

# Neodarwinismo, teoría de la información y termodinámica:

## Estado de la cuestión

### 1. NEODARWINISMO

La Teoría sintética se apoya en el evolucionismo darwinista y en la genética moderna que muestra cómo los mecanismos de la herencia permiten la fiel transmisión de la información genética y cómo las mutaciones aleatorias suministran la variedad sobre la que opera la selección natural. De la fecunda unión de las dos disciplinas surge la interpretación de la selección natural como cambios sucesivos en las frecuencias alélicas de las diferentes poblaciones.

Algunos neodarwinistas opinan que la teoría sintética es suficiente para dar cuenta de los rasgos relevantes de la evolución de los seres vivos (ver Stebbins and Ayala 1981). El consenso en este tema no es, ni mucho menos, general; prueba de ello son las críticas dirigidas a la Teoría sintética, y a sus fundamentos o supuestos:

#### 1.1. NEODARWINISMO Y CIENCIA NEWTONIANA

— Aunque Boltzmann habla del siglo XIX como «El Siglo de Darwin» (ver Prigogine and Stengers, 1983), enfatizando la nueva mentalidad que preside la ciencia biológica, que presenta un mundo en proceso de transformación, donde se toma en cuenta el sentido en que discurre el tiempo, donde el momento actual no contiene todo el pasado y el porvenir; hay autores que subrayan el sesgo newtoniano del darwinismo, heredado por la Teoría sintética.

El opinión de Brooks y Wiley, la fuerza selectiva, que permite, en principio, evitar el recurso al designio sobrenatural, coloca la Biología dentro de un esquema conceptual newtoniano (Brooks & Wiley, 1986, x).

Para D. J. Depew y B. H. Weber la mentalidad newtoniana del neodarwinismo se refleja en la preferencia por modelos en los que los sistemas se hallan en equilibrio y sólo la intervención de fuerzas externas los saca de esa situación. La ley de Hardy-Weinberg es una especie de ley de inercia en la que se afirma que en ausencia de fuerzas externas, léase selección natural o artificial, la distribución frecuencial de los alelos presentes en una población no variará. También son características newtonianas la reversibilidad de las trayectorias en los sistemas considerados y el hecho de que sean descomponibles en sus partes atómicas. Las variaciones en las frecuencias alélicas son, de hecho, reversibles y el atomismo se deja ver, sobre todo, en el concepto de gen como unidad básica del sistema (de forma extrema en la teoría de Dawkins) y en la convicción de que los rasgos generales de la evolución pueden ser explicados satisfactoriamente como un efecto de la acumulación de pequeñas variaciones en la composición genética de las poblaciones. Según estos autores, la aceptación de supuestos newtonianos ha podido beneficiar al desarrollo de la biología en el pasado; no obstante, en su opinión, la historia también demuestra que en el siglo xx ninguna ciencia madura ha continuado desarrollándose sin abandonar el paradigma newtoniano. (Depew and Weber, 1988, pp. 328-334).

También Elliot Sober opina que la Teoría sintética es, en muchos aspectos, análoga a la mecánica newtoniana. «Evolutionary Theory as a Theory of Forces» es el significativo título de un capítulo de su *The Nature of Selection* (Sober, 1984).

El paradigma mecanicista ha dominado el pensamiento evolucionista hasta extremos francamente ridículos, según J. Wicken (Wicken, 1987, p. 53. Puede verse también en este sentido Ho and Saunders, 1979). Desde el punto de vista de la ciencia mecanicista los cambios irreversibles, incluida la evolución de los seres vivos, requieren explicación, no sólo en sus particularidades sino en su misma condición de procesos. La propuesta de Wicken, entre otros, es diseñar un sistema conceptual y legal para la Biología donde sea

la evolución lo que no necesite explicación; aquí es donde entra en juego la termodinámica:

«La evolución es un proceso natural mientras que las fases estacionarias son un caso particular del cambio evolutivo» (Wicken, 1987, vi).

## 1.2. NEODARWINISMO Y CIENCIA CONTEMPORÁNEA

— El hecho de que el modelo de ciencia mecanicista ejerza influencia todavía sobre la investigación biológica contribuye a que ésta engrane mal con otras áreas de la ciencia contemporánea. Wicken lamenta que la Termodinámica y la ciencia evolucionista no hayan colaborado mutuamente lo suficiente, en parte debido a un malentendido: se pensaba que la flecha del tiempo en la evolución termodinámica, siguiendo la Segunda Ley, era contraria a la dirección en que se desarrolla la evolución biológica (Wicken 1988, p. 139).

