

Los niveles de selección: anatomía de un problema y sus consecuencias extradisciplinarias

Estela Santilli

Resumen: El nivel de la jerarquía biológica en que ocurre el proceso de selección natural ha generado un debate prolongado. La selección actúa ¿en genes, células, órganos, organismos, poblaciones, especies o aún en niveles superiores? Mi objetivo es una revisión de algunos conceptos centrales del debate y su extensión a áreas no biológicas. Varios autores, en su rechazo a los argumentos del seleccionismo genético, han adoptado la noción de selección de grupo. Además, existe una variedad de proyectos explicativos de capacidades cognitivas y de la cultura humana en un marco teórico seleccionista. Sin embargo queda en pie la cuestión de la adecuación de la teoría biológica de la evolución en su aplicación a problemas de las ciencias sociales.

Palabras clave: niveles de selección; selección de grupo; evolución cognitiva

Levels of selection: anatomy of a problem and its extradisciplinary consequences

Abstract: The level of the biological hierarchy at which natural selection occurs has generated a longstanding debate. Does selection act on genes, cells, organs, organisms, populations, species, or even higher levels? My aim here is an examination of some central topics of the debate and its extension to nonbiological fields. Several authors, in an attempt to counter the arguments for genic selection, have embraced the notion of group selection. Furthermore, there is a variety of projects to account for human cognitive and cultural evolution under a selectionist framework. However, the question remains whether biological evolutionary theory adequately applies to fields covering topics of the social sciences.

Keywords: levels of selection; group selection; cognitive evolution

Los niveles de selección: anatomía de un problema y sus consecuencias extradisciplinarias

Estela Santilli *

1 INTRODUCCIÓN

Con frecuencia el empleo de conceptos teóricos referidos a entidades o procesos en las ciencias desencadena prolongadas discusiones¹.

Éste es el caso de la controversia sobre los niveles y las unidades de selección a partir en la década de 1960. La misma adquirió importancia epistemológica con los trabajos de George C. Williams, desde 1963 y a partir de 1966 con la aparición de su libro, *Adaptation and natural selection*, un detallado estudio crítico de los conceptos de selección y adaptación y un rechazo vigoroso de la selección de grupos postulada entre otros, por Vero C. Wynne-Edwards (1962, 1980). Precedida de un clima de avances en la teoría biológica, la obra de Williams se convirtió en un clásico para más de una generación de biólogos evolucionistas que en ocasiones tomaron partido a priori por esta opción crítica. A partir de la década de 1970 este hecho estimuló una revisión teórica y empírica de la acción del mecanismo de selección natural y de su concepto asociado de adaptación². El debate se

* Universidad de Buenos Aires. Salguero 2085 4º,18. 1425 Buenos Aires, Argentina. E-mail: estela535@gmail.com

¹ La distinción entre conceptos teóricos y observacionales en el vocabulario de la ciencia fue muy discutida en los círculos filosóficos del siglo 20. Los conceptos teóricos son introducidos por las teorías, denotan entidades, propiedades y relaciones que no son directamente observables como “campo magnético”. La distinción no es absoluta pero no deja de ser interesante cuando una entidad, propiedad o proceso está en debate. El concepto de “gen” es teórico y ello plantea la cuestión de la observabilidad directa e indirecta (Bunge, 1969, pp. 110-115, 490).

² A fines de la década del 70 una publicación inició otro debate: la crítica al programa adaptacionista por Lewontin y Gould (1979). Su sentido era apuntar dardos contra el exceso de

tornó popular con la aparición de *The selfish gene* de Richard Dawkins (1976), un ardiente defensor de la selección a nivel genético, y recalentó el ambiente de la controversia hasta un punto de declarada oposición y el empleo de un lenguaje retórico por cada una de las partes.

La cuestión de la selección de grupo, si bien impulsó el inicio del debate como respuesta a los casos presentados por Wynne-Edwards en 1962, daría con el tiempo lugar a una expansión del darwinismo fuera del contexto estrictamente biológico abarcando explicaciones del altruismo y de otras formas de comportamiento social humano. La sociobiología entra en este paradigma. El empleo de la selección natural en explicaciones evolucionistas de la cultura, el lenguaje y el conocimiento está muy difundido en la actualidad.

Mi propósito en este trabajo³ es en dar cuenta de cambios conceptuales y teóricos planteados por biólogos y filósofos en forma explícita e implícita y delinear su influencia en la fisonomía del debate sobre las unidades de selección. Dichos problemas son indicadores del desarrollo de las teorías científicas mediante la revisión de los conceptos, los esquemas explicativos y la validación empírica de hipótesis. Estos episodios determinaron distintas caracterizaciones de las nociones de selección y adaptación, relación entre fenotipo y genotipo, eficacia biológica, información, influencia causal y poder explicativo, y la propia y controvertida noción de individuo biológico. Todas ellas forman parte de un amplio menú de cuestiones de carácter ontológico y epistemológico⁴ en el que no es de menor importancia la de los niveles jerárquicos en la organización biológica.

Un resultado de la polémica, junto a la ampliación del universo conceptual de los niveles de selección, fue la exploración de estrategias de investigación en diversos campos de la biología, algunos de los cuales fueron identificados con el reduccionismo (Wimsatt, 1984). En la década de 1980 los filósofos adoptaron un lenguaje biológico y los biólogos evolucionistas

explicaciones adaptativas por selección natural. La crítica se dirige también a explicaciones de la evolución conceptual y la cultura. Hay distintas interpretaciones del adaptacionismo (Sterelny & Griffiths, 1999, cap. 10).

³ En función de la extensión del trabajo tomo una selección limitada de autores entre los principales referentes sin abarcar toda la literatura que existe en sobreabundancia.

⁴ Límite la cuestión ontológica a la pregunta sobre categorías naturales de la ciencia, entidades o propiedades, a diferencia de categorías conceptuales convencionales. La cuestión epistemológica se refiere a representaciones de los fenómenos y tipos de explicación de procesos.

se orientaron hacia los problemas epistemológicos y ontológicos para desentrañar cuestiones pendientes acerca de los niveles de selección como la propuesta de una teoría en niveles múltiples para representar esos procesos.

