

Subordinación explicativa de la *construcción de nichos* a la *selección natural*

Gustavo Caponi*

Resumen: Cuando se dice que los nichos ecológicos son parcialmente contruidos por los organismos que los ocupan, se está aludiendo a la innegable contribución de los propios seres vivos en la determinación y configuración de las variables que definen sus ambientes ecológicos y selectivos. Sin cuestionar la importancia ecológica y evolutiva de esa idea, y aceptando que la misma pone en el centro de nuestra atención cuestiones que quizá no hayan sido debidamente consideradas por ecólogos y biólogos de la evolución, creo que – en contra de lo afirmado por los principales teóricos de esa temática – no es dable sostener que la construcción de nichos constituya un factor evolutivo concomitante con la selección natural: no es dable pensarla como si fuese un agente que actúa “en conjunción” con la selección natural. La construcción de nichos, en todo caso, es un aspecto de la dialéctica entre el viviente y su medio que inevitablemente debe ser considerado en todas las explicaciones por selección natural. El estatuto explicativo de la construcción de nichos sería análogo, en este sentido, al de la lucha por la vida; pero no al de la selección natural.

Palabras clave: adaptación; construcción de nichos; ecología; evolución; selección natural

Explanatory subordination of *niche construction* to *natural selection*

Abstract: When it's said that ecological niches are partially built by the organisms that occupy them, that means the undeniable contribution of living beings in determining and setting the variables that define their ecological and selective environments. Without reject the ecological and evolutionary significance of that idea, and accepting that it puts at the center of our atten-

* Departamento de Filosofia, Universidade Federal de Santa Catarina. Caixa Postal 476, CEP 88.010-970, Florianópolis, Santa Catarina. E-mail: gustavoandres caponi@gmail.com

tion issues that may not have been properly considered by ecologists and evolutionary biologists, I think - contrary to what is stated by the main theorists of the subject - that is not possible to argue that niche construction constitute an evolutionary factor concomitant with natural selection: it is not possible to think of it as if it were an agent acting “in conjunction” with natural selection. Construction of niches, in any case, is an aspect of the dialectic between the living and their environment that inevitably must be considered in all explanations by natural selection. The explanatory status of niche construction would be similar, in this sense, to the status of struggle for life; but never similar to natural selection status.

Key-words: adaptation; ecology; evolution; natural selection; niche construction

1 INTRODUCCIÓN

En la literatura sobre evolución de los últimos años abundan las referencias a factores causales distintos de la selección natural, y también distintos de otros factores evolutivos clásicos como la deriva génica y la migración. Factores causales que – conforme se nos dice – deberían ser mejor y más considerados a la hora de explicar los más diversos procesos evolutivos. Entre esa pléyade de otros factores, quizá los más destacados y mejor comprendidos sean los constreñimientos ontogenéticos que indudablemente pautan la dirección y la secuencia de los procesos evolutivos (Caponi, 2012). Pero *hay más cosas*; y entre ellas está la llamada *construcción de nichos*¹: una serie de fenómenos, cuya relevancia ecológica y evolutiva es sin duda crucial; y que, no obstante eso, pudieron no haber sido suficientemente considerados en los desarrollos efectivos de la Ecología y la Biología Evolucionaria (Odling-Smee, Laland & Feldman, 2003; Laland & Coolen, 2007; Odling-Smee, 2009).

Pero, sin cuestionar la importancia ecológica y evolutiva de los fenómenos que caen bajo ese rótulo, y aceptando que los mismos pudieron no haber sido debidamente considerados por ecólogos y biólogos de la evolución, creo que – en contra de lo dicho por Kevin Laland; John Odling-Smee; William Hoppitt; y Tobias Uller (2013, p.

¹ Al respecto, véase: Pigliucci & Müller (2010, p. 11); Laland *et al.* (2011, p. 1514); y Laland *et al.* (2014, p. 162).

737) – no es dable sostener que la construcción de nichos constituya un factor evolutivo concomitante con la selección natural: no es dable pensarla como si fuese un agente que actúa “en conjunción” con la selección natural. La construcción de nichos, en todo caso, es uno de los tantos aspectos de esa dialéctica entre el viviente y su medio que debe ser siempre considerada en las explicaciones por selección natural; y es eso que intentaré mostrar en este trabajo.

2 EL VIVIENTE Y *SU* MEDIO

Según Richard Lewontin (1979, p. 143; 2000, p. 43), el concepto de *adaptación* arrastra consigo la idea de una adecuación de los perfiles de los seres vivos a exigencias del ambiente que estarían planteadas y configuradas a priori de la existencia y de las particularidades de dichos seres (Lewontin, 2000, p. 44). Al decir de Lewontin (*ibid.*, p. 43), la “adaptación es literalmente el proceso de encaje de un objeto a una demanda preexistente”; y es así que ella habría sido considerada por la Teoría de la Selección Natural: “Los organismos se adaptan al ambiente porque el mundo exterior adquirió sus propiedades independientemente de los organismos, que se adaptan o mueren” (*ibid.*, p. 43).

