre la selección de

especialistas en condiciones ambientales relativamente estables y *selección disruptiva*, cuando sobreviven y heredan sus características distintos “óptimos” en los organismos en un ambiente de cambio constante (Hall y Hallgrimsson, 2008: 571).

De acuerdo con los avances en biología evolutiva en la segunda mitad del siglo XX respecto de los niveles genéticos y moleculares de los seres vivos, se definió la evolución biológica como el cambio en las frecuencias alélicas y genotípicas dentro de poblaciones específicas³⁵. La fortaleza epistemológica de la selección natural ha aumentado con respecto a su enunciación inicial en el planteamiento darwiniano, ya que es uno de los principales conceptos que se utilizan para explicar “la suma de mecanismos de supervivencia y fertilidad que actúan en el fenotipo que afecta el éxito reproductivo del genotipo”, uno los factores que afectan el cambio de frecuencias alélicas a través del tiempo (Hall y Hallgrimsson, 2008: 562).

Dado que la evolución biológica sólo puede ocurrir a partir de poblaciones con variación biológica, los conceptos que se entretajan en la teoría de la evolución por variación y selección natural (desde luego, principalmente éstos dos conceptos) son interdependientes. En este mismo sentido, el concepto de selección natural cobra sentido cuando el concepto de variación es claro y sólido (Dobzhansky, *et. al.*, 1999; Gould, 2002 [a]; Hall y Hallgrimsson, 2008).

La selección natural es un concepto muy sólido en la historia de la teoría que ocupa a la presente investigación. Sin embargo, necesita de la variación y la lucha por la existencia como bases indispensables para articularse en una teoría que tenga sentido y poder explicativo para comprender la evolución biológica.

³⁵ Dobzhansky, *et. al.* (1999: 573) también consideran la mutación como causa separada de la selección natural de los cambios en las frecuencias alélicas y genotípicas; pero lo hacen por conveniencia del discurso y con base en “condiciones idealizadas”.

Variación

La variación es uno de los conceptos más importantes de en la teoría evolutiva por antonomasia, aunque su investigación particular ha sido escasa y frecuentemente es un elemento tácito en el discurso especializado (Hernández-Marroquín, 2011). Al enunciar la teoría de la evolución por variación y selección natural, Darwin (1859: 18) precisó una diferencia entre las variaciones existentes en los seres vivos y las especies como “arbitrariedades humanas”, al mismo tiempo dio forma y significado al concepto de variación³⁶.

Darwin (1859) se basa en el hecho innegable y bien conocido de que existen diferencias sustantivas entre los organismos y que éstas pueden ser cruciales en la supervivencia o reproducción (Gould, 2002 [a]). Sin embargo, desde su enunciación marca una diferencia entre el concepto de *variación* y el hecho natural que constituyen las diferencias entre seres vivos, que Hernández-Marroquín (2011) nombra como *variación biológica* para distinguirlo del concepto.

En la concepción de la *variación biológica*, la teoría darwiniana constituye una frontera entre dos tendencias explicativas; una que gira en torno a las fuentes de la variación y está apegada a tesis lamarckianas como el “neolamarckismo, la ortogénesis, el saltacionismo e incluso el mutacionismo” (Mayr, 1998 *apud*. Hernández-Marroquín, 2011: 21); y otra, que se basa en el planteamiento darwiniano para enfocarse en la distribución y las implicaciones de la variación biológica, una vez que existe gracias a procesos independientes del efecto directo del ambiente (Hernández-Marroquín, 2011).

En contraste con la teoría de la evolución por variación y selección natural, el concepto de *variación* al tenor de las dichas tesis lamarckianas, herederas directas del pensamiento tipológico y clasificadas en la primera tendencia por Hernández-Marroquín (2011), explican que las diferencias entre los organismos son cualidades

³⁶ Darwin precisa el concepto en los capítulos primero, segundo y quinto de *El Origen de las especies* (1859) y lo desarrolla en flora y fauna domésticas en textos posteriores (Hernández-Marroquín, 2011).

discretas, perfectamente sintonizadas con el ambiente e intrínsecas de los individuos (Hernández-Marroquín, 2011; Ruíz y Ayala, 1999). En consecuencia, la adaptación es absoluta dado que todas las características de los seres vivos necesariamente benefician su supervivencia y su reproducción; los organismos estarían perfectamente instalados en su lugar dentro del ecosistema. Además, la variación enmarcada en el pensamiento tipológico y las tesis lamarckianas impide que la capacidad creadora de la selección natural en el seno de la teoría (Gould, 2002 [a]; Hernández-Marroquín, 2011; Ruíz y Ayala, 1999). Como resultado, las explicaciones que se han desarrollado limitan la variación biológica a las posibles consecuencias de la influencia del ambiente en los organismos y a tipos inmóviles a los que éstos pertenecen. En este sentido, las explicaciones podrían ser teleológicas dado que la secuencia de eventos evolutivos tiende necesariamente a la adaptación absoluta, perfecta.

Por otro lado, la segunda tendencia explicativa nace con la teoría darwiniana y se ha desarrollado incluyendo conceptos de genética de poblaciones y de estudios más precisos sobre todos los niveles de organización conocidos (Hernández-Marroquín, 2011). En esta tendencia, la *variación* debe ser (1) ilimitada, porque los organismos son únicos dentro de las poblaciones que conforman³⁷, (2) debe carecer de dirección por sí misma, y (3) debe ser lenta y gradual (Gould, 2002 [a]).

En particular, la cualidad de ilimitada en la variación no debe entenderse de un modo laxo y literal. Conviene recordar que las poblaciones que constituyen los organismos individuales ofrecen límites en cuanto al desarrollo de los seres vivos. Sin embargo, dentro de las posibilidades del desarrollo, los alcances de la variación son ilimitados en medida de lo razonable (Gould, 2002; Hernández-Marroquín, 2011). Después de todo:

“La evolución es fundamentalmente un proceso histórico; lo que evoluciona depende de lo que ya ha evolucionado. En consecuencia, ninguna estructura compleja aparecerá gracias a una combinación azarosa y afortunada de eventos, sino que [...] las nuevas estructuras [se desarrollan] a partir de las viejas.” (Hall y Hallgrimsson, 2008: 59).

³⁷ Antes de la propuesta de Darwin, las especies eran concebidas en un contexto creacionista y sus variantes se limitaban al tipo del cual se desprendía cada especie, un modo de pensar platónico e individualista en vez de poblacional.

El “conjunto de diferencias entre los elementos de una entidad biológica” (Hernández-Marroquín, 2011: 13) es a lo que se refiere la *variación* en biología evolutiva y es un concepto que debe atender a “todos los niveles jerárquicos en los cuales pueda ocurrir y las respectivas consecuencias que su presencia conlleva” (Hernández-Marroquín, 2011: 12). El desarrollo de la biología evolutiva y la síntesis moderna han permitido aumentar la nitidez con la que se caracterizan los diversos niveles de organización, de manera que son muchos los términos que podrían equivaler a *variación* aunque no necesariamente con precisión (Hernández-Marroquín, 2011).

La teoría de la evolución por *variación* y selección natural es paradigmática en biología evolutiva, ha sido el origen y la referencia obligada de explicaciones posteriores (Gould, 2002 [a]; Hernández-Marroquín, 2011). Las investigaciones sobre procesos en el nivel genético-molecular han arrojado luz sobre el origen de la *variación* biológica, un tema que Darwin atribuyó al azar (Gould, 2002 [a]; Hernández-Marroquín, 2011).

Lo que Darwin (1859) llamaba “leyes de *variación*” y reconocía como ignoto, se esclareció a partir de los estudios de Mendel y se comprende como el origen de una *variación* continua, sin dirección prefijada y que puede segregarse con la herencia (Hernández-Marroquín, 2011). El origen de la *variación* se ha identificado en el nivel genético-molecular y es frecuente utilizar el término *variabilidad* como sinónimo de *variación* aunque sólo en ese nivel de organización (Hernández-Marroquín, 2011).

Al precisar sobre ambos términos, se entiende como *variabilidad* “la propiedad de un organismo o parte de un organismo que tiende a cambiar en estructura o función” (Laurence, 1989 *apud.* Hernández-Marroquín, 2011: 14). En consecuencia, es necesario elidir la *tendencia* que señala la definición para establecer la sinonimia; Hernández-Marroquín (2011: 15-19) recomienda que se diferencie bien la *variabilidad* como una característica de los seres vivos que puede generar *variación* y no se utilicen indistintamente.

Otro caso desafortunado de sinónimos fortalecidos por el uso es el de *varianza* y *variación* en estudios de estadística; Hernández-Marroquín (2011) precisa que la

varianza es la medida matemática de la *variación* y sólo constituye una referencia cuantificable pero no un concepto idéntico, de manera que la sinonimia carece de sentido.

Por otro lado, el *haplotipo* suele ser un sinónimo de *variación* y es frecuente en estudios de genética; se refiere particularmente a las diferencias entre sitios específicos de cromosomas homólogos, independientemente de que los efectos que tengan sitios diferentes en el fenotipo correspondiente resulten efectivamente distintos entre sí (Hernández-Marroquín, 2011). Esta sinonimia deriva de la que existe entre *polimorfismo* y *variación*, que en el discurso científico sobre genética se utiliza en un sentido amplio a pesar de que la definición de *polimorfismo* se refiere a “la existencia, dentro de una especie o población, de diversas formas de individuos; [o] la ocurrencia de diferentes formas de, o diferentes órganos en el mismo individuo a distintos períodos de vida” (Laurence, 1989 *apud.* Hernández-Marroquín, 2011: 16). Ambas sinonimias se fortalecen merced a la abundancia de estudios en genética (Hernández-Marroquín, 2011).

La sinonimia entre *variedad* y *variación* se fortalece dado su uso tanto en el discurso especializado como en el vernáculo, en los que no hay diferencias significativas, aunque formalmente debiera limitarse al nivel de organización de especie (Hernández-Marroquín, 2011). En contraste, la *biodiversidad*³⁸ es un sinónimo que se debilita dado su uso frecuente en estudios respecto de niveles de organización por encima de población a pesar de que en concreto se refiere a “la variación a todos los niveles de organización biológica” (Gaston y Spicer, 2004: 4 *apud.* Hernández-Marroquín, 2011) y constituye un término más cercano a la sinonimia con *variación*.

Después de contrastar y analizar las imprecisiones que conllevan los sinónimos usuales en el discurso de biología evolutiva, Hernández-Marroquín (2011: 20) ofrece una definición más o menos consensuada para *variación*: “la totalidad de las diferencias entre los elementos de alguna entidad biológica a cualquier nivel”, su uso específico evita los contrasentidos o sinsentidos que conlleva utilizar algún otro

³⁸ Hernández-Marroquín (2011) documenta que desde la segunda mitad del siglo XX se añadió el prefijo *bio* al término *diversidad* para acotar su significado al mundo vivo, y que el vínculo con *variación* se mantiene.

término como cognado en niveles ajenos a aquel para el que fue concebido y a pesar de que “el uso más importante de la palabra *variación* es para señalar las diferencias individuales en una población” (Hernández-Marroquín, 2011: 17).

Sin embargo, la explicación particular de la *variación biológica* no se profundiza; en realidad, tanto la síntesis moderna como las explicaciones que derivan de ella, se centran en la dinámica de los procesos genético-moleculares previos o posteriores a la *variación biológica* como algo que no requiere de mayor explicación que la encontrada por medio de la herencia mendeliana (Gould, 2002 [a]; Hernández-Marroquín, 2011). El aumento de la importancia de la *variación* es una consecuencia secundaria del desarrollo de explicaciones novedosas que se enfocan en otros procesos y restan protagonismo a la selección natural.

En particular, los aportes de Motoo Kimura en 1968 con la teoría neutral de la evolución molecular enfocan su análisis en la *variación* como motor de la evolución (Hernández-Marroquín, 2011), de manera que constituyen una explicación no-darwinista en tanto depende de la mutación y no de la selección natural³⁹ (Hall y Hallgrimsson, 2008; Hernández-Marroquín, 2011). El argumento de Kimura se basa en evidencias moleculares: la mayor cantidad de cambios genéticos ocurren en sitios sin función significativa, de manera que la relevancia de la *variación* supera la de la selección natural para explicar la evolución biológica; aunque con el tiempo, la teoría neutral dejó de ser una alternativa complementaria a la explicación darwiniana:

“Brunet (2008) considera que más que ser un principio biológico, este enunciado [la conclusión de Kimura] sirve perfectamente como una hipótesis nula: ahí donde haya que discernir si determinado carácter molecular ha tenido presión selectiva o ha sido neutro, hay que calcular si su tasa de mutación equivale a la de sustitución. Cuando no sea el caso, se habla de un carácter sujeto a la selección natural.” (Hernández-Marroquín, 2011: 151-152).

Dado que la relación entre genotipo y fenotipo no es unidireccional, a pesar de lo que el sentido común indicaría, y que los procesos explicados a través de la selección

³⁹ Dado que la síntesis moderna depende de la selección natural como concepto rector (Gould y Lewontin, 1979; Lewontin, 2000; Gould, 2002 [a]; Hall y Hallgrimsson, 2008), puede considerarse a la teoría neutral de la evolución molecular como complementaria a la síntesis moderna.

natural ocurren a nivel fenotípico (Hall y Hallgrímsson, 2008), es necesario prestar más atención al análisis genético y molecular de la variación biológica. La importancia de la variación a lo largo de los análisis en biología evolutiva aumentó gracias a los aportes de Kimura (Hall y Hallgrímsson, 2008; Hernández-Marroquín, 2011).

La variación es el concepto que acusa la existencia de las diferencias entre los elementos de los niveles de complejidad que constituyen, en conjunto, el mundo vivo; es el concepto mediante el cual se explica la variación biológica. El terreno donde se desarrolla y florece la evolución biológica ha de ser uno sembrado con variación en las características que afectan el éxito reproductivo de los organismos (Dobzhansky, 1999). En ese mismo terreno, puede no tener lugar la competencia entre los organismos, de manera que sus características los lleven a diferenciarse cada vez más hasta devenir especies distintas; en estos casos es en los que se vinculan variación y divergencia de carácter.

Divergencia de carácter

En la teoría que ocupa a la presente investigación, la variación y la selección natural (conceptos que se acaban de exponer) son de los conceptos fundamentales más importantes. Sin embargo, existe un debate constante en cuanto a la capacidad explicativa de la selección natural para comprender la diversificación de especies a niveles de organización superiores al del organismo individual y sus adaptaciones (Gould, 2002 [a]). Al respecto, se pueden atender posturas que defienden la selección natural como concepto que explica dicha diversificación y posturas que defienden, en contraposición, la divergencia de carácter. Desde antes de la redacción de *El Origen de las especies*, Darwin (1859) ya había comenzado a elaborar el concepto de divergencia de carácter en la correspondencia que sostenía con Charles Lyell y Asa Gray:

“Otro principio, que podría ser llamado el principio de divergencia, juega, creo, un papel importante en el origen de las especies. Un mismo sitio podrá sostener más vida

mientras sea ocupado por formas muy diversas. Vemos esto en muchos seres genéricos en una yarda cuadrada de terreno, y en las plantas o insectos que se encuentran en un islote uniforme y pequeño, los cuales pertenecen casi invariablemente a tantos géneros y familias como a especies. Podemos comprender el significado de este hecho entre animales superiores, cuyos hábitos comprendemos. Sabemos que se ha demostrado experimentalmente que un terreno definido tendrá mayores tasas de producción si se siembra con varias especies y géneros de pastos que si se siembra con sólo dos o tres especies. Ahora, podemos decir que cada ser vivo, al propagarse muy rápidamente, se esfuerza al máximo por aumentar su número. De modo que será con nuevas generaciones de cualquier especie que se habrá diversificado en variedades, subespecies, o especies verdaderas. Y sigue, pienso, de los hechos que he explicado que los críos variantes de cada especie tratará (sólo unos cuantos tendrán éxito) de apropiarse de tantos lugares como les sea posible en la economía de la naturaleza. Cada nueva variedad o especie, al formarse, generalmente tomará el sitio de sus padres de modo que los exterminará por estar peor adaptados. Creo que esto es el origen de la clasificación y las afinidades entre los seres orgánicos en todo momento; pues los seres vivos siempre parecen divergir y sub-divergir como las ramas de un árbol desde un tronco común, los retoños divergentes y florecientes, que destrozan a las menos vigorosas —las ramas muertas y perdidas representan burdamente los géneros y familias extintos” (Gould, 2002 [a]: 228 [la cita fue extraída por Gould de la versión publicada en 1858 que también ha sido reimpressa con frecuencia, por ejemplo en Barret *et.al.* 1987).

Darwin (1859)⁴⁰ hace de la divergencia de carácter un concepto complementario de la selección natural y su importancia es equivalente en el seno de la teoría darwiniana, a pesar de que en estudios posteriores la selección natural goza de un protagonismo criticado constantemente en el último tercio del siglo XX (Gould, 2002 [a]).

Como alternativa a la selección natural, Darwin (1859) explica la diversidad dada sin competencia como una divergencia de organismos con caracteres igualmente convenientes para su supervivencia, es decir, con “valores adaptativos equivalentes”, (Ruíz y Ayala, 1999: 318). La supervivencia de una especie no se basa en que sea favorecida antes que otra.

La divergencia de carácter se basa en que “las variedades son especies en proceso de formación o son, como las he llamado, especies incipientes” (Darwin, 1859: 86), esto

⁴⁰ Cabe resaltar que existe debate sobre si la autoría del concepto de divergencia de carácter debe asignársele a Darwin o a Wallace; al respecto, Gould (2002 [a]) detalla porqué la amplitud y la correcta precisión del concepto se atribuya a Darwin. Para ahondar en esta discusión conviene acudir al capítulo 3 (Seeds of Hierarchy) del volumen escrito por Gould (2002 [a]).

es el hecho innegable de que existen diferencias sustantivas entre los individuos de una misma especie (Darwin, 1859; Gould, 2002 [a]). Esta variación “leve” puede aumentar hasta constituir una tan nítida que sea razonable considerar a dichos organismos como especies diferentes:

“El que esto [la divergencia de carácter] sí sucede habitualmente, debemos inferirlo a partir de que las innumerables especies en la naturaleza presentan diferencias bien identificadas; mientras que las variedades, los supuestos prototipos y padres de las futuras especies bien identificadas, presentan diferencias leves y poco definidas.” (Darwin, 1859: 86).

El proceso de divergencia de carácter es paralelo a la selección natural, ambos dependen de que exista variación entre los organismos, pero es posible que se vinculen en la historia evolutiva de los organismos⁴¹; después de un proceso de divergencia, es posible que alguna especie entre en competencia con otra y entonces sea o no seleccionada, incluso una vez seleccionada, una especie puede divergir de otras en la dinámica de la evolución biológica (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]; Hernández-Marroquín, 2011).

Darwin incluye en su teoría una explicación a la manera en que las especies se generan en ausencia de competencia y que es equivalente a la selección natural (Ruíz y Ayala, 1999). La divergencia de carácter comparte distintos conceptos con la selección natural; la adaptación en los organismos, la variación como inicio de ambos y la contingencia histórica como factor determinante de la dinámica en los seres vivos, entre éstos y su ambiente (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]).

Del mismo modo que la selección natural, la divergencia de carácter pone de relieve la importancia de la relación entre el organismo y su ambiente; que de hecho es el elemento del contexto conceptual con el que más tiene relación, en tanto permite saber que esas características con “valores adaptativos equivalentes” (Ruíz y Ayala, 1999: 318) son las que divergen para formar nuevas especies.

⁴¹ La presente investigación se mantiene al margen de la sinonimia que frecuentemente se establece en el discurso evolutivo entre organismos o seres vivos y especies, particularmente porque el concepto de especie se mantiene en debate y porque se apega al planteamiento de Darwin (1859) según el cual, las especies son arbitrariedades artificiales descritas en aras de la clasificación del mundo vivo.

La complejidad con que se relacionan los seres vivos con un ambiente dinámico no era tan nítida para Darwin como lo es ahora para los biólogos evolutivos; Darwin concebía esta relación como una en la que el organismo debía llenar un nicho dado, como si encajara en un hueco que cambia de acuerdo al ambiente (Lewontin, 2000; Gould, 2002). En este sentido, un organismo debe especializarse para explotar su nicho, sus recursos, así como un órgano del sistema digestivo se especializa en el mejor aprovechamiento de nutrientes en pos de energía (Ruíz y Ayala⁴², 1999: 317-318; Gould, 2002 [a]: 231).

Además, la complejidad de las relaciones de los organismos con la dinámica ambiental es tal que es impreciso concebir como unívoco el beneficio de las especializaciones en cuanto al aprovechamiento de los recursos (Lewontin, 2000; Gould, 2002 [a]). Un organismo especializado se beneficiará en cuanto a su eficiencia en el aprovechamiento de los recursos disponibles en el ambiente pero, como se ha mencionado⁴³, el ambiente no es un escenario con boquetes listos para ser llenados (Lewontin, 2000). En consecuencia, el mejor aprovechamiento de los recursos diversifica el flujo de energía entre los organismos y su entorno, así como entre los factores que lo integran, lo cual es benéfico para el ambiente en tanto la dinámica entre seres vivos y su entorno permite la existencia de ambos elementos; de lo contrario, los organismos devastarían un ambiente estático dado su uso mejorado de los recursos (Gould, 2002 [a]: 231).

Como explicación, la divergencia de carácter abarca niveles superiores al de organismo, dado que se refiere a la “maximización de la vida ligada a la diversificación de *taxa*” (Gould, 2002 [a]: 229). La selección natural es el concepto con el que se logran explicar las adaptaciones y la dinámica evolutiva de los organismos; como complemento, la divergencia de carácter es...

“... un principio de la diversidad igualmente fuerte [que aquel de la adaptación], uno que [actúa] intrínsecamente y previsiblemente. Si la adaptación y la diversificación especifican los fenómenos centrales de la evolución [biológica], cada uno debería de

⁴² Ruíz y Ayala (1999: 317-318) explican cómo Darwin se basa en Milne Edwards y sus estudios en fisiología animal para esclarecer su analogía entre la especialización fisiológica y la ecológica.

⁴³ Véase también el inciso Ambiente y seres vivos, el todo y sus interacciones, en el inciso 1.1 del presente documento.

tener su propio principio y su unión sería, entonces, la definición de su teoría completa.”
(Gould, 2002 [a]: 226)

Darwin (1859) explicó cómo la divergencia de carácter es favorecida por la selección natural como un proceso generador de biodiversidad en un sitio geográfico determinado siempre que las condiciones ambientales sean constantes, de manera que no necesariamente son conceptos independientes:

“Encontré que un trozo de terreno, de tres por cuatro pies de tamaño, que ha sido expuesto por muchos años a las mismas condiciones climáticas, soportaba veinte especies de plantas que, a su vez, pertenecía a dieciocho géneros y ocho órdenes [...]”
(Darwin, 1859: 88)

Cada uno de los ejemplos con los que Darwin fortalece e ilustra la divergencia de carácter incluyen un ambiente constante, aunque en realidad las condiciones ambientales son sumamente dinámicas y las relaciones que mantienen con el organismo no constituyen huecos que los seres vivos llenan (Lewontin, 2000; Gould, 2002 [a]).

Debido a su contingencia histórica, el inicio del proceso explicado a través del concepto de divergencia de carácter se puede localizar en la variación biológica en bruto o en la “selección” de una especie que ha sobrevivido a pesar de las otras— decir, tras un proceso de competencia— (Darwin, 1859). Sin embargo, esto no implica que divergencia de carácter sea sinónimo de especiación; antes bien, es una de sus causas.

