

EPISTEMOLOGÍA E HISTORIA DE LA CIENCIA

SELECCIÓN DE TRABAJOS DE LAS XVIII JORNADAS

VOLUMEN 14 (2008)

Horacio Faas
Hernán Severgnini

Editores



ÁREA LOGICO-EPISTEMOLÓGICA DE LA ESCUELA DE FILOSOFÍA
CENTRO DE INVESTIGACIONES DE LA FACULTAD DE FILOSOFÍA Y HUMANIDADES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons atribución NoComercial-SinDerivadas 2.5 Argentina



La “temporización” de los criterios sobre la emergencia evolutiva

Luciana Pesenti*

Introducción

El objetivo general de este trabajo es examinar la relación entre algunas cuestiones de carácter formal y ciertas interpretaciones acerca de la teoría jerárquica de la selección natural, y mostrar cómo esta relación condiciona la extensión de los criterios sobre la emergencia evolutiva. Puntualmente se sostendrá que este condicionamiento, aposentado en dos interpretaciones claves, torna controvertida la distancia crítica entre los criterios sobre la emergencia y las herramientas promovidas en el contexto de las descripciones estadísticas del cambio evolutivo.

En base a este objetivo, la estrategia a seguir se expondrá a través de los siguientes puntos: (i) reconstruir brevemente los pasos fundamentales de la formulación matemática de Price; (ii) caracterizar el desafío interpretativo de la representación jerárquica de la selección natural cristalizado en dos polos de significación: SMN1 y SMN2 (selección de multi-nivel uno y dos respectivamente); (iii) analizar las esferas de actuación de estos significados en el marco del criterio de “aptitudes emergentes” (Gould, 2004) a la luz de una crítica a éste sostenida por S. Okasha (2006); (iv) finalmente, se examina el valor diagnóstico del concepto de emergencia en el grueso de la discusión sobre la teoría jerárquica de la selección respecto a la relación entre estos dos significados y las herramientas formales en juego.

La ecuación de Price

En esta sección presentaré los elementos básicos de la formulación matemática que G. Price (1970, 1972) elaboró para describir el cambio evolutivo. Esta descripción se vale de ciertas expresiones formales cuya aplicación en los estudios biológicos permite articular variadas representaciones del cambio evolutivo debido en parte a su generalidad. En otras palabras, en su redacción aparecen variables que pueden ser reemplazadas por otras sin que esto modifique la corrección de las primeras, dado que no dependen de la naturaleza de las entidades cuyos cambios se describen.¹

Ahora bien, el formalismo de Price puede emplearse en dos niveles: en un escenario de un único nivel evolutivo o en uno de múltiples niveles. Con relación a la primera alternativa, partimos de una población de individuos que designamos con la letra K . Suponemos que esta población varía con respecto a cierto carácter fenotípico z . Distinguimos z_i para referirnos al valor del carácter de una entidad i^{th} de la población K y z_1 para el valor promedio del carácter en la población entera, que se determina a través de la expresión $z_1 = 1/n \sum_1^n z_i$.

Es claro que esta especificación no basta aún para describir el cambio evolutivo de z . Ciertamente debemos considerar otro componente. Sea w el éxito reproductivo (o aptitud reproductiva). Así, w_i representa el número total de descendientes que la entidad i^{th} de la población K produce. La fórmula $w_i = w_i/w_1$ expresa el valor del éxito reproductivo de la entidad i^{th} , mientras que $w_1 = 1/n \sum_1^n w_i$ su valor promedio en la población entera.

* UNC

La incursión matemática de Price continúa y se extiende ahora a la transmisión del carácter fenotípico z . Por esta razón, introducimos una nueva expresión z_1' para referirnos al valor promedio del carácter fenotípico en los descendientes de una entidad i^{th} de la población K . En este punto, el fenómeno de la transmisión hereditaria impone la siguiente distinción: si la transmisión de una generación a otra tiene lugar de forma tal que cada entidad trasmite fielmente el carácter fenotípico a cada uno de sus descendientes entonces, $z_1' = z_i$ para cada entidad i^{th} . Si, por el contrario, las entidades de K muestran un sesgo o desviación en la transmisión entonces, el valor promedio de los caracteres en la generación venidera será diferente al de la población K . En la derivación de la ecuación de Price, Δz_1 expresa esta desigualdad entre el valor del carácter en i^{th} y su valor en la generación venidera.

