

Disquisiciones en torno a las Unidades de Selección

Walter Riofrío Ríos

Introducción

Normalmente los seleccionistas defienden lo siguiente: dado que el genotipo "causa" el fenotipo, el que a su vez "causa" el éxito reproductor de los organismos, y desde que la relación causal es transitiva, el genotipo es, después de todo, directamente sujeto a la selección tanto como el fenotipo. Es más, dado que los genes son las "últimas causas" envueltas en estos procesos, una explicación de la selección referida desde los genes sería "más profunda" que una explicación en términos del fenotipo. Estos argumentos no obstante, son descalificados por muchos biólogos que mantienen que "la selección actúa en el fenotipo, no en el genotipo". Esto es decir que, en un proceso de selección individual, los aspectos medioambientales actúan normalmente sobre el organismo en su conjunto y no directamente sobre su ADN, ya que este último está contenido seguro dentro de su interior (la irradiación puede ser una excepción a esta generalización).

De lo que en el fondo se encuentra bajo discusión, es el intento de respuesta a la pregunta: ¿dónde actúa la selección natural?. Como vemos, los mismos biólogos no se encuentran en perfecto acuerdo y quizá lo que haga falta es una revisión teórica sobre las implicaciones o consecuencias que se derivan de la teoría de la evolución por selección natural.

La presente investigación se propone brindar algunas clarificaciones que a lo largo de estos años se vienen realizando en el campo de la biología teórica y la filosofía de la biología. No pretendo ser exhaustivo pero, cuando menos, realizaré una revisión crítica de las propuestas conceptuales más coherentes y prometedoras.

La Estructura de la Teoría Evolutiva

Esta teoría, tomada en su sentido más amplio, incluye a las teorías de especiación, ecología evolutiva, ecología genética, genética de poblaciones, sistemática, biología del desarrollo, biología molecular, entre muchas otras. Como empezamos a darnos cuenta, la teoría evolutiva no es una teoría, más bien, es una colección de teorías -que abordan el fenómeno biológico como un todo-, ocupándose de las múltiples aristas que lo contienen. De este modo, la teoría de la selección natural constituye solamente una pequeña parte de este gran complejo de teorías que estructuran a la teoría evolutiva. Pero ello no debe llevarnos a un error, pues la teoría de la selección natural si bien ocupa una porción pequeña dentro de la teoría evolutiva en cuanto a lo cuantitativo, en lo referente a lo cualitativo ocupa uno de los lugares más importantes -tal vez el lugar central-, de la teoría evolutiva darwiniana.

En gran medida, los investigadores que se han ocupado de comprender los problemas que surgen dentro de la teoría de la selección natural se las han tenido que ver, en su mayoría, con el problema de si el principio de la selección natural o de "la sobrevivencia del más apto" es un principio tautológico o no. Aunque el planteamiento y el intento de brindar una solución son realmente buenas empresas a realizar en el ámbito de la reflexión filosófica, nosotros no pretendemos ni tan solo plantear la polémica que se viene realizando desde hace más o menos cien años. Sin embargo, tenemos que poner en claro que la solución a este problema de la tautología, consiste en el primer escalón de una larga ruta que recorrer para lograr una descripción general de la estructura de la teoría de la selección natural.

Para nuestros propósitos, adoptaremos la convicción casi generalizada de que sí, el principio de la selección natural tiene contenido empírico y, por tanto, no es tautológico. De este modo, podemos continuar con nuestro principal problema; a saber, el tratar de internarnos en la complicada polémica sobre las unidades de selección. Bástenos solamente indicar que *el principio de la selección natural se comporta como un principio organizador o rector de la teoría de la selección natural*: la clave para comprender esto reside en los mismos planteamientos que Darwin elaboraba para explicar aquellos casos que se daban bajo condiciones de “lucha por la existencia”. Es decir, aquellos organismos con pequeñas variantes favorables para ciertas características, podrían reproducirse mejor que otros competidores que no las presentaban. Si estas características eran heredables, la distribución de estas características en la población cambiaría a través de las generaciones provocando que las variantes favorables fueran cada vez más comunes; en otras palabras, nos estamos refiriendo a lo que comúnmente en el ámbito biológico se denomina evolución adaptativa. Esta diferencia básica y radical nos permite diferenciar una evolución biológica por la selección natural de una evolución producida solamente por cuestiones de azar o “deriva genética”. Tenemos suficientes argumentos para establecer una clara línea demarcatoria entre, por un lado, la diferencia del fitness (aptitud) o de la “mayor descendencia” brindada por una evolución por selección (que es, evidentemente, una explicación); y, por otro lado, un intento de “dar cuenta” o solamente “dar una historia posible” (como queda claro, algo muy alejado de ser una explicación) brindado por una evolución ocasionada sólo por azar.

No quisiéramos terminar esta sección, -dedicada a delinear a grandes rasgos los principales aspectos a tocar en el curso de una investigación, al momento de elaborar una imagen adecuada de lo que vendría a ser la estructura de la teoría de la selección natural-, sin dejar de mencionar otra cuestión bastante polémica (a la que volveremos hacia el final de esta investigación) referida a si la teoría de la selección natural es de naturaleza jerárquica o de naturaleza no jerárquica. El problema de la naturaleza de su estructuración (como así nos referiremos a este problema) tiene un nexo bastante cercano al problema de las unidades de selección, como tendremos oportunidad de explicitar más adelante.

Las Unidades de Selección

Desde que Darwin propuso su teoría biológica hasta el día de hoy, el gran problema sobre las unidades de selección sigue estando presente en la palestra del debate y supongo que continuará aún durante mucho tiempo, pues nuestro conocimiento dentro de las ciencias biológicas tiene todavía mucho camino que recorrer. Pero, afortunadamente, durante estos ciento cincuenta años se nos han presentado varias propuestas que en concordancia con los notables avances en la biología -sobre todo desde mediados del siglo XX-, nos permiten en la actualidad tener una cierta clasificación de las posibles propuestas (reguladas por cierto conjunto de parámetros comunes) y que nos hace posible establecer la coordenada directriz en la que se alinean las alternativas pasadas, presentes o futuras.

Desde que se hizo posible hablar de genotipo y fenotipo, las ciencias biológicas experimentaron un vuelco en la búsqueda de ciertas respuestas a las preguntas que se encontraban implícitamente planteadas en los trabajos de Darwin. Por ejemplo, una importante pregunta que se derivaba del análisis darwiniano era sobre la naturaleza del material de la herencia, que quedó prácticamente despejada con los trabajos de Watson y Crick acerca de la estructuración del ADN y su posible rol como material genético. No hace falta comentar las diversas hipótesis que se propusieron en las décadas anteriores a este descubrimiento. Pero entre las muchas otras preguntas que se generaron nos encontramos ante una que nos interesa

particularmente: ¿dónde actúa la selección natural? o ¿cuál es el nivel de acción de la selección natural?