Darwin (1859) acude a un ejemplo sencillo para ilustrar la divergencia de carácter con base en la especialización como respuesta al ambiente; este caso es el de un cuadrúpedo carnívoro cuya población ha alcanzado el máximo sostenible por los recursos en una región hipotéticamente inmutable:

“Si sus capacidades de crecimiento poblacional [las del carnívoro] pudieran actuar, tendrían éxito [...] solamente si sus descendientes variaran de modo que ocuparan los sitios ya ocupados en ese momento por otros animales: por ejemplo, algunos podrían alimentarse de distintos tipos de presas, sean vivas o muertas; otros podrían habitar nuevos lugares, tal vez escalar árboles o frecuentar el agua, y algunos incluso podrían devenir menos carnívoros. Mientras más se diversifiquen los hábitos y las estructuras

de los descendientes de nuestro carnívoro, más serán los nichos que podrán ocupar.”
(Darwin, 1859: 87-88)

Los estudios que hizo Darwin (1859) sobre los pinzones también reflejan la divergencia de muy distintas características a partir de la especialización en ambientes específicos y su posterior proceso de especiación. En particular, estos estudios han derivado en otros que aumentaron la nitidez con que se comprende la evolución biológica en ausencia de competencia (Ruíz y Ayala, 1999).

En la explicación de Darwin, la selección natural se plantea como el concepto rector de la teoría (Lewontin, 2000; Gould, 2002 [a]). De hecho, Darwin plantea que la divergencia de carácter puede “promoverse” por la selección natural, a pesar de que las considera conceptos equivalentes y complementarios, uno para explicar la especiación derivada de la competencia–selección natural– y otro para explicar la especiación en ausencia de competencia (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]).

De acuerdo con el planteamiento de la presente investigación, los tres conceptos que se acaban de exponer (selección natural, variación y divergencia de carácter) convergen en los rasgos adaptativos de la evolución biológica, que se condensan en el concepto de adaptación, una forma de calificar el efecto positivo de las variaciones de un organismo para su éxito en la lucha por sobrevivir y reproducirse.

Adaptación

En las explicaciones previas a la darwiniana, el origen y el desarrollo de los seres vivos se concebían de acuerdo con uno de dos principios: “la unidad de tipo y las condiciones de existencia” (Gould, 2002 [a]: 251). Es el segundo principio el que alberga la explicación más plausible sobre las adaptaciones de los organismos a sus condiciones ambientales;

“los organismos están bien diseñados para sus modos de vida inmediatos [...] la adaptación implica un agente de diseño, ya sea un creador inteligente que hiciera a los

organismos *vía fiat* como una expresión de su sabiduría y benevolencia, o un principio natural de evolución que produce tal ajuste entre el organismo y el ambiente como un resultado primario de su acción.” (Gould, 2002 [a])

Sin embargo, no era la explicación que gozaba, y acaso tampoco en algunos sitios en la actualidad, de la aceptación que sí gozaba la idea de un diseñador benévolo y omnisapiente que creara a los seres vivos (Dawkins, 2009). Darwin logró vincular su explicación con los dos principios imperantes en su tiempo, con lo cual pierden el significado que se les asignaba en el saber popular y adquieren uno nuevo, contextualizado en la teoría de la evolución por variación y selección natural.

“Se sabe normalmente que todos los seres orgánicos se han formado a partir de dos grandes leyes —la unidad de tipo y las condiciones de existencia. Por unidad de tipo se entiende que hay una concordancia fundamental en la estructura, la cual vemos en los seres vivos de la misma clase y que es un poco independiente de sus hábitos. En mi teoría, la unidad de tipo se explica como la unidad en la descendencia. La expresión de condiciones de existencia, tan frecuentemente subrayada por el ilustre Cuvier, es abrazada completamente por el principio de selección natural. Pues la selección natural actúa ya sea adaptando las partes variantes de cada ser a sus condiciones orgánicas o inorgánicas de vida; o al haberlas adaptado durante largos períodos de tiempo: las adaptaciones son apoyadas en algunos casos por el uso y el desuso, de manera que son afectadas levemente por la acción directa de las condiciones externas de vida y son en todo caso sujeto de las muchas leyes de crecimiento.” (Darwin, 1859: 158).

Darwin explica que esas dos leyes tienen una explicación ajena al misticismo creacionista y subraya que las condiciones de vida son superiores, como proceso, a la unidad de tipo —de descendencia, según Darwin—, dado que las primeras promueven la adaptación que será posteriormente heredada, con lo que se sostiene la unidad de las clases de seres vivos. De este modo, el planteamiento darwiniano derrumba el pensamiento tipológico heredado de los postulados platónicos en la Grecia Clásica, para dar pie a explicaciones materialistas que abordan el mundo vivo a partir de las semejanzas y diferencias que de hecho existen entre los organismos y no las que pudieran imaginarse entre éstos y una versión perfecta pero abstracta e irreal (Mayr, 2001; Gould, 2002; Dawkins, 2009).

En contraste con el planteamiento de un diseño perfecto elaborado por un arquitecto superior, la existencia de los organismos dependen de qué tan ventajosas les resultan

sus características en un ambiente y momento determinados (Mayr 2001; Gould, 2002; Dawkins, 2009). De este modo, las adaptaciones resultan ser una respuesta del organismo ante los problemas que presenta un ambiente que ha cambiado; los seres vivos varían, de modo que las nuevas características que poseen son aquello con lo que intentarán sobrevivir al ajustarse al nuevo ambiente (Lewontin, 2000: 50-51). Las variaciones pueden, o no, ser adaptativas en un ambiente dado. La adaptación es un concepto que refleja la valoración de las variaciones de los organismos de acuerdo con la necesidad del organismo.

Sin embargo, la palabra *adaptación* no es un aporte novedoso de la teoría darwinista; la adaptación era un término con un significado definido que, efectivamente, cambió cuando fue utilizada como un concepto fundamental para articular la explicación que construyó Darwin. La palabra *adaptación* devino un término para referirse a un concepto definido en el seno de una teoría.

“El diccionario de inglés de Oxford localiza el origen de este término [la adaptación] en el siglo XVII con variedad de significados, todos los cuales se refieren al diseño o la adecuación de un objeto para una función particular, el calce de una cosa en otra. La escuela británica de teología natural utilizaba “adaptación” como una palabra estándar para ilustrar la sabiduría divina con el calce exquisito de la forma con una función inmediata” (Gould, 2002 [a]: 117).

En este sentido, se puede afirmar que con la enunciación del concepto de *adaptación*, cambió la concepción de las características que permiten sobrevivir a ciertos organismos en vez de otros, que no la poseen, en un ambiente y tiempo determinados. La explicación darwiniana constituye el paso de la concepción de la adaptación perfecta a la diferencial, en tanto incluye a la relación entre los organismos y su ambiente como un factor determinante y se enfoca en el estudio del origen de la adaptación; de esta manera, hay un cambio de sentido y significado en el término *adaptación*, su alcance se extiende junto con sus posibles aplicaciones sin eliminar el concepto inicial (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]).

La adaptación perfecta significa que toda variación necesariamente constituye un beneficio para la supervivencia del organismo y cobra completo sentido cuando se la entiende en el contexto de un mundo diseñado previamente por una inteligencia

divina y superior. En cambio, la adaptación diferencial significa que no todas las variaciones serán benéficas sino que podrán constituir desventajas o no afectar la supervivencia de los organismos a lo largo de su lucha por la existencia (Ruíz y Ayala, 1999).

“En Darwin, [...] la adaptación es un proceso⁴⁴ que se inicia con la aparición de la variación y por lo tanto puede seguir dos vías distintas dependiendo del origen de la variación. Si ésta surgió por acción directa del medio o por uso o desuso de los órganos [...] es inmediatamente adaptativa y [...] podrá ser reforzada por la selección natural [...] si la variación se originó espontáneamente, no es adaptativa en sí misma [...]” (Ruíz, Ayala, 1999: 306)

En efecto, “algunas características adaptativas de organismos que pudieron ser moldeadas directamente por las propiedades físicas de la materia y la dinámica natural de las fuerzas [...] las fuerzas físicas impusieron directamente una forma bioquímica óptima [...]” (Gould, 2002 [a]: 1054). La explicación darwiniana resalta la importancia de que las variaciones no son ventajosas directamente sino que podrán serlo tras un proceso que incluye las complejas relaciones entre los organismos y de éstos con su ambiente (entendidas como presiones de selección), entonces dichas variaciones podrán ser consideradas adaptaciones. A pesar de que existen características que son benéficas para los organismos, la ventaja sólo podrá verse cuando la supervivencia es diferencial y permite que la característica (ahora adaptativa) pueda ser heredada tras eventos de reproducción diferencial.

La adaptación comprendida a partir de la teoría de la evolución por variación y selección natural pone en la máxima relevancia la relación entre el organismo y su ambiente como un factor para valorar una variación, es decir si favorece la supervivencia y la reproducción o las obstaculiza en relación con la de otros organismos (Ruíz y Ayala, 1999: 306-308). Es posible asignar valores cuantificables a la adaptación mediante la estadística reproductiva y la probabilidad de supervivencia de los organismos en relación con los cambios ambientales (Lewontin, 2000).

⁴⁴ Ruíz y Ayala (1999: 306) mencionan que la adaptación es un proceso, pero a lo largo de su discurso se deja ver que no es sino una característica de las variaciones: estas son adaptativas o no son adaptativas. Esto quiere decir que ninguna variación pasará por un proceso de adaptación al medio, sino que el organismo con sus variantes podrá estar adaptado o no a un ambiente dado.

Con el desarrollo de la biología evolutiva, la forma de comprender la *adaptación* ha devenido cada vez más integral. Si bien el planteamiento darwiniano sugiere una relación unidireccional entre organismo y ambiente, de pregunta y respuesta o de problema y solución como si el ambiente tuviese “boquetes que los organismos llenan y esos organismos tienen propiedades que les dan su justa <<forma>> para adaptarse a tales boquetes” (Lewontin, 2000: 52), las relaciones ecológicas en el mundo vivo son más complejas. En contraste, las *adaptaciones* adquieren dimensiones más dinámicas. La característica que pudo resultar ventajosa en un momento y ambiente particulares puede no serlo pasado un tiempo, pues las condiciones han cambiado, incluyendo la influencia que sobre los factores físicos y químicos del entorno tengan las características (acaso también adaptativas) de otros organismos (Lewontin, 2000; Gould, 2002).

“Las diferencias de dimensiones y los diversos medios en que están inmersos los organismos tienen una gran importancia para determinar las relaciones ambientales de los organismos, pero estos factores dependen de la biología interna de la especie [...] Y también es necesario darse cuenta de que la vida en su complejidad se desarrolla en condiciones exteriores que dependen de sus actividades biológicas [...] Las condiciones físicas exteriores que limitan la evolución de los organismos actuales fueron construidas por sus antepasados.” (Lewontin, 2000: 76)

Así como sucedió con los aspectos dinámicos de la relación entre organismos y ambiente, el protagonismo de la *adaptación* en la teoría ha sido revisado particularmente en la segunda mitad del siglo XX. Pese a que la teoría de la evolución por variación y selección natural aborda los aspectos adaptativos de la evolución biológica, es necesario delimitar los alcances de la explicación. En este sentido, se cuestionó la insistencia de procurar estudios para dar cuenta de cada característica en un organismo como si fuera una *adaptación* por el hecho de que permitía la supervivencia, aunque no era directamente responsable. No toda característica en los seres vivos es adaptativa (Gould, 2002).

Durante el desarrollo de la biología evolutiva, la interpretación de la teoría de la evolución por variación y selección natural derivó en el *programa adaptacionista*, o

“paradigma Panglossiano”⁴⁵: la tendencia a buscar explicaciones que sostuvieran cada característica de los organismos necesariamente como una adaptación; esta tendencia constituye un sesgo en la apreciación de la evolución biológica y limita el poder explicativo de la teoría (Gould y Lewontin, 1979; Gould, 2002 [a]). En su crítica al “paradigma Panglossiano”, Gould y Lewontin (1979) desarrollaron el concepto de exaptación como ampliación del concepto de *correlaciones del crecimiento*⁴⁶, utilizado por Darwin (1859: 111) para nombrar al conjunto de características que no son adaptativas por sí mismas, son que son consecuencias de otras que sí constituyen adaptaciones, cuya acumulación puede explicarse por medio del concepto de selección natural.

En general, las características que favorecen la supervivencia de los organismos son *adaptaciones* y su valor puede explicarse mediante el concepto de selección natural, aunque son muy diversos los procesos que dan cuenta de la ventaja que aporta una u otra característica en función de la relación del organismo con su ambiente y con respecto a la supervivencia de otros seres vivos. En sintonía con la constante crítica que Gould y Lewontin argumentan en sus distintas publicaciones⁴⁷, se procura no elevar la importancia del concepto de adaptación hasta niveles protagónicos y acaso de concepto rector, que es el caso que Gould y Lewontin (1979) bautizan como *programa adaptacionista* y que critican fundamentalmente:

“por su error al distinguir la utilidad real con las razones de origen [de las características de los organismos] [...]; por su falta de voluntad para considerar alternativas para las historias adaptativas; por su confianza en la plausibilidad por sí sola como criterio para aceptar cuentos especulativos [...]” (Gould y Lewontin, 1979: 147)

En la revisión de los alcances del concepto de *adaptación* en el conjunto de características de los organismos, se planteó la posibilidad de que dicha ventaja en la

⁴⁵ Gould y Lewontin (1979) desarrollaron sus críticas con tal contundencia y solidez que el *programa adaptacionista* dejó de ser paradigmático en biología evolutiva.

⁴⁶ Gould y Lewontin (1979) les llaman tímpanos, por su similitud conceptual con los tímpanos de la catedral de San Marco en Venecia (*spandrels* en inglés). Los tímpanos, en arquitectura, son una ilustración exacta de las *correlaciones de crecimiento*: “necesariamente productos arquitectónicos del montaje de un domo sobre arcos redondeados” (Gould y Lewontin, 1979: 147); su uso es un efecto secundario.

⁴⁷ En este particular, la presente tesis se apega principalmente a Gould y Lewontin (1979) pero también se alinea con Lewontin (2002) y Gould (2002 [a]).

supervivencia resultara de la conjunción de varias características que por sí solas no son adaptativas. Es así que se acuñó un concepto derivado de la *adaptación*: el de *exaptación*, que se refiere a las características que ya existían pero que cooptan como conjunto para una función modificada (Gould, 2002: 671). En este sentido, el concepto de *exaptación* tiene su aplicación en un nivel de organización superior al de individuo:

“podemos sospechar que la selección de especies dará énfasis a las exaptaciones, mientras que la selección de organismos empleará una frecuencia relativa alta de adaptaciones [...] Al sumar algunas adaptaciones (características emergentes) con más exaptaciones (usualmente basadas en características agregadas), las especies devendrán tan ricas como los organismos en cuanto a características que pueden servir de base para la selección” (Gould, 2002: 273).

El desarrollo del concepto de *exaptación* es posterior al planteamiento darwiniano y constituye un complemento a las explicaciones del origen de las ventajas de los organismos en ciertas condiciones ambientales (Gould, 2002 [a]). Pese a que la *exaptación* es un concepto planteado en el nivel orgánico (Gould y Lewontin, 1979), es posible aplicarlo a los distintos niveles de organización en los que Gould (2002) estructura el mundo vivo. Al utilizar el concepto de *exaptación*, es necesario recordar que en la teoría de la evolución por variación y selección natural, las adaptaciones —y, por tanto, las *exaptaciones*— tienen relevancia en la evolución biológica sólo cuando tienen efecto estadístico (Gould, 2002 [a]).

Pese a la gran importancia del concepto de adaptación en la teoría evolución por variación y selección natural (que explica los aspectos *adaptativos* de la evolución biológica), no es el rector del análisis del mundo vivo. En esta investigación se le propone como uno de los conceptos fundamentales, pero con importancia equivalente a la de los otros siete. De hecho, esa equivalencia se basa en la fuerte dependencia epistemológica que guardan todos los conceptos fundamentales entre sí; un ejemplo es el que la adaptación depende de la comprensión del mundo vivo como uno en constante lucha por sobrevivir, sea contra otros organismos directa y violentamente o no, e incluso contra condiciones ambientales adversas.

Lucha por la existencia

Existen conceptos que constituyen el sostén de otros y son, en conjunto, punto de partida en el discurso explicativo de una teoría. La lucha por la existencia es uno de los conceptos fundamentales de la teoría de la evolución por variación y selección natural desde su enunciación original; constituye la base indiscutible del concepto de selección natural, el cual es sin lugar a dudas uno de los conceptos más importantes de la explicación darwiniana (Darwin, 1859; Ruíz y Ayala, 1999).

“Una lucha por la existencia sigue inevitablemente de la alta tasa en la que los seres orgánicos tienden a incrementar su número [...] mientras más individuos se producen de los que posiblemente pueden sobrevivir, debe haber una lucha por la existencia en cada uno de los casos, tanto de un individuo con otro de su misma especie o con individuos de especies distintas o con las condiciones físicas para la vida” (Darwin, 1859: 50-51).

Darwin (1859: 49) moduló un concepto que ya era utilizado por sus contemporáneos, como De Candolle y Lyell, para referirse a las relaciones ecológicas que involucraban competencia. Darwin (1859) explica, con base en las tesis de Malthus, que las poblaciones de seres vivos tienen crecimiento geométrico mientras que los recursos disponibles tienen crecimiento aritmético, de manera que a lo largo del tiempo la supervivencia de los individuos en la población es más difícil dada la diferencia cada vez más grande entre número de habitantes y recursos disponibles. De ahí que los seres vivos se encuentren en una constante *lucha por la existencia* que puede ser (1) una relación explícita que desemboca en la supervivencia de un organismo o de un grupo de organismos en detrimento de otros, donde entra en acción el concepto de selección natural; o bien puede ser (2) el esfuerzo de los organismos por sobrevivir a pesar de las circunstancias ambientales sin necesariamente afectar la supervivencia de otros, donde incluso podría entrar el concepto de divergencia de carácter siempre que no haya competencia organismo-organismo.

Darwin (1859) se basó en las explicaciones de Malthus para fundamentar el argumento de que los organismos crecían de manera geométrica y los recursos de

manera aritmética, de modo que éstos devendrían insuficientes para la manutención de poblaciones siempre en crecimiento de seres vivos. En consecuencia, los organismos entrarían en la *lucha por la existencia* dada la escasez de recursos disponibles y así una u otra especie sería seleccionada de acuerdo a las características que favorecieran su supervivencia (Darwin, 1859).

No obstante su uso, existía el riesgo de que la *lucha por la existencia* fuera comprendida en un sentido literal, por lo que Darwin (1859) precisó que se trataba de una metáfora en aras de la fluidez de su explicación:

“Estoy convencido de que la totalidad de la economía de la naturaleza, con cada hecho en su distribución, rareza, abundancia, extinción y variación, será vista con dificultad o poco comprendida [...] no siempre tenemos en mente que a pesar de que la comida parece ser muy abundante ahora, no lo será en todas las estaciones de cada año recurrente [...] Debo prevenir que utilizo el término de lucha por la existencia en un sentido amplio y metafórico, en el que incluyo la dependencia de un ser respecto de otro e incluyo (lo cual es más importante) no sólo la vida del individuo, también el éxito al dejar progenie” (Darwin, 1859: 49-50)

A pesar de la advertencia, diversos economistas y políticos comprendieron pobremente el concepto de *lucha por la existencia* y tergiversaron el sentido que quiso darle Darwin en su explicación hasta asociarlo, en el caso socialista, con la competencia literalmente individual y, en el caso positivista, con “la guerra civil y las invasiones” (Ruíz y Ayala, 1999: 316). Afortunadamente, en biología evolutiva no es frecuente este malentendido que, por demás, se deriva de una lectura poco cuidadosa del argumento darwiniano.

Dobzhansky (1950), Ruiz y Ayala (1999) y Gould (2002) son algunos de los biólogos evolutivos que han subrayado el malentendido de la *lucha por la existencia* y la competencia a la que hace referencia como concepto. En sus reflexiones, aclaran que el concepto debe ser entendido tal como Darwin (1859) advirtió: una metáfora a la que se acude en aras de la fluidez y claridad del discurso. “Pero esta *lucha* no implica nada parecido a las peleas en el sentido humano. *Competencia* y *lucha* son palabras con carga emocional, que se prefieren evitar en discusiones sobre causas de la

evolución.” (Dobzhansky, 1950: 164) Por ello, no es frecuente el estudio minucioso en biología evolutiva a partir del concepto de *lucha por la existencia*.

Sin embargo, en esta tesis se recoge la *lucha por la existencia* como un concepto que refuerza el dinamismo con el que se debe comprender lo vivo para concebir la evolución biológica, lo que es diametralmente distinto de la realidad estática que supone el estudiar una realidad que se mantiene tal cual fue creada. Su vínculo con la evolución biológica es directo, pues “engloba todas las relaciones negativas y positivas entre los seres vivos y entre estos y el ambiente físico” (Ruíz y Ayala, 1999: 316-317).

A pesar de que la competencia es una de las muchas interacciones ecológicas de las que se tiene conocimiento, el concepto de *lucha por la existencia* no sólo refiere a la lucha literal entre organismos, sino que abarca incluso “el crecimiento o decrecimiento de una población afecta el aumento o disminución de otras [...]” (Ruíz y Ayala, 1999: 317).

“Al mirar la naturaleza, es muy necesario siempre mantener en mente las siguientes consideraciones: nunca olvidar que cada ser vivo a nuestro alrededor puede estar luchando al máximo para aumentar su número; que cada uno vive en una lucha en algún período de su vida; que la destrucción severa inevitablemente recae ya sea en los jóvenes o en los viejos, durante cada generación o en intervalos recurrentes. Ante la disminución de cualquier obstáculo o al mitigar la destrucción, aun levemente, el número de especies aumentará casi instantáneamente hasta alguna cantidad [...]” (Darwin, 1859: 53).

Las relaciones ecológicas pueden ser comprendidas a partir de la *lucha por la existencia* que articula una visión novedosa del mundo vivo en la explicación darwiniana, que nace con el entendido de que las poblaciones de organismos crecen exponencialmente mientras que los recursos crecen aritméticamente, de manera que los lugares en que habitan las especies tienen un límite en su capacidad para sostener la vida (Darwin, 1859; Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]). Sin embargo, el concepto de lucha por la existencia no es profundizado en la explicación original debido a la falta de estudios precisos en la época de Darwin sobre las relaciones ecológicas, además de que ha recibido poca atención desde la publicación de *El Origen de las Especies* (1859).

El concepto de lucha por la existencia no ha sido profundizado en virtud de la importancia que han adquirido otros aspectos de la evolución biológica. En el desarrollo de estudios centrados en los niveles genético y molecular han florecido las explicaciones sobre los cambios de sus componentes, la búsqueda del origen de la variación para fortalecer los conceptos ya desarrollados y aceptados de manera consensuada.

A pesar de los sentidos que tiene el concepto de lucha por la existencia, es frecuente que se le comprenda en un sentido literal y con mucho se le asigne un lugar en el estudio de la historia de la teoría de la evolución por variación y selección natural. Sin embargo, en la presente investigación se le incluye como concepto fundamental por dos razones:

1. Según la caracterización de la teoría de la evolución por variación y selección natural hecha por Gould (2002), forma parte de la lógica central de la explicación darwiniana y en consecuencia de la teoría que se desarrolló a partir de dicha explicación. En la metáfora del trípode, la lucha de la existencia se incluye en la “agencia” dado que es la fuente de las consecuencias que la evolución biológica tendrá en los niveles de organización superiores al orgánico, partiendo de las “luchas de los organismos individuales en beneficio propio, medido por el éxito reproductivo diferencial” (Gould, 2002 [a]: 38).
2. Su importancia para comprender cómo los seres vivos se esfuerzan por sobrevivir sea a pesar de otros organismos, en cuyo caso hay procesos explicados a través de la selección natural, o sea a pesar de las condiciones ambientales sin entrar en competencia, situación que incluye procesos explicados a través de la divergencia de carácter.