Hemos incorporado de este modo otra población, dado que lo que interesa conocer es el cambio evolutivo de z de una generación a otra. Si este cambio tiene lugar, entonces cabe esperar que z_1' sea diferente de z_1 .

El mérito de la ecuación de Price reside en que a través de un conjunto acotado de condiciones (covarianza (Cov) y expectación (E)), provee una exitosa combinación entre las siguientes expresiones:

$$w_1 \Delta z_1 = \text{Cov}(w_i, z_i) + E(w_i \Delta z_i) \quad (1)$$

El componente que interesa determinar es Δz_1 , esto es, el cambio que tiene lugar en el valor promedio del carácter fenotípico de una generación a otra. Δz_1 aparece multiplicado por w_1 que es un valor constante. La ecuación particiona Δz_1 en dos requerimientos evolutivos fundamentales e incuestionablemente intuitivos.

El primer término, $\text{Cov}(w_i, z_i)$, expresa la covarianza entre éxito reproductivo w_i y carácter fenotípico z_i . Si z_i y w_i están disociados, entonces $\text{Cov}(w_i, z_i) = 0$.

El segundo término, $E(w_i \Delta z_i)$ expresa el valor promedio de la transmisión hereditaria de z . Aquí puede darse que $E(w_i \Delta z_i) = 0$ cuando cada entidad trasmite sin sesgo el carácter en cuestión; o que $E(w_i \Delta z_i) \neq 0$ cuando se produce tal sesgo en la transmisión del mismo de los progenitores a los descendientes.

Como podemos observar, la ecuación de Price (1) expresa matemáticamente dos desiderátum cruciales de la teoría evolutiva: covarianza entre éxito reproductivo y carácter fenotípico ($\text{Cov}(w, z)$); y transmisión a la siguiente generación de los caracteres que han incrementado el éxito reproductivo de los progenitores, ($E(w \Delta z)$). Al estructurar la relación entre dos estos componentes, Price proporciona un asiento formal para la descripción del cambio evolutivo.

Es importante destacar que la formalización de estas pautas evolutivas puede ser tematizada desde diversos ángulos. En otras palabras, la expresión (1) también adquiere un estatus relevante por el surgimiento de inferencias pre-formales a partir de su base de exploración. El término pre-formal cobra sentido puesto que determinadas derivaciones sobrepasan los aspectos básicos de la elaboración de Price que prescinde de lo que presuntamente se "conecta causalmente", describiendo el cambio evolutivo a través de herramientas estadísticas.

El tipo de inferencia pre-formal al que haremos referencia se concibe en torno a la distinción entre z (carácter fenotípico) *seleccionado directamente* cuando $\text{Cov}(w_i, z_i) \neq 0$ se presume debido a una conexión causal directa entre carácter y éxito reproductivo; y z

seleccionado indirectamente cuando $Cov(w_i, z_i) \neq 0$ se presume por la incidencia tangencial (no directa) de algún otro factor en los componentes covariantes.

Con esta distinción a mano, veamos cómo se puede extender el lenguaje de la ecuación de Price al escenario jerárquico de la selección natural.

Selección en múltiples niveles

Un copioso número de estudios examinan procesos de cambio evolutivo amparando o rechazando la sede de estos procesos en algún particular nivel de organización biológica. Una razón de esto reside en el corazón de la teoría jerárquica de la selección natural: una interesante forma de “lucha” anclada en la discusión sobre la expansión promovida (teórica, empírica, metodológica) de la selección organísmica. Tal expansión ha originado en la literatura evolucionista contemporánea una gran profusión de conceptos cuyas interrelaciones distan muchas veces de ser claras. S. J. Gould, entre otros, afirma este punto de manera muy explícita (2004, pág. 683):

[E]ste tema y su literatura [refiriéndose a los criterios para determinar la naturaleza jerárquica de la selección] han estado inusualmente plagados de confusiones conceptuales y disputas sobre la terminología y las definiciones básicas.

Este hecho explica por qué algunos autores como Arnold y Fristup (1982), Sober (1984), Mayo y Gilinsky (1987), Brandon (1988, 1990), Damuth y Heisler (1988), Okasha (2001, 2006) han intentado individualizar y examinar, en medio de este fárrago conceptual, algunas perspectivas de nucleación alternativas sobre la actuación de la selección en múltiples niveles. En este contexto, el estudio de Okasha (2006) en su *Evolution and the Levels of Selection* remite a la clasificación de Damuth y Heisler (1988) entre SMN1 y SMN2 (selección de multi-nivel uno y dos). Siguiendo a estos autores, Okasha considera que la selección de multi-nivel puede ser interpretada de dos maneras: o bien tomando a las partes o partículas (individuos) de una colección (por ejemplo, un grupo) como asiento de la agencia de la selección, o bien a la colección de estas partículas como tal. Al primer caso refiere SMN1 y al segundo SMN2.