Retomemos la diferenciación entre genotipo y fenotipo, ya que nos resulta imprescindible plantear ciertas aclaraciones conceptuales. Lo primero, es hacernos una idea cabal de a qué nos estamos refiriendo con el término genotipo. Bueno, dado que ya nos encontramos a principios del siglo XXI resulta poco probable que alguna persona, por más alejada que se encuentre del ámbito de la ciencia, de cualquier ciencia, no haya escuchado la frase de que el ADN es el material genético, que los seres vivos heredan las características de su especie mediante el aporte sinérgico del genoma de la madre y del padre (en la reproducción humana). De este modo, el descendiente tendrá, claro está, todas las características esenciales que hacen de una especie biológica distinta de otra; pero también, que algunos rasgos de ese individuo tendrán mucho que ver con alguno de sus padres o de algún ancestro de su familia. Sin darnos mucha cuenta, en las frases anteriores hemos dejado deslizar tanto lo que se refiere al genotipo como aquello que define al fenotipo. Pero caminemos paso a paso para no perder lo ganado.

Algo que debe quedar muy claro es que el genotipo se refiere directamente a lo que llamamos herencia; por ende, a una propiedad que se extiende en el tiempo como sustento fundamental de la vida. Entonces, la herencia tiene que ver con el hacer mantener en el tiempo las propiedades que son primarias de la vida, no interesa aquí cuáles son las distintas maneras en que esas propiedades se hacen mantener en el tiempo; aquello que tiene que ver con las diferentes modalidades de estructuración de las rutas metabólicas. De lo último se ocupan ciertas disciplinas en la biología, como la bioquímica, la fisiología, en parte la biología molecular, entre otras.

El genotipo en lo referente a la vida en el planeta tierra se refiere a la molécula de ADN. Claro, pero no olvidemos a los virus, pues en algunos tipos de ellos es la molécula de ARN (una molécula emparentada químicamente con la del ADN) la que porta la propiedad de la herencia.

Comentemos algo sobre el fenotipo. Para empezar, el fenotipo es una función del genotipo y el medio en donde se desarrolla ese ser vivo. Son aquellas características o rasgos exteriores (por interior estamos tomando al genotipo) que presenta un determinado ser vivo y que lo hacen manifestar su condición de ser vivo mientras continúe vivo. Como nos damos cuenta, el fenotipo incluye un gran conjunto de propiedades que van desde las actividades proteicas en ciertos medios hasta el más mínimo comportamiento de ese ser vivo.

Resulta importante brindar una mirada más precisa y detallada de lo que realmente se encuentra constituyendo el fenotipo. Cuando el genoma de alguna especie viva guarda la información genética de esa especie, lo que en realidad se almacena de generación en generación es el conjunto total de las proteínas que caracterizan unívocamente a esa especie; las variedades dentro de una misma especie no son más que variaciones en torno al mismo conjunto de proteínas que hacen de esa especie esa especie. En realidad, cada ser vivo es en esencia formado en un gran porcentaje (más del 75%) por las proteínas que caracterizan esa especie, el otro porcentaje está constituido por las demás macromoléculas, como lípidos, glúcidos, péptidos, etc. Por tomar un ejemplo, el color de ojos de un ser vivo está definido por aquel conjunto de proteínas que “construyen” el ojo de los individuos de esa especie, tal que un metil de más o de menos, o un cambio de una asparragina por una con un radical OH, hacen que esa proteína tenga una capacidad frente a los haces de luz algo diferente. Ya que la capacidad de absorción de las frecuencias de luz vinculada con su capacidad de reflexión se desvía hacia otro rango de frecuencias de reflexión debido a un ligero cambio de los componentes moleculares dentro de una estructura macromolecular, esa es pues fundamentalmente la diferencia entre digamos el color de ojos café o pardo frente al color gris o azul en los seres humanos. Lo mismo ocurre *para cualquier otra característica fenotípica* encontrada en las

diferentes variedades de una especie cualquiera. Es, por decirlo de una manera más sencilla, "variaciones en torno a un mismo tema".

Retomemos nuevamente aquella pregunta que se encuentra en el corazón de nuestra actual investigación: ¿a qué nivel (es) actúa la selección natural?. Es conveniente hacer explícito cómo la evolución por selección natural se da a lugar. Nuestra caracterización de la evolución por selección natural dispone al menos de tres pasos: el primero, se produce por medio de una selectiva discriminación de los fenotipos y para ello es necesario comprender que prácticamente todas las especies presentan variedades. Dentro de una población los individuos no son exactamente iguales respecto de sus fenotipos (dejo explícitamente de lado los procesos de clonación, por no ser relevantes en el contexto de la naturaleza). Incluso una pequeña variación de estos puede hacer posible que la selección natural privilegie, frente a un determinado medio ambiente, una mayor presencia en los porcentajes de distribución de una población de aquellos individuos que presentan precisamente aquellos fenotipos con "menos fallos" para lograr una adaptación a ese medio ambiente.

Para realizar una exploración más profunda, me serviré de guía tomando los análisis de R. Brandon. Citemos lo que afirma al inicio del prefacio de su libro "Adaptation and Environment":

*"Exploro en este libro un conjunto de cuestiones fuertemente interconectadas dentro de biología evolutiva cuyo lazo común es el fenómeno de adaptación. Enfatizo que el proceso de adaptación, y los productos de tal proceso, no pueden ser completamente entendidos sin un análisis de la noción de medioambiente dado que es relevante para la teoría de la evolución por selección natural"*¹.

El concepto de adaptación se encuentra fuertemente interconectado con el de evolución; más aún, con el de evolución por selección natural. De modo esquemático se puede entender la evolución como un cambio: en la distribución de los tipos en una población (para la biología poblacional), en la frecuencia relativa de los alelos (para la genética poblacional), en la distribución de los fenotipos tomados de modo global (para la biología organísmica). El punto importante es que la evolución involucra cambios en el tiempo generacional. Cuando que de lo que se habla es de evolución por selección natural, este cambio en el tiempo debe envolver las siguientes condiciones como necesarias²:

- Una variación de ciertas características fenotípicas entre los miembros de una población.
- Debe existir la componente heredable de estas características en algún grado; es decir, que la descendencia en lo que respecta a estas características, estarán más relacionadas a los padres que a las de la población en general.
- Que estas variantes fenotípicas producirán en las sucesivas generaciones un número diferencialmente distinto de descendientes.