Mutación

“En el marco actual de la síntesis moderna, se explica que la primera causa de la variación es la mutación” (Hernández-Marroquín, 2011: 29). Sin embargo, sigue siendo un término de controversia. El desarrollo de estudios en niveles genéticos y moleculares exigió la inclusión de un término que se refiriera a los cambios observados a dichos niveles; este es el caso de la *mutación*, cuya raíz etimológica es la voz latina *mutare* que significa *cambio* (Diccionario Oxford; Hernández-Marroquín, 2011).

En inglés, su uso vernáculo se puede rastrear al menos hasta inicios del siglo XV; que era cuando se utilizaba el llamado inglés medio. Su significado era literalmente *cambio*, justo como su raíz etimológica. En el discurso de la biología evolutiva, se refiere al proceso de alteración en una secuencia genética o en un cromosoma y al resultado de ese proceso (Futuyma, 2005: 165; Hernández-Marroquín, 2011). Es en esa definición circular en donde radica la controversia.

En general, las precisiones semánticas no son frecuentes en ciencia debido a la confianza que se tiene en que el sentido correcto se discernirá a partir del contexto (Futuyma, 2005; Dobzhansky, *et.al.*, 1993). Dado que parte de la función de los conceptos de una teoría científica radica en su comunicación fuera de la comunidad especializada (Hesse, 1974), mantener sinonimias imprecisas genera confusión al incluir los conceptos en el discurso lego⁴⁸. Dicha confusión puede redundar en contrasentidos como el caso del concepto de mutación, pues es frecuente que se lo use para referirse indistintamente al proceso de cambio a nivel genético y a su resultado (Hernández-Marroquín, 2011). En aras de evitar ese tipo de equívocos, se propone atender a la sugerencia de Hernández-Marroquín (2011: 44) para “sustituir ese último

⁴⁸ La única acepción de *mutación* acorde con biología que se recoge en los diccionarios Oxford, en inglés, y de la Real Academia Española se refiere a las alteraciones estructurales en genes o cromosomas heredables, lo cual sugiere la aceptación en el público lego de una de parte de la definición de *mutación* en biología evolutiva.

concepto [el de la mutación como resultado] por *variación* génica o genómica; esto es, las mutaciones generan variaciones génicas o genómicas”.

La *mutación* se incluyó en el discurso evolutivo en los primeros años de la década de 1870 con las aportaciones de de Vries, quien distinguía entre la variación fluctuante como cambio gradual y la mutacional como cambio repentino (Dobzhansky, *et. al.* 1993; Gould, 2002 [a]). El primer tipo de variación explicaba la generación de razas o variantes domésticas a partir de una secuencia de cambios sobre un prototipo paterno y puede rastrearse hasta la explicación darwiniana original; por otro lado, la mutacional explica los cambios “repentinos, a gran escala, realmente creadoras y que no degeneran” (Gould, 2002 [a]: 430) y no se encuentra en la enunciación original.

Entre los estudios del siglo XIX, Wilhelm Waagen es otro referente en la importación de la *mutación* al discurso evolutivo; en su caso, el término se relacionaba con “las discontinuidades morfológicas en una serie temporal de ammonites fósiles” (Dobzhansky, *et. al.* 1993: 59). De hecho, a partir del siglo XIX, los acercamientos al estudio de la evolución biológica a niveles genético-moleculares era bajo el entendido de que el fenotipo es distinto y consecuencia del genotipo, que está contenido en el material genético hereditario y que es en el que hay modificaciones importantes y fortuitas, que eran entendidas en conjunto como mutaciones (Hernández-Marroquín, 2011: 43).

A pesar de que la *mutación* fue incluida por de Vries en el discurso de biólogos evolutivos, no fue un concepto adscrito a la teoría darwiniana; antes bien, fue desarrollado como una alternativa frente a la evolución gradual que defendió Darwin y se basaba en la evolución *a saltos* en tanto las especies se generarían por las mutaciones fortuitas y no por un proceso a partir de las variaciones que pudieran devenir adaptaciones y ser seleccionadas (Gould, 2002 [a]). El sentido que de Vries dio al concepto de *mutación* era el de cambios abruptos y discontinuos, algo opuesto al planteamiento darwiniano. Sin embargo, el origen de las mutaciones era ignoto todavía:

“supuso [...] que algún desencadenador externo entre los cambios ambientales, como el aislamiento debido a la colonización de áreas nuevas, debería de iniciar la labilidad filogenética, aunque las cantidades y las direcciones de las mutaciones se deberían de atribuir a estados internos [...]” (Gould, 2002 [a]: 435).

La fuerza explicativa de la novedosa enunciación de de Vries generó una corriente de evolucionismo conocida como *mutacionista* que se centraba en el origen de las diferencias entre las características, aunque irónicamente no se conociera el origen de las mutaciones, y en ese sentido era contraria a la explicación de Darwin, quien “no desarrolló su teoría evolutiva a partir de una explicación para el origen de las diferencias, sino a partir de las características de esa variación y las consecuencias que éstas conllevan” (Hernández-Marroquín, 2011: 21).

Desde el siglo XX se ha profundizado en los estudios a nivel genético-molecular, la nitidez con que se conocen los mecanismos de mutación es notable y el antagonismo entre la teoría darwiniana y la corriente mutacionista está lejos de mantenerse vigente; la *mutación* ya se ha incorporado como un concepto en la teoría de la evolución por variación y selección natural luego de la genética de poblaciones como uno que hace referencia al proceso que desemboca en la variación genética, que constituye el origen de la variación a niveles superiores y, al ser heredada, de la dinámica evolutiva (Hernández-Marroquín, 2001: 37; Futuyma, 2005: 165).

El avance en la nitidez con que se identifican las mutaciones es notable, mientras en un principio una mutación era “un cambio emergente en la morfología, supervivencia, conducta o alguna otra propiedad que fuese heredada y que pudiera ser mapeada, al menos de inicio, e identificada con un locus en un cromosoma” (Futuyma, 2005:165). Con el desarrollo de la biología molecular y de la genética a finales del siglo XX e inicios del XXI, “una mutación [...] es una alteración de la secuencia de ADN, independientemente de si tiene un efecto fenotípico o no” (Futuyma, 2005: 165).

Se identifica como *haplotipo* a la secuencia ya modificada, es decir la que ha pasado por un proceso de mutación (Hernández-Marroquín, 2011). Esto suele ocurrir durante el proceso de división celular; antes de que se conformen las dos células *hijas* a partir de la *madre*, la secuencia de nucleótidos del ADN debe duplicarse mediante sistemas

que “no generan una copia del todo exacta. Esto provoca que la siguiente generación celular tenga distinta información” (Hernández-Marroquín, 2011: 44). Sólo si estos cambios son heredados, es probable que la mutación tenga efecto evolutivo (Gould, 2002 [a]; Hernández-Marroquín, 2011).

Existen estudios que dan cuenta que “en humanos, las mutaciones heredadas por medio de espermatozoides son cinco veces más que las heredadas por medio de óvulos” (Futuyma, 2005: 166), debido a que son más las divisiones necesarias en la espermatogénesis que en la formación de óvulos. Maki desarrolló en 2002 un modelo para conocer las mutaciones espontáneas a la par de la duplicación del ADN:

“En él, primero se considera al ADN original como ADN intacto. Si, por algún factor, una de las cadenas de ADN original sufre una modificación, ésta se llama daño premutagénico: es una modificación que podría generar una variación. Si ningún mecanismo de reparación interfiere o es capaz de reparar el daño, luego de un evento de duplicación ese daño se convierte en una permutación. Un paso antes de una variación verdadera, la modificación solamente está en una sola de las moléculas hijas. Después de un segundo evento de duplicación aparece la variación real, que se quedará en el genoma sin que pueda ser reparado” (Hernández-Marroquín, 2011: 44-45).

Entre las fuentes de daño premutagénico que contempla el modelo de Maki, están las muchas otras maneras en que una secuencia puede mutar además de la duplicación inexacta en la división celular; en ese grupo se identifica, por ejemplo, la dinámica bioquímica natural del ADN consigo misma y con otras moléculas, sean de origen interno o externo (Hernández-Marroquín, 2011; Futuyma, 2005). Si el proceso de mutación trasciende los sistemas de reparación y prevención de la célula, devendrán sustituciones de nucleótidos, es decir: variación genética⁴⁹ (Hernández-Marroquín, 2011).

La dinámica bioquímica interna podría ser más importante que la duplicación inexacta como tal a pesar de considerarse previa a la mutación, dado que son frecuentes las remociones de purinas (*despurinación*) o los cambios de citosina por uracilo (*desaminación*) en una de las dos cadenas del ADN (Hernández-Marroquín,

⁴⁹ Como se mencionó en el inciso de Variación y en este de Mutación, Hernández-Marroquín (2011) hace la precisión semántica de que la variación genética es el estado alterado de un gen o genoma mientras que la mutación es el proceso que la provoca.

2011: 45). Estos cambios también pueden ser espontáneos y generados por factores externos como...

“los efectos [...] de los rayos UV o del bromuro de etidio (compuesto, por cierto, ampliamente utilizado en laboratorios de biología molecular) [...] En general, lo que estos factores provocan es una reacción fisicoquímica que modifica la estructura de las bases nitrogenadas” (Hernández-Marroquín, 2011: 46).

Es poco probable pero posible que en un organismo pluri o multicelular, una célula somática con secuencias mutadas pueda trascender desde la línea germinal y heredar la variación genética que contiene. Sea este el origen de la variación o sea en las células sexuales, una sustitución ya constituye variación genética fijada a través de las generaciones (Futuyma, 2005). Esa secuencia heredada será susceptible de mutar y, como la mayoría de las secuencias que mutan no devienen sustituciones, la mutación no equivale a la evolución biológica (Futuyma, 2005), con lo que disminuye la coherencia y la cohesión de la alternativa mutacionista.

Los procesos celulares que posibilitan la expresión de la información contenido en las secuencias de nucleótidos incluyen sistemas de corrección simultáneos a cargo de la misma enzima y sistemas de revisión posteriores, con lo cual la probabilidad de mutación en las secuencias se reduce (Hernández-Marroquín, 2011). En este sentido, la mutación y la variación genética dependen de un contraste constante entre las fuentes de mutación tanto internas como externas y los mecanismos celulares que permiten una expresión fiel y precisa (Hernández-Marroquín, 2011).

Las mutaciones suelen clasificarse de acuerdo con el nivel de injerencia que tienen en el genoma de los organismos; así, las que afectan un nucleótido en particular se denominan *puntuales* o *génicas* (Hernández-Marroquín, 2011; Dobzhansky, *et. al.*, 1993). Las variaciones genéticas que pueden provocar son relevantes sólo cuando representan un cambio en la expresión de la secuencia correspondiente, sea con el cambio de un nucleótido por otro o con la supresión de un nucleótido particular (Hernández-Marroquín, 2011).

Las bases nitrogenadas que se combinan en una secuencia de nucleótidos corresponden a dos tipos, cuyo intercambio recibe distintos nombres: transición cuando es entre bases del mismo tipo (citosina por timina o viceversa en el caso de las pirimidinas y adenina por guanina o viceversa en el caso de las purinas) y transversión cuando es entre bases de tipo distinto. Los efectos pueden variar desde un inofensivo cambio de forma en el triplete sin alterar su expresión hasta un crucial cambio de función como el de la terminación de un proceso (Hernández-Marroquín, 2011; Dobzhansky, *et. al.*, 1993).

Además del intercambio de nucleótidos, puede suprimirse alguno e incluso añadirse nucleótidos a una secuencia. A estos procesos se les llaman *inserción* o *supresión* y modifican “el marco de lectura” (Hernández-Marroquín, 2011: 48) con el que las enzimas hacen posible la expresión fiel y precisa de la secuencia. Al conjunto de tres nucleótidos se le conoce como triplete o codón y contienen la información necesaria y suficiente para la síntesis de un aminoácido o la señal para iniciar o terminar el proceso de expresión; todas las combinaciones conocidas y sus aminoácidos se han concentrado en el llamado código genético, las mutaciones más inofensivas sólo cambian el último elemento del triplete y no modifican el aminoácido resultante (Hernández-Marroquín, 2011).

	U		C		A		G		
U	UUU	Phe	UCU	Ser	UAU	Tyr	UGU	Cys	U
	UUC		UCC		UAC		UGC		C
	UUA	Leu	UCA		UAA	FINAL	UGA	FINAL	A
	UUG		UCG		UAG	FINAL	UGG	Trp	G
C	CUU	Leu	CCU	Pro	CAU	His	CGU	Arg	U
	CUC		CCC		CAC		CGC		C
	CUA		CCA		CAA	Gln	CGA		A
	CUG		CCG		CAG		CGG		G
A	AUU	Ile	ACU	Thr	AAU	Asn	AGU	Ser	U
	AUC		ACC		AAC		AGC		C
	AUA		ACA		AAA	Lys	AGA	A	
	AUG	Met	ACG		AAG		AGG	Arg	G
G	GUU	Val	GCU	Ala	GAU	Asp	GGU	Gly	U
	GUC		GCC		GAC		GGC		C
	GUA		GCA		GAA	Glu	GGA		A
	GUG		GCG		GAG		GGG		G

Tabla 1: Código genético. Son evidentes los codones que producen un mismo aminoácido aunque su tercer nucleótido sea diferente, a estos se les llama "sinónimos".

En el código genético, los aminoácidos se corresponden con nucleótidos que conforman el ARN mensajero a partir de una secuencia base de ADN en la que la timina (T) se traduce en uracilo (U). Una vez conocidas las implicaciones de una mutación puntual, está más allá de duda razonable concebir a la variación genética como la piedra angular de la evolución biológica a partir de la mutación. Un cambio preciso puede modificar una proteína crucial para un proceso celular específico o bien la señal de inicio o término de la transcripción, que es el inicio de la expresión del genotipo (Hernández-Marroquín, 2011).

Afortunadamente, el acervo de procesos celulares no es escaso y permite conservar secuencias relevantes para el organismo, es así que las combinaciones necesarias para ciertos aminoácidos son varias y sólo cambia el tercer elemento del triplete. A esto se le conoce como "la *degeneración* de este código" (Hernández-Marroquín, 2011) [las cursivas son del original].

En el principio de los estudios a nivel genético, se pensaba que el arreglo de codones y aminoácidos era un producto afortunado del azar pero se le atribuía de la misma manera en que Darwin señalaba al azar como el origen de la variación dada su ignorancia sobre el tema (Hernández-Marroquín, 2011). Con el desarrollo de la genética, se sabe que el arreglo que se concentra en el código genético no es universal sino que es el más común, en el mejor de los casos es canónico dada su resistencia y solidez ante la mutación pertinaz (Hernández-Marroquín, 2011). De hecho, Knight, *et. al.* (2001 *apud.* Hernández-Marroquín, 2011: 49) menciona la existencia de “códigos genéticos de organelos o incluso de núcleos en algunas contadas especies que son distintos”.

La mutación debe entenderse, además, como un fenómeno separado de la recombinación genética y de la segregación independiente de cromosomas, ambas inmersas en procesos inherentes a organismos sexuales; en este tenor, Dobzhansky, *et. al.*, (1993: 58) ofrecen una clasificación que contempla los cambios puntuales acumulados como mutaciones cromosómicas de distintos tipos de acuerdo al resultado provocado:

- Cambios en el número de genes:
 - Deficiencia o delección: El proceso de mutación resulta en la pérdida de un segmento en un cromosoma.
 - Duplicación: El proceso de mutación genera otro segmento, idéntico a uno que previamente existe en el cromosoma y que generalmente es adyacente a su duplicado.
- Cambios en la situación de genes:
 - Inversión: La mutación produce un cambio en un segmento del cromosoma que voltea la secuencia, de manera que un extremo que se encontraba río abajo —si se sigue la dirección de descodificación de la secuencia de nucleótidos— termina encontrándose río arriba. Es posible que el segmento invertido incluya al centrómero del cromosoma, de manera que la inversión

se denomina *pericéntrica*; si la inversión no incluye al centrómero, es denominada *paracéntrica*.

- Translocación: Los segmentos de un cromosoma se intercambian con segmentos de otro cromosoma. En este resultado de la mutación existen dos tipos; las translocaciones *recíprocas*, que se refieren al intercambio de segmentos entre cromosomas no homólogos, y las *transposiciones*, que se refieren a intercambios unilaterales, es decir que son cambios de lugar en un mismo cromosoma.
- Cambios en el número de cromosomas:
 - Fusión: La mutación genera un cromosoma a partir de la unión de dos cromosomas no homólogos, con lo cual se pierde uno de los centrómeros.
 - Fisión: El resultado es la formación de dos cromosomas a partir de uno que se rompe, con lo que se forma un nuevo centrómero para uno de los dos cromosomas *hijos*.
 - Aneuploidía: “Uno o varios cromosomas de la dotación normal pueden encontrarse en defecto o bien en exceso” (Dobzhansky, et. al., 1993: 59), este resultado de la mutación es similar a la adición o supresión de genes en los cambios puntuales.
 - Haploidía o poliploidía: La cantidad de dotaciones no es de dos, a pesar de que esta sea la más común en los seres vivos conocidos; en este caso, el organismo que normalmente tiene dos juegos de dotaciones cromosómicas tendrá una o más de dos después de la acumulación de mutaciones que afectan puntualmente su acervo de genes.

La variación genética que resulta de una mutación, sea puntual o acumulada, no tiene efecto por sí misma, de hecho hay secuencias que podrían ser letales; sin embargo, el efecto que una variación genética tenga en el organismo no necesariamente será evolutivo, pues es necesario que su expresión sea relevante en la relación del ser vivo

con su ambiente y que la secuencia sea heredada (Dobzhansky, *et. al.*, 1993). De este modo, “una mutación puede modificar la secuencia de aminoácidos y aún [sic.] así no tener efectos considerables en la eficiencia general de la proteína” (Hernández-Marroquín, 2011: 50) ni en la tendencia evolutiva de la especie a la que pertenece.

Además de la caracterización de la mutación y de la variación genética que produce, el desarrollo de la biología molecular y de disciplinas afines han permitido medir las tasas de ocurrencia de dichos procesos, de manera que se conoce la recurrencia de un cambio particular en los genes de un organismo dado (Futuyma, 2005).

“[...] un método relativamente directo es contar las mutaciones que tienen lugar en una cepa de laboratorio [...] el registro puede hacerse por sus efectos fenotípicos o por métodos moleculares. Un método indirecto [...] se basa en la cantidad de diferencias entre las pares de genes homólogos de especies distintas, las cuales son relativas al número de generaciones que han pasado desde que las especies divergieron [...]” (Futuyma, 2005: 171)

En concreto, el promedio de mutaciones oscila entre 10^{-6} y 10^{-5} por gameto; este cálculo se hizo a partir de sus efectos fenotípicos precisamente por la imposibilidad de dar cuenta precisa de cada proceso de mutación (Futuyma, 2005). En estudios más finos, se estima un “promedio de las tasas de mutación por pares de bases [...] entre 10^{-11} y 10^{-10} por cada replicación en procariontes [...] y alrededor de 10^{-9} por generación sexual en eucariontes” (Futuyma, 2005: 171). Estos promedios deben entenderse como aproximaciones más allá de la confianza que proporciona su precisión.

En aras de mirar cronológicamente las etapas de la evolución biológica, se puede identificar la mutación como previa a la variación genética y ésta a la variación a los niveles restantes, hasta el proceso de selección natural de las variaciones adaptativas que antecede a la especiación, todo enmarcado en la constante dependencia de la relación entre el organismo y su ambiente. Además, la mutación debe observarse en el nivel genético-molecular, tanto cronológicamente como en la secuencia de causas y efectos de las etapas de la evolución biológica.

Especiación

En la búsqueda de explicar la conformación del árbol de la vida y las causas que resultaron en la biodiversidad que se conoce y describe cada vez con mayor detalle, la biología evolutiva ha centrado su atención en las poblaciones y “el proceso –especiación– que se origina en [los fenómenos explicados mediante] la selección natural de variaciones [biológicas] que nacen en organismos individuales, generación tras generación” (Hall y Hallgrimsson, 2008: 538). Sin embargo, dicho proceso tiene un problema que sigue sin solución: ¿qué es una especie?

El debate sobre la existencia de las especies “ha resultado en una gran cantidad de publicaciones que traspasan el campo filosófico, tratando a la especie de muy diversas formas [...]” (Valencia Avalos, 2009:273), de manera que la *especiación* como concepto que refiere la generación de especies constituye uno de los más abstractos en la teoría darwiniana; donde, por demás, es ineludible.

En ese sentido se ha desarrollado un catálogo aún en crecimiento de conceptos cuyo valor estriba en su utilidad en estudios particulares. El término *especie* equivaldría terminológicamente a las raíces etimológicas que refieren *tipos* de entidades (Futuyma, 2005) aunque la palabra como tal deriva de la voz latina *specere*, que significa *mirar* (DRAE). Las definiciones que en principio formularon Linneo y sus contemporáneos corresponden a una “noción tipológica o esencialista de especie” (Mayr, 1942, 1963 *apud.* Futuyma, 2005: 354).

En Futuyma (2005) se recogen los conceptos de especie mejor consensuados y más utilizados:

“Concepto biológico de especie: Las especies son grupos de poblaciones naturales que procrean entre sí o que pueden procrear entre sí, y que están aisladas reproductivamente de otros grupos similares (Mayr, 1942)

Concepto evolutivo de especie: Una especie es un linaje (una secuencia de acenstría-descendencia) de poblaciones u organismos que mantiene una identidad separada de

otros linajes similares y que tiene sus propias tendencias evolutivas y destino histórico (Wiley, 1978)

Concepto filogenético de especie: (1) Una especie filogenética es un grupo irreductible (basal) de organismos que es diagnósticamente distinto de otros grupos similares, y en el cual hay patrones parentales de ancestría y descendencia (Cracraft, 1989). (2) Una especie es el grupo monofilético más pequeño de ancestría común (de Queiroz y Donoghue, 1990)

Concepto genealógico de especie: Las especies son grupos “exclusivos” de organismos, en donde un grupo exclusivo es aquel cuyos miembros están más cercanamente relacionados entre sí que con otros organismos de grupos externos (Baum y Shaw, 1995)

Concepto de reconocimiento de especie: Una especie es la población más incluyente de individuos biparentales que comparten un sistema de fertilización (Paterson, 1985)

Concepto de cohesión de especie: Una especie es la población más incluyente de individuos que tienen el potencial para tener cohesión fenotípica a través de mecanismos intrínsecos de cohesión (Templeton, 1989)” (Futuyma, 2005:354).

Cada uno de los conceptos en el catálogo se circunscribe a la disciplina en que se generó; de hecho podría decirse que son conceptos *ad hoc* dado que precisan de términos muy específicos que sólo cobran sentido íntegro en la disciplina *para la cual fueron creados*. Sin embargo, convergen en la necesidad de nombrar una especie para poder determinar qué conjuntos de individuos son poblaciones y qué conjuntos no, la necesidad de un nombre “dado de un modo convenientemente arbitrario a un grupo de individuos que son muy semejantes entre sí [...]” (Darwin, 1859: 42).

En *El origen de las especies* (1859), Darwin desarrolla su teoría en torno a la especiación aunque “nunca definió lo que era una especie” (Valencia Avalos, 2009: 274). De hecho, a pesar de que desde el primer capítulo establece la existencia de la variabilidad y la variación biológica, elude una definición formal de especie

“[...] las varias definiciones que se han estabecido del término especie. Ninguna definición ha logrado satisfacer a todos los naturalistas todavía; incluso, todo naturalista sabe vagamente qué es a lo que se refiere por especie [...]” (Darwin, 1859: 37).