Ahora bien, estas dos interpretaciones proporcionan más que formas cristalizadas de organización conceptual. Por lo pronto, restringiremos la consideración de SMN1 y SMN2 al dominio de la ecuación de Price con los recursos formales expuestos en el punto anterior.

Como vimos, la fórmula:

$$w_1 \Delta z_1 = Cov(w_i, z_i) + E(w_i \Delta z_i) \quad (1)$$

expresa la ecuación de Price para una población de entidades que ocupan el mismo nivel jerárquico. Pero la ecuación, a su vez, puede ser generalizada a un escenario de múltiples niveles evolutivos. En ese caso partimos de la expresión (1) pero desdoblándola en los dos significados vistos: SMN1 o SMN2. De manera que, o bien la fórmula se particulariza al caso en que sus términos son interpretados en atención a las partículas como los agentes primarios de selección (SMN1); o bien al caso en que las colecciones constituyen el nivel relevante (SMN2).

En el primer caso, aplicándose a SMN1, la ecuación toma la siguiente forma:

$$w_1 \Delta z_1 = Cov(W, Z) + E(Cov(w, z)) \quad (2)$$

Aquí la ecuación expresa el cambio total de un rasgo particular Δz_1 como la suma de dos componentes al modo en que ya vimos, aunque con una diferencia que debemos tomar en cuenta:

el primer componente $Cov(W, Z)$ representa *el efecto de un nivel colectivo de selección* (mediante la asociación entre éxito reproductivo y caracteres fenotípicos respectivamente colectivos (W, Z)) *sobre un carácter particular* Δz_1 . Mientras que el segundo componente $E(Cov(w, z))$ representa *el efecto de un nivel particular de selección sobre dicho rasgo particular*. Por lo tanto, ambos términos de la fórmula describen el cambio evolutivo correspondiente a un carácter particular en el sentido de SMN1.

La caracterización de la ecuación en términos de SMN2 presenta la siguiente forma:

$$W_1 \Delta Z_1 = Cov(W_v, Z_v) + E(W_v \Delta Z_v) \quad (3)$$

A diferencia de (2), en la expresión (3) ambos términos representan *el efecto de un nivel colectivo de selección sobre un rasgo colectivo*.

Otra herramienta estadística que se relaciona con estos dos ejes interpretativos es el "análisis contextual", propuesta por Damuth y Heisler (1987). La idea general es que los caracteres colectivos pueden caracterizarse como caracteres "contextuales" de cada partícula dentro de una colección.

Es interesante notar que las derivaciones del análisis contextual son diferentes a las de Price. En efecto, son modos no equivalentes de particionar el cambio evolutivo. A su vez, los contenidos de SMN1 y SMN2 no son compartidos, de manera que no pueden generalizarse hacia la integración de una interpretación que pueda ser unívoca. Sin embargo, ambas representaciones del cambio evolutivo pueden ser exploradas en términos causales a partir del siguiente interrogante: ¿puede la covarianza entre caracteres y éxito reproductivo en un nivel de la jerarquía evolutiva ser un *efecto* o *subproducto* de la selección operando en otro nivel? El grueso de la argumentación acerca de la identificación de los niveles de selección gira en torno a las respuestas dadas a esta cuestión.

Para simplificar, diremos que el rango de atención sobre la causalidad evolutiva puede reducirse a la distinción comentada al comienzo entre z (carácter fenotípico) *seleccionado directamente* y z *seleccionado indirectamente*. Dada esta distinción, determinar si la covarianza entre caracteres y éxito reproductivo puede ser caracterizada como un subproducto selectivo recae en la identificación de procesos de selección operando en uno o más niveles evolutivos diferentes.

De acuerdo a esto, no parece quedar exceptuada la discusión sobre los criterios de demarcación entre procesos de selección a un nivel específico y subproductos selectivos. Sobre este punto, hay quienes consideran que ciertos criterios no pueden validar su persistencia como esquematizaciones adecuadas de la selección de multi-nivel. En lo que sigue, analizaremos una observación hecha a un criterio evolutivo en particular que es el de "aptitudes emergentes" (Gould, 2002).