Puede decirse que en determinado momento un aparente consenso reunió a diversos biólogos y filósofos en torno a la propuesta de Richard Lewontin, (1970), de la selección operando en múltiples niveles aunque ello no eliminó los desacuerdos. En este contexto renovado, las nociones de replicador y vehículo introducidas por Dawkins y la de interactor por David Hull, experimentaron modificaciones y críticas. En algunos casos se privilegió una de las nociones como factor de significación evolutiva y en otros se concedió a ambas nociones un lugar de importancia en el proceso de selección.

En el panorama conceptual abierto en el curso del debate surgió un modelo de evolución cultural y de la cognición humana. Su autor, el filósofo Kim Sterelny, emplea una noción extendida de replicador y el concepto de herencia no genética como marco de una reconstrucción de la evolución del rasgo cooperativo atribuido al linaje homínido y en cual la selección de grupo tiene un rol. La cooperación es la base fundamental para el surgimiento y desarrollo de capacidades mentales que distinguen a la especie *homo sapiens* de otras especies sociales.

Algunas conclusiones, aunque provisionarias, pueden ser enunciadas. Una es cautelosa: la controversia no ha terminado a pesar de la inclinación de los participantes por un marco teórico de niveles múltiples de selección en donde se ubican diferentes propuestas. La otra puede señalarse como un rasgo de fertilidad de la controversia: ya es moneda corriente la admisión de las explicaciones sobre la especie humana con datos sobre su evolución conjunta biológica y cultural. Hay programas de investigación de las capacidades cognitivas en un marco naturalista de explicación evolutiva que ponen en tela de juicio la dicotomía entre biología y cultura. Si bien no hay muchos resultados consensuados estos programas estimulan la investigación integrada de disciplinas biológicas y sociales. Desde hace algunos años un proyecto interdisciplinario reúne a psicólogos, biólogos, antropólogos y filósofos para investigar entre otras las nociones de 'instinto', 'aprendizaje', 'heredabilidad', 'canalización', 'universalidad', 'información', 'rasgo codificado genéticamente', 'rasgo heredado', 'rasgo adquirido', y 'ambiente'. Hasta ahora hay publicados dos volúmenes (Carruthers, Laurence & Stich, 2005; *idem*, 2006).

2 NIVELES DE SELECCIÓN ¿UNA CONTROVERSIAS?

Las controversias enfrentan soluciones distintas a un mismo problema. Existen en la filosofía y en las ciencias; las críticas se difunden por medios diversos, foros y publicaciones; se discute la solución a un problema común no siempre formulado en los mismos términos; suelen ir juntos los problemas conceptuales y las cuestiones empíricas y se tiende a la revisión de los conceptos y propuesta de nuevas definiciones; alrededor del debate se forman microcomunidades que adhieren a distintas posiciones; el énfasis puesto en los temas discutidos es distinto en cada uno de los grupos contendientes, acordes con intereses disciplinarios; en las controversias científicas las afirmaciones se fundan tanto en resultados y experiencias de laboratorio como en la propuesta de interpretaciones teóricas y nuevas técnicas de experimentación y formalización; el lenguaje de las controversias suele ir más allá de la función informativa de las proposiciones científicas: abundan las posturas metafísicas muchas veces no explícitas. El lenguaje puede ser metafórico, con intención persuasiva, contener juicios de valor y con frecuencia descalificaciones. Se desarrollan en un tiempo prolongado, a veces con un paréntesis. Su resultado es variado. Pueden provocar la fragmentación de campos de investigación o producir integración y colaboración. En el caso de los niveles de selección se encuentran muchas de estas características aunque quedan dudas acerca de su efecto de integración o solo cierto grado de tolerancia.

3 PRINCIPIOS DE SELECCIÓN

La selección natural es el principal mecanismo de cambio evolutivo postulado por Charles Darwin quien también consideró la posibilidad de la existencia de otros mecanismos de evolución. Lewontin es responsable del enunciado de la estructura abstracta o esqueleto lógico de la selección:

1. Individuos diferentes en una población tienen diferentes morfologías, fisiologías y comportamiento (variación fenotípica).
2. Diferentes fenotipos tienen diferentes tasas de supervivencia y reproducción en diferentes ambientes (eficacia diferencial).
3. Hay una correlación entre padres y descendencia en la contribución de cada uno a las generaciones futuras (la eficacia es heredable) (Lewontin, 1970, p. 1).

Estos requisitos se condensan en la expresión “variación heredable en eficacia biológica”. Lewontin señala también la generalidad del principio de

selección por lo que cualquier tipo de entidad en cualquier nivel si cumple estas condiciones puede ser el foco de la selección natural. No se requiere que la entidad sea biológica⁵.

4 EL CLIMA INTELECTUAL

Las controversias no surgen en un vacío intelectual. Robert Wilson (2007, p. 156) describe los comienzos de la década de 1930 como un semillero de ideas nuevas, en que se produjeron novedades en la construcción de la teoría de la evolución contemporánea. Este autor señala que algunas de esas ideas se gestaron bajo el paraguas intelectual del trabajo experimental en genética en el laboratorio de Thomas Hunt Morgan, conocido como la habitación de las moscas, *fly room*, en la Universidad de Columbia, Estados Unidos. Y como efecto de la construcción de modelos matemáticos y el desarrollo de la genética de poblaciones, en un escenario de contribuciones de nombres conocidos, mencionados por Wilson, como Ronald Fisher, Sewall Wright y Theodosius Dobzhansky entre 1929 y 1937.

Hacia la década de 1950 la selección de grupo tenía buena aceptación en una porción de la comunidad de biólogos. Un grupo de ecólogos en la Universidad de Chicago centraba su interés en los grupos y las poblaciones como totalidades integradas y focos de la selección. Robert Wilson (2007) aporta otros datos de importancia para situar la controversia en un contexto histórico.