Por eso, en contra de esa imagen pasiva de la relación entre el viviente y su medio, Lewontin (1979, p. 143) subraya dos categorías de fenómenos que convergen, y hasta se fusionan, en la idea de *construcción de nichos*: aludo a lo que llamaré “delimitación del ambiente ecológico”; y también a lo que denominaré “transformación del ambiente ecológico”. Dos nociones que no siempre los seguidores de Lewontin – los teóricos actuales de la *construcción de nichos* como John Odling-Smee y Kevin Laland – distinguen claramente de otras dos nociones a las que también habré de referirme más adelante: la *delimitación del ambiente selectivo*; y la *transformación del ambiente selectivo*. Y es claro que la partición entre ambiente ecológico y ambiente selectivo que aquí estoy suponiendo es esa que Robert Brandon (1990, pp. 47-50) supo especificar y resaltar (Caponi, 2012, p. 99).

Lo que estoy denominando *delimitación del ambiente ecológico* es la determinación, en virtud de las características fisiológicas, morfológicas y etológicas de los propios de seres vivos, de cuáles serán los aspectos de su ambiente exterior que resultaran relevantes para la realización

de sus ciclos vitales. A eso aludía Lewontin (2000, p. 51) cuando decía que “los organismos determinan qué elementos del mundo externo están articulados en la configuración de su ambiente y cuáles son las relaciones con esos elementos que son relevantes para ellos”. Es decir: en función de las preferencias alimentares de cada especie animal, de los modos de funcionar de sus órganos sensoriales, de la configuración de su sistema nervioso, de los ritmos de su metabolismo, y también en virtud de la propia morfología de cada especie, se determina qué aspectos del mundo producen un entorno ecológicamente relevante para cada organismo (Lewontin, 2000, p. 52).

Y eso a lo que Lewontin (1979, p. 143) estaba aludiendo ahí – creo que vale subrayarlo – no es exactamente lo mismo que aquello a lo que Jakob Von Uexküll ([1909], 1945, pp. 60-65) aludía con la noción de *umwelt*. Lewontin podría decir, sí, que el *umwelt* de cada especie, el modo en que cada especie registra y decodifica la información proveniente de su entorno (Baravalle, 2014, p. 379), es ciertamente fundamental en la delimitación de su ambiente ecológico. Pero no es por eso que ese ambiente dejará de ser descripto en términos de variables que son manipulables con independencia del registro que de ellas pueda tener el animal cuyo ciclo vital se vea directamente afectado por ellas. Aunque ni la rana ni el sapo perciban un tóxico que contamina el estanque en torno del cual viven, ese elemento afectará más a la rana cuyas incursiones acuáticas son más frecuentes y prolongadas que la del sapo. El tóxico no está en el *umwelt* de ninguna de las dos especies; sin embargo, debido a sus diferentes pautas comportamentales, esa variable integra el *ambiente ecológico* de ambas, afectándolas diferentemente: aunque ni el sapo, ni la rana, puedan percibirla.

Pero, conforme lo señalé, esa delimitación de las variables ecológicas relevantes que resulta del propio viviente, no es el único elemento de la idea de *construcción de nichos*. Hasta ahí se podría pensar en una delimitación de variables ambientales que en nada cambia el estado de dichas variables; y eso no es todo: también se puede hablar de una *transformación del ambiente ecológico* (Odling-Smee *et al.*, 2003, pp. 1-2). Con toda pertinencia, Lewontin – y como él todos los teóricos más actuales de la *construcción de nichos*² – también subraya que “los orga-

² Véase: Sterelny (2001, p. 333); Odling-Smee, Laland & Feldman, (2003, p. 11);

nismos no sólo determinan qué aspectos del mundo exterior son relevantes para ellos en virtud de las peculiaridades de su forma y metabolismo, sino que además ellos activamente construyen, en el sentido literal de la palabra, un mundo alrededor de ellos” (Lewontin, 2000, p. 54). Y es a ese mundo parcialmente autoproducido, no a un entorno exterior predefinido, que el organismo debe adaptarse para sobrevivir (Casanueva & Martínez, 2014, p. 339).

Importa mucho subrayar, por otra parte, que esa *transformación del ambiente ecológico* que también forma parte de lo que se denomina “construcción de nicho”, no excluye los efectos de las actividades de los seres vivos que son deletéreos para los propios organismos que los producen³. El consumo de recursos escasos, que se transforman en desechos que después son tóxicos para los propios congéneres y aun para la propia descendencia de esos consumidores, sería un ejemplo paradigmático de transformación disfuncional del ambiente (Lewontin, 2000, p. 59; Laland, Odling-Smee & Feldman, 2001, p. 117); y es atendiendo a ese tipo de fenómenos que Odling-Smee (2009, p. 73) distingue entre una construcción de nicho positiva y otra negativa: en la primera, nos dice, se incrementa la aptitud de los organismos que la producen; en el segundo caso, esa aptitud decrece.