A pesar de que el debate sigue bullendo⁵⁰, es posible continuar el desarrollo de la teoría y comprender la evolución biológica siempre que las definiciones se recuerden como provisionales y se construyan:

“(1) de manera que nos permitan clasificar sistemáticamente a los organismos, (2) corresponda a grupos discretos de organismos, (3) nos ayude a entender cómo es que grupos discretos de organismos se originan en la naturaleza, (4) represente los productos de la historia evolutiva, y/o (5) sea aplicable a la mayor amplitud de variación en los organismos.” (Coyne y Orr, 2004 *apud*. Futuyma, 2005: 354).

Darwin (1859) desarrolla el concepto de *especiación* a partir del de *variedad*, que identifica como *especies incipientes* en tanto son “formas menos distintas y más fluctuantes”. La *especiación* implica la herencia de características que han variado tanto en los organismos que derivan en el aislamiento reproductivo que las define como suficientemente distintas entre sí para ser nombradas especies independientes (Darwin, 1859). En la explicación darwiniana original se clasifican las especies con base en su morfología, aunque se aclara la esperanza de estudios posteriores que esclarezcan las causas de la variación y aumenten la nitidez de la clasificación.

El aislamiento que implica la *especiación* puede ser geográfico, como inicialmente lo establece Darwin (1859); pero también puede ser ecológico, con lo que cobra más fuerza la relación entre el organismo y su ambiente como determinante de las funciones en un ecosistema. Además, Darwin (1859) desarrolla mecanismos distintos al aislamiento geográfico como causas de la *especiación*, aunque al final del día las especies ya formadas están aisladas reproductivamente.

“las poblaciones en islas son usualmente más pequeñas que en continentes por lo que la cantidad de variación no será muy grande [...] en poblaciones pequeñas el efecto de la mezcla de caracteres hereditarios provocaría una notable disminución de la variabilidad” (Ruíz y Ayala, 1999: 319)

Darwin (1859) desarrolla el concepto de divergencia de carácter como alternativa ante la selección natural en cuanto a los procesos generadores de variedades en

⁵⁰ Es necesario recordar que el debate continúa en gran medida gracias a que no se le aborda con frecuencia, de hecho se pueden mirar dos razones principales para eludirlo: El concepto de especie no hace falta, pues en el discurso parece obvio a qué se refiere el autor; y, como Valencia Avalos (2009) dice, el debate frecuentemente lleva a “discusiones bizantinas” sin una conclusión visible. En la presente tesis se alberga la esperanza de que futuras investigaciones tengan como objetivo zanjar el tema de la especie.

poblaciones comunes con distintas tasas de variación biológica y que no están separadas por barreras geográficas ni ecológicas (Ruíz y Ayala, 1999).

Pese a que continúa el debate respecto de lo que se debe entender por especie en biología evolutiva, el concepto de *especiación* se mantiene con suficiente estabilidad epistemológica como para poder articularse en el entramado conceptual de la teoría de la evolución por variación y selección natural, sin afectarla significativamente. Esto es que es suficiente lo que se comprende por *especiación* para explicar los aspectos adaptativos de la evolución biológica, aunque es deseable esclarecer “el problema de la especie” como lo llama Valencia Ávalos, 2009).

Al margen del debate sobre el concepto de especie y a partir de las explicaciones de Hall y Hallgrimsson (2008), la presente investigación se apega al siguiente planteamiento: la especiación es el concepto con el que se explican los fenómenos que generan nuevos grupos de poblaciones “que comparten la posibilidad de participar en un acervo genético [...] a pesar de estar suficientemente separados filogenéticamente como para exhibir frecuencias génicas específicas.” (Hall y Hallgrimsson, 2008: 613). Dicha separación no implica la sustitución de un grupo de poblaciones por otro anterior; antes bien se puede reflejar con la cladogénesis, la bifurcación de las ramas de un árbol filogenético.

La evolución biológica deriva en la biodiversidad y en este sentido, genera nuevos grupos de organismos que comparten un acervo genético y que, como conjunto, tienen frecuencias genotípicas particulares. Los procesos específicos que van generando estos grupos a través del tiempo se explican a través del concepto de *especiación*.

Extinción

En *El Origen de las Especies*, Darwin (1859) aborda en dos momentos la *extinción*; el primero, de manera superficial a lo largo del cuarto capítulo, en el que desarrolla la

selección natural como centro de su teoría; el segundo, en el noveno capítulo mientras desarrolla con mayor profundidad las consecuencias de la *extinción* en el mundo vivo al respecto de la imperfección del registro geológico.

Darwin (1859) identifica la rareza estadística en las poblaciones específicas como causa de la extinción de los seres vivos, esto es que los organismos con variaciones desventajosas en un ambiente particular devendrán raros y se extinguirán, dada la mayor reproducción y el aumento en número de los organismos con variaciones adaptativas. La extinción, para Darwin (1859), es una consecuencia de la selección natural.

“Las formas que se mantienen en la competencia más cercana con aquellas que están bajo constante modificación y mejora, serán las que sufran más [...] En consecuencia, cada variedad o especie nueva, durante su formación, generalmente presionará más sobre sus parientes más cercanos y tenderá a exterminarlos.” (Darwin, 1859: 86)

Darwin (1859) explica la extinción de especies ancestrales dada la competencia que existe con sus competidores y la selección natural que tiene lugar entre una de las dos, la de variaciones más ventajosas en un ambiente particular. Una de las pruebas más contundentes de la extinción de especies ancestrales y la secuencia de su descendencia es el registro fósil, al cual acude Darwin (1859) en su capítulo noveno a sabiendas de su “imperfección”, que incluye entre las dificultades de su teoría y que es lugar común de los detractores del darwinismo.

Salvo algunos casos, el registro fósil es una secuencia incompleta que no da cuenta de la gradualidad de la evolución de organismos ancestrales hasta sus descendientes y las especies actuales, aunque sí de la extinción. A pesar de ello, Darwin (1859) argumenta que la naturaleza no da saltos y que el hecho de que no se conozcan los intermedios, no quiere decir que no existieran.

“[...] Darwin reconoce que las investigaciones geológicas no han revelado la existencia anterior de gradaciones infinitamente numerosas, tan delicadas como las variedades actuales, que enlacen casi todas las especies actuales y extintas [...] Todas las formas intermedias entre el estado primitivo y los más recientes [...] tenderán, en general, a extinguirse.” (Ruíz y Ayala, 1999: 320-321).

En la explicación darwiniana original, la fortaleza del registro fósil como evidencia de la evolución biológica es que da cuenta de “las afinidades mutuas de las especies vivientes y extinguidas” (Ruíz y Ayala, 1999: 320-321). Pese a que en general las secuencias de ancestros y descendientes en el registro fósil no muestran gradualidad, se han descubierto casos en los que las secuencias morfológicas están completas y con ello se fortalece el registro fósil como evidencia de la evolución biológica (Benton y Pearson, 2001).

El concepto de *extinción* se articula en la teoría darwiniana como una de las consecuencias de la selección natural, luego de que la competencia entre especies llevara a la supervivencia de una en detrimento de otra, en virtud de la tendencia de las especies a la extinción (Darwin, 1859; Gould, 2002 [a]).

La extinción es un fenómeno tan ligado a la evolución biológica como la muerte de un organismo lo está a la vida. Puede ser consecuencia de otros fenómenos como la endogamia o los cambios drásticos en el ambiente; en todos los casos, la existencia del grupo de poblaciones que se cataloga como una especie es insostenible. En este sentido, el concepto de extinción⁵¹ se enlaza con el de lucha por la existencia; los fenómenos que éste último ayuda a explicar encuentran su final cuando los organismos de una misma especie dejan de existir. Además, es posible que las causas de la extinción (como fenómeno) sean explicadas a través de la selección natural; particularmente, casos en los que exista competencia entre los organismos, las poblaciones o las especies, de modo que uno prevalezca sobre otro.

El significado de *extinción* es casi una descripción del hecho de que los seres vivos de cierta especie o “tipo” dejan de existir, muy de acuerdo con las acepciones que recoge el DRAE para la palabra *extinción* como derivada del verbo *extinguir*. En este sentido, el concepto de *extinción* no depende de que el de *especie* se esclarezca, pues basta con comprender que el total organismos similares dejan de existir en el planeta. Sin

⁵¹ En la presente investigación no se alcanza la profundidad suficiente para proponer un término que ayude a distinguir de forma más sencilla y directa la extinción como fenómeno del concepto de extinción. En este sentido, se procede a añadir “el concepto de” para hacer la distinción a espera de propuestas más precisas y afortunadas.

embargo, hablar de la *extinción de especies* tendría mayor precisión con un concepto de especie claro.

A pesar de que la frontera no es extensa entre la *extinción* como parte de un catálogo terminológico y la *extinción* como parte del léxico común en español, suelen añadirse términos en los contextos específicos de las diversas ramas de la biología. En conjunto, el significado converge en el original: grupos enteros organismos similares que cesan de existir.

No obstante la escasez y la imprecisión del conocimiento generado en cuanto al registro fósil, Darwin acudió a él como evidencia de la evolución biológica (Darwin 1859; Gould, 2002 [a]). En su planteamiento, el registro incompleto de la vida durante eras geológicas anteriores no contradecía el gradualismo defendido por el planteamiento darwiniano, a pesar de no reflejarlo (Eldredge y Gould, 1972; Gould, 2002 [a]). Sin embargo, en el desarrollo de la biología evolutiva se han fortalecido propuestas alternativas al gradualismo de la teoría darwiniana, como los conceptos de equilibrio puntuado o extinción masiva, que complementan el concepto de extinción enunciado en la propuesta darwiniana⁵² (Eldredge y Gould, 1972; Gould, 2002 [a]). Dichas alternativas explican procesos de extinción a escalas diferentes:

“[...] con la microevolución convencional darwiniana dominando el nivel de la dinámica intraespecífica y en lapsos cortos; el equilibrio puntuado dominando el nivel geológico de tendencias filogenéticas en la dinámica interespecífica [...] y la extinción masiva (tal vez catastrófica a menudo) actuando como la fuerza más importante en el patrón macroevolutivo en general [...]” (Gould, 2002 [a]: 88)

A pesar de la gran nitidez alcanzada con disciplinas como la paleobiología y la paleontología para explicar el registro fósil incompleto y la extinción de especies en el devenir de la evolución biológica, conocimientos que rebasan la explicación microevolutiva de Darwin, la *extinción* enunciada como en 1859 sigue siendo un referente fundamental para articular la teoría de la evolución por variación y selección natural: “la apariencia de verdadera simultaneidad mundial en la extinción

⁵² El equilibrio puntuado propuesto por Eldredge y Gould (1972) vincula la especiación alopátrica con los eventos masivos de extinción encontrados en el registro fósil como una explicación que resalta los “huecos” que Darwin (1859) describía en la secuencia gradual de organismos a lo largo de la historia geológica.

masiva de grupos enteros [...] con una tasa demasiado rápida para un mecanismo biológico de competencia simple.” (Gould, 2002 [a]: 1301).

Ruíz y Ayala (1999) incluyeron en lo que denominaron *núcleo duro del darwinismo*, los conceptos fundamentales que se acaban de exponer y las evidencias de la evolución biológica que se concentraron en el primer capítulo del presente documento. Ambos elementos (conceptos fundamentales y evidencias) se articulan para dar cohesión, fortaleza y poder explicativo de la teoría de la evolución por variación y selección natural (Cfr. Gould, 2002 [a]). Sin embargo, el sentido de la teoría se logra cuando sus elementos se circunscriben a un contexto conceptual particular, que les permite precisar su enunciación y articulación. Pese a que son elementos mencionados en análisis rigurosos como los encontrados en Ruíz y Ayala (1999) y Gould (2002), la explicación de dichos elementos es tácita.

A continuación, se desarrollarán los argumentos epistemológicos en los que sostienen dos elementos de esta tesis:

- 1) Hay una diferencia entre la evolución biológica y el entramado conceptual de la teoría de la evolución por variación y selección natural, a pesar de que en este entramado se articulan conceptos cuya solidez es tal que permiten desarrollar entramados nuevos y cada vez más abstractos.
- 2) El arreglo de una teoría científica como la que ocupa a la presente investigación es reticular y dinámico, de manera que (a) cambia a través del tiempo y (b) los conceptos que se articulan en la red guardan una distancia diferente con respecto a su referente empírico (la evolución biológica).

Capítulo 3. Conceptos, hechos y metáforas en el meollo de la construcción de teorías científicas

La teoría de la evolución por variación y selección natural es una explicación científica cuya fuerza explicativa y solidez entre científicos la constituye como uno de los paradigmas de la biología evolutiva. Como explicación, integra los conceptos fundamentales en un contexto conceptual particular y el conjunto se fortalece con las evidencias de la evolución biológica. Desarrollados sus elementos teóricos, a continuación se les vincula con los planteamientos de Hesse (1974) en torno a la construcción epistemológica de una teoría científica, para poder plantear un arreglo reticular para la teoría de la evolución por variación y selección natural. La referencia en la epistemología responde a que su planteamiento resalta la separación entre la explicación científica y el referente empírico (hecho natural) que se pretende explicar.

El presente capítulo se desarrolla en tres incisos. El primero, dedicado a la revisión del planteamiento de Hesse (1974) como referencia epistemológica sobre el desarrollo de una teoría científica. Tomando éste inciso como referencia, el segundo se desarrolla para describir el arreglo reticular para la teoría de la evolución por variación y selección natural que se propone en la presente investigación. Finalmente, el tercer inciso contiene la perspectiva con que la presente tesis explica la separación de la red conceptual que constituye la teoría y su referente empírico, la evolución biológica.

3.1 La construcción de las teorías científicas

Una teoría científica es una explicación enunciada sobre hechos naturales, en el seno de cualquiera de las ciencias naturales y exactas; se construye como un entramado de enunciaciones cada vez más complejo, cuya cohesión y coherencia dependen de explicaciones adicionales que acotan y precisan la explicación completa (Hesse, 1974).

Como todas las enunciaciones, las científicas están sujetas a cambios a través del tiempo e interferencias de las personas que utilizan el lenguaje científico y sus explicaciones sobre “el mundo de 'hechos palpables' [empíricos]” (Dubos, 1967: 46).

Hesse (1974) explica que el entramado de enunciaciones que constituye una teoría es dinámico en el tiempo, que sus nodos son los conceptos perceptibles empíricamente y que algunos estarán más o menos cerca del sustrato sobre el que se desarrolla la teoría, dependiendo del momento en que se encuentre su validación y de acuerdo con el consenso que alcancen los científicos. Además, las uniones de los nodos son aquellos elementos de la teoría que no son perceptibles empíricamente (Hesse, 1974). Aunque no existe un diseño específico de la forma general de la red; en esta no existe una jerarquía vertical sino que existen enunciaciones centrales, que son cercanas a la originalmente desarrollada. Además, hay enunciaciones contextuales de las que depende la cohesión y el sustento de la explicación íntegra. De esta manera, en el análisis de las explicaciones científicas “casi todo es pertinente para casi todo lo demás” (Dubos, 1967: 156).

Según Mary Hesse (1974), las mismas reglas gramaticales, sintácticas y semánticas que afectan el lenguaje “natural” en el que hablan los científicos afectan al lenguaje particular de su disciplina. De manera que la función⁵³ de los significados generados en el discurso, incluido el discurso científico, se vincula con la realidad en la que vive el hablante y con el uso que le da al lenguaje (Hesse, 1974). Así como sucede con otro tipo de enunciaciones, en el lenguaje científico se recurre a la metaforización de aspectos de la realidad para generar significados que se contienen en conceptos y términos específicos (Lewontin, 2000).

El desarrollo de una teoría científica comienza con la descripción de los aspectos empíricos a los que se refiere (Hesse, 1974) y sigue con la construcción de hipótesis, “creaciones de la mente, sugerencias imaginativas de lo que podría ser cierto” (Ruíz y

⁵³ Para Hesse (1974: 11), la función de los significados es que sean “introducidos, aprendidos, comprendidos y utilizados, tanto por asociaciones empíricas en situaciones físicas como por enunciados que los contengan”.

Ayala, 1998: 15), que se validan a través de diversos métodos⁵⁴, como el hipotético-deductivo (Ruíz y Ayala, 1999). Dentro del entramado conceptual que constituye una explicación científica, hay conceptos cuyos significados nacen como abstracciones de los aspectos empíricos a los que se refieren; de hecho, “la metáfora ha sido considerada desde la *Poética* de Aristóteles el principal mecanismo de creación de nuevos significados” (Fernández Jaen, 2009: 68).

Hesse (1974) argumenta que de inicio algunas enunciaciones (sean una palabra o un conjunto de palabras, mientras se asignen como sintagma nominal a un concepto se incluyen como enunciaciones de la teoría) se aprenden empíricamente, pues se relaciona la palabra con una situación específica o con alguno de los aspectos de una situación. La cosa observada es un elemento extralingüístico que permite la enunciación por parte del hablante, es independiente de cualquier construcción teórica y es clasificable, de manera que la misma enunciación pueda ser utilizada con sus similares.

El hablante toma una postura ante el aspecto o la cosa de la que habla (Hesse, 1974), de manera que el conocimiento se gesta cuando, de acuerdo con su contexto, el hablante decide si la cosa es cierta o falsa (Ramírez, 2001: 66). Una vez que ha tomado una postura, el hablante clasifica la cosa de acuerdo con las similitudes y las diferencias de las cosas que conoce. Cabe aclarar que “la similitud es siempre similitud *en ciertos aspectos* y 'con un poco de ingenuidad' siempre podremos encontrar similitudes en *algunos* aspectos iguales” (Popper *apud.* Hesse, 1974: 13).

Mientras se construye esa clasificación, “nos esforzamos [como hablantes] en elucidar aquello que depende de nosotros, de nuestra actuación, y que por lo tanto «puede ser de otra manera de como es».”(Ramírez, 2001: 66). Sin embargo, se pierde información que se encuentra en las relaciones entre las cosas clasificadas y de éstas con su entorno; de manera que es necesaria la construcción de enunciaciones para apoyar la enunciación original y favorecer su estabilidad (Hesse, 1974).

⁵⁴ Hesse (1974) recurre al método inductivo para validar las explicaciones ya generadas; no obstante, la presente investigación se apega al método hipotético-deductivo que explican Ruíz y Ayala (1998) como la manera de validar las explicaciones construidas en ciencia.

En el afán de “explicar *por qué* los sucesos [...] de hecho ocurren” (Ruíz y Ayala, 1998: 12), el científico precisa abstraer aquellos aspectos de la realidad para generar conceptos que se puedan articular en las teorías que desarrolle al respecto (Hesse, 1974; Dubos, 1967). La complejidad de los entramados conceptuales aumenta con la precisión y la nitidez de la explicación que constituyen como conjunto; en este sentido, la comprensión de las teorías puede dificultarse.

De acuerdo con Hesse (1974) las teorías científicas son enunciaciones con las que se busca explicar algún aspecto de la realidad, se desarrollan en función de las comparaciones que los especialistas hacen entre los elementos que componen una enunciación y entre las que se han desarrollado sobre el mismo aspecto de la realidad.

Tanto las enunciaciones científicas como las no-científicas son aceptadas como verdades⁵⁵ merced a su uso (Hesse, 1974). Una vez que son tomadas como verdades, constituyen una base sólida para el desarrollo de nuevas enunciaciones científicas que, por supuesto, se refieren indirectamente a los hechos empíricos que dieron origen a la enunciación original. Es entonces cuando un hecho natural puede confundirse con un hecho científico, en tanto ambos pueden ser base suficiente para el desarrollo de una teoría aun cuando un hecho natural puede ser constatado (no necesariamente explicado) por cualquier persona que se relacione con él y un hecho científico puede ser constatado siempre que se tenga conocimiento, al menos parcial, del contexto teórico que lo sostiene como “verdad”.

Se necesita de un contexto teórico particular para sustentar una enunciación científica y, con ello, es necesario acotar la amplitud de significados que pueden evocar las palabras que incluyen en la enunciación, de manera que devienen términos asociados a conceptos específicos (Hesse, 1974). Este tratamiento es necesario debido a que las mismas reglas y condiciones afectan tanto al lenguaje especializado como al no especializado, lo cual incluye la polisemia (Hesse, 1974). De lo contrario, la

⁵⁵ El debate sobre “la verdad” y sus implicaciones tiene tal complejidad filosófica que exige un espacio más amplio y de un corte distinto al de esta investigación, que se mantendrá al margen y apegada a la biología evolutiva.

ambigüedad derivada de la polisemia restaría cohesión y coherencia a la explicación, dada la inestabilidad de sus elementos.

Los conceptos que se articulan en la teoría de la evolución por variación y selección natural corresponden a términos específicos cuya amplitud semántica se acota y depende necesariamente de la teoría completa. Fuera de su contexto, los términos devienen palabras del lenguaje no especializado y sus significados son diversos. Un ejemplo es el término *evolución biológica*, que fuera de la teoría corresponde a la palabra *evolución*, cuya tercera acepción de las nueve aceptadas por la Real Academia de la Lengua Española se acerca tíbiamente al concepto particular desarrollado en biología evolutiva⁵⁶.

Existen otros conceptos, como el de *extinción*, cuyos significados son muy cercanos a los de palabras incluidas en el léxico del público lego, de manera que se concentran en un diccionario como el de la Real Academia de la Lengua Española (véase el apartado Extinción del inciso 2.2 de este texto). Siempre que la definición y explicación del concepto sea clara, dicha cercanía no afecta la enunciación del término ni la integridad de la teoría en la que se articula.

3.2 La teoría de la evolución por variación y selección natural como red de conceptos

A partir de su publicación en *El Origen de las Especies*, el desarrollo de la teoría darwiniana resultó en una estructura tan sólida que difícilmente dejará de constituir el paradigma que ahora es en biología evolutiva (Gould, 2002 [a]). De hecho, su

⁵⁶ Esto no sucede con la lengua inglesa, el diccionario de Cambridge ofrece 2 acepciones: La forma en la que los seres vivos cambian y se desarrollan a través de millones de años; Un proceso gradual de cambio y desarrollo. El diccionario de Oxford, por su parte, ofrece 5 acepciones: El proceso por el cual se ha pensado que los distintos tipos de organismos vivos se han desarrollado y diversificado a partir de formas antiguas durante la historia de la tierra (aquí, además, ofrece una semblanza de la historia de la explicación); El desarrollo gradual de algo, especialmente de una forma simple a una compleja; Un patrón de movimientos o maniobras; además de 2 específicas de química y matemáticas. Sólo el diccionario Merriam-Webster se mantiene con diversas acepciones, todas fuera del contexto de la biología evolutiva.

fortaleza es tal que constituye un referente fundamental para otras propuestas desarrolladas en el afán de comprender la evolución biológica. Asimismo, buena parte de dicha fortaleza estriba en la solidez epistemológica de cada uno de los elementos de la teoría, que en conjunto tiene además gran solidez.

Gould (2002) explica la estructura de la teoría de la evolución por variación y selección natural con base en dos metáforas equivalentes: un trípode que se sostiene sobre el hecho natural de la evolución biológica y un coral cuyo tronco es la evolución biológica y a partir del cual crecen tres ramas que constituyen la lógica central de la teoría y que sostienen todo el entramado teórico. Sin esa lógica, la teoría y todo su entramado conceptual carecen de sentido.