Como Brandon afirma, estas tres condiciones se comportan como condiciones necesarias, pero no suficientes. La razón es la siguiente: una población puede presentar estas tres características como síntoma de haberse producido la evolución, pero no se puede asegurar que se haya producido evolución por selección natural. Pues en una población de tamaño finito siempre existe la posibilidad de la aparición de

¹ "In this book I explore a tightly interconnected set of questions within evolutionary biology whose common thread is the phenomenon of adaptation. I emphasize that the process of adaptation, and the products of that process, cannot be fully understood without an analysis of the notion of environment as it is relevant to the theory of evolution by natural selection". Prefacio de Brandon, R.N. (1990).

² Brandon, R.N. (1990); pp. 7.

la "deriva al azar". Esto es, que para una o un pequeño grupo de características en particular, la posibilidad de que se encuentren fijados en la población por únicamente procesos que caen dentro de los fenómenos estocásticos, es una posibilidad completamente real.

En este momento de la explicación resulta muy importante dejar bastante claro que la selección natural proviene del medio ambiente, es la selección del medio, y se le puede pensar como una especie de líneas de fuerza³ que provocarán una resultante; a saber, la selección de los individuos con determinado fenotipo. No es importante intentar saber exactamente cuales son esas líneas de fuerza, pues éstas cambian para las especies y para los medios ambientes a lo largo del tiempo; por tomar algunos ejemplos, en un determinado momento son las radiaciones solares, los estados del clima en un lugar, los alimentos que consume dicha especie, los compuestos químicos que varían notablemente en el medio ambiente, etc. Tenemos, de este modo, este conjunto de fuerzas que constituyen a la selección natural frente a los organismos de una población que con el avance del tiempo generacional habrá evolucionado. Evolución que, por cierto, se diferencia de aquella, producto de los procesos estocásticos inherentes a nuestro universo. Pero ¿cómo estableceremos la diferencia?.

Volvamos a pasar revista por las tres condiciones señaladas hace unos momentos. La primera de ellas, aquella que nos menciona la existencia de variaciones que tienen los individuos de una población respecto de alguna característica, puede muy bien deberse a los fenómenos estocásticos como una de sus posibles causas. Por tanto, este no es un buen lugar de búsqueda para encaminarnos a encontrar alguna diferencia.

Tomemos a la segunda condición. A saber, la que nos indica el rasgo heredable de las características dentro de los linajes familiares en una población. Nuevamente, no tenemos ningún criterio disponible que pueda deslindar de manera concluyente lo que pueda provenir de procesos estocásticos o azarosos de aquellos que no. Por otro lado, resulta poco menos que problemático el afirmar que la selección natural operaría sobre el material hereditario y no sobre el fenotipo tomado en parte o en su totalidad, problema que nos remite nuevamente al gran problema de las unidades de selección⁴.

Parece, entonces, que es en la tercera de las condiciones en la que debemos encontrar el criterio o los criterios que diferencian la evolución por selección natural de la evolución por deriva genética o estocástica, si es que en realidad podemos hacer una clara diferenciación de estos posibles procesos de evolución grandemente distintos entre sí, desde el punto de vista del conocimiento. En efecto, la respuesta del mismo Darwin nos remite a la noción del mejor adaptado a su medio ambiente: el individuo mejor adaptado a su medioambiente tenderá a tener un mayor éxito reproductivo que el individuo menos adaptado. Lo que esta explicación presupone es lo que Brandon denomina el principio explicatorio o ley de la naturaleza PSN (principio de la selección natural):

*"Si **a** es mejor adaptado que **b** a un medioambiente **M**, entonces (probablemente), **a** tendrá mayor éxito reproductivo que **b** en **M**"⁵*

Por tanto, el conjunto de rasgos diferenciadores que procurábamos encontrar se instalan en la averiguación de la noción de un diferente grado de adaptación entre los individuos a un medioambiente determinado. Es aquí, en los términos de una

³ La brillante contribución de Elliott Sober al debate en biología teórica es innegable; esta noción de una teoría de fuerzas aplicada a la visualización de la selección natural la podemos ver extensamente desarrollada en Sober, E. (1984).

⁴ El capítulo 3 del libro anteriormente citado de Brandon (1990), es imprescindible para abordar esta temática.

⁵ Brandon, R.N. (1990); pp. 11.

adaptación diferencial, que podemos explicar el éxito reproductivo basado en la explicación de la evolución por selección natural.

De lo anteriormente dicho, se deriva naturalmente que la evolución por selección natural se puede diferenciar de la evolución por azar en virtud de la adaptación diferencial; pero ¿qué implica la adaptación diferencial?. Continuando con el desarrollo que hace Brandon sobre el tema, diremos que existen al menos tres aproximaciones distintas para definir lo que por adaptación diferencial podemos entender.

La primera de ellas, define la adaptación diferencial en términos del éxito reproductivo actual⁶. Como afirma Brandon, esta definición tiene la ventaja de ser transparentemente operacional, pero tiene la gran desventaja de ser vacía desde la perspectiva explicativa. Pues, si definimos la adaptación diferencial en términos del éxito reproductivo diferencial, entonces, explicaremos el fenómeno del éxito reproductivo por el éxito reproductivo. Esta claro que si nosotros estamos buscando un principio de la selección natural (PSN), por este camino no lo obtendremos. La selección natural no es solamente reproducción diferencial; más bien, la adaptación diferencial produce una reproducción diferencial. Las diferencias entre los grados de adaptación entre los individuos de una población son las que provocan las diferencias entre los números de descendientes de los individuos de una población.

La segunda de las aproximaciones incide en la definición de la adaptación diferencial en términos de alguna propiedad biológica específica; tal como, la altura, la fuerza, la fecundidad o la eficiencia energética⁷. Como afirma Brandon, esta segunda opción es muy atractiva desde el punto de vista filosófico. Aunque él mismo admite que la naturaleza es tan variada que resulta prácticamente imposible hacer que esta aproximación pueda trabajar bien. También resalta el hecho de que esta segunda aproximación ha sido ampliamente aceptada por los filósofos de la biología: ha sido señalada como la visualización de la sobreveniencia de la adaptación, o, de la aptitud (fitness)⁸.

Pero afirmar que la adaptación sobreviene sobre propiedades básicas del fenotipo en ciertos ambientes implica al menos dos aspectos:

1. La adaptación de un organismo en un medioambiente es determinada por sus características fenotípicas, tal que, cualesquiera dos organismos en el mismo medioambiente con las mismas características fenotípicas, tendrán el mismo grado de adaptación.
2. No hay ningún conjunto manejable de estas propiedades fenotípicas, en términos de los cuales nosotros podamos definir la adaptación⁹.

La definición de la adaptación diferencial en virtud de su sobreveniencia sobre las propiedades fenotípicas nos lleva al problema de dejar una gran indeterminación en el recuento o reunión de aquellas propiedades fenotípicas relevantes para señalar la adaptación.