Así, considerando esto que venimos diciendo, uno puede sentirse inclinado a concluir que la expresión “construcción de nichos” no es más que un nuevo rótulo para un conjunto hechos, que además de ser bastante obvios, también son de larga data conocidos (Odling-Smee *et al.*, 2003, pp. 1-2); y, en cierto modo, los propios teóricos de la construcción de nichos así lo reconocen (*ibid.*, p. xi): siempre se supo que las actividades de los organismos producen cambios en el ambiente (Odling-Smee, 2009, p. 81). En “El papel del trabajo en la transformación del mono en hombre”, sin ir más lejos y para dar un ejemplo sacado de la biblioteca de Lewontin, Engels ya decía que: “Los animales [...] modifican con su actividad la naturaleza exterior [...], y esas modificaciones provocadas por ellos en el medio ambiente repercuten

Odling-Smee (2009, p. 74); y Laland, Odling-Smee & Feldman (2011, p. 1514).

³ Así lo subrayan: Sterelny & Griffiths (1999, p. 268); Lewontin (2000, p. 56); Laland & Coolen (2007, p. 85); Odling-Smee (2010, p. 176); Odling-Smee, Laland & Feldman (2003, p. 1).

[...] en sus originadores, modificándolos a su vez” (Engels, ([1876], 1983, p. 378).

Pero no hay por qué conformarse con precursores aislados: el reconocimiento de que los seres vivos responden a un medio que, en gran parte, es producto de sus propias actividades, es el eje sobre el cual se construyó el concepto de *ecosistema* (Golley, 1993, p. 24). Sin embargo, que esos hechos hayan sido reconocidos, no los hace menos relevantes; y es muy posible que la Biología Evolucionaria haya descuidado algunas consecuencias importantes que de ellos se seguían (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 2; Odling-Smee, 2009, p. 69).

Esta última, de todos modos, es una cuestión que no puede ser dirimida por la Filosofía de la Ciencia: es a los biólogos que compete discutirla. En cambio, lo que sí cabe examinar desde un punto de vista epistemológico, es la pretensión de que la construcción de nichos constituya, como dije al inicio, un agente causal concomitante con la selección natural (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 2)⁴; al punto de poder también llegar a decirse que ella sea algo tan potente cuanto está última (Odling-Smee, 2009, p. 78; 2010, p. 176). La comparación que ahí se insinúa supone una distinción; y es la legitimidad de esa distinción que aquí cabe cuestionar.

3 INTERACCIÓN Y SELECCIÓN

El argumento al que se apela para justificar esa distinción es relativamente simple; y parte de la idea de que las presiones selectivas son agentes causales ambientales que se configuran con independencia de los seres vivos por ellas afectados. Éstos, por lo tanto, deberían ajustarse a esas presiones (Laland & Coolen, 2007, p. 84). Mientras tanto, cuando se alude a la construcción de nichos, las cosas se estarían pensando de otra manera: los efectos de la construcción de nichos, al intervenir en la determinación de las variables del ambiente ecológico, también inciden en la configuración de las presiones selectivas⁵.

⁴ Al respecto, véase: Laland, Odling-Smee & Feldman (2001, p. 117); Laland & Coolen (2007, p. 85); Alvarez (2013, p. 345); y Casanueva & Martínez (2014, p. 339).

⁵ Al respecto, Laland, Odling-Smee & Feldman (2001, p. 117); Odling-Smee, Laland & Feldman (2003, p. 8); Jablonka & Lamb (2005, p. 176); y Casanueva & Martínez (2014, p. 338).

El problema está en la afirmación, insistentemente repetida, de que eso vendría a contradecir una supuesta concepción estándar de la selección natural. Una putativa *concepción estándar* según la cual las presiones selectivas son agentes causales, o variables ambientales, independientes de los seres vivos que ellas afectan e inmunes a los cambios los mismos puedan padecer. La idea de construcción de nichos, en cambio, nos haría pensar en una causación recíproca entre evolución ambiental y evolución orgánica⁶. La cuestión, sin embargo, está en que esa es una representación inadecuada de lo que, bajo todo punto de vista, puede entenderse por *presión selectiva*.

La reciprocidad o co-determinación causal a la que aluden los teóricos de la construcción de nichos, está inevitablemente presente en toda y en cualquier presión selectiva que podamos imaginar. Una presión selectiva nunca puede depender, y acentuarse o atenuarse, en virtud de factores puramente ambientales que quepa considerar con independencia del linaje a ella sometido. Esto es así, antes que nada, porque la propia idea de *presión selectiva* supone la existencia de una población en la cual se dan diferentes estados de un carácter tales que ellos permitan, o un aprovechamiento desigual de una oportunidad ofrecida por el ambiente, o una respuesta también desigual a una amenaza planteada por ese mismo ambiente en el que la población medra.