Brooks y Wiley hacen hincapie en la división que establece la moderna Física entre procesos micro y macroscópicos. Los primeros son reversibles, no así los segundos. Si se intenta que la teoría de la selección natural sea consistente con la causalidad newtoniana (ver Ruse, 1982), se pone en peligro la posibilidad de dar cuenta de los procesos irreversibles comunes y muy relevantes en Biología.

La progresiva separación entre la teoría evolucionista y la Física a medida que ésta se alejaba del paradigma newtoniano ha contribuido —en opinión de Wicken— al desarrollo de una concepción de la Biología como ciencia autónoma. Paradójicamente, la nueva termodinámica está en mejor disposición para tratar los problemas de la evolución que lo estaba la mecánica newtoniana. Todo parece aconsejar un acercamiento entre evolución y termodinámica, obstaculizado hasta el momento por esta «autonomy-of-biology atmosphere» (Wicken, 1987, p. 95) en la que ha crecido la teoría de la evolución.

Incluso a nivel metacientífico, la ciencia evolucionista parece reclamar parámetros diferentes a los que se aplican habitualmente en otras ramas de la ciencia; no destaca su eficacia predictiva y algunas de las hipótesis básicas son difícilmente falsables (Popper, 1972; Schneider, 1988). Contra la pretensión de establecer una epistemología especial para la Biología sostenida por Mayr y Ayala entre otros (Mayr, 1982; Ayala, 1970), escribe Wicken:

«Insistir en el estricto mecanicismo de la ciencia evolutiva mientras se mantiene una rígida postura autonomista en biología sólo sirve para elevar la adaptación al estatus de causa final y para reducir el mecanicismo a mero slogan» (Wicken, 1988, p. 151).

### 1.3. ESTRUCTURA CONCEPTUAL DEL NEODARWINISMO

— No sólo los supuestos del neodarwinismo y su nivel de integración con el resto de las ciencias han sido puestos en cuestión, también la propia estructura conceptual de la teoría sintética está sujeta a la crítica:

El mismo *concepto de especie* es más que problemático y —en palabras de Waddington— «aunque Darwin tituló su libro *El origen de las especies*, escribió notablemente poco sobre este punto» (Waddington, 1976, p. 39). El status ontológico de las especies, si son individuos o clases, es hoy día objeto de viva polémica (Ghiselin, Mayr, Hull, Stebbins, Rosenberg, Crowe, Kitcher, Williams en *Biology and Philosophy*, 1987; Bunge, 1981; Hull, 1976).

\* \* \*

El concepto de *adaptación* es una de las claves del pensamiento evolucionista, sin embargo no está claro qué rasgos podemos considerar adaptativos. Algunos teóricos consideran que todos los rasgos existentes son adaptativos (Bock, 1980); otros piensan que sólo los rasgos afectados por la selección lo son (Gould and Vrba, 1982). Williams (1966) llega a afirmar que sólo los caracteres adaptativos tienen «funciones», para el resto sólo se puede hablar de «efectos» (Citado en O'Grady and Brooks, 1988, p. 301). En todo caso, los argumentos adaptacionistas utilizados de forma excesiva pueden dar a la teoría un aspecto de explicación teleológica (Wicken, 1987, p. 221; O'Grady and Brooks, 1988, p. 304). Wicken considera que el adaptacionismo ha comprometido el concepto de organismo como entidad histórica y que es pertinente poner el acento en las limitaciones internas derivadas de la historia filogenética que ponen coto a la variedad y a las posibilidades de desarrollo del organismo (Wicken, 1988, p. 154). J. Maynard Smith afirma que se conocen órganos complejos

cuya función permanece aún ignorada (en Waddington, 1976, p. 301). Algunos críticos del neodarwinismo proponen revisar el supuesto adaptacionista, al menos en su versión extrema.

O'Grady y Brooks (1988, p. 302) critican la lógica de algunos argumentos adaptacionistas. No importa cuán útil resulta un carácter, ello no implica necesariamente que haya sido seleccionado. A veces se comete la falacia de la afirmación del consecuente y se pasa de «si hay adaptación por selección, entonces hay utilidad y funcionalidad» a «dado que un carácter es funcional, de ahí se sigue que ha sido seleccionado». O'Grady y Brooks detectan esta argumentación viciada en Bock (1967), quien afirma:

«Si [los rasgos que presentan los animales] no fuesen adaptativos habrían sido eliminados por la selección y habrían desaparecido» (cit. en O'Grady and Brooks, 1988, p. 302).