Tenemos, por último, la tercera aproximación que define la adaptación diferencial en función de lo que el mismo Brandon llama "la interpretación propensional de la adaptación"¹⁰. La adaptación diferencial es definida por esta tercera aproximación en términos de las habilidades o capacidades de los organismos para sobrevivir y reproducirse en su medioambiente. A diferencia de la primera aproximación, estas habilidades o capacidades no se identifican con el actual éxito reproductivo. Se diferencia de la segunda aproximación, en que la habilidad para sobrevivir y reproducirse no es una propiedad biológica específica puesto que será

⁶ Stern, J.T. (1970).

⁷ Bock, W.J.; von Wahlert, G. (1965).

⁸ Ver Rosenberg, A. (1978); Mills, S.; Beatty, J. (1979); Sober, E. (1984).

⁹ Brandon, R.N. (1990); pp. 13.

¹⁰ Brandon, R.N. (1990); pp.14-24.

instanciada de manera diferente para los diferentes organismos y para los diferentes medioambientes.

De este modo, Brandon propone la siguiente definición para la adaptación diferencial:

(AD): "*a* es mejor adaptado que *b* en *M*, sí y sólo sí, *a* es más capaz de sobrevivir y reproducirse en *M* que *b*"¹¹.

Como la anterior definición no se encuentra dada en términos de los valores reproductivos actuales, no es una definición tautológica. También es una definición general, pues abarca a todos los organismos posibles y a todos los posibles medioambientes. El problema es quizá el modo de poder aplicarlo a casos particulares. Si nosotros tuviéramos un grupo determinado de organismos que viven en el mismo medioambiente, aún así, en la definición no encontramos criterios claros para poder responder a la pregunta de cuál de estos organismos se encontraría mejor adaptado que los demás.

Parece ser que esta tercera aproximación se las tiene que ver con todas aquellas situaciones epistémicas que acompañan a todas las propiedades disposicionales. He afirmado lo anterior por las razones que a continuación desarrollo. Para poder responder a la pregunta de cuál de los organismos se encuentra mejor adaptado, y evitando recurrir a los valores reproductivos concretos o actuales (paso que, como ya hemos visto, nos lleva inevitablemente a una tautología), como también tratando de "explicar" la habilidad para reproducirse y sobrevivir de modo tal que podamos establecer una clara diferenciación de lo que pasaría en la evolución por selección natural de las circunstancias de deriva azarosa, Brandon nos propone explicar esta habilidad o capacidad en términos probabilísticos.

La probabilidad de tener un cierto éxito reproductivo de ciertos individuos de una población inmersos en un mismo medioambiente, nos plantea dos interpretaciones de la noción de probabilidad. La primera es la llamada "interpretación límite de la frecuencia relativa", acorde con la cual la probabilidad de un evento cualquiera es el límite de la frecuencia relativa de tal evento en una serie infinita de sucesos¹². La segunda de ellas, es la llamada "interpretación propensional" que nos dice que la probabilidad de, digamos, aparición de caras cuando se lanza una moneda es una propiedad de esa moneda, en la exacta medida en que la solubilidad de un cubo de azúcar es una propiedad del cubo de azúcar¹³. Esta claro que estas propiedades son propiedades disposicionales, esto es, son aquellas propiedades que se manifiestan únicamente bajo ciertas condiciones. El cubo de azúcar manifestará su propiedad de solubilidad en el agua únicamente cuando se encuentre en el agua, así como una moneda manifiesta la probabilidad de sacar cara en un lanzamiento únicamente cuando es lanzada. Con respecto a esto recordemos lo que Quine planteaba respecto de que las propiedades disposicionales están basadas o descansan sobre propiedades físicas no disposicionales más básicas¹⁴.

No nos ha de extrañar, por tanto, que Brandon sea partícipe de la interpretación propensional de la probabilidad pues, desde el punto de vista explicativo es mucho mejor que la interpretación del límite de la frecuencia relativa. Esto es así ya que la interpretación propensional de la probabilidad identificará la probabilidad con aquellos factores que son los responsables causalmente hablando de las frecuencias observadas (sean bien determinados o no estos factores).

¹¹ Brandon, R.N. (1990); pp. 15.

¹² Ver Reichenbach, H. (1949), para una exposición más detallada de esta interpretación de la probabilidad.

¹³ Revisemos los trabajos Popper, K.R. (1959) y Hacking, I. (1965), para comprender la aproximación que realizaron los fundadores de esta interpretación.

¹⁴ Quine, W.V.O. (1960)

Teniendo en mente lo que acabamos de analizar, podemos retornar al tema de la definición de la adaptación diferencial. Supongamos (siguiendo a Brandon) que nuestros conocimientos nos han posibilitado averiguar la distribución de probabilidades en el número de descendientes para un organismo en un medioambiente particular. Dado un organismo O en un medioambiente M tenemos el rango del posible número de descendientes, $Q_1^{OM}, Q_2^{OM}, \dots, Q_n^{OM}$, tal que para cada Q_i^{OM} , nuestros datos asocian un número, $P(Q_i^{OM})$, que es la probabilidad (o, propensión, o, capacidad) de O de dejar Q_i descendientes en M. De este modo, podemos definir la adaptación de O en M: $A(O, M)$, como sigue:

$$A(O, M): \Sigma P(Q_i^{OM})Q_i^{OM} - f(M, \sigma^2).$$

Esta definición se refiere a la adaptación brindada en términos del "valor esperado" (haciendo un uso más o menos libre del término) de su contribución genética a la próxima generación. La primera parte de la definición corresponde a lo análogo de lo que en matemáticas es la media aritmética, que podemos darle el nombre del valor medio; la segunda parte de la definición es una función de la variancia (cuadrado de la desviación standard), pues la selección natural es sensible a la variación en el número de descendientes. Como señala Brandon¹⁵, cuando la variación es temporal la función toma la forma de $1/2\sigma^2$, cuando la variación es debida al desarrollo la función toma la forma de $1/N\sigma^2$. Así, podemos precisar la definición de la adaptación diferencial:

$$(AD^*): \mathbf{a} \text{ es mejor adaptado que } \mathbf{b} \text{ en } \mathbf{M}, \text{ si y sólo si, } A(\mathbf{a}, \mathbf{M}) > A(\mathbf{b}, \mathbf{M}).$$

Si con la primera definición de la adaptación diferencial (AD) que presentábamos líneas arriba, nos planteaba la problemática de encontrar aquellos aspectos que actuarían como constreñimientos a favor o en contra de las diferentes capacidades adaptativas, con (AD*) claramente sí los tenemos. Aunque de manera general esta definición no pueda ser aplicable ni someterse a prueba, en situaciones de instancias particulares sí podría hacerse.