Para que en una población de hierbas surja una presión selectiva favorable a una mayor resistencia a la falta de humedad, es obvio que no alcanza con que haya sequías. Para ello es necesario que, en dicho linaje, surjan formas variantes que, por sus características heredables, sean más resistentes a la falta de humedad que otras y por eso gocen de un mayor éxito reproductivo diferencial (Brandon, 1990, p. 65; Caponi, 2012, p. 107). De esa manera sí podrá haber cambio transgeneracional en las frecuencias de los estados alternativos de un carácter (Caponi, 2013a, p. 207).

Esa presión selectiva, por otra parte, será más o menos intensa en virtud, no sólo de la frecuencia o la dureza de esas sequías, sino que

⁶ Así nos lo dicen: Odling-Smee, Laland & Feldman (2003, p. 16); Odling-Smee (2009, p. 70); Laland *et al.* (2011, p. 1512); Laland *et al.* (2013, p. 725); Laland *et al.* (2014, p. 162); y Casanueva & Martínez (2014, p. 339).

también dependerá de las diferencias de tolerancia a la falta de humedad que presentes las variantes en pugna. Si esa diferencia no es demasiado marcada, la presión a favor de las variantes más resistentes no será muy intensa; y esto nos indica, otra vez, que las presiones selectivas no se definen por variables puramente ambientales, sino que dependen de las posibilidades que ofrece el propio linaje en evolución.

Pero la imposibilidad de definir presiones selectivas con independencia del linaje que a ellas se sometería, no sólo tiene que ver con la existencia o con la posibilidad de producir estados variantes de un carácter que dicho linaje presente. La *delimitación del ambiente selectivo* – porque es de eso que ahora estamos hablando – también tiene que ver con el modo en el que ese linaje se relaciona, en cada momento de su historia evolutiva, con el entorno en el que sus poblaciones medran.

Uno puede pensar que para un rumiante herbívoro que habita en una sabana infestada de carnívoros que se los quieren devorar, nada podría ser más beneficioso que poder correr con mayor velocidad para así fugarse más fácilmente de esos predadores. Pero si la estrategia defensiva de ese rumiante no es la fuga, y sí hacer frente grupalmente a esos predadores; entonces, la capacidad de correr con mayor velocidad que algunos individuos podrían eventualmente presentar, aun siendo muy común y hereditariamente transmisible, nunca daría lugar a una presión selectiva tendiente a acentuarla y a incrementar su frecuencia.

El modo de vida, el modo de comportarse de esos rumiantes, producto de presiones selectivas pretéritas, determina así la naturaleza de las posibles presiones selectivas subsiguientes a las que el linaje podría quedar sometido. Ya lo decía Monod en *El azar y la necesidad*:

Otra dificultad para la teoría selectiva proviene de haber sido demasiado a menudo comprendida, o presentada, como dependiente de las solas condiciones del medio exterior como agentes de selección. Ésta es una concepción completamente errónea. Porque las presiones de selección que ejercen sobre los organismos las condiciones externas, no son en ningún caso independientes de las performances teleonómicas características de la especie. Organismos diferentes viviendo en el mismo *niche ecológico*, tienen con las condiciones externas (comprendidos los demás organismos),

interacciones muy diferentes y específicas. Son esas interacciones específicas, en parte *escogidas* por el mismo organismo, las que determinan la naturaleza y la orientación de la presión de selección que él sufre. Digamos que las *condiciones iniciales* de selección que encuentra una mutación nueva, comprenden a la vez, y de forma, insoluble, el medio exterior y el conjunto de las estructuras y performances del aparato teleonómico. (Monod, [1970], 1971, pp. 139-140)

Es verdad, Monod confunde y superpone ahí el hablar de organismos con el hablar de linajes (Caponi, 2011); cosa que equivale a confundir el orden de las causas próximas con el orden de las causas remotas (Caponi, 2013a). Pero conforme lo veremos un poco más adelante, ese error también lo cometen – sistemáticamente y desde Lewontin en adelante – todos los teóricos de la construcción de nichos; y creo que, en lo que atañe a ese pasaje de *El azar y la necesidad*, se lo debe pasar por alto para así poder entender el núcleo de lo que Monod quería indicar: las presiones selectivas sólo se configuran a partir del propio linaje en evolución. En ningún caso ellas dependen exclusivamente de condiciones externas a él. Por el contrario, esas presiones dependen de lo que la historia evolutiva pasada ya hizo de ese linaje; y tampoco importa aquí que Monod, un biólogo de laboratorio, haya usado de modo incorrecto el término “nicho ecológico”, confundiéndolo con lo que simplemente hubiese convenido llamar “ambiente externo” (Brandon, 1990, p. 67).

Lo que importa aquí es su clara visión de que el “ambiente selectivo” no se identifica con ese “ambiente externo” (Brandon, 1990, p. 68), dependiendo de una estrategia adaptativa previamente definida. Eso es muy importante para nuestra discusión porque pone en evidencia que la crítica a la supuesta concepción *llave-cerradura* de la adaptación que estaría en la base de las explicaciones por selección natural, es sólo una crítica a una mala comprensión de la naturaleza de dichas explicaciones. Éstas no pueden suponer un modelo *llave-cerradura* de la adaptación, porque las presiones selectivas, siempre e inevitablemente, se delinearán en virtud de los propios linajes en evolución.