Se refieren en el mismo sentido a Simpson (1958) y Ayala (1976), donde se identifican funcionalidad y organización biológica con adaptación por selección. El siguiente paso consiste en identificar la evolución con el proceso de adaptación (ver Eldredge, 1985).

\* \* \*

La *variedad* sobre la que se ejerce la selección se fundamenta en última instancia en las mutaciones genéticas. La variedad genotípica tiene límites propios no impuestos por la selección, lo cual debilita la teoría sintética, ya que las mutaciones no son totalmente aleatorias y sus límites influyen en el proceso evolutivo; son un parámetro no contemplado por el esquema causal del neodarwinismo. Por otra parte lo que se ha dado en llamar genotipo es un sistema complejo, lleno de interacciones y difícilmente descomponible en elementos atómicos variables y proyectables sobre rasgos fenotípicos aislados.

Para empezar, las posibilidades de variación en el genotipo están limitadas por la historia del mismo, como ponen de manifiesto O'Grady y Brooks (1988, p. 97). Fenómenos como la acumulación de ADN que no codifica proteína alguna y la repetición de secuencias, se explican con dificultad tomando la selección natural como única fuerza conductora de la evolución. La necesaria estabilidad en el desarrollo restringe la variación genética y el propio sistema de

genes reguladores mantiene ciertos patrones de desarrollo fuera de la presión selectiva (ver Maynard Smith, 1985; Kauffman, 1985). En definitiva las limitaciones en la producción de variación acotan el campo sobre el que puede actuar la selección (ver Depew and Weber, 1988, p. 324).

En opinión de Blum, la idea de que las mutaciones son totalmente aleatorias, conduce a sobreestimar el nivel de adaptación que se puede conseguir por selección natural. El reconocimiento de que existen restricciones en la dirección de las mutaciones puede compensar el adaptacionismo extremo con una sana dosis de escepticismo (Blum, 1968). Leyendo ciertos pasajes de Dawkins, por ejemplo, uno tiene la sensación de que el autor considera la variación genética como potencialmente infinita y las diferentes alternativas como equiprobables antes de la selección (Dawkins, 1985).

Blum construye un modelo de mutación teniendo en cuenta factores termodinámicos y cinéticos. Muestra cómo factores puramente físicos imponen restricciones sobre la dirección que toma la evolución de los organismos. La energía de activación no es la misma para todas las mutaciones, lo que hace que algunas sean muy improbables y otras prácticamente reversibles. Además la energía efectiva de activación puede descender en presencia de ciertos genes reguladores que realizan una función análoga a la catálisis química, favoreciendo o dificultando ciertas mutaciones. Es bien conocido que la tasa de mutación puede verse afectada por aporte de la energía apropiada desde el exterior del organismo (Blum, 1968, pp. 140-150). También hay que tener en cuenta, como relevante desde el punto de vista evolutivo, el hecho de que las frecuencias de formación de dipéptidos sintéticos a partir de aminoácidos se aproximan considerablemente a su frecuencia de ocurrencia en las modernas proteínas genéticamente codificadas (Steinman, 1971).

Waddington conjetura que de dos mutaciones  $m$  y  $m'$  que pueden acontecer, «aquella que tenga el efecto más afortunado sobre el metabolismo (es decir, aquella que hace mínima la producción de entropía) debería tener una probabilidad de ocurrencia ligeramente mayor» (Waddington, 1976, p. 61). El autor llega a afirmar que el dogma de que las mutaciones son totalmente al azar contradice el principio físico de acción y reacción, ya que la mayoría de las mutaciones deben ocurrir en interfase, es decir, en pleno metabolismo.

A las limitaciones impuestas sobre la variedad genética hay que añadir ciertas matizaciones por lo que hace a las relaciones *genotipo/fenotipo*. El neodarwinismo asume, por lo general, que la aleatoriedad en la variación genética implica aleatoriedad en la variación fenotípica. Waddington establece la existencia de ciertas trayectorias de desarrollo (creodos) que ejercen la función de atractores, de forma que el sistema puede compensar hasta un cierto límite las alteraciones genéticas y ambientales haciendo que el resultado final no varíe. Así pues, al menos en opinión de Waddington,

«la aleatoriedad de la variación genética no implica aleatoriedad en la variación fenotípica» (Waddington, 1976, p. 39).

La información con la que se construye el organismo no reside sólo en los genes, hay otras estructuras portadoras de información. Waddington cita el ejemplo de la disposición de las enzimas en la membrana mitocondrial, también subraya que hay evidencias de información operativa en el citoplasma de las ovocélulas. Brooks y Wiley consideran que, en general, la biología del desarrollo no ha sido integrada en una estructura teórica adecuada (Brooks and Wiley, 1986, p. 3).