5 EL GEN, ¿ES LA UNIDAD CAUSAL?

Darwin dedicó su interés primordial a los procesos de selección individual y aunque consideró casos, - como el comportamiento de insectos sociales, los rasgos de cooperación en los grupos, el carácter moral del hombre,- intrigantes y atípicos para ser considerados de selección individual, no se alejó del paradigma de la selección del individuo: son los organismos individuales los que poseen las propiedades entre las que existe

⁵ La neutralidad del principio de selección dio lugar a la expresión “darwinismo universal” (Dawkins, 1983), “ácido universal” (Dennett, 1996). Pero si bien las tres condiciones expuestas son necesarias, no son suficientes para afirmar que la evolución se ha producido por efecto de la selección natural ya que la reproducción diferencial puede producirse por otros mecanismos como la deriva (*random drift*).

variación en una población y ellos pueden ser seleccionados⁶.

Que Darwin haya puesto su mira en el individuo es razonable si se tiene en cuenta que en la selección hay eliminación de ciertas variantes de los organismos y permanencia de otras. No obstante se ha señalado (Mayr, 1997), que la selección sexual, importante para Darwin, no tiene la misma característica ya que no se trata de eliminación y sobrevivencia sino de capacidad reproductiva.

La introducción de la expresión “unidad de selección” se atribuye a Lewontin (Mayr, 1997). Aunque los conceptos de unidad y de nivel se emplean en conjunto e indistintamente en el análisis la pregunta puede ser dividida: ¿en qué nivel opera la selección natural? Y, ¿cuál es la unidad de selección y su rol, los genes, el organismo, el grupo, otras entidades en niveles superiores? Al separar estos conceptos es posible determinar las propiedades y el rol causal de la entidad considerada como unidad en que opera la selección en el proceso evolutivo. El concepto de nivel está incluido en una teoría de niveles. Podemos preguntar si es empleado pensando en un sistema natural en el sentido ontológico o si es una herramienta o modelo para la descripción de los procesos, qué tipo de relación sostienen los niveles entre sí y como se relacionan en un proceso de selección las diferentes unidades ya que si admitimos una teoría multinivel también se admite que hay más de una unidad de selección.

Wynne-Edwards señaló como selección de grupo a los casos en que los organismos a su costo en eficacia restringen su reproducción, un comportamiento explicado porque de este modo se preserva la provisión de alimento evitando la extinción de la población que resulta beneficiada. En un comentario de su libro *Animal dispersion in relation to social behaviour* Wynne-Edwards describe el comportamiento social de los urogallos como “adaptaciones juiciosas que dejan perplejos a los evolucionistas” (Wynne-Edwards, 1980, p. 198).

Stephen J. Gould afirma que “la doctrina de Williams sirve como un martillo para la selección de grupo” (Gould, 2002, p. 551). En la discusión sobre la unidad de selección, Williams apunta sus dardos al empleo de la adaptación, un concepto que junto al de grupo califica como oneroso o de difícil justificación empírica y hasta teórica. La adaptación es un proceso cuyo producto es una estructura y ésta ha sido diseñada por la selección

⁶ No hay consenso en las interpretaciones ya mientras algunos consideran que Darwin anticipó la selección de grupo, otros como Gould, lo niegan (Gould, 2002, pp. 128, 227).

natural. La pregunta por la unidad de selección es también la pregunta por la entidad que posee la adaptación. La crítica de Williams a la selección de grupo objeta la afirmación de que un grupo puede ser el beneficiario de adaptaciones producto de la selección natural. Esta afirmación, según Williams, revela un uso impropio y descuidado del concepto de adaptación. Son los individuos que forman parte de las poblaciones y de las especies los que poseen las adaptaciones, sean órganos o comportamientos. De acuerdo a la fórmula darwinista, la selección natural opera efectivamente en el nivel individual. Williams aduce como una de las causas que impide la selección de grupo que los mismos están sujetos a sabotaje o subversión interna por parte de un egoísta.

La insatisfacción de Williams por la aplicación incorrecta del concepto de adaptación se expresa en observaciones metodológicas como la falta de casos de comprobación empírica de adaptaciones de grupo. La apelación a la simplicidad o parsimonia de las explicaciones es reiterada:

Consideraciones de parsimonia, sin embargo, exigen que no reconozcamos una organización funcional a menos que tengamos evidencia definitiva para ella. No debemos invocar principios biológicos donde es suficiente con la estadística. (Williams, 1966, p. 257).

Los casos de selección de grupo pueden interpretarse y explicarse por selección individual.⁷ No hay en los grupos rasgos, - adaptaciones - diseñados por la selección natural. Por consiguiente aunque es teóricamente posible la selección de grupo no es importante.

Posteriormente Williams afirma que tampoco los individuos, que son efímeros, son unidades de selección. El gen es unidad de herencia y de selección. Y ello se fundamenta en la estabilidad de los genes que posibilita su transmisión y perpetuación. En décadas posteriores Elliot Sober objetó el argumento de la parsimonia aduciendo que es necesario un razonamiento robusto para negar la selección de grupo: en lugar de una regla metodológica se requiere contar con hechos e hipótesis biológicas (Sober, 1996, pp. 176-177).

La firmeza de la idea del gen como unidad de selección contaba con un

⁷ El ejemplo que discute Williams (1966) es del “corro defensivo” de los bueyes almizcleros contra el ataque de los lobos, protegiendo a individuos no emparentados. Sober lo considera un caso de altruismo de grupo. Williams da la explicación alternativa: no es selección de grupo, puede ser un efecto estadístico (1966, p. 218-219).

trío prestigioso. En sus escritos William D. Hamilton (1964)⁸, Williams (1966), Dawkins (1976, 1982a y 1982b), despliegan argumentos para invocar al gen como unidad de selección desplazando del centro aún a la selección de organismos individuales heredada de la concepción darwiniana. Hamilton argumenta contra la selección de grupo invocando la selección parental o eficacia inclusiva como alternativa a la explicación del altruismo aparente⁹. Este rasgo puede evolucionar cuando el donante está genéticamente relacionado con el receptor de la eficacia.