Es cierto: los teóricos de la construcción de nichos no sólo aluden a esa *delimitación del ambiente selectivo* tan pertinentemente apuntada por Monod. Aunque en general confunden ambas cosas, ellos también se refieren a una *delimitación del ambiente ecológico* ejercida por los propios

organismos, independientemente de la existencia de variantes seleccionables. En función de su propia plasticidad fenotípica – que incluye no sólo lo que habitualmente llamaríamos “adaptación fisiológica” sino que también abarca modificaciones en preferencias y comportamientos – los seres vivos pueden relacionarse diferentemente con su ambiente ecológico; y estas diferencias, si existen variantes hereditarias que así lo permitan, también redundarán en modificaciones del ambiente selectivo. En este caso, se dirá, serán los propios organismos los que ayudaran a configurar las presiones selectivas que afectarán al linaje; y eso puede considerarse como el mejor ejemplo de que la construcción de nichos puede actuar como un agente evolutivo concomitante con la selección natural.

No hay ahí, sin embargo, ninguna concomitancia entre factores diferentes: lo que ocurre es sólo un ejemplo más de la obvia e insalvable imposibilidad de caracterizar un ambiente selectivo, sin aludir al ambiente ecológico. Aquél, es verdad, no se reduce a éste. El ambiente ecológico por sí mismo, sea cual sea la incidencia de los organismos en su configuración, es insuficiente para delimitar presiones selectivas: éstas, ya lo dije, dependen de una oferta de variantes. Pero no por eso deja de ser perogrullescamente cierto que el ambiente selectivo tampoco puede configurarse sin la intervención de variables ecológicas.

Por eso, en la medida en que las interacciones de los seres vivos en cuestión son claves en la definición de esas variables, también tendremos que aceptar que esas interacciones siempre van a contribuir en la determinación de las presiones selectivas. En realidad, pensar en presiones selectivas sin interacciones ecológicas es como pensar en fuerzas gravitacionales sin cuerpos. Por lo mismo, esas interacciones, de la naturaleza que sean, nunca pueden ser consideradas, entonces, como algo paralelo a las presiones selectivas. Ellas son un elemento constitutivo de dichas presiones; inherentes a ellas. Es como si dijésemos: sin organismos interactuando con el ambiente no hay presiones selectivas; y al decir eso no estamos agregando nada a las explicaciones por selección natural: sólo estamos indicando cómo es que ellas se construyen.

Los cambios comportamentales, hereditarios o aprendidos, nos dan un buen ejemplo de cómo las contingencias ecológicas redundan

en cambios del ambiente selectivo. Mayr ya aludía a ello en *Animal species and evolution*. Ahí podemos leer: “Un desplazamiento hacia un nuevo nicho o zona adaptativa se inicia, casi sin excepción, por un cambio de conducta. Las otras adaptaciones a un nuevo nicho, particularmente las estructurales, se adquieren en segundo término” (Mayr 1963, p. 604)⁷. La estructura va así a la saga del comportamiento, o del uso; pero siempre por la mediación de un mecanismo selectivo.

Es claro, por otra parte, que la eficacia de esos desvíos comportamentales en la configuración de una presión selectiva, depende de que ellos tengan cierta estabilidad, o cierto nivel de *recurrencia ontogenética transgeneracional*; y es por eso que la idea de una *herencia expandida* (Oyama, 1985; Jablonka & Lamb, 2005) puede ser muy importante aquí. Los teóricos de la *construcción de nichos* aluden a ella cuando hablan de “herencia social” y de “herencia ecológica”⁸. La *teoría de los sistemas de desarrollo* tiene una marcada *afinidad electiva* con la *teoría de la construcción de nichos* (Sterelny, 2001; 2009).

Ya dije, sin embargo, que la idea de *construcción de nichos* abarca algo más que esa delimitación de las variables ecológicamente relevantes para ciertos seres vivos que puede redundar en la delimitación de las presiones selectivas. La construcción de nichos también abarca los efectos producidos en el ambiente por el propio accionar de los seres vivos (Laland, Odling-Smee & Feldman, 2011, p. 1514). Tales efectos, se nos dice con toda razón, modifican el ambiente de forma significativa; y eso puede acarrear modificaciones importantes en las variables ambientales que están involucradas en la configuración de las presiones selectivas (*ibid.*, p. 1514): es ahí que aparece *la transformación del ambiente selectivo* que es ejercida por los propios vivientes.

Esto, con todo, tampoco trae demasiadas novedades para la Teoría de la Selección Natural. La modificación del ambiente que las plantas producen al almacenar más humedad en sus tejidos, es un fenómeno ecológico que podrá tener, o no tener, efectos evolutivos –

⁷ Los teóricos de la *construcción de nichos* también citan esta tesis de Mayr como precursora de sus propias tesis (Odling-Smee, Laland & Feldman, 2003, p. 29).