Crterios sobre la emergencia evolutiva

Según la caracterización estándar de la selección de multi-nivel para que la existencia de un nivel de selección pueda inferirse válidamente es necesario que se especifique que ese nivel selectivo y no otro, satisface determinados requisitos. Entre estos requisitos, algunos autores argumentan que para reputar un proceso de selección de nivel superior como específico, no reducible a una combinación aditiva de componentes de nivel inferior, el carácter fenotípico implicado en el proceso debe ser emergente a ese nivel superior.²

Las críticas formuladas contra esta caracterización de la emergencia provienen precisamente de los significados establecidos por SMN1 y SMN2 en relación a las descripciones formales vistas. los procesos selectivos permanecen dentro del campo de las covarianzas (ya sea empleando la formulación matemática de Price o el análisis contextual) con sus variadas interpretaciones, independientemente de si el carácter que covarja es emergente o aditivo. Por consiguiente, muchos estiman que la distinción emergencia/aditividad es intrínsecamente problemática.

A la consideración previa, Damuth y Heisler (1987, 1988) responden que el concepto de emergencia es relevante en la discusión sobre los niveles de selección pero no en el sentido invocado antes. Lo que interesa constatar no es si un carácter fenotípico es emergente en lugar de aditivo, sino más bien que la *relación* entre el carácter y el éxito reproductivo lo sea. En otras palabras, que la relación no sea representable en un nivel inferior.

Ahora bien, en cierto punto esta definición de la emergencia se superpone con el criterio de "aptitudes emergentes" (o "éxito reproductivo emergente") defendido por Gould (2002). En una dirección parecida, este autor también promueve que "sólo se requiere que los caracteres tengan una relación especificada con la aptitud a fin de sustentar la afirmación de que se está dando un proceso de selección a ese nivel".³ La base común de las dos propuestas es que para que la covarianza entre caracteres y éxito reproductivo en un nivel evolutivo particular pueda ser calificada de emergente, no debe ser reducida a un nivel inferior. Sin embargo, se percibe entre estos criterios una correspondencia bastante limitada cuyo rastreo conduce al terreno de las interpretaciones vistas, es decir, a la elección entre SMN1 y SMN2.

Según Damuth y Heisler el criterio de relación emergente cobra sentido y adquiere validez en su vinculación con la perspectiva de SMN1. la emergencia se conceptualiza en términos circunscriptos al dominio de las partículas.

¿Qué sucede con el criterio de "aptitudes emergentes"? Para empezar, Gould encuadra el término "emergencia" en una formulación conducente a establecer la relevancia de una teoría macroevolutiva independiente. Este establecimiento se persigue a partir de la validación de covarianzas a nivel de especie que sean irreducibles al nivel de las partículas. De manera que, este criterio interpela explícitamente a la forma de representación promovida por SMN2: la emergencia se describe en un dominio donde las colecciones se interpretan como el nivel evolutivo primario de examen.

En base a estas consideraciones, se observa que el término "emergencia" sufre modificaciones en las distintas versiones de SMN1 y SMN2

Centrándonos en este problema, reflexionaremos sobre una crítica al criterio de "aptitudes emergentes". En un estudio sobre determinadas cuestiones atinentes a la emergencia evolutiva, Okasha (2006) argumenta que de acuerdo al análisis contextual de Damuth y Heisler, el enfoque de Gould es incorrecto.

El criterio de aptitudes emergentes de Gould, aplicado a la selección de especies, implica que un proceso genuino de selección de especies tiene lugar donde hay un carácter que pertenece a la especie (emergente o no) tal que "la aptitud de la especie covaríe con el carácter" (Gould, 2002 p. 692). Lloyd y Gould (1993) hacen una observación similar. Pero esto es claramente un error. El punto crucial del concepto de relación emergente de Damuth

y Heisler es la posibilidad de que la covarianza entre carácter y aptitud en un nivel pueda no deberse a una selección directa en dicho nivel.⁴

La opinión de Okasha es que si se adopta el criterio de relación emergente, las covarianzas detectadas a nivel de especie pueden no deberse a casos inequívocos de selección a ese nivel. Así, la perspectiva de Gould no valdría para acreditar un caso de selección de especies sin ambigüedad.