Pero, ¿cómo explicar el altruismo entre individuos no emparentados? Esto se resuelve por el llamado altruismo recíproco o expectativa de retorno de favores (Trivers, 1971). Para una parte de la comunidad de biólogos ésta fue una explicación razonable. El gen en el centro del proceso evolutivo es “cualquier porción de material cromosómico cuya duración potencial se extienda a suficientes generaciones para servir como unidad de selección natural” (Dawkins, 1976, p. 30).

Una característica de la distinción introducida por Dawkins, replicadores y vehículos para referirse al genotipo y al fenotipo, es la generalidad. Mientras que considera al gen como el principal y prototípico replicador otras entidades también son posibles replicadores. Son “cualquier cosa en el universo del cual se hicieron copias” (Dawkins, 1982a, p. 83). Sus características necesarias son la longevidad, la fecundidad y la fidelidad o exactitud de la copia¹⁰. La distinción concierne tanto a las propiedades como al rol causal que cumple una entidad. Los genes son causas porque transmiten su estructura a través de las generaciones. Los organismos son hospedadores de los genes y son los vehículos paradigmáticos, aunque no los únicos. El énfasis de esta distinción toma formas de coloridas analogías para ilustrar cómo la competencia individual resulta en cooperación: los genes son como los miembros de una tripulación de remeros que compiten

⁸ La regla de Hamilton de eficacia inclusiva: $rb > c$. Siendo r la proporción de genes compartidos entre los individuos, b el beneficio del receptor y c el costo del altruista.

⁹ Williams alude en varias páginas de su libro a la admirable solución de Hamilton al caso de los insectos cooperativos. Dawkins incluye el concepto de eficacia inclusiva (*kin selection*) en su glosario en el que expresa su desagrado por el empleo de esta fórmula en casos en que no hay parentesco o la confusión con casos de selección de grupo (Dawkins, 1982a, p. 289). Samir Okasha (2005) describe los cambios de Williams y Hamilton y su admisión de otros los niveles de selección

¹⁰ La noción fidelidad de la copia como veremos más adelante es discutida por los que postulan múltiples replicadores en la selección (Sterelny *et al.*, 1996).

con otros grupos en una carrera. El entrenador procede a la selección de los mejores para formar el equipo (Dawkins, 1976, pp. 40-41).

6 ¿INTERACTORES O VEHÍCULOS?

El afinamiento de los conceptos imprimió un nuevo estilo a la discusión¹¹. Hull, quien discutió los criterios de individualidad aplicados a las especies, corrige a Dawkins y contribuye a este debate intentando aportar claridad al desentendido reinante sobre el rol de los factores intervinientes en la selección. En el lugar de los vehículos Hull incorpora el concepto de “interactor” con un rol activo en el proceso de selección. En la selección hay dos procesos y no uno, replicación e interacción ambiental. Los interactores “interactúan como un todo cohesivo con su ambiente de tal modo que causan la perpetuación diferencial de los replicadores que los producen” (Hull, 1980, p. 38). El desarrollo es la adecuada conexión causal entre los replicadores y los vehículos. Tomada literalmente, en esta afirmación los interactores parecerían ser la causa de la existencia perpetua de los replicadores o genes. Más Hull admite que los genes replicadores tienen un rol central de tal modo que debe entenderse que su intento es rescatar el rol activo de los interactores y la integración de ambos factores en la selección. Se afirma así que no hay necesidad de dar privilegio causal a uno de los factores, los genes o los organismos. Los replicadores y la interacción con el ambiente son necesarios para la selección.

En la década de 1980 el interés por una perspectiva de múltiples niveles de selección – primeramente propuesta por Lewontin en 1970 –, ocupa buena parte del escenario de la discusión sobre las unidades de selección.

En numerosos trabajos David S. Wilson (1980) y el mismo en conjunto con Elliott Sober defiende la selección de grupo. Estos autores adoptan la perspectiva de la jerarquía biológica que contiene una serie de unidades anidadas (*nested units*) en distintos niveles y se distinguen de los que deno-

¹¹ Lloyd (2001) propone la estrategia de dividir para aclarar. Reconoce cuatro problemas en el debate. 1. El concepto de interactor se refiere al nivel en que ocurren las interacciones del proceso de selección 2. El concepto de replicador alude a la porción del genoma que funciona como unidad de replicación 3. Llama manifestación de adaptaciones al problema de identificar las entidades que adquieren adaptaciones como resultado de la selección y 4. La cuestión de las unidades que en última instancia son beneficiarias del proceso de selección. De este modo espera zanjar la dificultad planteada alrededor del concepto de adaptación por Williams y otros críticos.

minan *naive group selectionists* del pasado. Plantean diversas objeciones al paradigma genético en la selección. Por ejemplo, que la noción de gen replicador es una definición y no un resultado empírico. Entre sus planteos teóricos a favor de la selección de grupo sostienen:

1°. En el proceso de selección lo más interesante son los vehículos que tienen un rol activo.

2°. La estructura de la población es importante para detectar la unidad de la selección. La selección intra-grupo debe ser distinguida de la selección entre grupos. En éstos las poblaciones no aptas son reemplazadas por las aptas.

3°. La eficacia es propiedad de los rasgos no de los organismos o los grupos.

4°. Los grupos son asociaciones locales, temporales que comparten un destino común (Sober & Wilson, 1998).

Estos autores revisan la definición corriente de grupo : “un conjunto de individuos cuya eficacia tiene influencia mutua con respecto a cierto carácter pero no influye en la eficacia de los de afuera del grupo” (Sober y Wilson, 1998, p. 92), y proponen su propio criterio: “Los individuos pertenecen al mismo grupo a causa de sus interacciones y no por que están codocodocodo” (*elbow-to-elbow*) (*ibid.*, p. 93). Y describen una metodología exhaustiva para determinar casos de adaptación en niveles múltiples (*ibid.*, pp. 101-131). También proporcionan elementos pragmáticos de la detección de la selección de grupos aplicada a la industria (*ibid.*, pp. 121-123).