⁸ Al respecto véase: Laland, Odling-Smee & Feldman (2001, pp. 118-119); Sterelny (2001, pp. 337-338); Odling-Smee, Laland & Feldman (2003, p. 12); Odling-Smee (2009, pp. 80-81); y Laland, Odling-Smee & Feldman (2011, p. 1514).

podrá o no resultar en presiones selectivas – dependiendo, otra vez, de que en esa población surjan, o no, variantes heredables que permitan una respuesta más eficiente a esa nueva configuración del ambiente que las propias hierbas generaron. El cambio que los seres vivos producen en el ambiente, redundando en las modificaciones de esas interacciones ecológicas que necesariamente están entre los factores constituyentes de una presión selectiva; pero los agentes del cambio evolutivo siguen siendo las propias presiones selectivas.

Eso también vale para esas modificaciones del ambiente ecológico que hasta pueden ser consideradas como *extensiones del fenotipo* (Dawkins, 1999). La creación de estructuras complejas, como los diques de los castores y los hormigueros, generan la posibilidad de presiones selectivas distintas de aquellas que premiaron la propia capacidad de generar esas estructuras. La propia existencia de estas últimas, puede redundar en presiones selectivas que premien variantes hereditarias que posibiliten una interacción, o un uso, más eficiente de esos productos de la tecnología animal. Y eso tampoco deja de aplicarse a la cultura (Alvarez, 2013, p. 353).

Se puede decir, incluso, que “el pensamiento simbólico creó un ambiente cultural al cual el cerebro se adaptó” (Laland & Coolen, 2007, p. 87). Pero lo ahí ocurrido debe entenderse en los términos seleccionistas en los que Jacques Monod pensó la relación evolutiva entre pensamiento y lenguaje cuando su Lección inaugural de la *Cátedra de Biología Molecular* del *Collège de France*, el 3 de noviembre de 1967:

La aparición del lenguaje habría podido preceder, tal vez desde tiempo, la emergencia del sistema nervioso central propio de la especie humana y contribuir de manera decisiva a la selección de las variantes más aptas para utilizar todos los recursos. En otros términos, es el lenguaje quien habría creado al hombre, más que el hombre el lenguaje. (Monod, 1972, p. 33)

4 LA ADAPTACIÓN

Creo, por fin, que esto que venimos diciendo también sirve para desestimar la idea de que el reconocimiento de esa incidencia de los organismos en la configuración de las presiones selectivas que afectan a sus linajes, nos exija ajustar el concepto evolutivo de *adaptación* atendiendo a las críticas que Richard Lewontin le formulara ya en los

fines de los años setenta. Esas críticas de Lewontin apuntaban en la dirección errada: la idea llave-cerradura de la adaptación no es algo propio de la teoría darwiniana. Nada en la Teoría de la Selección Natural nos conduce a pensar a la adaptación como el acomodamiento pasivo, o el simple encaje, del organismo a un nicho ya antes definido; y todo en ella nos lleva a pensar la adaptación en otros términos.

Esto es así, en primer lugar, porque las presiones selectivas son fenómenos que se verifican en el plano poblacional: ellas no son fenómenos que actúen y sobre los tejidos y partes de los organismos. Además, y en consonancia con lo anterior, las adaptaciones que resultan de esas presiones – las adaptaciones en el sentido evolutivo de la expresión – tampoco son fenómenos organísmicos, u ontogénicos (Sober, 1984, p. 204): ellas, como ocurre con las propias presiones selectivas, son fenómenos poblacionales (Futuyma, 2005, p. 545). Y aquí estoy suponiendo la distinción entre adaptación en sentido evolutivo y adaptación en sentido fisiológico (Griffiths, 1999; Caponi, 2014).

Pese a que los teóricos de la construcción de nichos parezcan no querer entenderlo (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 18; Odling-smee, 2010, p. 176), en esta discusión no se puede olvidar que, desde el punto de vista de la Teoría de la Selección Natural, las adaptaciones no son acomodaciones de los organismos a contingencias ambientales (West-Eberhard, 1998); y tampoco son modificaciones del ambiente producidas los organismos, como pueden serlo la tela que teje una araña o el túnel cavado por un topo. Las adaptaciones no son, en suma, modificaciones organísmicas: son atributos de linajes; son modificaciones en los estados de un carácter causadas por la selección natural (Caponi, 2013b, pp. 106-107). No hay por qué pensar que allí anide un compromiso con la idea de una simple acomodación del organismo a un entorno predefinido. Si Lewontin hubiese leído a Monod, no hubiese escrito lo que escribió a ese respecto.

Es esa confusión entre el plano de los procesos organísmicos y el plano de los procesos evolutivos, la que permite que alguien diga que la construcción de nichos sería un concepto “mucho más obvio que la selección natural porque es mucho más fácil observar organismos individuales construyendo sus nichos que observarlos siendo afectados por la selección natural” (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 1). Lo que

no se está viendo ahí es que la selección natural jamás podría ser observada actuando sobre organismos: ella es un agente que modifica estados de linajes y no estados organizmicos. No es una cuestión de dificultad epistémica; es una cuestión de *imposibilidad ontológica*.