Como se mencionó, las teorías científicas se extienden mientras se desarrollan, es decir que aumenta su amplitud de aplicación (Hesse, 1974). Gould (2002) explica que el planteamiento darwiniano se desarrolló a partir de una lógica central que condensa los tres “postulados absolutamente fundamentales” (Gould, 2002: 40) de la teoría:

Agencia, que se refiere al nivel de organización al que se refiere la explicación darwiniana pues “Darwin insistió en que su mecanismo operaba a un solo nivel, el *organísmico*, virtualmente sin excepciones, y en que todo orden «superior» emergía [...] de las «luchas» de los organismos individuales en beneficio propio, medido por el éxito reproductivo diferencial.” (Gould, 2002 [a]: 38). Y en definitiva, la evolución biológica ocurre entre organismos individuales y los efectos estadísticos que tenga la herencia de sus características, pues “son los individuos [a nivel del organismo] los que funcionan bien o mal en su medio, los que se benefician o perjudican por poseer o no poseer algún rasgo [...]” (González-Galli, 2011: 79)

Eficacia, que se refiere al poder creador de la evolución biológica y en particular a los fenómenos que se explican a través del concepto de selección natural, pues

“Darwin insistía en que, bajo ciertas asunciones sobre la naturaleza de la variación (que con el tiempo se demostrarían válidas), su reconocidamente

débil y negativo mecanismo de selección natural podía, sin embargo, convertirse en una fuerza positiva generadora de novedades evolutivas [...] mediante la lenta acumulación de los efectos positivos de las variaciones favorables a lo largo de innumerables generaciones” (Gould, 2002 [a]: 38)

Y Alcance, en el que se refiere al poder explicativo en cuanto a los niveles de organización del mundo vivo en los que los aspectos adaptativos de la evolución biológica pueden ser explicados con la teoría de la evolución por variación y selección natural. Precisamente porque “Darwin insistió en [...] que su mecanismo microevolutivo, ampliado a la inmensidad del tiempo geológico, sería capaz de generar todo el espectáculo de la historia de la vida, tanto su diversidad taxonómica como su complejidad anatómica [...]” (Gould, 2002 [a]: 38).

Con la metáfora del coral para ilustrar éstos tres elementos de la lógica central darwiniana, es posible abundar en el desarrollo de la teoría a partir del planteamiento darwiniano. La lógica central corresponde a las tres ramificaciones iniciales del coral. Ésta se sometió a constante debate mientras se conceptualizaban causas alternativas a la selección natural, una vez que estas causas fueron aceptadas para la evolución biológica fue necesario que las tres ramas básicas se examinaran para ampliar su contenido conceptual, de manera que pudiera tomarse como válida alguna de esas causas para la explicación científica (Gould, 2002).

La presente investigación busca poner en relación los planteamientos epistemológicos de Hesse (1974) con el análisis evolutivo que Gould (2002) hace específicamente de la teoría de la evolución por variación y selección natural. Esta unión responde a la inquietud que originó la presente investigación: qué tan relevante es incluir en el discurso didáctico, la distinción entre evolución biológica y biología evolutiva, en particular la teoría de la evolución por variación y selección natural.

Tanto Gould (2002) como Hesse (1974) señalan que la descripción y el análisis de una teoría deben hacerse de modo histórico para alcanzar las modificaciones que ha tenido en su desarrollo. En particular, Hesse (1974) señala que en el complejo entramado teórico las enunciaciones que derivan de la explicación basal están sujetas

a cambios más constantes, frecuentes e incluso drásticos. Este dinamismo lo refleja en un arreglo reticular, por la plasticidad que evoca la imagen de una red.

Debido a su dinamismo, las aplicaciones de las enunciaciones científicas tienen alcances conceptuales que deben ser examinados continuamente; sólo así es posible sostener la cohesión y la congruencia de una teoría para ser comprendida en la intersubjetividad del lenguaje. En el tiempo, “es posible que una o varias características [de la teoría] cambien pero es imposible que todas cambien simultáneamente” (Hesse, 1974: 15).

De hecho, las explicaciones científicas no son borradas para “comenzar nuevamente con cada generación o con cada nuevo científico” (Ruíz y Ayala, 1998: 11); su examen constante redundaría, en su caso, en una reformulación o modulación. Para que una hipótesis científica sea validada es necesario examinarla “en cuanto a su consistencia interna [...] su valor explicativo [...] [y] su consistencia con hipótesis y teorías comúnmente aceptadas” (Ruíz y Ayala, 1998: 55) y debe ser probada empíricamente. Estos exámenes ocurren una vez conformada la enunciación, cuando es base suficiente para sostener más enunciaciones.

El hecho científico es precisamente aquello que “está confirmado a tal grado que sería perverso rechazar una asunción provisional” ([Gould, 1983: 255] *apud.* Hofmann y Weber, 2003: 731). Asumir provisionalmente algo confirmado es lo que Hesse (1974) explica como tomar las explicaciones validadas como base para más explicaciones. En palabras de Ruíz y Ayala (1998), existen cuerpos conceptuales (teorías) que han sido validados en ciencia, y frecuentemente son llamados “hechos” y constituyen un punto de partida para continuar el avance científico dado que están “más allá de duda razonable” (Ruíz y Ayala, 1998: 24). En consecuencia y para mantener la presente investigación en sintonía con su referente epistemológico, se llamarán hechos científicos a éstas teorías fortalecidas y validadas en ciencia a tal grado que permiten ser la base de nuevos estudios, hipótesis y teorías.

La teoría de la evolución por variación y selección natural ha sido validada y verificada desde su enunciación en 1859, de manera que constituye un paradigma en biología

evolutiva. Su solidez como explicación científica estriba por un lado en la cantidad y contundencia de las diversas evidencias que han permitido afirmar que la evolución biológica es un hecho natural independiente de las explicaciones que sobre él se desarrollen. Por otro lado, la teoría se ha robustecido merced al continuo debate sobre su capacidad explicativa, su coherencia y su cohesión; un debate en el que se fraguan las nuevas explicaciones en ciencia como puntos de partida de nuevas teorías y líneas de investigación (Ruíz y Ayala, 1998).

De acuerdo con Hesse (1974), el arreglo de los conceptos nodales de una teoría científica depende de la manera en que ésta funcione en el entorno social en el que se utiliza, que en el caso de la presente tesis es el contexto académico particular de la educación secundaria en México. En este sentido, el arreglo de los conceptos fundamentales de la teoría de la evolución por variación y selección natural depende de la manera en que la teoría se conciba. De modo que, dichos conceptos fundamentales constituyen un “núcleo duro” según el arreglo propuesto en Ruíz y Ayala (1999); las ramas de un coral, según el explicado en Gould (2002); y los nodos de una red según lo propuesto en esta tesis, de acuerdo con la metáfora que se describe en Hesse (1974) para una teoría científica.

Como se explicó en el inciso 2.1, Hesse (1974) establece que una teoría científica se construye como una red dinámica de enunciaciones que busca explicar un fenómeno empírico o alguno de sus aspectos. Para su desarrollo, es necesaria la generación de enunciaciones secundarias que sirvan de sostén para las explicaciones nodales; las primeras constituyen abstracciones cada vez más alejadas del sustrato empírico de la teoría y las segundas tienen tal concreción en el aparato teórico que es posible vincularlas con la realidad que se busca explicar (Hesse, 1974). En esta investigación, se propone al contexto conceptual como el conjunto de abstracciones del mundo vivo que permite la unión de los conceptos fundamentales como nodos del entramado que constituye la teoría de la evolución por variación y selección natural.

En este sentido, se considera que la importancia del contexto conceptual para la integridad de la teoría es equivalente a la que Gould (2002) asigna a los cortes

intermedios y superficiales en las ramificaciones superiores de su coral, a pesar de que la descripción del contexto conceptual y sus elementos no es similar a la de las ramificaciones en el coral. Esta equivalencia se propone con base en la función del contexto conceptual; de modo que al eliminarlo u obviarlo se corre el mismo riesgo que al hacer los cortes secundarios o terciarios: si bien la teoría se mantiene en pie, su cohesión, forma y sentido se debilitan fuertemente.

Gould (2002) habla de que en su metáfora del coral, un corte inferior derribaría la teoría darwiniana al atentar contra la integridad de su lógica central. Del mismo modo, en la metáfora reticular que se utiliza en la presente investigación, un corte que ataque el entramado de conceptos fundamentales definitivamente destrozaría la teoría de la evolución por variación y selección natural.

Seguir con la explicación sin atender a la dualidad población e individuo, o eludiendo integrar el azar o la complejidad de las relaciones entre los seres vivos y su ambiente, equivale a los cortes intermedios que propone Gould (2002) para su metáfora del coral. Dichos cortes constituyen “una alteración estructural importante sobre un fundamento preservado” (Gould, 2002 [a]: 40). En este sentido, la cohesión del entramado conceptual de la teoría entera cambia y como consecuencia, su sentido y coherencia.

En el caso de los cortes superficiales propuestos por Gould (2002) en la metáfora del coral, éstos equivalen a modificaciones que él califica como cosméticas. Casos como el obviar la reproducción diferencial merman el alcance explicativo y la comprensión integral de la teoría, en tal caso en específico: la selección natural (Ruíz y Ayala, 1999). Es así que es posible realizar “escisiones menores que no afectan al esqueleto principal [de la teoría” (Gould, 2002 [a]: 40) que dificultan levemente su

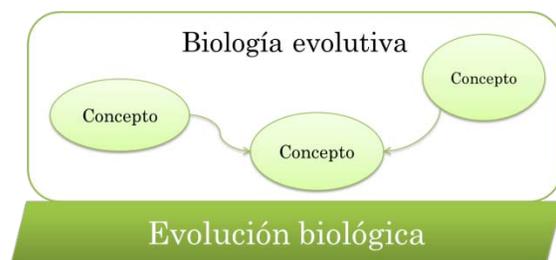


Ilustración 1: La red de conceptos que se muestra en verde claro constituye alguna teoría desarrollada en biología evolutiva. Las teorías siempre guardan una distancia con respecto del referente empírico de su disciplina. Además, los conceptos que las integran tienen distintos distanciamientos con respecto a su referente.

comprensión.

Con base en los planteamientos de Hesse (1974) y de Gould (2002), se propone la red que se explicará a continuación con cada uno de los conceptos fundamentales expuestos en el inciso 2.2 del presente documento. Ahora bien, es necesario subrayar que la red de conceptos es dinámica y que está embebida en un contexto conceptual particular para mantener su sentido, cohesión y coherencia como explicación científica (descrito en el inciso 2.1). En consecuencia, la imagen que se describirá es provisional toda vez que en el presente documento es poco menos que imposible reflejar su dinamismo.

A la par del desarrollo de la teoría de la evolución por variación y selección natural, la relevancia de cada uno de sus conceptos se ha matizado y, en el conjunto, ha aumentado la nitidez con que puede identificarse cada uno. En particular, se pueden citar los casos de la selección natural y la adaptación; estos dos conceptos han sido muy estudiados desde el planteamiento darwiniano a tal grado que pasaron de ser centrales⁵⁷ a ser únicos determinantes de la explicación. El desarrollo de la biología evolutiva ha aumentado la nitidez con que se conoce el resto de los elementos de la teoría de la evolución por variación y selección natural, de manera que la preponderancia de selección natural y de adaptación se redujo como consecuencia (Gould y Lewontin, 1979; Lewontin, 2000; Gould, 2002 [a]).

Una teoría científica mantiene una distancia con respecto a su referente empírico en virtud de que es un conjunto de abstracciones que se articulan para comprender un rasgo particular de la realidad (Hesse, 1974). En el caso que ocupa a esta tesis, la teoría de la evolución por variación y selección natural es un entramado de 8 conceptos fundamentales (véase inciso 2.2) que se entrelazan enmarcados en la biología evolutiva. Esta red de conceptos como conjunto está separada de su referente empírico, la evolución biológica; y cada uno de sus conceptos guarda distintas

⁵⁷ Se utiliza este adjetivo (centrales) para reflejar la importancia de ambos conceptos como, precisamente, el centro en torno al cual giraba la biología evolutiva. Para un análisis más profundo específicamente contra los esquemas en los cuáles todo tenía su explicación como adaptación o como resultado de la selección natural, se recomienda consultar autores como Gould o Lewontin.

distancias con respecto a su referente de acuerdo al grado de abstracción que se precisa para enunciarlos.

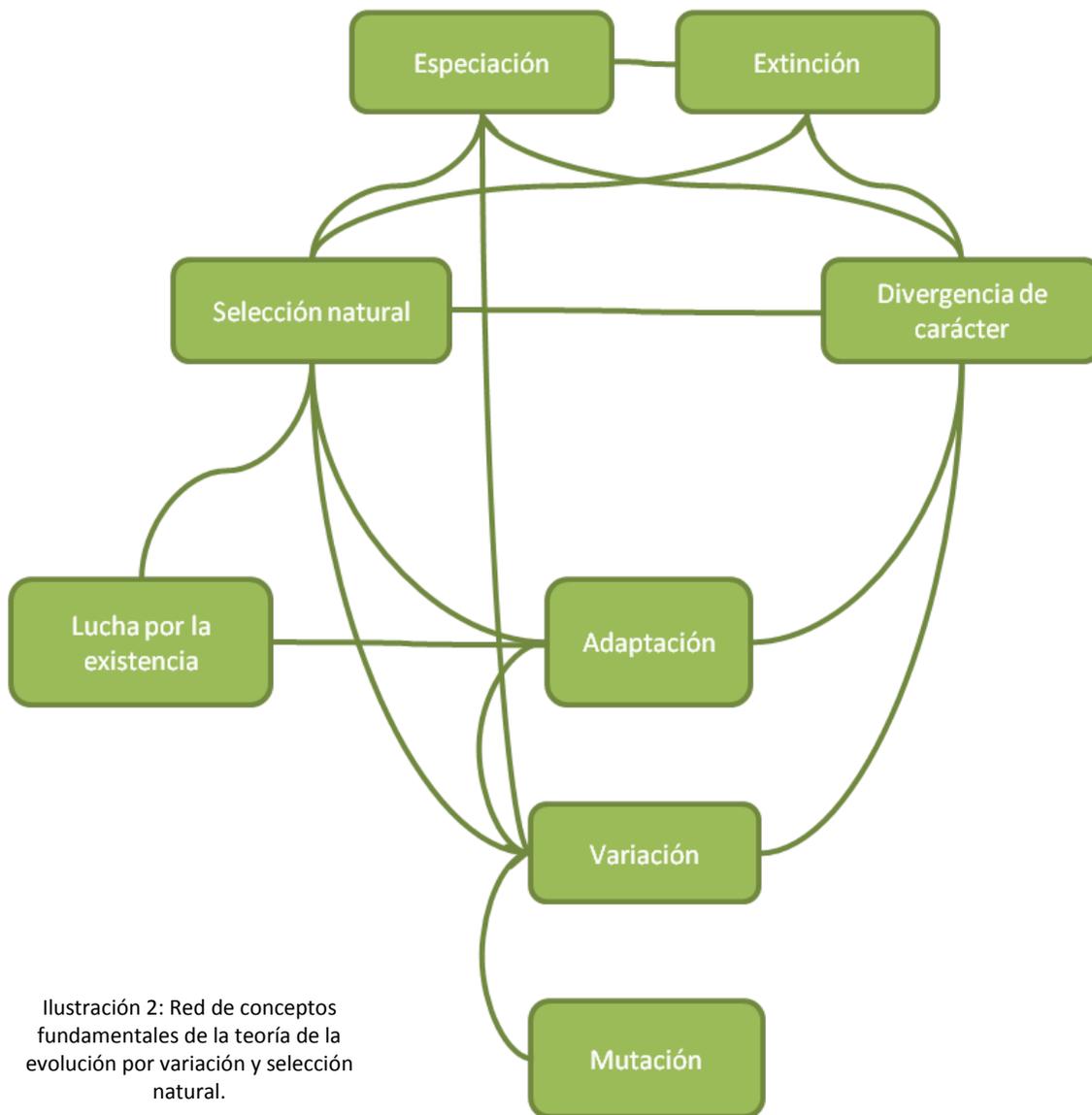
En los siguientes párrafos se explicará la situación de cada concepto en relación con los que se vincula para así describir el entramado conceptual que se propone en la presente investigación. Las razones de cada vínculo entre conceptos responden a la dependencia de unos con otros para constituir la teoría de la evolución por variación y selección natural⁵⁸.

La selección natural es uno de los conceptos fundamentales desarrollados desde la propuesta de Darwin y es uno de los nodos clave que articulan la explicación completa en un entramado coherente y cohesionado (Gould, 2002 [a]). En su desarrollo dentro de la biología evolutiva, ha aumentado la nitidez con que se lo enuncia y se lo identifica en la teoría. No obstante, el concepto de selección natural es consecuencia de la enunciación del concepto de lucha por la existencia; no en vano desde la teoría darwiniana, el desarrollo de la selección natural precisó de la caracterización de la lucha de cada organismo por mantenerse vivo. Específicamente, Gould (2002) lo incluye en la lógica central de la teoría darwiniana. En este sentido, la presente investigación mantiene ambos conceptos en la misma relación en la que fueron planteados por Darwin (1859), subrayando el que la lucha por la existencia no se limita a las relaciones de competencia directa entre organismos (como se explica en el inciso 2.2 de este documento).

Los procesos que se explican con la selección natural precisan de que exista variación biológica (Darwin, 1859; Dobzhansky, 1999; Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002; Hall y Hallgrimsson, 2008; Hernández-Marroquín, 2011). En este sentido, resulta evidente el enlace entre ambos conceptos (selección natural y variación) en el entramado teórico que se propone en la presente investigación. Al mismo tiempo, esos procesos tienen como consecuencias (1) que una característica puede ser considerada ventajosa, de

⁵⁸ Se considera importante subrayar los alcances y los límites de la presente investigación, de manera que sea comprendida como una reflexión acotada a los conceptos explicados en el inciso 1.2 de este documento. Dado que el catálogo no es exhaustivo, incluir más aplicaciones o aumentar la nitidez de las que se contemplan es sin duda deseable y requiere de un conocimiento más preciso y minucioso de las explicaciones desarrolladas en biología evolutiva._

modo que la selección natural constituye uno de los conceptos que se vinculan con la adaptación como forma de explicar los fenómenos que la producen, (2) que puedan generarse nuevas especies a partir de los individuos darwinianos⁵⁹ “seleccionados”, de manera que la selección natural tiene relación con la especiación, (3) que derivado de la competencia una especie se extinga, de modo que el concepto se enlaza con el de extinción, y (4) que el proceso que se favorezca en detrimento de la competencia sea la divergencia de caracteres.



⁵⁹ Éste término en particular se utiliza al tenor de las explicaciones de Gould (2002 [a]).

El concepto de variación se enlaza con la mutación como el proceso que genera cambios, frecuentemente llamados mutaciones (Futuyma, 2005; Hernández-Marroquín, 2011). De hecho, “es más conveniente sustituir ese último concepto [el de la mutación como resultado] por *variación* génica o genómica; esto es, las mutaciones generan variaciones génicas o genómicas” (Hernández-Marroquín, 2011: 44). El vínculo entre mutación y variación se basa en la primera, se refiere a la causa de la variación biológica en el nivel de organización genético-molecular. Ahora bien, la mutación no es el único concepto que se refiere al origen de la variación biológica, dado que éste puede identificarse en otros niveles de organización. En este sentido, otros conceptos pueden incluirse en el entramado que se propone, en una situación similar a la que guardan mutación y variación entre sí, cuando esos nuevos conceptos se refieran al origen de la variación biológica.

La variación biológica es necesaria para que pueda continuar el desarrollo de la evolución biológica, cuyos procesos pueden explicarse a través de la selección natural o la divergencia de carácter. Es en este sentido en el que la variación se vincula como insumo de la selección natural y la divergencia de carácter. Por otro lado, como se explicó en el inciso 1.2, la adaptación constituye una valoración positiva para una característica en un organismo dada su relación con el ambiente en el que vive.

Para comprender la diversidad biológica en ausencia de la competencia que explica la selección natural, Darwin desarrolló el concepto de divergencia de carácter a partir de variaciones en organismos con valores adaptativos equivalentes. En este sentido, la divergencia de carácter se vincula tanto con la variación como con la adaptación.

Además, la divergencia de carácter se enlaza con la especiación y con la extinción, en tanto permite que esta suceda como un proceso paralelo a la selección natural. Como se explicó en el inciso 2.2, la divergencia de carácter puede ser favorecida, o *seleccionada*, como proceso generador de diversidad; de manera que, a pesar de ser procesos paralelos, la selección natural y la divergencia de carácter pueden tener un enlace directo.

La teoría de la evolución por variación y selección natural aborda los aspectos adaptativos de la variación biológica para explicar la biodiversidad en un momento de la historia de la vida en la tierra. En consecuencia, los elementos de la teoría se desarrollan en torno al concepto de adaptación. Particularmente, la divergencia de carácter, la selección natural, la lucha por la existencia y la variación son conceptos que guardan un vínculo directo con el de adaptación. Dichos vínculos responden a que en la explicación existe una valoración, a través de la selección natural o de la divergencia de carácter, de ciertas características en la variación biológica como ventajosas para el organismo en cuestión en un ambiente dado y sean heredadas. En cuanto al enlace entre adaptación y lucha por la existencia, en la presente investigación se subraya la importancia de éste último concepto como forma de explicar las relaciones ecológicas de esfuerzo por subsistir para la enunciación de la selección natural; de esta manera, la valoración de la adaptación depende de las relaciones que se resuman en el esfuerzo de los organismos por mantener su existencia.

Siguiendo con la descripción del arreglo en que se enlazan los conceptos para constituir la red que se propone en el presente documento, los conceptos de mutación y de lucha por la existencia son los que menos vínculos directos tienen con el resto del entramado. De acuerdo con el arreglo planteado en el presente capítulo, la lucha por la existencia se enlaza con la selección natural dado que engloba las relaciones ecológicas que pueden derivar en la competencia entre los organismos que se explica a través de la selección natural; y con la adaptación porque, como se explicó en el párrafo anterior, permite la valoración de la variación. Por su parte, el concepto de mutación se refiere a uno de los orígenes de la variación y en ese sentido mantiene ambos conceptos enlazados.

explican a través de la selección natural y la divergencia de carácter dan pie al origen de las especies o a su extinción y, en este sentido, ambos conceptos (selección natural y divergencia de carácter) se enlazan tanto con el concepto de especiación como con el concepto de extinción. Por último, el concepto de especiación guarda un vínculo con el concepto de variación dado que la generación de especies depende directamente de la existencia de variación biológica.

Las relaciones entre los conceptos, como se han descrito en este inciso, reflejan la enunciación de la teoría de la evolución por variación y selección natural. Al mismo tiempo, es posible observar la secuencia de eventos que se suceden en la evolución biológica a lo largo del entramado, dado que cada concepto explica procesos particulares del hecho natural. En consecuencia, se propone un arreglo como el de la Ilustración 3 para retratar la teoría embebida en su contexto conceptual y de acuerdo a la secuencia de eventos en la evolución biológica.

3.3 La red y su referente empírico. La teoría y la evolución biológica

En el segundo capítulo del presente documento se presentaron los elementos que constituyen la teoría de la evolución por variación y selección natural divididos en dos grupos: contexto conceptual (2.1) y conceptos fundamentales (2.2). Cada uno de dichos elementos puede explicarse por separado atendiendo a su desarrollo en el seno de la biología evolutiva. Sin embargo, entender la explicación precisa la comprensión integral del conjunto formado por el entramado de conceptos fundamentales, el contexto conceptual y las evidencias (concentradas en el primer capítulo). En particular, la presente tesis se ciñó a la teoría de la evolución por variación y selección natural y, en consecuencia, se discriminó otros conceptos que ciertamente resultan relevantes para la biología evolutiva en el afán de comprender la evolución biológica pero que no se incluyen en la teoría que provocó la presente investigación. Por

consiguiente, el diseño del entramado que se presenta en el este capítulo (3) y en el que se apoya la reflexión didáctica del próximo capítulo sólo toma en cuenta el catálogo expuesto en los capítulos primero y segundo, aunque es deseable que los alcances del diseño pudieran ampliarse a otros conceptos en biología evolutiva.