Estos autores no ven justificación para negar la importancia del altruismo como una fuerza de la evolución.

Como “prueba convincente” presentan casos de evolución del altruismo: el de la atenuación de la virulencia del virus Mixoma introducido en Australia en una población de conejos que de acuerdo a estos autores daría sostén a la selección de grupo aunque no sin objeciones (Sober & Wilson, 1998, pp. 45-50). El otro es el de la selección sexual con proporción sesgada hacia el sexo femenino¹².

Con una visión cohesiva de las unidades de selección los autores no consideran necesario que los grupos se mantengan en el espacio o en el

¹² Trivers en un comentario acerca de las hipótesis de estos autores afirma que la explicación de la atenuación de virulencia puede ser resuelta sin necesidad de apelar al lenguaje de selección (Trivers, 1971). Desde una perspectiva pluralista Robert Wilson (2004) analiza estos casos en detalle y concluye que no dan evidencia firme de selección de grupo.

tiempo¹³. Los individuos que permanecen unidos en cuanto a su eficacia evolucionarán como un órgano armonioso de organización a nivel de grupo (Wilson & Sober, 1994).

7 ESPECIES: UNIDADES DE SELECCIÓN

Los cambios conceptuales en el debate mostraron perspectivas muy probablemente influenciadas por diferentes interpretaciones de los procesos evolutivos. Stephen J. Gould y Elizabeth Lloyd (1999) examinan el concepto de adaptación en un sentido completamente distinto al que preocupó a Williams (1966). Dichos autores consideran que la adaptación no es requisito para identificar una entidad como unidad de selección. Su crítica se dirige a la hipótesis de las adaptaciones en el nivel de grupo (que atribuyen a Wilson y Sober). Participan de lo que llaman el “consenso emergente” a favor de la interpretación de los interactores como agentes causales y unidades de selección. Gould y Lloyd invierten en forma importante los roles de los conceptos. El concepto principal en la selección es el de interactor, no el de replicador. Los interactores son unidades de selección y tienen un rol causal. Al defender la idea de la especie como unidad de selección enuncian y revisan los criterios de individualidad¹⁴. Gould y Lloyd asumen que tanto genes, como organismos, demos y especies son individuos darwinianos en la teoría jerárquica de la selección. Deben ser entidades discretas con comienzo, fin y estabilidad, éxito reproductivo diferencial y heredabilidad y además interactuar con el ambiente. Consideran factores de escala en tamaño y tiempo para defender las especies como entidades discretas¹⁵. No se requiere que tengan los mismos límites que los organismos individuales ni que sean espacialmente continuas. “Más bien, las especies obtienen sus propiedades de separación (*bounding*) e integración entre sus

¹³ Ver el ejemplo ficcional de la pareja de grillos que interactúan y se coordinan para cruzar la laguna (Wilson & Sober, 1994) y la crítica de Dawkins a este ejemplo (Dawkins, 1994).

¹⁴ La tesis de la individualidad se presenta como una tesis ontológica de tal modo aquí los autores hacen un compromiso con la realidad de las unidades de evolución. Esta postura no es la única: según un criterio pluralista se puede hablar de unidades de selección sin comprometerse con criterios metafísicos de realidad (*matter of fact*).

¹⁵ Los autores emplean criterios de “alometría” para individualizar a las especies (Gould & Lloyd, 1999). Mark Ridley (2007) hizo una crítica de la relación que establece Gould (en 2002) entre la selección de especies y la teoría de equilibrios puntuados. Dicha relación supone la individualidad de las especies.

subpartes por sus rasgos definitorios de aislamiento reproductivo” (Gould & Lloyd, 1999, p. 11907).

En síntesis: para estos autores no es necesario que haya adaptaciones de especies, aunque sí es posible. Y, siendo individuos darwinianos las especies son unidades de selección. Otra cuestión a resolver es la de las propiedades intrínsecas, – no derivadas – de las especies. Para que la selección actúe sobre una especie ésta debe tener caracteres propios y eficacia propia no derivada de los caracteres de sus individuos componentes. Gould y Lloyd reconocen la dificultad de la propuesta que postula caracteres emergentes de las especies pues para hallarlos se requiere disponer de la historia causal que dé cuenta de su aparición a partir de los niveles inferiores. Consideran mejor solución proponer que una entidad como una especie es una unidad de selección sólo si posee eficacia emergente, una propiedad no reducible a las eficacias de los organismos que la componen¹⁶.

Las especies no suprimen la operación de los niveles inferiores; tales efectos por tanto están disponibles como exaptaciones confiriendo eficacia emergente, una fuente principal de la potencia diferente que las especies adquieren como individuos darwinianos eficaces en la evolución (Gould & Lloyd, 1999, p. 11904).

¿El rol de los genes? Contienen información. Gould señala su atribución causal como “un error lógico, una confusión de contabilidad (*bookkeeping*) con causalidad” (Gould, 2002, pp. 614, 632 y siguientes)¹⁷. Si hay agentes causales ellos son los interactores que interactúan con el ambiente con efectos en factores bióticos y abióticos y algunos de sus rasgos logran éxito reproductivo de modo que el material hereditario pasa en mayor o menor medida a la próxima generación.

8 UNA VARIEDAD DE REPLICADORES NO GENÉTICOS

Dawkins extendió la noción de replicador a los efectos fenotípicos de los genes no confinados al cuerpo del organismo que los alberga. Son efec-

¹⁶ Ver el interesante trabajo en que Okasha, (2005), quien recoge las ideas de Maynard Smith sobre los niveles de selección en toda su carrera; señala que, habiendo aceptado en principio la selección de especies Maynard Smith nunca le dió la importancia concedida por Gould, Eldredge y Stanley.

¹⁷ No parece ser un error lógico sino de categoría. Creo que Gould se refiere a la medida de frecuencia de los genes por un lado y por otro a una categoría ontológica de causalidad.

tos de los genes los nidos de aves, las telas de araña, los diques de los castores. Otros autores retoman como genuina la distinción replicador/interactor para representar a la distinción usual genotipo/fenotipo (Sterelny, Smith & Dickinson, 1996; Sterelny & Griffiths, 1999, cap. 3)¹⁸.