Todas estas consideraciones, por otra parte, también nos permiten advertir el error que se esconde en la tesis según la cual “la adaptación depende tanto de la selección como de la construcción de nichos” (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 3). Se puede aceptar, sin duda, que las modificaciones funcionales del hábitat producidas por algunos organismos, puedan ser consideradas como adaptaciones en el sentido organizmico, fisiológico o auto-ecológico. En lo tocante eso podríamos pensar en un continuo que va desde la construcción de un nido, o de una casa, hasta una acomodación fisiológica, sea ella duradera como la aclimatación, o momentánea como la sudoración. Pero ahí siempre estamos en el plano de fenómenos fisiológicos y auto-ecológicos; que aunque ciertamente tendrán impacto evolutivo, no por ellos son – ellos mismos y en sí mismos – procesos evolutivos (Caponi, 2013a, p. 211).

Ya si hablamos de adaptaciones en sentido evolutivo, lo que habrá que explicar es el surgimiento de las capacidades fisiológicas, motoras, y cognitivas que permiten tanto esas acomodaciones *más pasivas*, como esas manipulaciones funcionales del ambiente que los teóricos de la construcción de nichos tan pertinentemente resaltan. Y ahí, nuevamente, tendremos que recurrir a la selección natural. Lo haremos directamente, o indirectamente; pero lo haremos. La vía indirecta es la que seguirá en el caso de una explicación de la capacidad de construir un nido, o cualquier otro instrumento, que apele a una capacidad transgeneracional de acumular el aprendizaje tecnológico. El surgimiento de esa capacidad de acumulación y transmisión cultural deberá ser explicado por selección natural. Sin que eso implique negar, por supuesto, que dicha capacidad, pueda incrementarse, ella misma, por aprendizaje; y también redundar en el delineamiento de nuevas presiones selectivas.

Pero, en contra de lo que los teóricos de la construcción de nichos parecen pensar, lo que no hay, son dos vías para la explicación evolutiva de la adaptación (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 18). Hay una sola: la de la selección natural. Aunque sí puedan existir dos vías para la con-

secución de lo que podría llamarse la adaptación en sentido organísmico: una vía que implica la simple acomodación y otra vía que supone la modificación funcional del ambiente. Y es claro que estas dos vías de la adaptación organísmica deben ser consideradas tanto en el ámbito de la Fisiología como en el ámbito de la Ecología; pudiéndose también inferir que ambos órdenes de procesos no sólo supondrán capacidades cuya existencia merece explicaciones evolutivas, sino que también tendrán efectos evolutivos.

Pero procurar esas explicaciones y esos efectos, es asunto de investigación biológica. A la Filosofía de la Biología sólo le toca ayudar a evitar que esa investigación se vea obstaculizada por confusiones conceptuales en sus puntos de partidas; y creo que los teóricos de la construcción de nichos han incurrido en varias de esas confusiones, que me pareció pertinente señalar. Porque su superación puede contribuir tanto a un mejor planteamiento de los verdaderos problemas de investigación que la construcción de nichos plantea, como a una transposición didáctica de esa temática que sea más eficiente y no contribuya a la consolidación de nuevos errores.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVAREZ, Juan Ramón. Selección natural y construcción de nicho: una ¿dialéctica? evolucionista. *Contrastes, Revista Internacional de Filosofía*, **18** (Suplemento): 343-355, 2013.
- BARAVALLE, Lorenzo. Valsa para carrapatos. *Scientiae Studia*, **12** (2): 379-388, 2014.
- BRANDON, Robert. *Adaptation and Environment*. Princeton: Princeton University Press, 1990.
- CAPONI, Gustavo. La distinción entre linajes y sistemas: una contribución al entendimiento de la individualidad de los taxones biológicos. *Filosofia e História da Biologia*, **6**(1): 27-47, 2011.
- . *Réquiem por el centauro: aproximación epistemológica a la Biología Evolucionaria del Desarrollo*. México: Centro Lombardo Toledano, 2012.
- . El concepto de presión selectiva y la dicotomía próximo-remoto. *Aurora*, **25** (36): 197-216, 2013 (a).
- . Teleología naturalizada. *Theoria*, **76**: 97-114, 2013 (b).