En la estructura reticular propuesta en esta tesis, los conceptos fundamentales se relacionan como reflejo de la sucesión de los procesos a los que se refieren dentro de la evolución biológica. Estas secuencias cronológicas se pueden identificar a partir de las descripciones de cada uno de los conceptos fundamentales que se ofrecen en el inciso 2.2.

Como se explica en el inciso 2.1, los elementos del contexto conceptual constituyen en conjunto el entorno dentro del cual el entramado formado por los conceptos fundamentales cobra completo sentido. Es posible que se elida alguno de los elementos del contexto conceptual; la consecuencia sería dificultar la comprensión cabal de la teoría, pero en modo alguno se desmorona el planteamiento desarrollado a partir de la propuesta darwiniana.

Los elementos del contexto conceptual permiten alinear la teoría de la evolución por variación y selección natural con su referente empírico, cuya existencia se reconoce gracias a la fortaleza de las evidencias con que cuenta la biología evolutiva (véase Capítulo 1 La evolución biológica: hecho natural de este texto). El contexto conceptual representa las características de la evolución biológica que son relevantes para la coherencia de la explicación completa.

Además de dar cohesión al entramado de conceptos fundamentales, el contexto conceptual da coherencia a la teoría de la evolución por variación y selección natural ya que, junto con las evidencias de la evolución biológica, mantienen el rumbo de la teoría entre los usuarios y el objeto que se busca explicar: la evolución biológica. En este derrotero, es posible identificar qué conceptos fundamentales se encuentran más cerca o más lejos de su referente empírico. En sintonía con la explicación de Hesse (1974), entre más alejado se encuentre un concepto de su referente, será más abstracto.

Los conceptos fundamentales más cercanos a la evolución biológica se articulan de manera sencilla a la teoría pues son la base del desarrollo epistemológico del entramado conceptual. Por su parte, los conceptos más alejados del referente empírico constituyen abstracciones que necesitan de soportes teóricos que les den sentido como elementos de una explicación científica (Hesse, 1974).

No obstante su constante uso y la solidez epistemológica que algunos conceptos tienen en la teoría de la evolución por variación y selección natural, debe recordarse que son abstracciones y en consecuencia mantienen una distancia con respecto a la evolución biológica. Al tenor de la explicación de Hesse (1974), habrá conceptos más abstractos y conceptos menos abstractos y en ese sentido las distancias serán distintas entre unos y otros con respecto al referente empírico de la teoría⁶⁰. Ahora bien, los conceptos más cercanos a la biología evolutiva deberán ser, si se sigue el planteamiento de Hesse (1974), aquellos que sean casi descripciones de fenómenos incluidos en el proceso de la evolución biológica de manera que precisen de un aparato teórico menos complejo que otros que constituyen abstracciones más elaboradas y, por consiguiente, más alejadas de su referente empírico.

Como se ha mencionado, las teorías científicas son explicaciones que comienzan con la metaforización de ciertos aspectos de la realidad. Tales metáforas se desarrollan como conceptos en enunciaciones cada vez más abstractas que se entrelazan en los entramados que en conjunto constituyen teorías científicas. En el caso de la teoría de la evolución por variación y selección natural, los conceptos que están más cerca de su referente empírico y, por ende, están más cerca de las metáforas iniciales en la historia de la explicación [siguiendo el planteamiento de Hesse (1974)].

En este sentido, la extinción, la variación y la lucha por la existencia son conceptos que a pesar de ser abstracciones desarrolladas en biología evolutiva para caracterizar y explicar distintos fenómenos, están más cerca de sus referentes empíricos que otros conceptos de la teoría de la evolución por variación y selección natural. Los tres

⁶⁰ La relación de cada concepto con respecto a la evolución biológica no depende de las relaciones que guarda con otros conceptos dentro de la teoría de la evolución por variación y selección natural.

conceptos se incluyen en las descripciones de fenómenos que se aceptan entre el público no especializado, de manera que su precisión epistemológica dentro de la teoría apenas los aleja de los eventos a los que se refieren dentro de la evolución biológica.

Cuando Darwin enunció su teoría, los fenómenos que explica con el concepto de extinción ya eran aceptados; se tenía certeza de que había grupos de organismos que habían dejado de existir (Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002; Hall y Hallgrimsson, 2008). De hecho, el concepto se asemeja a la definición que dentro del léxico del público lego se asigna a la palabra extinción. En consecuencia, la parafernalia conceptual necesaria para sostener dicho concepto es más sencilla que la de otros, cuya comprensión no estaba generalizada.

La lucha por la existencia era un concepto ya utilizado y fortalecido cuando Darwin (1859) acudió a él para metaforizar y explicar la situación de un organismo enfrentado a la escasez de recursos para subsistir, a pesar del crecimiento de su población (Darwin, 1859; Ruíz y Ayala, 1999; Gould, 2002 [a]). A partir de esta conceptualización, Darwin (1859) desarrolló el concepto de selección natural.

Como se ha explicado, los conceptos de lucha por la existencia y de extinción remiten a descripciones conocidas por el público lego. Dichas descripciones desembocan en las definiciones que se ofrecen en diccionarios del léxico, como el DRAE, pero que resultan muy laxas para las explicaciones científicas. De este modo, ambas palabras devienen términos con definiciones precisas y particulares del marco teórico en el que se desarrollan y utilizan en biología evolutiva. No obstante éste distanciamiento entre léxico y término, las definiciones no son tan abstractas como las de otros conceptos igualmente integrados en la teoría de la evolución por variación y selección natural. Por ésta razón, en la presente investigación se les identifica como los dos conceptos más cercanos a su referente empírico.

Siguiendo el desarrollo que explica Hesse (1974) para una teoría científica, se puede identificar al dúo formado por variación y mutación como dos conceptos que están más alejados de la evolución biológica que los conceptos de lucha por la existencia y

de extinción. Ésta diferencia responde a que la enunciación de variación y de mutación precisa de un aparato teórico más complejo que los otros dos conceptos. Según Hesse (1974), en la medida en que los conceptos precisan de aparatos teóricos más complejos para sostener su enunciación dentro de la teoría, son más abstractos.

De los cuatro conceptos que se acaban de mencionar, Darwin enunció la lucha por la existencia, la extinción y la variación en su planteamiento de una manera tan sólida que los cambios que se les han hecho durante el desarrollo de la biología evolutiva no han llevado a su reformulación como conceptos. Antes bien, el conocimiento desarrollado ha aumentado la precisión y la fortaleza de los conceptos darwinianos (Ruíz y Ayala, 1999).

En contraste, la mutación sí ha sido reformulada y precisa de otros conceptos para su enunciación. Más allá de las diferencias cronológicas y de visibilidad al ojo humano,

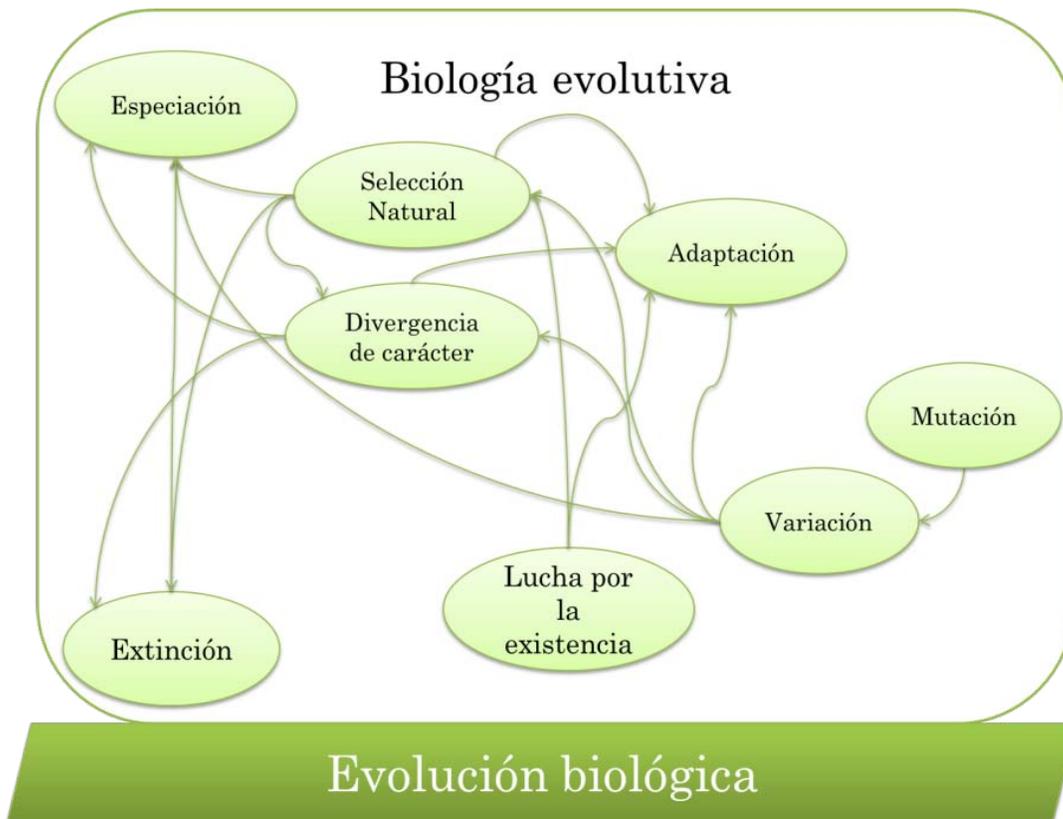


Ilustración 4: La teoría de la evolución por variación y selección natural es una red de conceptos enmarcada en la biología evolutiva para explicar los aspectos adaptativos de la evolución biológica. Vista de perfil, es más evidente la distancia entre la red de conceptos y su referente empírico.

existen distintos grados de abstracción entre estos cuatro conceptos; grados que reflejan la complejidad del conocimiento desarrollado en biología evolutiva cuando fueron enunciados e incorporados a la teoría de la evolución por variación y selección natural.

La variación, por su parte, se refiere a las diferencias que existen entre los seres vivos en general. Hernández-Marroquín (2011) recaba un catálogo de conceptos que identifica como formas de nombrar lo mismo, la variación biológica, en los distintos niveles de organización del mundo vivo. En este sentido, el concepto de variación precisa de distintos soportes teóricos para enunciarse en función del nivel de organización en el que se utilice. Además de que una de sus fuentes, la mutación, es otro de los soportes que necesita para comprenderse a cabalidad, a pesar de que su enunciación inicial no lo requería.

Como se ha mencionado, todos los conceptos fundamentales en el entramado de la teoría son abstracciones. Todos guardan una distancia en relación con su referente empírico, la distancia es mayor mientras son más abstractos. En este sentido, podría identificarse la situación de los conceptos con respecto a la evolución biológica, y en particular con respecto a los aspectos adaptativos de éste hecho natural, como el referente empírico común a toda la red de conceptos. En la medida en que la distancia aumenta, la teoría devendrá más abstracta dado que tanto la enunciación de los conceptos como su articulación precisan de mayores soportes teóricos.

La distancia que se muestra en la ilustración 4 entre la red de conceptos fundamentales y la evolución biológica no podría ser medible en tanto se trata de abstracciones y con los alcances de la presente investigación, se carece de alguna referencia estandarizada para tal fin. Para los objetivos de la tesis que se desarrolla en este documento, basta con aclarar que efectivamente existen una distancia entre el referente empírico y los conceptos que se entrelazan para formar la teoría de la evolución por variación y selección natural para explicar los aspectos adaptativos de la evolución biológica.

Con base en esos planteamientos, es posible comparar el distanciamiento de un concepto y el de otro para determinar su situación respecto de la biología evolutiva. Así, la especiación constituye el concepto fundamental más abstracto de todos; pues que se requiere del concepto de especie (que sigue en controversia) y de un gran número de explicaciones desde diversas ramas de la biología evolutiva para comprenderlo.

La selección natural y la adaptación son dos conceptos⁶¹ que necesitan de diversos conocimientos y planteamientos que los soporten y les permitan explicar los aspectos de la evolución biológica para los que fueron enunciados. Con ambos conceptos sucede el mismo problema que señala en la presente investigación al tenor de las reflexiones de Berovides (1993): el mismo nombre recibe la explicación y el fenómeno explicado. Tal como se precisó en el inciso 2.2, cada concepto fundamental de la teoría de la evolución por variación y selección natural se refiere a fenómenos evolutivos que son relevantes para explicar los aspectos adaptativos de la evolución biológica. A pesar de que en la inercia del discurso existe una ambivalencia para un término (que igual vale para referirse a los fenómenos que a los conceptos que explican los fenómenos), es deseable profundizar en las distinciones epistemológicas para evitar equívocos que lleven a confundir la explicación con el hecho natural que se pretende explicar.

En el caso de la selección natural, es necesario comprender la supervivencia diferencial que afecta la reproducción de organismos de una manera tal que las frecuencias alélicas cambien. En el caso de la adaptación, es necesario comprender lo ventajosa que puede resultar una característica dada la relación de un organismo específico con su ambiente. Además, ambos conceptos precisan de la correcta comprensión de la variación. Como se ha mencionado, esta necesidad de apoyos teóricos para poder articularse con la teoría es lo que aleja a los conceptos de su referente empírico, los aspectos adaptativos de la evolución biológica.

⁶¹ Es importante recordar que los ocho conceptos fundamentales (que incluyen a la selección natural y a la adaptación) son abstracciones enunciadas para explicar los fenómenos que se incluyen en los aspectos adaptativos de la evolución biológica. A pesar de que en la inercia del discurso se señale con el mismo nombre el fenómeno y el concepto que lo explica.

Por su parte, la divergencia de carácter se mantiene como un concepto intermedio; no tan abstracto como la especiación o tan necesitado de soportes teóricos para cobrar sentido, ni tan apegado descriptivamente a la concatenación de fenómenos que constituye la evolución biológica. Ciertamente, precisa de la correcta comprensión de la variación para comenzar a cobrar sentido; pero no es necesaria una parafernalia tan amplia como la de la selección natural para comprender el hecho de que hay características distintas que no entran en competencia y que permiten a sus poseedores ser cada vez más distintos entre sí hasta, tal vez, comenzar un proceso de especiación.

Como se ha mencionado, cada concepto fundamental puede identificarse por separado y su definición se puede localizar en catálogos como el que King y Stansfield (2002) elaboraron para consultas especializadas⁶². Sin embargo, la definición por sí sola carece del poder explicativo de un concepto articulado con los otros elementos del entramado para el cual fue enunciado. Es en este sentido en el que se basa la presente investigación para defender que debe identificarse al conjunto de conceptos como una explicación desarrollada en biología evolutiva para comprender un fenómeno empírico, la evolución biológica, y que dicho conjunto debe entenderse como tal. Estos argumentos se desarrollarán en el capítulo 4.

En este capítulo se describió la estructura de la teoría de la evolución por variación y selección natural como un entramado conceptual embebido en un contexto conceptual particular, y la relación que guarda con su referente empírico. El objetivo de la presente investigación es identificar y argumentar la relevancia de incluir la distinción que existe entre la teoría de la evolución por variación y selección natural, y la biología evolutiva en la didáctica de educación secundaria.

Existe una distinción entre la teoría y su referente empírico; asimismo, existe una distinción entre cada componente conceptual de la teoría y sus referentes empíricos

⁶² Existen numerosos diccionarios especializados con catálogos de conceptos de biología evolutiva. Sin embargo, muchos tienen severas imprecisiones y una reflexión al respecto precisa de un análisis terminológico que escapa a los alcances de la presente investigación. Pese a ello, se utiliza el de King y Stansfield (2002) como un ejemplo de compendios de definiciones separadas de conceptos que deben ser comprendidos integrados a su entramado original.

respectivos. A continuación se buscarán las razones desde la didáctica para argumentar a favor de la relevancia de incluir esas distinciones en la educación secundaria en México.

Capítulo 4. Reflexión didáctica

En los capítulos precedentes se expusieron los referentes disciplinarios en biología evolutiva y los referentes epistemológicos para sostener la presente tesis. En éste capítulo se abordará una reflexión didáctica partiendo de la descripción que González-Galli (2011: 5-6) ofrece para la didáctica de las ciencias naturales⁶³:

“1) Se centra en campos conceptuales delimitados para examinar los problemas específicos que se plantean desde el punto de vista de su enseñanza y su aprendizaje.

2) Los contenidos de la enseñanza no vienen dados de antemano sino que quedan, en gran medida, por construir. Así, “el saber erudito” no proporciona, tal cual, un contenido de enseñanza para cuya adaptación fuese suficiente una simplificación descendente.

3) Como consecuencia de (1) y (2) es necesario crear conceptos nuevos.”

Pese a que es deseable un análisis profundo en la didáctica de la biología evolutiva para dar continuidad con los numerosos estudios que se han venido desarrollando al respecto, la presente investigación no alcanza las tres características especificadas por González-Galli (2011). En vez de eso, se limita por cuestiones de tiempo, espacio y capacidades disciplinarias, con abordar el inciso (2) sobre los contenidos y su simplificación.

Según González-Galli (2011) el objeto de estudio de la didáctica de las ciencias naturales es el contenido que se pretende enseñar y aprender, y el análisis de sus conceptos así como de su funcionamiento social. En este sentido, se acude a los primeros dos capítulos del presente documento para alimentar el análisis conceptual, y al tercero para el análisis epistemológico y de la función social de la teoría y sus contenidos.

⁶³ Es necesario recordar que para efectos de la presente tesis, la biología y con ella la biología evolutiva se incluyen entre las ciencias naturales. Por supuesto, es deseable un análisis más profundo, fino y dirigido a catalogar las ramas del conocimiento.

De acuerdo con el primer capítulo del presente documento, existen suficientes evidencias con estudios robustos y fortalecidos en el seno de la biología evolutiva, para dejar más allá de duda razonable la existencia de la evolución biológica como hecho natural. Sin embargo, una de las dificultades intestinas de la biología evolutiva y de su enseñanza y aprendizaje, como consecuencia, es la indistinción entre la evolución biológica y la teoría que explica sus aspectos adaptativos (Berovides, 1993; Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz, 2009). Tales dificultades pueden permear hasta la comunicación del conocimiento generado en biología evolutiva (Hese, 1974; Echeverría, 1991).

Si bien existen diversas y frecuentes publicaciones para defender el que la evolución biológica es un hecho más allá de duda razonable, como la publicación de Richard Dawkins (2009), en la inercia del discurso se llega a confundir hecho con teoría y con la disciplina que incluye la teoría. Precisamente tanta confianza se tiene en la teoría de la evolución por variación y selección natural como paradigma de la biología que se confunde con su referente empírico, cuya existencia es incontrovertible:

“Este libro es mi sumario personal de la evidencia de que la ‘teoría’ de la evolución es en realidad un hecho, tan incontrovertible como cualquiera en ciencia.” (Dawkins, 2009: vii)

“La evolución es una teoría científica con gran poder explicativo, capaz de abarcar una amplia gama de fenómenos en varias disciplinas. Puede afinarse, confirmarse e incluso alterarse radicalmente al atender a las evidencias [...]” (Dawkins, 2009: 5)

“Los biólogos frecuentemente hacen una distinción entre el *hecho* de la evolución (todos los seres vivos son primos), y la *teoría* que lo conduce (normalmente se refieren a la selección natural, y pueden contrastarla con teorías rivales como la de Lamarck sobre el ‘uso y desuso’ y la ‘herencia de caracteres adquiridos’). Pero Darwin mismo pensó en ambos [hecho y teoría] como teorías en el sentido tentativo, hipotético y conjetural. Eso fue porque, en aquellos días, la evidencia disponible era tan contundente y todavía era posible debatir tanto la evolución como la selección natural por parte de científicos reputados.” (Dawkins, 2009: 17).

En su publicación, Dawkins (2009) aborda la importancia de defender que la evolución es un hecho para la enseñanza y el aprendizaje particularmente en Estados Unidos y Europa. Sin embargo, su discurso coincide con la problemática en la que se

basa la presente investigación: la indistinción entre hecho y teoría ocurre dentro de la biología evolutiva y permea a su enseñanza y aprendizaje, como un obstáculo que existe en la biología evolutiva y en su comunicación a través de la enseñanza y el aprendizaje de la teoría.

La defensa que se desarrolla en Dawkins (2009) provee de un sustento robusto para afirmar la existencia de la evolución biológica como hecho y para confirmar la problemática expuesta en la introducción del presente documento. Es entonces que cobra mayor sentido el análisis didáctico que se propone.

La teoría de la evolución por variación y selección natural es un entramado conceptual embebido en un contexto conceptual particular para explicar los aspectos adaptativos de la evolución biológica. La comprensión de la teoría requiere de ubicar sus elementos de manera integral. Sin embargo, la inercia del discurso científico conserva dificultades para superar el reduccionismo que durante buena parte de los siglos XIX y XX procuró atomizar los elementos de las explicaciones que generaba (Dubos, 1967; Gould y Lewontin, 1979; Chalmers, 1987; Lewontin, 2000; Gould, 2002).

Pese a la dimensión teleológica intrínseca de la teoría de la la evolución por variación y selección natural, el reduccionismo y la simplificación epistemológica llevaron a planteamientos teleológicos que se contradecían con la teoría que tomaban como sustento teórico (Gould y Lewontin, 1979; Lewontin, 2000; Gould, 2002). Como se mencionó en el capítulo 2 del presente documento, ésta tendencia a la teleología constituye un obstáculo para la correcta comunicación y comprensión de la teoría.

Ahora bien, la función de una teoría científica como explicación del mundo empírico se alcanza cuando el entramado conceptual desarrollado se integra, aprende, comprende y utiliza en la sociedad en la que existe la comunidad científica (Hesse, 1974; Echeverría, 1991). En consecuencia, una vez enunciada la teoría de la evolución por variación y selección natural tendrá sentido completo hasta que provoque aplicaciones útiles para la sociedad o sea comunicada de manera que sea introducida, aprendida, comprendida y utilizada tanto por aplicaciones y asociaciones físicas, como por enunciados que contenga la explicación.

En biología evolutiva es clara la utilidad de conocer y explicar la evolución biológica. Sin embargo, el rechazo entre el público no especializado y los diversos obstáculos para comunicar la teoría ponen en evidencia una problemática que es necesario atender.

Con base en las propuestas de Hesse (1974) y Echeverría (1991), es posible afirmar que una de las funciones de la teoría de la evolución por variación y selección natural puede ubicarse en su enseñanza y aprendizaje como una de las formas de comunicar el conocimiento científico. Asimismo, se puede afirmar que los problemas intestinos de la biología evolutiva permearán hasta incidir en dicha función de la teoría, tal como señala Berovides (1993).

Dado que las precisiones que se alcancen y consensuen al interior de la biología evolutiva afectarán la comunicación del conocimiento que en ella se genere, precise y consensue, y que una de las formas de comunicar la ciencia es a través de la enseñanza y el aprendizaje, es posible pensar que la distinción entre evolución biológica y biología evolutiva permee desde la disciplina hasta su enseñanza. Del mismo modo y en virtud de que la comprensión de la teoría de la evolución por variación y selección natural debe ser integral, la distinción entre hecho natural y explicación científica debe extenderse hasta alcanzar cada uno de los componentes conceptuales (tanto los conceptos fundamentales como el contexto conceptual).

En Berovides (1993) se confirma, a través del caso particular de la evolución biológica y la biología evolutiva, que tal como se señala y argumenta en Hesse (1974) y Echeverría (1991) las imprecisiones al interior de una disciplina saldrán a la superficie para reflejarse en su comunicación. Más allá de las consecuencias en la imagen de la biología evolutiva como ciencia, las imprecisiones que se salvan en el discurso entre especialistas generan problemas tan importantes como los obstáculos en didáctica.