Pero con modificaciones sustanciales. Sterelny propone aplicar el concepto de replicador a entidades no típicas como “el conjunto de recursos del desarrollo que resultan adaptados por transmisión de similitudes a través de las generaciones” (Sterelny, 2001, p. 338). En la misma línea propuesta por Dawkins Sterelny admite la idea informacional del replicador con una concepción más flexible [...] una revisión de la idea seleccionista de los genes (Sterelny & Griffiths, 1999, p. 109).

1°. Los genes no son los únicos replicadores ni tienen un rol causal privilegiado y hay una variedad de replicadores no genéticos, por ejemplo, algunas estructuras de nidos son heredables.

2°. Sterelny, Smith & Dickinson (1996) emplean una noción teleológica de copia pues el proceso de copia es una biofunción: los replicadores contribuyen al proceso en que se reproducen los genotipos y los fenotipos; la función biológica y no la estructura de los replicadores se conserva en la copia.

3°. La similitud entre el replicador y la copia es tal que explica la existencia del mecanismo de copia. Así, un fósil de una hoja no es una copia de la hoja, pues no se replica una función. Los replicadores son unidades de selección que han contribuido a los procesos de desarrollo (Sterelny *et al.*, 1996, p. 389).

La biología, al presente, reconoce que no hay un solo tipo de mecanismo hereditario. La extensión de las entidades que se replican cambia el punto de vista del gen que difundiera Dawkins. Por ejemplo, la madriguera de un pingüino es un replicador y como tal produce copias, es decir que se transmite en un proceso de desarrollo que no es genético. Sterelny y colaboradores (1996) ven un único proceso de evolución biológica que relaciona a toda la variedad de replicadores con los interactores en virtud del éxito reproductivo y efectos fenotípicos de aquellos. Los genes son los replicadores paradigmáticos y los organismos los interactores paradigmáticos

¹⁸ La propuesta de estos autores es una respuesta a las críticas al seleccionismo genético proveniente de otra corriente biológica, la de los investigadores de los sistemas de desarrollo representada por Susan Oyama (1985) y por Paul Griffiths y Russell Gray (1994) entre otros. Hull y Wilkins (2005) califican como conservadora la posición de Sterelny y Griffiths.

pero no son exclusivos. Como anteriormente lo hicieron Wilson y Sober, Sterelny y Griffiths consideran que grupos de organismos pueden ser interactores: bajo el concepto de *superorganismo*¹⁹ son individuos colectivos los grupos que manifiestan integración y coordinación como los montículos de termitas, las colmenas, las tropas de babuinos, los insectos sociales entre otros (Sterelny *et al*, 1996; Sterelny & Griffiths, 1999, pp. 152, 172-177).

9 ¿POR QUÉ NO TERMINÓ LA CONTROVERSI A?

En este punto conviene trazar un breve resumen del recorrido de la controversia sobre las unidades de selección. La lógica de Williams (1966), lo condujo de la unidad de herencia, los genes, a la unidad de selección. Las críticas de Williams, Dawkins y muchos otros, han conducido a un afinamiento de los conceptos propuestos de replicador, vehículo e interactor. Mayr (1997) pensó que para evitar confusión habría que usar el término “*selector*” mientras Eörs Szathmáry y John M. Maynard Smith (1997) proponen el término “*reproductores*” (Szathmáry & Maynard Smith, 1997). Una concepción de diversos niveles y unidades se ha extendido²⁰. Williams (1992) adhirió a una noción informacional de los genes, la unidad *codical* de selección, al afirmar que lo que se copia no es una molécula de ADN sino de la información transcribible codificada por la molécula. En el curso de la discusión el factor causal se desplazó entre los replicadores y los interactores y posteriormente a la idea de una cadena causal en que ambos factores intervienen en el desarrollo y en la selección con importancia evolutiva. La idea es que se busca una visión más integrativa de los procesos en el nivel genético, de desarrollo y de evolución. Okasha (2005) destacó la transformación del estudio de los niveles de selección de una visión sincrónica a una diacrónica. Ya no se trata sólo de la evolución de adaptaciones en niveles jerárquicos preexistentes sino de la evolución de la propia jerarquía en las varias transiciones evolutivas. Pero esto no resuelve los problemas pendientes; uno de ellos es empírico: el de entender cómo interactúan y en interés de quién los diversos niveles operando en conjunto en el proceso de selección²¹.

¹⁹ Okasha (2005) atribuye el concepto de superorganismo a Allee y Emerson.

²⁰ No así en Maynard Smith quien se mantuvo crítico con respecto a la selección de grupo. Okasha (2005) ilustra la posición de Maynard Smith a lo largo de su carrera.

²¹ El caso de la atenuación del virus mixoma en los conejos de Australia muestra la selección actuando en direcciones opuestas en beneficio del grupo avirulento que mantiene con

Junto a la revisión de las definiciones y las propuestas explicativas no reduccionistas, nuevos enfoques son posibles gracias al progreso del conocimiento biológico. El conocimiento más profundo de la estructura y función de los genes en el desarrollo y la consideración de la interacción con el ambiente en que los organismos son agentes activos que construyen sus nichos, – una idea de Lewontin – son factores de influencia en el tratamiento de los procesos de selección y evolución. Junto a ello la preocupación de dejar de lado el excepcionalismo en la explicación de la naturaleza humana ha estimulado a muchos investigadores a explorar más conexiones entre la evolución y el carácter social y cooperativo humano acercando las ciencias sociales y las naturales.

En lo que sigue presento sumariamente una de estas concepciones en que se plantea cómo resolver la tensión entre la competencia y la cooperación en un posible escenario biológicamente hostil pero a la vez social en la evolución homínida.