Para finalizar sólo diremos que con esta aproximación brevemente expuesta, tanto la noción de adaptación como su relación para determinar la evolución por selección natural y establecer la diferenciación con la evolución por procesos estocásticos o azarosos es posible de ser realizada. Por medio de las alternativas instanciaciones que podamos hacer de (AD*) el principio de la selección natural (PSN) puede también ser sometido a prueba y tener contenido explicativo, pero con ello deja de ser un principio general.

Si volvemos a retomar aquello que decíamos en genética y analizamos los trabajos de G.C. Williams¹⁶ y también los de R. Dawkins¹⁷, comprenderíamos que los conceptos de genotipo y de fenotipo se pueden ir dejando de lado; tal que ahora, podemos utilizar términos más abarcadores: nos referimos a los conceptos de "interactores" y "replicadores". Así, el genotipo pertenece a la clase de los replicadores y el fenotipo pertenece a la de los interactores. El objetivo fundamental para haber construido estos nuevos conceptos (que no resultan más que de comprender adecuadamente lo que sucede con estas propiedades en lo biológico) se debe a la creciente convicción entre los científicos desde hace tres décadas, que la evolución junto con los conceptos que la hacen inteligible no se aplican exclusivamente al ámbito biológico. De este modo, hoy en día se puede hablar de evolución del universo, así como de las sociedades. Ya no resulta extraño afirmar que

¹⁵ Brandon, R.N. (1990); pp. 18-20.

¹⁶ Williams, G.C. (1966).

¹⁷ Dawkins, R. (1976).

aparte del material genético existen otros transmisores de ciertos aspectos del fenotipo, como el ADN citoplasmático, o, la cultura misma, entre otros.

El tercer paso para asegurar la evolución por selección natural, se refiere al hecho que aquel fenotipo que se ha producido por estar codificado en el ADN, también tiene que ser, necesariamente, viable en el desarrollo en todos o la mayoría de los casos. Es decir, debido a que los seres vivos pasan de ser inicialmente un cigote hasta un ser adulto (fenotípicamente hablando); entonces, los procesos de ontogenésis o embriogénicos deben asegurar que la expresión de ese gen no se encuentra en conflicto alguno con la expresión de los demás que hacen completamente viable a dicho ser vivo. En consecuencia, el enlace entre el genotipo y el fenotipo, o, como empezaremos a hablar a partir de ahora, entre replicadores e interactores, se debe al *desarrollo* y de este modo se hace posible que la evolución por selección natural surja entre los seres vivos.

Nuestro siguiente punto a tratar se refiere a la manera adecuada de entender tanto los conceptos de interactor y replicador. Dawkins define el término replicador de la siguiente manera: “cualquier cosa en el universo del cual se han hecho copias”¹⁸. Aunque los genes son por antonomasia los principales paradigmas ejemplificadores de los replicadores, la definición no excluye que otros tipos de entidades pertenezcan también a la clase de los replicadores; por ejemplo, en los organismos asexuales *el genoma* entero se considera como el replicador, en la evolución cultural *las ideas* son los replicadores.

Con respecto al concepto de “interactor”, usaremos la definición que nos brinda Hull: “es una entidad que interactúa directamente como una cohesiva totalidad con su medio ambiente, de tal manera, que la replicación es diferencial”¹⁹.

Es importante poner de manifiesto que tanto la definición de replicador como la de interactor esta dada en términos funcionales, esto es, en términos de los roles de dichas entidades jugados en la evolución por selección natural. Nada en las definiciones nos restringe a considerar una y la misma entidad unívocamente determinada para el interactor o el replicador. Por el contrario, es muy probable que la estructura (o conjunto de estructuras) autoreplicante(s) involucrada en la temprana evolución de la vida en este planeta fuera al mismo tiempo replicador e interactor.

Habiendo aclarado los conceptos de interactor y replicador, que como ya hemos mencionado, son las generalizaciones de genotipo y fenotipo, podemos dar comienzo a las preguntas de si la evolución por selección natural ocurre realmente a otros niveles de organización distintos del organismo.

Podemos iniciar nuestras preguntas planteándonos si realmente existen otros replicadores distintos a los genes, o, si existen otros interactores distintos al fenotipo de los organismos. Ambas resultan ser preguntas muy interesantes, pero centrémonos primero sobre los interactores. Como las respuestas a las preguntas anteriores son en último término de naturaleza empírica, no pretendemos brindar una respuesta definitiva a estas cuestiones, más bien, intentaremos ofrecer los lineamientos conceptuales necesarios para ofrecerlas. Por esta razón, empezaremos considerando la selección a nivel de grupo, antes de definir los niveles de selección.

La selección de grupo, es la selección natural actuando al nivel de los grupos biológicos. Así, se puede decir que la selección natural es la reproducción diferencial de ciertas entidades biológicas debido a la adaptación diferencial de esas entidades en un medio ambiente común. En la anterior definición podemos encontrar al menos dos puntos a enfatizar: primero, la definición es explícitamente causal; esto significa que no todos los casos de reproducción diferencial se encuentran incluidos dentro de la definición. Por ejemplo, no se aplicaría a aquellos casos en donde “por azar” los organismos menos adaptados tuvieran un gran éxito reproductivo frente a los organismos más adaptados. En segundo lugar, la definición sólo se aplica para

¹⁸ Dawkins, R (1982), pp 83.

¹⁹ Hull, D. (1980), pp. 318.

aquellos casos en donde las diferencias en el éxito reproductivo se deben a diferencias en la adaptación a un selectivo y común medio ambiente. Nuestra precisión última sobre el medio ambiente es sumamente importante, pues indica que todo tiene sentido para la selección natural cuando y sólo cuando, hemos hecho todo lo posible para lograr nuestras mediciones, el considerar que el medio ambiente a medir no ha sufrido ningún cambio en sus variables.

Extrapolando estas conclusiones a los grupos, podemos decir que existe selección grupal en la medida que haya reproducción diferencial entre los grupos biológicos y que ésta haya sido debida a una adaptación diferencial de estos grupos dentro de un medio ambiente común.

Una cuestión interesante que se plantea en estos momentos de la investigación es si podemos realizar la misma extrapolación tanto como nosotros queramos, o lo que es lo mismo, construir todos los niveles que se nos ocurran en donde puede actuar la selección haciendo uso de la caracterización anteriormente señalada. Ese es nuestro siguiente paso a seguir.

Una Jerarquía de Interactores

Nuestra primera aproximación tendrá mucho que ver con las actuales explicaciones referentes a lo que pudo pasar en los orígenes mismos de la vida. La primera pregunta que debemos hacernos es la siguiente: ¿qué clases de entidades biológicas pueden ser tomadas en cuenta para poder establecer con grandes márgenes de confianza la extrapolación elaborada líneas arriba?