De acuerdo con todo lo anterior y en sintonía con el planteamiento de González-Galli (2011), es necesario revisar la adecuación de los contenidos de la teoría de la evolución por variación y selección natural, de manera que se procure mantener la

concepción integral de la teoría y se evite el reduccionismo y simplificación. Al margen de los esfuerzos pedagógicos para solucionar las dificultades que derivan del pensamiento propio de los profesores y alumnos, es necesario aportar desde la disciplina a la solución de tales problemas al procurar resolver las dificultades intestinas de biología evolutiva para evitar que sigan permeando hasta su comunicación.

Uno de los obstáculos que se pueden evitar es la teleología. Si bien existe una dimensión teleológica en la teoría de la evolución por variación y selección natural, existe otro factor teleológico que deriva del reduccionismo con el que se simplifica la teoría. Éste último factor puede sumarse a la teleología proveniente del pensamiento de los alumnos y provocar serias dificultades en la comprensión de la teoría. Como resultado, se afecta tanto la apreciación de la disciplina científica que la produce como la función del entramado conceptual: dado que no se comprende correctamente, pierde poder explicativo.

Es así que se sostiene la presente tesis: Para dar continuidad a los estudios previos, particularmente a los realizados por Berovides (1993) y por Hernández, Álvarez Pérez y Ruíz (2009), es deseable que se explicita a los alumnos que efectivamente la evolución biológica es un hecho natural, y la teoría de la evolución por variación y selección natural es una explicación científica desarrollada para comprender los aspectos adaptativos de tal hecho. Con esta distinción clara, es posible profundizar en cada uno de los componentes conceptuales de acuerdo a las precisiones pedagógicas correspondientes.

Si bien se sostiene que la presente tesis es deseable, son necesarios análisis pedagógicos y didácticos más profundos, escrupulosos y con mayores alcances para determinar si lo deseable es posible y pertinente. En este sentido y de acuerdo a los alcances de la presente investigación se ofrece al menos un poco de luz al respecto, algo que con esperanza pudiera constituir un mínimo aporte para fortalecer los esfuerzos que se reflejan tanto en los estudios en didáctica de la biología evolutiva

como en las publicaciones que hacen frontal ataque a la negación de la evolución biológica en las aulas a lo largo del mundo.

4.1 Glosario de la teoría de la evolución por variación y selección natural

De acuerdo con la reflexión que se ha presentado en este capítulo, es deseable que se subraye la distinción entre evolución biológica y la teoría de la evolución por variación y selección natural, como el paradigma que explica sus aspectos adaptativos; y que dicha distinción sea evidente en la didáctica de la biología evolutiva. En este sentido, se ofrece un glosario que pudiera arrojar un poco de luz a los profesores sobre dicha distinción en cada uno de los términos de la teoría.

Las glosas que se ofrecen a continuación se enmarcan en el contexto disciplinario de la biología evolutiva y precisan de un análisis pedagógico para su correcta comunicación a los docentes de acuerdo a los muy diversos contextos de la educación pública en México. En este sentido, la poca luz que se arrojaría con las glosas responde a la necesidad de una reflexión al interior de la biología evolutiva para tener un producto qué ofrecer como insumo para su procesamiento en las ciencias de la educación.

Existen varias opciones de diccionarios sobre evolución biológica, cuya calidad y pertinencia terminológica puede ser analizada en otro momento y por quien tenga conocimientos suficientes. Sin duda, un glosario constituye una opción más cercana al público lego que un diccionario especializado; se ofrece este glosario por las siguientes razones:

- Los vocabularios y glosarios no consideran una glosa, pese a su nombre, o una mínima explicación que evite que el lector no especializado –o no tan especializado– necesite remitirse a otro concepto, tal vez aún más oscuro. Los ejemplos pueden buscarse en los libros de texto sobre Evolución tanto en inglés como en español.

- El tratamiento terminológico que ha desembocado en una jerarquía silenciosamente aceptada sobre la importancia de un concepto respecto de otro es insuficiente como reflejo de la teoría que incluye tales conceptos.

Los elementos de la teoría de la evolución por variación y selección natural pueden ser separados en términos de acuerdo a los sintagmas nominales que se utilizan para referirse a cada elemento. Dicho sintagma se utiliza de manera constante en el discurso para nombrar los conceptos fundamentales o para los elementos del contexto conceptual o para las evidencias de la evolución biológica. Las referencias para cada glosa son aquellas sobre las que se desarrollaron los primeros dos capítulos del presente documento, aunque en particular se prestó especial atención a las explicaciones de Gould, (2002), Lewontin (2000) y Hernández-Marroquín (2011).

Cabe subrayar que en ningún caso se pretende elaborar una definición, que es un tema concerniente a la elaboración de diccionarios especializados. Antes bien, se procura glosar sobre los términos incluidos en la teoría de la evolución por variación y selección natural para procurar explicarlos dentro del entramado conceptual al que pertenecen.

Adaptación. En inglés, el uso de la palabra *adaptación* puede rastrearse hasta el siglo XVII con diversos significados que convergen en el diseño o en la adecuación de un objeto para que desempeñe una función concreta en un contexto determinado. En español, por su parte, la palabra tiene acepciones similares, dependientes de un creador. Sin embargo, existe una acepción ofrecida en el DRAE que se acerca al concepto de *adaptación* que, utilizado en el seno de la teoría de la evolución por variación y selección natural, se ha constituido como un término especializado. La acepción de la RAE reza “Dicho de un ser vivo: Acomodarse a las condiciones de su entorno”. Sin embargo, el concepto de *adaptación* implica más que el acomodo funcional de las características o los organismos.

Cuando Darwin planteó su explicación (el planteamiento darwiniano de la teoría de la evolución por variación y selección natural), las características de los organismos eran consideradas adaptaciones dado que permitían al organismo ajustarse perfectamente

a las condiciones ambientales en que vivía durante todo su desarrollo. Sin embargo, ésta concepción cambió por completo con el planteamiento darwiniano: la *adaptación* pasó de ser perfecta a ser diferencial.

En un diseño perfecto e inteligente del mundo vivo, cada uno de los organismos necesariamente encontrará beneficios en sus características para existir. En contraste, el planteamiento darwiniano, y su desarrollo posterior, aclaró que las diferencias entre las características de un ser vivo a otro podrían ser neutrales, desventajas o ventajas para la vida del organismo en función de su relación con el ambiente. Éstas últimas, en su caso, constituirían *adaptaciones*, que permiten la supervivencia del organismo y que pueden ser heredadas tras una reproducción exitosa. Es así que el concepto de *adaptación diferencial* desplaza al de *adaptación perfecta* en el contexto de las explicaciones científicas y materialistas.

Con la inercia del discurso de la teoría de la evolución por variación y selección natural, es frecuente que se recurra a las causas finales para reconstruir la historia evolutiva de alguna adaptación. Sin embargo, el dinamismo de la relación organismos-ambiente y de cada uno de estos elementos en sí mismo impide que pueda apelarse a explicaciones teleológicas para incluirlas o sostenerlas en la teoría de manera razonable. La variación biológica no surge *para que* tal o cual organismo tengan ventajas en su supervivencia; antes bien, tal o cual organismo sobrevive *porque* tiene ciertas características que en su momento resultaron ventajosas.

La adaptación es un concepto que explica a partir de la variación biológica existente en una población, la acumulación de características favorables para que los organismos sobrevivan más que sus semejantes y puedan así reproducirse con mayor frecuencia y mayores probabilidades de éxito. En consecuencia, se heredarían dichas características favorables y se acumularían generación tras generación.

Adecuación. Este término es relativamente nuevo; fue acuñado a partir de la Síntesis evolutiva, que conjuga los argumentos de la teoría de la evolución por variación y selección natural con los avances en biología molecular y genética, así como la biología del desarrollo. La *adecuación* es un término que se ha propuesto como traducción de

fitness, que es una forma de medir el éxito reproductivo de los individuos. Un organismo con buena *adecuación* será aquel que logre heredar sus características a un número considerable de crías. El término debe comprenderse como una valoración relativa, como sucede con la adaptación; un organismo tiene mayor *adecuación* que otro, dado que su éxito reproductivo es mayor.

La *adecuación* es un término joven, cuya creación data de hace poco más de medio siglo, y su desarrollo se mantiene en un debate bullente y constante. Por lo tanto, no se alcanza una definición tan precisa y consensuada como sucede con otros conceptos. Sin embargo, es claro que además del éxito reproductivo, la adecuación de un organismo depende de la aportación de un alelo de un gen específico a la siguiente generación; es decir, la probabilidad de que una versión de una característica genética pase a las crías de un organismo. En este sentido, la *adecuación* va de la mano con la adaptación, dado que es necesario que un organismo sobreviva para aspirar a reproducirse y gracias a la reproducción, podrá heredar sus características de manera que se acumulen a través de las generaciones.

Ambiente. Es complicado concebir al ambiente como un término, pues su definición no es muy distinta de la que se conoce fuera de la biología evolutiva. Sin embargo, su recurrencia y su uso sí precisan de ciertos matices particulares. El *ambiente* es el conjunto de factores físicos, químicos y biológicos que circundan a un ser vivo en particular. En consecuencia, los elementos que conforman al *ambiente* dependen de qué organismo sea el objeto de la investigación.

Además, el conocimiento generado en torno a la biología molecular y la genética de los organismos ha aumentado la nitidez con que se comprende el mundo vivo. En este sentido, los elementos que conforman al *ambiente* no sólo dependen del organismo estudiado sino del nivel de organización en el que se estudia: Los ecosistemas tienen factores ambientales distintos de las poblaciones, los organismos individuales, los conjuntos de células o de moléculas; y su de su interacción depende el devenir del *individuo darwiniano* en el curso de la evolución biológica.

Azar. En general, es poco frecuente que se trate de manera explícita el azar en libros de texto y de consulta. Sin embargo, es un elemento ineludible en la teoría de la evolución por variación y selección natural. Forma parte de los planteamientos necesarios para dar sentido a la teoría. Si bien la evolución biológica no es un proceso errático y la conformación de los seres vivos no es producto de la fortuna, resulta complicado describir el origen de la variación y las causas de la dinámica de las condiciones ambientales sin abordar el azar.

A pesar de que Darwin incluyó el azar en su planteamiento para explicar de manera provisional el origen de la variación, durante el siglo XIX y la primera mitad del XX hubo una tendencia a evitar el azar en la teoría. Durante ese tiempo, las historias evolutivas se redujeron a secuencias predecibles y unívocas de causas y efectos que inevitablemente ocurrían como respuestas a exigencias del medio. Este reduccionismo llevó a desarrollar explicaciones estrictamente teleológicas: la variación biológica se origina *para* responder mejor al medio.

Con el desarrollo de estudios en biología molecular y genética, aumentó la nitidez con que se conocen los procesos que originan la variación biológica y alimentan la evolución biológica. Éstos conocimientos se incluyeron en la teoría de la evolución por variación y selección natural mediado el siglo XX en la llamada Síntesis Moderna. En los procesos que originan la variación convergen numerosas líneas causales, algunas provenientes de factores ambientales (que incluyen a los organismos que conviven con un ser vivo en particular) y otras provenientes de la dinámica interna del organismo. Es en este sistema complejo en donde se evidencia la distinción entre dos formas de abordar el azar: (1) el azar por ignorancia de causa, que utilizó Darwin de manera provisional dado que aún no se desarrollaba la biología molecular y la genética; y (2) el azar ontológico, que se refiere a procesos impredecibles y que se integra a la teoría con la Síntesis Moderna.

Al margen del constante debate en ciencia y filosofía para alcanzar una definición consensuada para el azar, es necesario integrarlo a la teoría de la evolución por variación y selección natural. Con el azar, es posible comprender el origen de la

variación dada la multitud de factores que intervienen sin la posibilidad de predecir el desenlace y, como consecuencia, que ninguna de éstas variaciones tiene un objetivo predeterminado de manera que con constituyen respuestas *para* que el organismo se adapte perfectamente al ambiente. Con el azar y reconocido como factor ineludible de la evolución biológica e incluido en la teoría de la evolución por variación y selección natural, es posible comprender por qué una característica puede o no ser adaptativa; todo dependerá de las circunstancias en que viva el organismo y es imposible predecir la secuencia de cambios que una especie en concreto tendrá adelante en el tiempo.

Ahora bien, los eventos evolutivos son consecuencia de las causas que convergen para provocarlos. En estas causas interviene el azar, dado que no es posible predecir sus efectos entre las posibles opciones. La evolución biológica no es errática, sino que se mantiene en un punto medio entre el ciego azar y las necesidades de los organismos. Por un lado, el azar interviene en el origen de la diversidad de características que pueden encontrarse en los organismos. Por otro lado, las necesidades de los organismos permitirán determinar qué características resulten adaptativas en función de la relación del organismo y su ambiente. Ambos, azar y necesidad, se mantienen como un dueto que participa como influencias de la evolución biológica.

Biología evolutiva. Puede comprenderse la biología evolutiva, grosso modo, como el área de conocimiento de la biología que se centra en el estudio y la investigación de la evolución biológica. Esta rama incluye disciplinas biológicas, como la anatomía comparada, la biología del desarrollo y la genómica; sin embargo, no se trata de una agrupación rígida, pues en la actualidad sería poco conveniente hablar de que exista biología no evolutiva que incluye otras disciplinas de la biología. En este sentido, la biología evolutiva es más bien una agrupación temática; es el eje rector de la investigación biológica desde la enunciación de la teoría de la evolución por variación y selección natural, que además es la teoría paradigmática en biología.

El desarrollo de la biología evolutiva constituye un referente para buena parte del conocimiento humano a partir del planteamiento darwiniano. Se han desarrollado diversas áreas en las ciencias naturales y otras disciplinas en torno a la teoría de la

evolución por variación y selección natural. Sin embargo, existen otras explicaciones que si bien toman como referencia la propuesta de Darwin, abordan aspectos diferentes de la evolución biológica; una de éstas explicaciones es la que se viene desarrollando en biología del desarrollo y que se denomina *evodevo*⁶⁴.

Sin embargo, en el discurso de los biólogos evolutivos no se nota gran preocupación sobre la identificación de la biología evolutiva y las otras biología, si es que existen. Al parecer, se da por sentado que la biología que trata explícitamente temas evolutivos será agrupada en la biología evolutiva y la otra, aunque en definitiva se relaciona con la evolución de los seres vivos, pudiera etiquetarse como biología experimental o descriptiva. Vicente Berovides (1993) es un investigador y docente cubano que sí está preocupado por la correcta caracterización de lo que es la biología evolutiva y lo que no es, de modo que no se le deje como tema obvio y eso lleve a estudios confundidos en cuanto a qué biología corresponden; su argumento señala que la biología evolutiva es aquella que estudia la evolución biológica, y en él no hace distinciones respecto de qué aspecto de los seres vivos se estudian pues el tema central es su descendencia con modificación.

Divergencia de carácter. Uno de los elementos más frecuentes en la teoría de la evolución por variación y selección natural es la competencia entre organismos, sea directa o indirecta, por sobrevivir y heredar sus características. Pero no es la única forma en que evolucionan los seres vivos.

Cuando los organismos tienen características con valores adaptativos equivalentes, es decir que para ambos resultan benéficas y no entran en conflicto en ningún sentido, ambos sobrevivirán y heredarán sus características independientemente. A través de las generaciones, las adaptaciones se irán acumulando y a partir de una misma población podrán divergir dos especies distintas al cabo del tiempo. Para que esto suceda, es necesario que en una misma población de una especie en particular existan individuos con características diferentes pero igualmente benéficas para su

64 Evodevo es la abreviatura para *Evolution and development*, que es una corriente de investigación sobre la evolución biológica a partir del desarrollo embrionario de los seres vivos.

supervivencia, no competirán entre sí y tales características pasarán a la siguiente generación.

Como en todos los procesos de la evolución biológica, es necesario que la variación se genere en la convergencia de azar y necesidad en las complejas relaciones entre los organismos y su ambiente. Desde el planteamiento de Darwin, el concepto de divergencia de carácter constituye una alternativa para explicar cómo los organismos pueden constituir nuevas especies a partir de un ancestro común en ausencia de competencia.

Economía de la naturaleza. Este término solamente es utilizado por Darwin y en ocasiones se retoma en las revisiones históricas sobre los mismos textos de Darwin. Se refiere específicamente a las relaciones ecológicas que guardan los organismos entre sí y con el ambiente en el que coexisten. Darwin tomó la idea de los textos de Malthus, cuya temática era completamente económica pero que ayudó a Darwin a sistematizar las relaciones del mundo vivo para poder comprenderlas en función del intercambio entre organismos y el ambiente, intercambio energético, de nutrientes, de territorios, etc. Darwin entendía que la naturaleza tenía una manera de establecer dichas relaciones y las vacantes en esa economía eran ocupadas por los organismos adecuados, es decir adaptados.

El término cayó en desuso debido a sus connotaciones claramente sociales. De hecho, se sabe que Marx y Engels gustaron de los planteamientos darwinianos para formar su propuesta económica; incluso se tiene noticia de que Darwin rechazó de manera muy diplomática el apoyo que buscaban Marx y Engels. Además, con el desarrollo de distintas ramas de la biología, se prefiere comprender las relaciones ecológicas como tales y no como constructos económicos.

Además de las connotaciones sociales, el término de *economía de la naturaleza* presupone un ambiente estático en el que existen huecos que son cubiertos por los organismos con las características adecuadas (adaptaciones). Sin embargo, al aumentar el conocimiento sobre la dinámica de los distintos niveles de organización del mundo vivo, tal concepción del ambiente cambia: dado que las condiciones son

igualmente cambiantes, concebirlas como un sistema económico con vacantes y relaciones unidireccionales es insostenible.

Especiación. El debate en torno al concepto de *especie* se mantiene bullente, ríspido y constante. Una búsqueda superficial arrojará al menos 20 conceptos distintos; una profunda, tantos como textos se consulten. El término especiación se refiere concretamente al origen de nuevas especies a partir de una ancestral, sean lo que sean al final del día. En palabras de Darwin, es necesario que una población se encuentre aislada reproductivamente para que sus características sean cada vez más distintas de sus similares y pueda constituir una especie.

A pesar de la discrepancia en cuanto a qué es lo necesario para considerar a un ser vivo una especie distinta y qué no lo es, la especiación es un concepto y un término inevitable cuando se estudia la teoría de la evolución por variación y selección natural. Darwin enunció su teoría precisamente para dar una explicación respecto del porqué de tanta diversidad de especies. Darwin estaba avisado de que el debate sobre las variedades y las especies era intenso, pero le basta con distinguir un organismo de otro mediante la comparación física de sus características.

El término especie puede rastrearse hasta sus raíces etimológicas y vincularlo con la palabra *tipo*; un rastreo en diccionario lleva a la voz latina *specere*, que significa “mirar”. En consecuencia, el término especiación en su enunciación, cuando los avances científicos y tecnológicos no habían llegado a tal detalle respecto de la realidad, se refiere a la manera en que se generan los tipos distinguibles a simple vista que cohabitan el mundo natural. Esos tipos son identificados de manera arbitraria en aras de la sistematización de la realidad.

La especiación es, pues, la suma de los diversos procesos que existen en el mundo vivo para generar especies nuevas a partir de las poblaciones de organismos de la misma especie. De acuerdo con la teoría de la evolución por variación y selección natural, estos procesos pueden explicarse con base en las adaptaciones que los organismos de una población tengan y el efecto estadístico de que dichas adaptaciones sean heredadas.

Evolución biológica. Las explicaciones científicas deben partir de un hecho natural conocido, por lo tanto, empíricamente y cuya descripción sola no alcanza para comprenderlo. La evolución biológica es, en tanto objeto de estudio de la biología evolutiva, el hecho natural que se busca explicar de varias maneras, una de las cuales es la teoría de la evolución por variación y selección natural.

El hecho de que los seres vivos evolucionan está más allá de duda razonable; numerosos investigadores han defendido esta postura, entre ellos se encuentran todos los autores consultados para el presente glosario. A partir de ese inicio se construyen diversas formas de explicar el cómo, el qué y el por qué; cabe mencionar que existen explicaciones que buscan contestar dudas sobre el *para qué* de la evolución, pero esas son argumentaciones estrictamente teleológicas y son contradictorias con la teoría que me ocupa en este trabajo, a pesar de que tiene su dimensión teleológica.

La evolución biológica se entiende, de acuerdo con Darwin, como la descendencia con modificación. Los organismos heredan variaciones en sus características y a lo largo del tiempo, es posible identificar esas modificaciones de generación en generación hasta el origen de nuevas especies. Con el desarrollo de las disciplinas biológicas moleculares y genéticas, las modificaciones se pueden describir con mayor detalle molecular y la evolución biológica es, además de la modificación visible físicamente entre las generaciones, el cambio de frecuencias genotípicas entre los individuos de una especie.

Extinción. En general, la extinción se comprende como el hecho de que una especie deja de existir por completo. Para Darwin era un resultado inevitable de la acción de la selección natural, cuyas consecuencias operaban en la probabilidad de reproducción de las especies; de este modo, una especie cuyos organismos no pudieran reproducirse o no tuvieran una probabilidad razonablemente alta, devendría rara y con el tiempo desaparecería en favor de otra especie cuyas características elevaron su probabilidad de reproducción en un ambiente específico.

Para que exista la extinción como la concibió Darwin, es necesaria la competencia entre las especies; es entonces donde cobra sentido el término *Lucha por la existencia*, que desgraciadamente no ha tenido muy buen recibimiento y ello fomenta una comprensión sesgada. La lucha no necesariamente será una confrontación directa, puede ser una competencia por recursos o por oportunidades de reproducción; en este sentido, si una población se encuentra aislada reproductivamente y cuenta con variaciones que no le permiten sobrevivir o reproducirse, se extinguirá.

Una de las evidencias de la evolución más sólidas y socorridas es el registro fósil, que incluye a todos los organismos que alguna vez habitaron el planeta y que por alguna razón se extinguieron. Con el desarrollo de la paleontología, la extinción cobra más detalles; los mecanismos mediante los cuales un linaje o una especie desaparecen ciertamente no son *ipso facto*, sino que acontecen de manera gradual. La falta de oportunidades de reproducción y la rareza se conjuntan como causa de la extinción, otros incluyen cambios meteorológicos que afecten el ambiente de tal modo que las variaciones existentes no alcancen a responder y con ello se extingan. La extinción es inherente a la evolución biológica y a los seres vivos tanto como la muerte lo es de la vida.

Individuo darwiniano. Existe, como en la mayoría de los términos en ciencia, un debate en desarrollo sobre la concepción de individuo. Sin embargo, se puede precisar que un individuo darwiniano es aquel sujeto a las precisiones de la teoría de la evolución por variación y selección natural.

En general, la característica básica es que un individuo darwiniano tenga un genotipo y un fenotipo identificables y distintos respecto de otros similares, que puede ser heredado de manera sexual o asexual. Cuando Darwin enunció la teoría de la evolución por variación y selección natural, el término individuo se refería a seres cuya identificación era puramente física; con el desarrollo de las disciplinas moleculares y genéticas, los individuos adquirieron mayores detalles, como el genotipo, para poder ser identificados.

Con la identificación de características moleculares y genéticas, la definición de individuo deviene más compleja y, en consecuencia, más debatible. En particular, en los organismos multicelulares es complicado atender solamente a las diferencias genóticas para identificar individuos; en este caso, cada célula tiene su propio genotipo con diferencias que no pueden ser previstas ni despreciadas, pero podrían no ser individuos distintos. En consecuencia, con los avances moleculares y genéticos la identificación del individuo darwiniano no depende del individuo mismo sino de su relación con el ambiente.

Un individuo darwiniano tiene identidad genotípica que puede heredar, sea forma sexual o asexual, y cuya existencia depende de sí mismo en relación con su ambiente. La identidad genotípica no será total, de modo que los organismos multicelulares son individuos darwinianos en toda regla a pesar de que sus células tengan diferencias identificables; y es que ese organismo multicelular tiene existencia por sí mismo, sus células dependen entre sí para poder existir.