10 EL PENSAMIENTO EN UN MUNDO HOSTIL

Este es el título de un libro reciente (Sterelny, 2003) en el que se traza un escenario posible como condición para el surgimiento de un sistema cognitivo como el humano²². Es un modelo de la evolución mental humana fundado en datos de diversas disciplinas naturales y sociales y de especulaciones filosóficas plausibles en un marco biológico evolutivo. El modelo emplea los conceptos de herencia extragenética y replicador extendido que incluye los recursos de desarrollo que se generan en la vida social sobre el cimiento de la estructura cooperativa del comportamiento del linaje humano. En el núcleo de la propuesta es ilustrativa esta breve formulación:

Los humanos no heredan sólo genes: ellos heredan recursos epistémicos que constituyen el andamiaje para el desarrollo de habilidades vitales que son características de sus padres. (Sterelny, 2003, p. 171)²³

vida a los conejos.

²² Cognición humana es el conjunto de procesos cerebrales y mentales que nos conectan con el mundo circundante, así como los estados comunes de percepción, y otros más sofisticados como la conciencia, el razonamiento, el juicio, en suma los procesos pensantes los cuales no están ajenos a las emociones.

²³ Se admite actualmente (no sin discusión) que los sistemas de herencia son de distinto tipo: genético, epigenético, de conducta y simbólicos y todos relacionados con la evolución.

Por recursos epistémicos entiende toda clase de herramientas físicas, sociales y comportamentales con que los organismos, humanos o no humanos desarrollan su vida. En el linaje humano un proceso atípico de evolución ha dado como producto un sistema cognitivo constituido por habilidades como la capacidad de elaborar representaciones complejas del mundo externo²⁴.

Una idea de Lewontin (1983), que Sterelny retoma es que los organismos construyen su ambiente en función de aspectos de su mundo que le son relevantes²⁵.

Las capacidades distintivas humanas se generan en un proceso de confluencia de: cooperación, interacción de linajes en evolución con su ambiente, construcción acumulativa de nicho y la selección para la plasticidad. El hipotético escenario de los homínidos es de hostilidad biológica en la competencia por el alimento, la pareja, el refugio. También es socialmente hostil en cuanto prevalece el interés del individuo cuyo éxito reproductivo se traduce en eficacia biológica de acuerdo a los principios darwinistas. Este hecho puede confirmarse por estudios de primatología, datos antropológicos y arqueológicos y de otras disciplinas sociales.

Los ingredientes esenciales en este escenario son: la construcción acumulativa de nicho, la cooperación y la selección para la plasticidad fenotípica que posibilita adquirir, conservar y transmitir numerosas habilidades.

La construcción acumulativa de nicho produce modificación cultural, y sus efectos son copiados en la imitación, el aprendizaje y la transmisión de tradiciones²⁶. Esto da lugar a que se desarrollen estructuras sociales que permiten superar la condición de subversión interna que afecta al grupo, el

(Jablonka & Lamb, 2005).

²⁴ Representación es un concepto empleado en varias disciplinas atentas a la arquitectura del conocimiento humano entre ellas la neurociencia y la psicología. En psicología alude a estados que median entre el agente y el mundo externo.

²⁵ Esta premisa ha sido elaborada en detalle en la teoría de la construcción de nicho de Laland, Odling Smee y Feldman (2001).

²⁶ Los organismos recogen información del ambiente mediante detectores sensibles diversos. Algunos detectores son automáticos, señales químicas (ej. feromonas de hormigas o mariposas). Especies con mayor amplitud de variabilidad en su tarea de exploración disponen de claves variables ante las señales del ambiente evitando perder la información útil. Son capaces de manejarse en ambientes translúcidos en los que la información no es manifiesta. El ambiente de evolución de los sistemas cognitivos puede ser informacionalmente opaco, transparente o translúcido (tesis de la complejidad ambiental). Las adaptaciones dependen de la respuesta de los organismos (Sterelny, 2003, cap. 2).

problema del aprovechador (*free rider*). Estas estructuras cumplirían el papel de protonormas, estrategias de obligación de castigar a los tramposos. Para que esto sea posible, debe haber habido simultáneamente el inicio de una importante capacidad psicológica que permite interpretar y predecir a otros agentes²⁷. Otra explicación posible para explicar el mantenimiento de la cooperación es la existencia de rasgos emocionales que crean compromisos de grupo (Sterelny, 2003, pp. 140-145).

Una vez establecida la cooperación una explosión cooperativa desarrolla un escenario social en que son importantes las variables como el tamaño del grupo, el engaño táctico, la estrategia contra el engaño, la comunicación y el castigo a los tramposos. La cooperación extendida incluye defensa, compartir alimento, cuidado de infantes y aprendizaje social cuya transmisión es acumulativa. A través de la cooperación en el transcurso de la evolución se acrecientan los productos sociales y cognitivos en el grupo humano.

La interacción con el ambiente y la construcción acumulativa de nicho constituyen una forma especialmente rica que Sterelny caracteriza como ingeniería epistémica: “Los agentes modifican el carácter informacional de su ambiente y a veces del ambiente de sus descendientes” (Sterelny, 2003, p. 154). De este modo modifican el escenario selectivo de las siguientes generaciones.

En un circuito de realimentación (*feedback loop*) la construcción acumulativa de nicho y sus efectos dependen de una vida intensamente cooperativa en el grupo. A la vez ello depende de que la selección de grupo haya sido de importancia especial en la evolución homínida.

Los grupos han sido unidades de selección.

Un hecho que, según Sterelny, avala la afirmación de la selección de grupo y por tanto la evolución de la cooperación, es que no hubo selección en contra de la conducta de compartir la información a lo largo de las generaciones.

Y agrega que “La fidelidad de la transmisión depende tanto de adaptaciones psicológicas individuales (imitación, aprendizaje, enseñanza deliberada) como de ambientes que promueven el desarrollo”, – *scaffolding developmental environments* (Sterelny, 2003, p. 240).

²⁷ Que se conoce también como la teoría de la mente, una capacidad adquirida sobre la base del tipo de cerebro y de la estructura específica humana.