Los organismos ciertamente lo hacen²⁰, pero, ¿qué decir de aquellos niveles más bajos de la organización biológica?. Especialmente los trabajos de Eigen²¹ nos muestran un posible escenario en los orígenes de la vida, en donde moléculas de ARN interactúan con proteínas en la “sopa inicial”, y en los procesos de selección que ocurrieron se dio origen al código genético. Entonces, dentro de este escenario se dan a lugar procesos de selección sobre las tiras de ARN; sin lugar a dudas, el ARN estaría actuando como un replicador, provocando su replicación de acuerdo a patrones que muy bien pueden caer dentro de la caracterización que brinda la evolución por selección natural. Pero, lo más interesante es que también habrían actuado como interactores, pues es debido a su estructura física, su “fenotipo”, lo que permite a las moléculas de ARN determinar su adaptación a unas condiciones dadas.

Orgel y Crick²², por ejemplo, han argumentado que la selección intragenómica ocasiona el aumento de los “genes egoístas”; esto es, genes que aumentan su representación promedio en el genoma no a través de sus efectos sobre los fenotipos de los organismos en donde ellos están alojados, sino a través de su superior eficiencia replicativa dentro del genoma. Tales genes puede que se transcriban o puede que no, pero en general uno esperaría un impacto negativo sobre la aptitud (fitness) de los organismos debido al alto costo energético que demandaría un DNA con más y más genes egoístas.

Resulta importante darnos un breve respiro para poder hacernos inteligible el conjunto de líneas explicativas y una nueva forma de acceder a la biología evolutiva que ha sido, en estos dos referentes elaborado. En primer lugar, Eigen nos presenta una posible manera de poder hacernos más claro el paso de las estructuras moleculares en el ámbito de la química a las estructuras moleculares que ya se caracterizan como entes vivos, o por lo menos, son sus antecedentes inmediatos. Pero, además, nos brinda una extensa argumentación sobre el origen del código genético brindado dentro de los parámetros de la evolución por selección natural, haciendo un fuerte hincapié sobre el rol en dupla que jugó en el pasado el ARN, tanto

²⁰ Endler, J.A. (1984).

²¹ Eigen, M. ; et al. (1981).

²² Orgel, L.E.; Crick, F.H.C. (1980).

como replicador así como de interactor. Incluso, desde los años setenta ya se ha hecho común hablar de ribozimas; esto es, moléculas de ARN que tienen capacidad catalítica al igual que las enzimas (de ahí el nombre de ribozimas). Pero que no se nos olvide de incidir en lo que Eigen nos señala casi de pasada: que es debido a su comportamiento como fenotipo (interactor) lo que hace posible que se establezca la selección de los ARN más adaptados a un determinado entorno. Guardemos en nuestra mente este concepto.

En segundo lugar, tenemos las investigaciones de Orgel y Crick sobre el gen egoísta ("selfish gen") y su separación de una supuesta "selección" de estos genes tomados de modo diferencial respecto de la selección de los organismos que los portan. Los investigadores toman muchas precauciones para hacernos comprender que la selección de los genes egoístas no tiene nada que ver con el fenotipo del organismo, como tampoco de su fitness; más bien, es debida a una superior capacidad para poder reproducirse, brindando, como es de esperar, un número mayor de copias en cada generación de duplicación del genoma. Tómese en consideración que en estos momentos nos estamos circunscribiendo al medio genómico como nuestro universo de discusión; tanto así, que ya podemos considerarlo como el "medio ambiente" sobre el que está funcionando el gen egoísta y en donde su estructuración física es la que hace posible un aumento en el grado de probabilidad de adquirir mayor o menor velocidad de replicación. Otra vez nos enfrentamos al hecho de dirigirnos mentalmente al concepto de interactor.

Con estos nuevos conceptos más detalladamente comprendidos enfrentemos lo que otro grupo de investigadores nos brinda. Buchholtz²³, ha descrito un gran número de procesos en donde la selección se produce entre células o entre colecciones de células dentro del cuerpo de un organismo. Se ha centrado en el estudio de las plantas vasculares y reporta una selección gamética o gametofítica, a través de una selección embrionaria o interovular. Buschholtz llama a estos procesos intra-orgánicos "selección de desarrollo" (developmental selection). En donde, la selección gamética ocurre entre gametos (ver también Lewontin²⁴ y Mulcahy²⁵) y la selección embrionaria sucede entre embriones. En este último tipo de selección, Buchholtz menciona un caso interesante que se presenta entre algunas especies de coníferas, en donde muchos embriones son formados y se da a lugar una intensa competición entre ellos, porque sólo uno llegará a ser un embrión viable. Una cuestión importante que debemos puntualizar, es que nuestro investigador no establece una diferenciación entre la selección orgánica y la selección de desarrollo basándose en el nivel de organización del interactor, más bien, o utiliza el criterio de las diferencias del medio ambiente selectivo, o, de ser posible, en términos del estado de desarrollo del interactor. Claro está que en algunos casos las líneas divisorias pueden ser bastante difusas, pero lo que nos debe quedar claro es la intención de basarse en el criterio de la función del interactor.

Quisiera presentar también los trabajos de Buss²⁶ que son particularmente reveladores, pues nos introduce en un nuevo género que incluso se enfrenta abiertamente contra la Doctrina de Weismann que gran parte de los biólogos la aceptan y utilizan como una ley básica de lo biológico. Buss nos revela un proceso que se sucede entre las partes de un organismo frente al medio externo; al que le ha puesto el nombre de "selección somática". De acuerdo a la Doctrina de Weismann, cambios en el soma no pueden ser transmitidos por la vía germinal y no tendrían significancia evolutiva los cambios producidos en el primero de ellos; esto se debe a que las líneas germinales (aquellas células que son capaces de transmitir los genes a las sucesivas generaciones) se encuentran separadas de las células somáticas. De

²³ Buchholtz, J.T. (1922).

²⁴ Lewontin R.C. (1970) Sobre lo dicho se citan casos en plantas.

²⁵ Mulcahy, D.L. (1975) Se mencionan casos de este tipo tanto en animales como en plantas.

²⁶ Buss, L.W. (1983).

modo tal, que los cambios debidos al medio ambiente que se producen en las partes de los organismos no pueden pasar a las sucesivas generaciones, por las razones anteriormente expuestas. Sin embargo, Buss nos señala que esta afirmación de la Doctrina de Weismann no es completamente verdadera para todo el ámbito de la vida; en verdad, esto no es cierto para el reino fungi, el reino protista, un buen número de plantas y para casi noventa phyla de animales. En estos organismos no existe separación entre la línea germinal y las células somáticas, en donde todas las células son capaces de reproducir. Las mutaciones de las células somáticas que producen pequeñas variaciones entre los individuos pueden estar sujetas a la acción de la selección natural. Nuevamente, nos empieza a parecer claro -así lo espero- que en aquellas regiones donde se produce la selección somática son, en realidad, esas partes interactores.