Vamos a sugerir algunas cuestiones. Una de ellas es que sería provechoso suponer que la argumentación de Okasha va más allá de sus conclusiones y se aproxima a la clarificación de alguna idea interesante acerca de la competencia explicativa de los criterios en ciencia. De modo que, en lugar de considerar cerrada la discusión sobre el criterio de aptitudes emergentes, podríamos pensar que esta crítica impone el examen de la distinción entre SMN1/SMN2, los problemas relativos tanto al contenido empírico de estas interpretaciones cuanto a la determinación de las herramientas formales empleadas para referirnos a los mismos. Con respecto a este último punto, un examen semejante puede apuntar a mostrar la dependencia que el análisis contextual mantiene con SMN1 a través del cual es moldeado. En otras palabras, no parece incidental que si consideramos el criterio de aptitudes emergentes desde la perspectiva del análisis contextual (cuyo dominio de extensión captura las relaciones instanciadas al modo de SMN1) entonces, este criterio se manifieste como deficitario para identificar un proceso de selección de especies.

Por otra parte, aún poniendo en cuestión la dispensabilidad del criterio de aptitudes emergentes, es posible ver desde otro ángulo sus posibilidades. Si, como se menciona antes, la postulación de emergencias a nivel de especie es insostenible debido a que "la covarianza entre caracteres y aptitud en un nivel puede no deberse a una selección directa en este nivel", entonces no parece que pueda desestimarse fácilmente la ocurrencia de covarianzas a cualquier nivel que satisfagan eventualmente la misma indefinición. Hecho éste que podría ocasionar la demanda de una hipótesis general de auto-regulación como quizá suponga la idea de emergencia. Si el criterio de aptitudes emergentes se resignifica desde esta perspectiva, cabe pensar que sería igualmente controvertido para el proyecto "fundacional" de la teoría macroevolutiva, pero todavía quedaría en pie la estimación de su potencial en el conjunto de las covarianzas que se tornan comparables desde el punto de vista de un proceso selectivo problemático.

Conclusión

De lo expuesto hasta aquí creemos que la observación de las formalizaciones presentadas con sus respectivas interpretaciones remite en lo sustancial a interrogantes del tipo: ¿hasta qué punto las modelizaciones de los procesos selectivos con la consiguiente viabilidad de las interpretaciones en juego, soslayan o asumen los compromisos que implican las condiciones formales concomitantes a su desarrollo? y ¿de qué manera sondear los enfoques, como en el caso de la emergencia evolutiva, que se inscriben en estos planos de compromisos de diferentes grados? Presumiblemente la indagación en torno a estos interrogantes genere nuevas maneras de "temporizar" los criterios sobre la emergencia evolutiva en tanto y en cuanto continúen manifestándose como elaboraciones mediatizadas por diversos campos de investigación científica. A través del recorrido efectuado, hemos intentado trazar la secuencia de algunas nociones estrechamente unidas a estos interrogantes, y estimamos que se ha podido mostrar el

desempeño de las descripciones formales en el contexto de los enfoques sobre la emergencia evolutiva como condicionantes claves.

Notas

¹ Frank, 1995, págs. 373-88

² Esta posición conocida como criterio de "caracteres emergentes" ha sido particularmente defendida por E. Vrba (1984, 1989).

³ Lloyd y Gould, 1993, págs. 595-596.

⁴ Okasha, 2006, pág. 121

Referencias

- Frank, S. A. (1995): "George Price's Contribution to Evolutionary Genetics", *Journal of Theoretical Biology* 175, 373-88.
- Gould, S. J. (2002): *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge MA. Harvard University Press [Traducción castellana: *La estructura de la teoría de la evolución*, Tusquets edición, Barcelona, España, 2004]
- Lloyd, E. A. y Gould, S. J. (1993) "Species Selection on Variability", *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90, 595-9
- Okasha, S. (2006): *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford, University Press
- Price, G. R. (1972): "Extension of Covariance Selection Mathematics", *Annals of Human Genetics* 35, 485-90.
- Sterelny, K. (1996): "The Return of the Group", *Philosophy of Science* 63, 562-84.
- Szathmáry, E. y Wolpert, L. (2003): "The Transition from Single Cells to Multicellularity" en P. Hammerstein (ed) *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*, Cambridge MA: MIT Press, 271-90.
- Vrba, E. (1984) "What is Species Selection?", *Systematic Zoology* 33, 318-28
- _____. (1989) "Levels of Selection and Sorting with Special Reference to the Species Level", *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 6, 111-68