Dada la complejidad que implica identificar un individuo darwiniano, es frecuente limitarse al nivel orgánico de organización. Esto es que son los organismos individuales los que responden mejor o peor a sus condiciones ambientales y en ese sentido, pueden o no estar adaptados. Sin embargo, esta concepción evita profundizar en la asombrosa diversidad de seres vivos y formas de organizar el mundo vivo.

Lucha por la existencia. El término fue acuñado por Darwin a partir de su concepción de las relaciones ecológicas como *la economía de la naturaleza*, que a su vez derivó de sus lecturas de los textos de Thomas Malthus. El término derivó, además, del conocimiento desarrollado por Augustin Pyrame de Candolle y Charles Lyell, contemporáneos y corresponsales de Darwin. En el discurso de Darwin, la *lucha por la existencia* es la competencia entre las especies en respuesta a los cambios ambientales y es un concepto indispensable para concebir la selección natural de las variedades adaptadas. Darwin explicaba la *lucha por la existencia* como el resultado inevitable del alto crecimiento poblacional de los organismos, de manera que existen

más de los que pueden sobrevivir y ello deriva una lucha entre los organismos que coexisten en un ambiente determinado.

La competencia ya era conocida por los naturalistas desde antes de la publicación de *El Origen de las Especies*, pero fue modulada y adecuada por Darwin para que encajara como uno de los fundamentos de su tesis. Sin embargo, fuera del contexto de la teoría de la evolución por variación y selección natural, la *lucha por la existencia* tuvo repercusiones en otras disciplinas que resultaron ser negativas para la introducción del darwinismo en ciertos contextos sociales. Una de las repercusiones es el darwinismo social, que se basaba en la competencia supuestamente natural entre las clases sociales y las razas humanas. Además, las políticas eugenésicas que abundaron durante el siglo XX se basaron fuertemente en el concepto de *lucha por la existencia* y en la selección natural. Cabe mencionar que Darwin estaba consciente de que este concepto sería complicado para la comprensión de muchas personas, y que el término que acuñó sería utilizado de una forma distinta a sus objetivos.

La *lucha por la existencia* ha sido leída con poco cuidado cuando el concepto se extrae del contexto para el que fue acuñado, y ello ha resultado en los malentendidos que invaden otras disciplinas. Darwin lo acuñó, y los biólogos evolutivos lo siguen comprendiendo así, como un término que englobara conceptualmente todas las relaciones entre los seres vivos y entre éstos y su ambiente, fueran negativas o positivas. Esta complejidad difícilmente combinará con modelos que tienden a simplificar la realidad en aras de una sistematización automática y más fácil de comprender de la realidad.

Mutación. La palabra mutación con un significado anterior y distinto del que se encuentra en el contexto evolutivo. Los diccionarios remiten la palabra a la voz latina *mutare* que significa puntualmente: cambio. En el contexto de la teoría de la evolución por variación y selección natural, así como en las explicaciones derivadas de dicha teoría, existe un significado vinculado con ese cambio.

Una vez contextualizada, la palabra devino término y su significado fue modulado para que encajara con los procesos que se explican por medio de la teoría. Además,

existe en el discurso biológico una confusión seria entre el proceso que lleva a la mutación, pues el resultado y el proceso que lo produce son homónimos. Dado que la repercusión de ese proceso de mutación es el origen de la variación biológica, resulta más conveniente y afortunado identificar al proceso como mutación y al resultado como variación génica o genómica, en tanto genera un cambio en el acervo genético de un organismo. La mutación como un proceso de modificación súbita aunque no necesariamente fortuita en el genotipo es un argumento aceptado entre los científicos; la variación como resultado de ese proceso también es aceptada, pero en frecuentes ocasiones se le llama mutación.

Cabe aclarar que los cambios generados no constituyen en sí mismos errores; en realidad no podrían evaluarse como tales ni siquiera en función de sus efectos. En todo caso, la variación biológica que provoquen y el que tales características resulten adaptativas se podría calificar de ventajosas, pero no en una dicotomía acierto/error.

La mutación no es un término que se incluya en el discurso de Darwin, sino es uno derivado del desarrollo de las disciplinas biológicas moleculares y genéticas que se sumaron al planteamiento darwiniano para dar lugar a la llamada Teoría Sintética de la Evolución. Con el impacto de las explicaciones evolutivas, el término mutación es recogido como una de las acepciones de la palabra en los diccionarios publicados en 2011, tanto en inglés (Oxford Dictionaries) como en español (DRAE).

Población. La teoría de la evolución por variación y selección natural se diferencia de otras explicaciones, entre otras cosas, porque no centra la evolución en el cambio de un organismo y sus descendientes aunque sus ejemplos frecuentemente hablen del *organismo*. La explicación darwiniana se basa en que la adaptación no es perfecta y que depende de la relación de los organismos entre sí y de éstos con el ambiente, así como del efecto estadístico que la herencia de las características ventajosas (adaptaciones) tenga en las poblaciones. Es indispensable pensar en términos poblacionales para concebir a cabalidad la explicación darwiniana.

La lucha por la existencia y la selección natural tienen como consecuencia la especiación que incluye entre sus procesos al aislamiento reproductivo. Este

aislamiento no tendría sentido si se habla de un organismo individual, pues no habría generación de especies con la crianza de sus descendientes; es necesario que el aislamiento sea de un grupo de organismos que pueden reproducirse entre sí y que, por lo tanto, comparten características. La evolución biológica se da en grupos de organismos que cohabitan un sitio específico, es decir en poblaciones que habitan en una región geográfica particular.

Reproducción diferencial. Según la teoría de la evolución por variación y selección natural, para que ocurra un evento de especiación es necesario que las características ventajosas para los organismos sean heredadas. Ahora bien, ninguna de éstas podrá tener un efecto significativo en la evolución de tal especie si no tiene un efecto estadístico superior al de otros organismos de la misma población. Es decir, un organismo con características adaptativas deberá reproducirse más que los otros para aspirar a heredar sus adaptaciones y una vez que en la población existan más organismos con dichas características, entonces habrá un efecto estadístico que tras acumularse a través de los años podría sumarse a otros fenómenos para la generación de nuevas especies.

Selección artificial. Darwin acuñó su concepto y el término de selección natural a partir de una analogía con la selección artificial, cuya enunciación también constituye la creación de un término. La selección artificial es vista por Darwin como la forma en que los criadores permiten que ciertos animales sobrevivan y procreen, de suerte que sus descendientes hereden ciertas características y el resultado sea que el criador tenga animales deseables de acuerdo a sus objetivos. Del mismo modo, Darwin describe con la selección artificial los métodos de agricultores para la selección de plantas cuyas semillas beneficiarán el rendimiento de sus siembras. El término no ha sido utilizado salvo para referirse al argumento de Darwin en sus numerosos escritos, pues es un concepto que busca explicar exhaustivamente más allá de *El Origen de las Especies*.

Selección natural. Existen numerosas explicaciones sobre este término, que es por demás fundamental en la teoría de la evolución por variación y selección natural

desde el planteamiento de Darwin y a través de su desarrollo en biología evolutiva. En el momento de su enunciación, existía un debate fuerte sobre la razón de ser de las estructuras de los organismos vivos; las explicaciones hasta el momento alcanzaban a argumentar que las características se debían fundamentalmente a las necesidades de adaptación al medio o al plan corporal al que pertenecían los seres vivos. Los naturalistas preferían la explicación de un diseño perfectamente adaptado, pero Darwin ofreció una teoría basada en la función que se relaciona con dichas adaptaciones; no se basa en las características sino en sus orígenes para explicarlas.

Darwin acude a la analogía con la selección artificial para explicar cómo es que existen ciertas variedades y no otras. La supervivencia de las variantes depende de las circunstancias naturales en las que coexisten los seres vivos, es decir que son naturalmente seleccionados. Darwin establece que los seres vivos cuyas características les ofrezcan cierta ventaja respecto de otros en un ambiente determinado podrán heredarlas y, en consecuencia, serán seleccionados; los organismos cuyas características sean un obstáculo para su supervivencia, serán eliminados irremediablemente y los organismos cuyas características no aporten ni reduzcan su probabilidad de sobrevivir, no serán afectados por la selección.

El concepto de selección natural depende profundamente de la competencia entre los seres vivos para poder poner de relieve la ventaja o la desventaja que confieran las características de dichos organismos para la obtención de recursos vitales en un ambiente determinado. A menudo se comprende la selección natural como un tamiz cuya función se enfoca en la eliminación de las variantes perjudiciales; pero en realidad es un concepto más amplio. La selección natural puede ser creadora cuando hace posible la acumulación de variantes adaptativas. Esa capacidad creadora depende de la existencia de la variación entre los entes susceptibles de ser seleccionados; la existencia de dichos entes y su supervivencia puede derivar en combinaciones novedosas, es decir, nuevas especies.

La lucha por la existencia es crucial para la selección natural, y por ende lo es la sobreproducción de crías. La unión entre estos tres conceptos fue otra de las

novedades de la explicación de Darwin. La selección natural es el punto de convergencia entre el éxito reproductivo, la variación biológica y la ventaja que ésta pueda suponer para la supervivencia en función de la relación entre el organismo y su ambiente.

Cabe señalar que desde su enunciación, la selección natural constituye una metáfora. Darwin recibió constantes críticas sobre el uso de esta metáfora, pero él argumentaba que no era necesario eliminarla dado que cualquiera comprendería que no constituía un hecho natural. En los años siguientes a su enunciación, hubo frecuentes malos entendidos derivados de la comprensión de la selección natural como un hecho empírico, algunos de los cuales resultaron en políticas eugenésicas o en racismos y clasismos en sociedades dominadas por europeos.

Selección sexual. Éste término es una variante de la selección natural que no se centra en la competencia por recursos, sino en la competencia entre organismos de la misma especie por organismos del sexo opuesto en aras de la propia reproducción. La selección sexual no depende necesariamente de las condiciones ambientales; es claro que debe existir la posibilidad de reproducción sexual y que los recursos disponibles la permitan. Los organismos seleccionados, en este caso, heredarán sus características cualesquiera que éstas sean y sin importar la ventaja o desventaja que reporten respecto del ambiente.

Supervivencia diferencial. Contrario a lo que se suele decir, la supervivencia diferencial no equivale a la selección natural. Antes bien, es uno de sus elementos. Para que pueda considerarse que un organismo ha sido “seleccionado” éste debe sobrevivir en detrimento de otros de la misma población de manera que, teniendo menos competidores, pueda aspirar a reproducirse más que los que ya han sobrevivido.

Variación. La teoría de la evolución por variación y selección natural explica los aspectos adaptativos de la evolución biológica como una de las causas de la biodiversidad. Desde su enunciación, establece que todos los procesos evolutivos necesariamente parten de las diferencias que existen entre los organismos. Sin

embargo, el desarrollo de las diversas ramas de la biología evolutiva ha aumentado la nitidez con que se conocen las diferencias entre los elementos de cada nivel de organización en el mundo vivo.

En este sentido, el término variación abarca tanto las diferencias entre moléculas y genes como las que existen entre organismos individuales e incluso entre ecosistemas. Es posible que tales elementos no coincidan en espacio pero es indispensable que sean contemporáneos. Así, con base en las diferencias entre los elementos de una entidad biológica podrán desencadenarse fenómenos de competencia o divergencia que tendrán como consecuencia la generación o la extinción de especies.

El glosario que se ofrece en el presente documento, ciertamente podrá ser ampliado en cuanto a los términos que abarca y la profundidad de sus glosas. No obstante, se considera lo mínimo necesario para arrojar un poco de luz sobre la comprensión de los componentes de la teoría de la evolución por variación y selección natural.

Sin ánimo de rebasar los alcances de una tesis de licenciatura, se considera suficiente para subrayar la precisión necesaria de manera que quede clara la distinción entre los fenómenos que explica cada concepto y los conceptos como tales. En consecuencia, se abona a la comprensión integral de la teoría paradigmática que explica los aspectos adaptativos del hecho natural que ha desembocado en la biodiversidad conocida.

Con la presente investigación se procura subrayar que a pesar de que los paradigmas en ciencia tengan tal fortaleza que permitan soportar el desarrollo de nuevas explicaciones, no constituyen fenómenos empíricos. Los hechos naturales son estudiados a través de la metaforización de sus rasgos y el desarrollo de conceptos a partir de tales metáforas, para entretejer enunciaciones que permitan explicar los hechos naturales.

Pese a los constantes esfuerzos por esclarecer y fortalecer las evidencias de la evolución biológica, el discurso y la confianza en el poder explicativo de la teoría de la evolución por variación y selección natural pueden llevar a confundir hecho con teoría. Como se ha mencionado, la confusión puede salvarse entre especialistas dado el conocimiento que se tiene sobre el tema; pero cuando la confusión permea a la comunicación de la biología evolutiva, en particular de la didáctica, puede generar problemas significativos en el funcionamiento de la teoría como explicación científica.

Al margen de lo que se ofrece en el presente documento, se alberga la esperanza de que continúe la profundización en los problemas intestinos de la biología evolutiva a la par que sigue el desarrollo de las explicaciones y el conocimiento sobre la evolución biológica. Con la solución de los problemas que abonan a dificultar la comunicación científica se puede mejorar la apreciación general de la ciencia, el aprendizaje del conocimiento que genera y la incorporación de dicho conocimiento a la cultura del público no especializado.

Fuentes consultadas: bibliografía, hemerografía y cibergrafía

- Adúriz-Bravo, Agustín; Izquierdo, Mercè Aymerich. (2002): *Acerca de la didáctica de las ciencias como disciplina autónoma*. En. *Revista Electrónica de Enseñanza de las Ciencias*. 1(3): 130-140.
- Alters, Brian J.; Nelson, Craig E. (2002): *Perspective: Teaching evolution in higher education*. En. *Evolution*. 56 (10): 1891-1901.
- Álvarez Pérez Eréndira, Elsa Meinardi, Leonardo González Galli. *Zonas problemáticas de la biología evolutiva y su expresión en la didáctica*. En las IX Jornadas Nacionales y IV Congreso Internacional de Enseñanza de la Biología. Octubre de 2010. San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Barberá, O. (1994): *Historia del concepto de especie en biología*. En. *Enseñanza de las ciencias*. 12 (3): 417-430.
- Benton, Michal J.; Pearson, Paul N. (2001): *Speciation in the fossil record*. En. *TRENDS in Ecology & Evolution*. 16(7): 405-411.
- Berovides, Vicente A. (1993): *Problemas de la enseñanza de la biología evolutiva en la educación superior*. En. *Revista Biología*. 7(2-3): 79-88.
- Caponi, Gustavo. (2003): *Darwin: Entre Paley y Demócrito*. En. *História, Ciências, Saúde*. Maginhos, Río de Janeiro, Brasil. 10(3): 993-1023.
- Chalmers, Alan F. (1987) *¿Qué es esa cosa llamada ciencia?* Siglo XXI Editores.
- Darwin, Charles. (1859) [1998]: *On the Origin of the Species by Means of Natural Selection or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Wordsworth Editions Limited. Re-print of first edition with introduction by Jeff Wallace. Ware, Hertfordshire, Great Britain. 392pp.

- Dawkins, Richard. (1996): *River out of Eden. A Darwinian View of Life*. Basic Books. New York, New York, USA. 194pp.
- Dawkins, Richard. (2009): *The greatest show on Earth. The Evidence for Evolution*. Free Press. New York, New York, USA. 470pp.
- Demastes, Sherry S.; Good, Ronald G.; Peebles, Patsye. (1996): *Patterns of Conceptual Change in Evolution*. En. *Journal of Research in Science Teaching*. 33(4): 407-431.
- Dobzhansky, Theodosius. (1950): *Heredity, Environment and Evolution*. En. *Science*. 111 (2877): 161-166.
- Dobzhansky, Theodosius; Ayala, Francisco José; Ledyard Stebbins, G.; Valentine, James W. (1993): *Evolución*. 9º Reimpresión (2009). Ediciones Omega, S. S.. Barcelona, España. 558pp.
- Dubos, René. (1967): *Los sueños de la razón*. Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México. 158pp.
- Dupré, John. (2006): *El Legado de Darwin. Qué significa hoy la Evolución*. Katz Editores. Buenos Aires, Argentina. 206pp.
- Echeverría, Javier. (1991): *Filosofía de la Ciencia*. Ediciones Akal S. A. Madrid, España. 215 pp. (Consultado en LibrosGoogle el 01 de diciembre de 2010 a las 17:00)
- Eldredge, Niles; Gould, Stephen Jay. (1972): *Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism*. In. Schopf, Thomas J. M. (ed.) *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper and Company, San Francisco, USA. Pp. 82-115.
- Fail, Joseph Jr. (2008): *A No-Holds-Barred Evolution Curriculum for Elementary and Junio High School Students*. In. *Evolución: Education and Outreach*. Springer. New York. 1: 56-64.
- Fernández, Juan José; Sanjosé, Vicente. (2007): *Permanencia de ideas*

alternativas sobre Evolución de las Especies en la población culta no especializada. En. *Didáctica de las ciencias experimentales y sociales.* 21:129-149.

- Fernández Jaen, Jorge (2009): *Cambio semántico, teoría de prototipos y gramaticalización: Un acercamiento.* En. *Tendencias actuales en la investigación diacrónica de la lengua. Actas del VIII Congreso Nacional de la Asociación de Jóvenes Investigadores de Historiografía e Historia de la Lengua Española: Barcelona, del 2 al 4 de abril de 2008.* (Romero Aguilera, Laura; Julià Luna, Carolina [comps.]) Universitat de Barcelona. Barcelona, España. 512pp.
- Futuyma, Douglas J. (2005): *Evolution.* Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, Estados Unidos. 603pp.
- González Galli, Leonardo Martín; Adúriz-Bravo, Agustín; Meinardi, Elsa. (2005): *El modelo cognitivo de ciencia y los obstáculos en el aprendizaje de evolución biológica.* En. *Enseñanza de las Ciencias, 2005.* Número extra. VII Congreso. 6pp.
- González Galli, Leonardo Martín; Meinardi, Elsa N. (2010): *The Role of Teleological Thinking in Learning the Darwinian Model of Evolution.* In. *Evolution: Education and Outreach.* Springer New York. Pp. 1-8. Publicado también en 2011. 4: 145-152.
- González Galli, Leonardo Martín (2011): *Obstáculos para el aprendizaje del Modelo de Evolución por Selección Natural.* Tesis presentada para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina. 727pp.
- Gould, Stephen Jay; Lewontin, Richard. (1979): *The spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme.* In. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences.* 205(1161):581-598.

- Gould, Stephen Jay. (1995): *Un dinosaurio en un pajar: reflexiones sobre historia natural*. Editorial Crítica Grijalbo Mondadori. Barcelona, España. 487 pp. Traducido por Joandomènec Ros.
- Gould, Stephen Jay; Lloyd, Elisabeth A. (1999): *Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism?* En. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96(21):11904-11909.
- Gould, Stephen Jay. (2002): *The structure of evolutionary theory*. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London, England. 1431 pp. [a]
- Gould, Stephen Jay. (2002): *La estructura de la teoría de la evolución*. Tusquets Editores. Barcelona, España. Traducido por Ambrosio García Leal, (2004). [b]
- Hall, Brian Keith; Hallgrimsson, Benedikt. (2008): *Strickberger's Evolution*. Jones and Bartlett Publishers, Inc. USA. 760pp.
- Hernández, María Cristina; Álvarez Pérez, Eréndira; Ruiz, Rosaura. (2009): *La selección natural: aprendizaje de un paradigma*. En. *Teorema*. XXVIII (2): 107-121.
- Hernández-Marroquín, Víctor Rogelio. (2011) *Tipos y causas de la variación biológica: un análisis conceptual*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Hesse, Mary (1974): *The structure of scientific inference*. The Macmillan Press. London, Great Britain. 309pp.
- Hofmann, J. R.; Weber, B. H. (2003) *The Fact of Evolution: Implications for Science Education*. In. *Science y Education*. 12:729-760.

- Lewontin, Richard. (2000): *Genes, organismo y ambiente. Las relaciones de causa y efecto en biología*. Editorial Gedisa, S. A. Barcelona, España. 123pp. Traducido por Alberto L. Bixio.
- Kaufman, Miriam; Fumagalli, Laura (Comps.). (1999): *Enseñar ciencias naturales. Reflexiones y propuestas didácticas*. Paidós Educador. Buenos Aires, Argentina. 270pp.
- King, Robert C.; Stansfield, William D. (2002): *A Dictionary of Genetics*. 6ª Edición. Oxford University Press. Nueva York, Nueva York, EUA.
- Maciel Magaña, Senddey. (2007): *Concepciones sobre la evolución biológica presentes en estudiantes de licenciatura en educación primaria*. En. *IX Congreso Nacional de Investigación Educativa, Consejo Mexicano de Investigación Educativa*. (Accesado el 05 de enero de 2011. Disponible en la dirección electrónica:
<http://comie.org.mx/congreso/memoria/v9/ponencias/at05/PRE1178331160.pdf>)
- Mayr, Ernst. (1988): *Toward a New Philosophy of Biology: Observations of an Evolutionist*. Cambridge, Massachusetts, EUA. 564pp.
- Mayr, Ernst. (2001) *What evolution is*. Basic Books, Estados Unidos. 318pp.
- Meinardi, Elsa. (2002): *Estado actual del conocimiento en la didáctica de la Biología*. En. *Memorias V Jornadas Nacionales de Enseñanza de la Biología*. Pp. 83-90. (Accesado el 02 de febrero de 2011. Disponible en la dirección electrónica:
http://www.adbia.com.ar/cedivi_recurso/cedivi/Memorias/Paneles%20PDF/Panel%201%20Panelista%203.pdf)
- Meinardi, Elsa; González Galli, Leonardo; Revel, Andre Chion; Victoria, María Plaza. (2010): *Educación en ciencias*. Paidós. Buenos Aires, Argentina. 280pp.

- Morando, Mariana; Ávila, Luciano. (2009[2008]) *Entrevista a Niles Eldredge*. En. *Ciencia Hoy. Revista de divulgación científica y tecnológica de la Asociación Civil Ciencia Hoy*. 19 (113):36-42.
- Pozo, Juan Ignacio; Gómez Crespo, Miguel Ángel. (2004): *Aprender y enseñar ciencia. Del conocimiento cotidiano al conocimiento científico*. Ediciones Morata, S. L. Cuarta edición. Madrid, España. 331pp.
- Ramírez, José Luis. (2001): *El Retorno de la Retórica*. En. *Foro Interno*. 1: 65-73.
- Ruíz, Rosaura; Ayala, Francisco J. (1998): *El método en las ciencias: epistemología y darwinismo*. Fondo de Cultura Económica. 216p.
- Ruíz, Rosaura; Ayala, Francisco J. (1999): *El núcleo duro del darwinismo*. En *El darwinismo en España e Iberoamérica*. Glick, Thomas F.; Ruíz, Rosaura; Puig-Samper, Miguel Ángel (Eds.) Consejo Superior de Investigaciones Científicas y Ediciones Doce Calles. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Smith, Mike U. (2009): *Current Status of Research in Teaching and Learning Evolution: I. Epistemological and Philosophical Issues*. In *Science y Education*.
- Smith, Mike U. (2009): *Current Status of Research in Teaching and Learning Evolution: II. Pedagogical Issues*. In *Science y Education*.
- Ryan, Gregory T. (2008): *Evolution as Fact, Theory, and Path*. In. *Evolution Education Outreach*. 1: 46-52.
- Tidon, Rosana; Lewontin, Richard. (2004): *Teaching evolutionary biology*. In. *Genetics and Molecular Biology*. 27(1): 124-131.
- van Dijk, Ester M; Reydon, Thomas A. C. (2009): *A conceptual Analysis of Evolutionary Theory for Teacher Education*. In *Science y Education*.