De acuerdo a Sterelny se trata de una reconstrucción plausible de la evolución cognitiva ya que:

Un avance gradual de nuestro conocimiento de la arqueología, paleobiología y los patrones de especiación humana junto a modelos cuantitativos de evolución pueden convertir las conjeturas en hipótesis; hipótesis no sólo corroborables sino corroboradas. (Sterelny, 2003, p. 122)

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BUNGE, Mario. *La investigación científica*. Barcelona: Ariel, 1969.
- CARRUTHERS, Peter; LAURENCE, Stephen; STICH, Stephen (eds.). *The innate mind: structure and contents*. Oxford: Oxford University Press, 2005.
- . *The innate mind: culture and cognition*. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- DAWKINS, Richard. *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press, 1976.
- . *The extended phenotype*. Oxford: Freeman and Company, 1982 (a).
- . Universal Darwinism. Pp. 403-425, in: BENDALL, Derek S. (ed). *Evolution from molecules to men*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982 (b).
- . Burying the vehicle. *Behavioral and Brain Sciences* **17**: 616-617, 1994.
- DENNETT, Daniel C. *Darwin's dangerous idea*. New York: Simon & Schuster, 1995.
- GOULD, Stephen J., LEWONTIN, Richard. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program. *Proceedings of the Royal Society* **205**: 581-598, 1979.
- GOULD, Stephen J.; LLOYD, Elizabeth. Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism? *Proceedings of the National Academy of Sciences* **96** (21): 11904-11909, 1999.
- . *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: The Beknap Press, 2002.
- GRIFFITHS, Paul E.; GRAY, Russell D. Developmental systems and evolutionary explanation. *The Journal of Philosophy*, **91** (6): 277-304, 1994.
- HAMILTON, William D. The genetical theory of social behavior (I and II). *Journal of Theoretical Biology*: **7**: 1-16, 17-52, 1964.
- HULL, David. Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 311-332, 1980.

- HULL, David; WILKINS, John. Replication. *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Edición electrónica. 2005. Disponible en <<http://plato.stanford.edu/entries/replication/>>
- JABLONKA, Eva; LAMB, Marion J. *Evolution in four dimensions. Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge, MA: The MIT Press, 2005.
- LALAND, Kevin N. J.; ODLING-SMEE, F. John; FELDMAN, Marcus W. Cultural niche construction and human evolution. *Journal of Evolutionary Biology* **14** (1), 22-33, 2001.
- LEWONTIN, Richard. The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**: 1-16, 1970.
- . Genes, organism and environment. Pp. 273-285, *in*: BENDALL, D. S. (ed.). *Evolution from molecules to men*. New York: Cambridge University Press, 1983.
- LLOYD, Elizabeth. Units and levels of selection. An anatomy of the units of selection debates. Pp. 267-291, *in*: SINGH, Rama S.; KRIMBAS, Costas B.; PAUL, Diane B.; BEATTY, John (eds.). *Thinking about evolution: historical, philosophical, and political perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- MAYR, Ernest. The objects of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **94**: 2091–2094, 1997.
- OKASHA, Samir. Maynard Smith on the levels of selection question. *Biology and Philosophy* **20** (5): 989-1010, 2005.
- OYAMA, Susan. *The ontogeny of information: developmental systems and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.
- RICHERSON, Peter J.; BOYD, Robert T.; HENRICH, Joseph. The cultural evolution of human cooperation. Pp. 357-388, *in*: HAMMERSTEIN, Peter (ed.). *Genetic and cultural evolution of cooperation*. Cambridge, MA: MIT Press, 2003.
- RIDLEY, Mark. The evolution revolution [review of “The structure of evolutionary theory”, by Stephen Jay Gould]. *The New York Times*, March 17, 2002. Disponible en <<http://query.nytimes.com/gst/fullpage.html?res=9A00E2DF1330F934A25750C0A9649C8B63&sec=&spon=&pagewanted=1>>. Acceso en 28 Agosto 2007.
- SOBER, Elliott. *La filosofía de la biología* [1993]. Trad. de Tomás R. Fernández y Susana del Viso. Madrid: Alianza, 1996.
- SOBER, Elliott; WILSON, David Sloan. *Unto others: the evolution and psychology of unselfish behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1998.

- STERELNY, Kim; SMITH, K.; DICKINSON, M. The extended replicator. *Biology and Philosophy* **11**: 377-403, 1996.
- STERELNY, Kim; GRIFFITHS, Paul E. *Sex and death*. Chicago: The University of Chicago Press, 1999.
- STERELNY Kim. *The evolution of agency and other essays*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- . *Thought in a hostile world*. New York: Blackwell, 2003.
- SZATHMÁRY, Eörs; MAYNARD SMITH, John M. From replicators to reproducers: the first major transitions leading to life. *Journal of Theoretical Biology* **187**: 555-571, 1997.
- TRIVERS, Robert L. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* **46**: 35-57, 1971.
- WILLIAMS, George C. *Adaptation and natural selection*. New Jersey: Princeton University Press, 1966.
- . *Natural selection: domains, levels, and challenges*. Oxford: Oxford University Press. 1992.
- WILSON, David Sloan. *The natural selection of populations and communities*. Menlo Park: Benjamin/Cummings Publishing Co., 1980.
- WILSON, David Sloan, SOBER, Elliot. Re-introducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral and Brain Sciences* **17**: 585-654, 1994. Disponible en:
<<http://www.bbsonline.org/Preprints/OldArchive/bbs.wilson>>
- WILSON, Robert A. Test cases, resolvability, and group selection: a critical examination of the Mixoma case. *Philosophy of Science* **71**: 380-401, 2004.
- . Levels of selection. Pp. 155-176, *in*: MATTHEN, Mohan; STEVENS, Christopher (eds.). *Handbook of the philosophy of science. Volume 2. Philosophy of biology*. Amsterdam: North-Holland, 2007.
- WIMSATT, Williams. Reductionist research strategies and their biases in the units of selection controversy [1976]. Reeditado en pp. 142-183, *in*: SOBER, Elliot (ed.). *Conceptual issues in evolutionary biology*. Cambridge, MA: The MIT Press, 1984.
- WYNNE-EDWARDS, Vero Copner. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. London: Oliver & Boyd, 1962.