- . Contra el neolamarckismo escolar: la representación fisiológica de la adaptación como obstáculo epistemológico para la comprensión de la Teoría de la Selección Natural. *Acta Scientiae*, **16** (2): 189-199, 2014.
- CASANUEVA, Mario; MARTÍNEZ, Maximiliano. Marcos causales y síntesis teórica en Biología. *Acta Scientiae*, **16** (2): 330-344, 2014.
- DAWKINS, Richard. *The extended phenotype*. Oxford: Oxford University Press, 1999.
- ENGELS, Friedrich. El papel del trabajo en la transformación del mono en hombre [1876]. Pp. 371-382, *in*: MARX, Karl; ENGELS, Friedrich. *Obras escogidas*. Moscú: Progreso, 1983.
- FUTUYMA, Douglas. *Evolution*. Sunderland: Sinauer, 2005.
- GOLLEY, Frank. *A history of the ecosystem concept in Ecology*. London: Yale University Press, 1993.
- GRIFFITHS, Paul. Adaptation and Adaptationism. Pp. 3-4, *in*: WILSON, Robert; KEIL, Frank (eds.). *The MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences*. Cambridge: MIT Press, 1999.
- JABLONKA, Eva; LAMB, Marion. *Evolution in four dimensions*. Cambridge: MIT Press, 2005.
- LALAND, Kevin; COOLEN, Isabelle. La construction de niche: de la culture jusque dans nos gènes. *Les dossiers de La Recherche*, **27**: 84-89, 2007.
- LALAND, Kevin; ODLING-SMEE, John; FELDMAN, Marcus. Niche construction, ecological inheritance, and cycles of contingency in evolution. Pp. 117-126, *in*: OYAMA, Susan; GRIFFITHS, Paul; GRAY, Russell (eds.). *Cycles of contingency*. Cambridge: MIT Press, 2001.
- LALAND, Kevin; ODLING-SMEE, John; STERELNY, Kim; ULLER, Tobias; HOPPITT, William. Cause and effect in Biology revisited: is Mayr's proximate-ultimate dichotomy still useful? *Science*, **334**: 1512-1516, 2011.
- LALAND, Kevin; ODLING-SMEE, John; ULLER, Tobias; HOPPITT, William. More on how and why: "Cause and effect in Biology" revisited. *Biology & Philosophy*, **28**: 719-745, 2013.
- LALAND, Kevin; ODLING-SMEE, John; ULLER, Tobias; STERELNY, Kim; FELDMAN, Marc; MÜLLER, Gerd;

- MOCZEK, Armin; JABLONKA, Eva. Does evolutionary theory need a rethink? – Yes, urgently. *Nature*, **514**: 161-164, 2014.
- LEWONTIN, Richard. La adaptación. Pp. 139-152, *in: Evolución*. Barcelona: Labor, 1979.
- . *The triple helix: gene, organism and environment*. Cambridge: Harvard University Press, 2000.
- MAYR, Ernst. *Animal species and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1963.
- MONOD, Jacques. *El azar y la necesidad* [1970]. Caracas: Monte Ávila, 1971.
- . Lección inaugural de la *Cátedra de Biología Molecular del Collège de France* [3 de noviembre de 1967]. Pp. 10-43, *in: SENENT-JOSA, Joan (ed.). Del idealismo físico al idealismo biológico*. Barcelona: Anagrama, 1972.
- ODLING-SMEE, John. Niche construction in evolution, ecosystems and Developmental Biology. Pp. 69-92, *in: BARBEROUSE, Anouk; MORANGE, Michel; PRADEU, Thomas (eds.). Mapping the future of Biology*. New York: Springer, 2009.
- . Niche inheritance. Pp. 175-208, *in: PIGLIUCCI, Massimo; MÜLLER, Gerd (eds.). Evolution: the extended synthesis*. Cambridge: MIT Press, 2010.
- ODLING-SMEE, John; LALAND, Kevin; FELDMAN, Marcus. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- OYAMA, Susan. *The ontogeny of information*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.
- PIGLIUCCI, Massimo; MÜLLER, Gerd. Elements of an extended evolutionary synthesis. Pp. 3-17, *in: PIGLIUCCI, Massimo; MÜLLER, Gerd (eds.). Evolution: the extended synthesis*. Cambridge: MIT Press, 2010.
- SOBER, Elliott. *The nature of selection*. Chicago: Chicago University Press, 1984.
- STERELNY, Kim. Niche construction, developmental systems, and the extended replicator. Pp. 333-350, *in: OYAMA, Susan; GRIFFITHS, Paul; GRAY, Russell (eds.). Cycles of contingency*. Cambridge: MIT Press, 2001.

- . Novelty, plasticity and niche construction: the influence of phenotypic variation on evolution. Pp. 93-110, *in*: BARBEROUSE, Anouk; MORANGE, Michel; PRADEU, Thomas (eds.). *Mapping the future of Biology*. New York: Springer, 2009.
- STERELNY, Kim; GRIFFITHS, Paul. *Sex and death*. Chicago: Chicago University Press, 1999.
- VON UEXKÜLL, Jakob. *Ideas para una concepción biológica del mundo* [1909]. Buenos Aires: Espasa-Calpe, 1945.
- WEST-EBERHARD, Mary-Jane. Adaptation: current usages. Pp. 8-14, *in*: HULL, David; RUSE, Michael (eds.). *Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998.

Data de submissão: 25/05/2015

Aprovado para publicação: 22/04/2016