En consecuencia, de lo anteriormente dicho, se desprende la conclusión de que para tener una explicación jerárquica de la selección necesitamos una correcta jerarquía de fuentes de estas unidades; las unidades de selección no necesitan -y usualmente no corresponden- a las unidades de los nexos genealógicos. He ofrecido una definición de los niveles de selección, y en este parágrafo he presentado y discutido varios niveles en los cuales puede que la selección se encuentre actuando. Puede que ocurra entre las tiras de ARN en la sopa inicial, entre las distintas porciones de ADN dentro de una célula, entre partes de un organismo dentro de los organismos, entre los organismos dentro de las poblaciones, entre especies dentro de aquellos grupos de especies en competición, y quizá otros niveles que trataremos de discutir más adelante. Pero en cada caso he dejado bastante claro que cuando hay selección a determinado nivel, las entidades envueltas en los procesos de selección natural en ese nivel son, necesariamente, interactores. A continuación, me dedicaré a centrar la atención en los replicadores.

¿Es Posible una Jerarquía de Replicadores?

Como hemos visto en la sección anterior, es posible hablar de niveles de la selección pues existe una jerarquía de interactores. ¿Pasará lo mismo con la familia de los replicadores?. Precisando mejor la pregunta: ¿habrá una jerarquía de replicadores correspondiente a la jerarquía de interactores?.

Tendremos que volver, entonces, a los ejemplos citados en el parágrafo anterior para poder discernir si existen diferentes tipos de replicadores asociados a esos tipos de interactores. En el caso de los trabajos de Eigen, en donde encontrábamos que en los orígenes de la vida, en la "sopa inicial", las secuencias de ARN interactuaban en un ambiente de competición por los sustratos, de manera tal que las diferencias en su estructura física hacían posible una diferenciación en las tasas de sobrevivencia y, por ende, en su replicación. Sin duda alguna, encontrábamos aquí la existencia de interactores, pero también, y al mismo tiempo, nos convencemos de que existen replicadores (no debemos pasar por alto el que en determinados tipos de virus existentes hoy en día, los procesos de replicación y, claro está, de evolución por selección natural se dan a lugar por los ARN que se encuentran en sus cápsides: las secuencias de ARN en esos virus son los "materiales genéticos"). Hoy en día nos es bastante común encontrarse a cada momento de la investigación en biología molecular con nuevas variantes del ARN que tienen al mismo tiempo capacidad replicativa así como catalítica (actúan tanto como interactores y como replicadores).

Cuando tomamos el caso de los "genes egoístas", porciones del ADN interactúan dentro del medio ambiente celular; de manera tal que ciertas porciones del ADN incrementan dramáticamente su capacidad representativa en el genoma. Nuevamente, estas porciones de ADN son claramente interactores así como también replicadores. Esto también es cierto cuando tomamos porciones de los cromosomas o los cromosomas en su totalidad.

Los casos que caen bajo la “selección de desarrollo” (Buchholtz) o los de selección somática (Buss), son algo diferentes. Centrándonos en la selección de desarrollo, los gametos que se comportan o funcionan como interactores en los procesos de selección a ese nivel no llegan a ser reproductores. Recordemos que los gametos no pueden reproducirse por sí mismos, a menos que se combinen con otros gametos para lograr producir un cigote, y que solamente después de un prolongado proceso de desarrollo se vuelven a producir los gametos. Este proceso es demasiado indirecto para los gametos como para tener suficientes argumentos y considerarlos replicadores; de este modo, en estas situaciones tendremos que establecer que los replicadores no son otros que los genes mismos.

En la selección somática ocurre algo similar, recordemos la Doctrina de Weismann y su referencia a las células somáticas y las células germinales. Aquí, por supuesto, la posibilidad de decidir sobre si los replicadores son los mismos que los interactores, dependerá en grado sumo sobre qué sector de la biología es blanco de nuestras preguntas. En otras palabras, ahora que ya nos ha vuelto a la memoria que no todos los seres vivos tienen capacidad de reproducción sexual, que también existen los organismos con reproducción asexual, la misma pregunta tendrá dos tipos de respuesta completamente contrarias. Es decir, cuando la pregunta se la hagamos a un ser vivo con capacidad de reproducción sexual, la respuesta de si los interactores son los mismos que los reproductores será *negativa*, ya que las células somáticas son distintas de las germinales. En cambio, si la misma pregunta es planteada a un ser vivo con capacidad de reproducción asexual, la pregunta de si los interactores (en la selección somática) son los mismos que los reproductores será *positiva*, ya que toda célula somática es al mismo tiempo célula germinal.

Nuestro siguiente paso es la selección orgánismica. Aquí, los organismos son interactores pero ¿podrán ser replicadores?. La respuesta nuevamente se dirige hacia el modo en que el ser vivo se reproduce. En la reproducción sexual, los genomas de los organismos son reestructurados por los mecanismos de segregación y recombinación genética; así, solamente una porción del genoma reproducirá su estructura directa y sin modificación alguna. De esta manera, los replicadores en la selección orgánismica para el caso de los organismos con reproducción sexual serán indudablemente los genes. Sucede todo lo contrario para los organismos con reproducción asexual; es decir, pensemos el momento en que un organismo asexuado se reproduce y notemos que al dividirse su genoma no existe ningún añadido externo y, de este modo, la totalidad de la información del genoma del ser progenitor pasa sin modificación o añadidura alguna a su descendencia. En estas condiciones, uno puede afirmar que el genoma entero es el replicador.

Pero notemos algo interesante: en un organismo asexuado las conformaciones del ser en su totalidad son copia fiel de lo encontrado en su genoma (recordemos que no hay diferencia entre las células somáticas y las germinales), dicho más claramente, el organismo replica sus estructuras de una manera tan directa y sin modificación alguna (el grado de fidelidad es máximo) que uno bien puede asumir que la única diferencia entre el organismo completo y su genoma es sólo de grados, son lo mismo. Si asumimos esto como correcto (biológicamente sustentado) y, por otro lado, nos servimos de la “vaguedad” (valiéndonos del concepto usado en fuzzy logic-lógica difusa) que circunda al término replicador, podemos llegar a afirmar sin peligro de haber cometido incoherencias en nuestra línea argumentativa que sí, el organismo es también un replicador.

Creo que lo tocado en nuestro parágrafo de la posible existencia de una jerarquía de replicadores ha sido abordado demasiado rápidamente.

En un determinado momento me he referido al caso del ARN tomado como una estructura tanto replicativa como interactiva. En terminología más básica, el ARN es un catalizador y un “genoma”. En otras palabras, el ARN es la molécula que porta la información genética, pero también es la molécula que se encarga de llevar más rápidamente al equilibrio químico una reacción bioquímica cualquiera. Claro que esto

no es lo común, pues nos acostumbramos a pensar que la molécula que porta la información genética es el ADN; y las moléculas que actúan como catalizadores biológicos son las enzimas. Aunque los investigadores, desde los años setenta vienen descubriendo que estas propiedades no son unívocamente determinadas por esas moléculas, ya que han encontrado dichas propiedades asociadas a la molécula del ARN, lo nuclear de la argumentación es que nos referimos a lo que pudo pasar en el origen de la vida. En realidad, la referencia a la que voy a hacer mención muy bien la considero lo suficientemente interesante en el ámbito de la reflexión filosófica y la señalaré en vistas de nuestra última afirmación. Me refiero a la hipótesis del "Mundo del ARN"²⁷⁻²⁸, que desde hace veinte años se ha estado esgrimiendo como una manera de aproximarse al problema de los orígenes de la vida en el planeta y, quien sabe, del universo en su totalidad.

Debo puntualizar que la manera en que hemos estado tratando de discernir el hecho de los replicadores, la búsqueda de una jerarquía en los replicadores, nos ha llevado por senderos en los que nos vemos imposibilitados de prescindir del concepto de interactivo. Recordemos que la sección en la que nos referimos a la jerarquía de interactivos no nos preocupábamos mucho de los reproductores; sin embargo, al momento de tocar a los reproductores y su posible distribución jerárquica no nos es posible dejar de lado a los interactivos. Esto nos debe llevar a poner de manifiesto las siguientes conclusiones: primero, no es posible determinar a los reproductores sin una previa determinación de los interactivos, lo inverso no es cierto. En otros términos, nos es claro determinar el nivel de acción de un interactivo apelando a la pregunta de si a ese nivel se da a lugar la selección. Pero esta pregunta no nos dice nada sobre los reproductores; más bien, sabiendo ya los interactivos nos es fácil la llegada a descubrir los reproductores. Es decir, la jerarquía de replicadores es derivada de la jerarquía de interactivos, pero la inversa no. Esto se puede entender pues la relación entre replicador → interactivo es "uno -muchos"; pero la relación interactivo → replicador es "uno-uno".

Por último y en segundo lugar, la manera a la que hemos llegado en nuestro estado de la investigación es que para poder hablar de los niveles de selección, debemos poder determinar sin ningún tipo de dudas de una gradación de acción de ella. Solamente es posible la acción de la selección natural a diferentes niveles si encontramos los "lugares" en donde actuaría, y estos no son otros que los respectivos interactivos.

Conclusiones

Hemos podido darnos una cierta comprensión del conjunto de nociones conceptuales que se derivan del análisis de los posibles lugares en donde actúa la selección natural. Creo que durante todo el trabajo de investigación he intentado presentar la discusión actual, y creo también, que no es nada trivial abocarnos a tratar de brindar una respuesta coherente y racional para conseguir ahondar nuestra comprensión de las consecuencias que se enmarcan en el interior del armazón teórico que sustenta a la teoría biológica darwiniana como un todo.

Para concluir, podemos llegar a afirmar con cierto grado de certeza que las nociones de interactivos y replicadores, parecen ser conceptos más abarcadores que los que le deben su génesis: genotipo y fenotipo. Cuando empezamos a comprender el alcance de estos conceptos nos vemos ante la necesidad de postular la posible existencia de una jerarquía de interactivos en donde puede actuar la selección

²⁷ Schroeder, R. (1994), pp. 597. En este artículo se refieren los descubrimientos de la capacidad replicativa del ARN.

²⁸ Waring, R.B.; et. al. (1986), pp. 133-139. Se estudia básicamente la capacidad catalítica del ARN.

natural; esto es, existirían distintos niveles de acción de la selección natural dependiendo de las consideraciones analizadas en el trabajo. Por otro lado, también hemos podido vislumbrar la posible existencia de niveles de acción por parte de la selección natural en los replicadores. Pero lo interesante es la relación de dependencia conceptual que encontramos. La dependencia lógica entre ambos deriva de la atribución de correspondencia: "uno \rightarrow muchos" para la relación replicador \rightarrow interactivo; "uno \rightarrow uno" para la relación interactivo \rightarrow replicador.

Bibliografía

- (1) Bock, W.J.; von Wahlert, G. (1965) Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19:269-299.
- (2) Brandon, R.N. (1990) *Adaptation and environment*. Princeton University Press.
- (3) Buchholtz, J.T. (1922) Developmental selection in vascular plants. *The Botanical Gazette*. 73:249-286.
- (4) Buss, L.W. (1983) Evolution, development and the units of selection. *Proceedings of the National Academy of Science*. 80: 1387-1391.
- (5) Dawkins, R (1982) Replicators and vehicles en *Current Problems in Sociobiology*. King's College Sociobiology Group eds. Cambridge University Press.
- (6) Dawkins, R. (1976) *The Selfish Gene*. Oxford University Press.
- (7) Eigen, M. ; et al. (1981) The origin of genetic information. *Scientific American*. Abril: 88-118.
- (8) Endler, J.A. (1984) *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press.
- (9) Hacking, I. (1965) *Logic of Statistical Inference*. Cambridge University Press.
- (10) Hull, D. (1980) Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*.
- (11) Lewontin R.C. (1970) The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1: 1-18.
- (12) Mills, S.; Beatty, J. (1979) The propensity interpretation of fitness. *Philosophy of Science* 46: 263-286.
- (13) Mulcahy, D.L. (1975) *Gamete Competition in Plants and Animals*. North Holland Publishing Company.
- (14) Orgel, L.E.; Crick, F.H.C. (1980) Selfish DNA: The ultimate parasite. *Nature* 284: 604-607.
- (15) Popper, K.R. (1959) The propensity interpretation of probability. *British Journal of Philosophy* 10:25-42.
- (16) Quine, W.V.O. (1960) *Word and Object*. MIT Press.
- (17) Reichenbach, H. (1949) *The Theory of Probability*. Berkeley: University of California Press.
- (18) Rosenberg, A. (1978) Supervenience of biological concepts. *Philosophy of Science* 45: 368-386.
- (19) Schroeder, R. (1994) Dissecting RNA function. *Nature* vol. 370.
- (20) Sober, E. (1984) *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. MIT Press.

- (21) Stern, J.T. (1970) The meaning of "adaptation" and its relation to the phenomenon of natural selection. *Evolutionary Biology* 4: 39-66.
- (22) Waring, R.B.; et. al. (1986) Splice-site selection by a self-splicing RNA of *Tetrahymena*. *Nature* 321: 133-139.
- (23) Williams, G.C. (1966) *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press.