Wicken cree necesario evitar el reduccionismo geneticista del neodarwinismo mediante un nuevo concepto de organismo (inspirado en el estructuralismo), donde éste no sea visto como un mero intermediario entre el genoma y el medio, expresión y depósito efímero de la información genética. Los genes no son los agentes responsables del cambio evolutivo, son más bien el registro del mismo (Wicken, 1987). En la misma línea argumenta Campbell cuando afirma que la moderna biología molecular ha mostrado que los genes son un tipo de entidad diferente al que postulaba el neodarwinismo (Campbell, 1988, p. 276). El genoma mismo posee una estructura interna compleja que da lugar a la producción de fenómenos no mendelianos, como la deriva molecular que permite la difusión de copias de un gen dentro del genoma, pudiendo resultar de ello la fijación de rasgos para los que no ha habido selección (Campbell, 1985; Dover, 1982).

El propio concepto de *selección* no está a salvo de críticas, entre otras razones por la ambigüedad de su estatus causal. La versión neodarwinista de la selección natural resulta más vulnerable que la propia darwiniana a la imputación de que es tautológica. Para Darwin «sobrevivencia del más apto» parece significar que el organismo más dotado para las funciones propias de la vida, correr, cazar o reproducirse, vive más y puede dejar más descendencia. En el caso del neodarwinismo, el peso del concepto de supervivencia ha pasado de la supervivencia en general a la reproducción y por «más apto» se entiende el que deja más descendencia. Esto, en opinión de Waddington, reduce el neodarwinismo a una tautología (en sentido contrario véase, por ejemplo, Ruse, 1979, pp. 44-49) y deja sin explicar el porqué de la portentosa complejidad desarrollada por algunos seres vivos, que muy bien podrían haberse limitado a ser sacos de gametos (Waddington, 1976, p. 38).

Maynard Smith trata de distinguir entre el «más apto» como complejo o armonioso del «más apto genéticamente» (en mejores condiciones para dejar descendencia); pero, como argumenta M. Grene, o bien

«tales complejidades tienen que ser consideradas de nuevo como superiores en adaptatividad, esto es, en aptitud genética, con lo que la teoría vuelve a caer en la tautología o bien la complejidad no es reducible al valor de supervivencia y, por lo tanto, como también él [Maynard Smith] admite, la teoría darwiniana o neodarwiniana no da cuenta en modo alguno del aumento de complejidad» (M. Grene, en Waddington, 1976, p. 315).

Se ha intentado salir de esta situación apelando a la relativa adaptación de ciertos rasgos en relación a un entorno específico (Brandon, 1978). Margalef (1986, p. 123) propone criterios termodinámicos que den contenido al concepto de «*fitness*» y Gatlin (1972) sugiere criterios informacionales.

De todas formas hay autores que echan de menos en la teoría sintética un mayor riesgo predictivo que la librería de la acusación de tautología (Popper, 1972; Schneider, 1988). Para Wicken la debilidad predictiva de la teoría sintética es fruto de dos factores, uno propio y otro genérico que afecta a todas las teorías de la evolución. El primero radica en su deficiente estructura causal y el segundo hace

referencia a la imposibilidad práctica de descomponer analíticamente el proceso evolutivo (Wicken, 1987, p. 5).

Para Brooks y Wiley la selección es una causa próxima que no explica el fenómeno de la evolución en sus rasgos generales, sólo da cuenta de ciertas particularidades (Brooks and Wiley, 1986, p. ix). La selección natural es tan sólo una fuerza eliminativa. La cuestión clave en este punto es si se puede pensar en evolución biológica sin selección. En opinión de O'Grady y Brooks la selección natural no crea nada, sólo elimina, por tanto, aún sin su concurrencia puede generarse orden biológico. En contrapartida es necesario suponer la existencia de procesos generativos intrínsecos capaces de producir orden. En su condición de causa próxima, no es justificable acudir directamente a la selección natural para explicar fenómenos que tal vez puedan ser explicados en función de procesos más básicos. Los autores mencionados ofrecen varios ejemplos que de modo esquemático muestran la posibilidad de evolución sin selección (O'Grady and Brooks, 1988, pp. 295-299). Todo ello permite a Wicken afirmar que el neodarwinismo presenta una estructura causal deficiente (Wicken, 1987, p. 4).

La selección tiene también sus límites, no todo es seleccionable. M. Rene sostiene que Darwin era consciente de que la selección controla sólo los caracteres adaptativos, no siendo la responsable de algunas complejidades del mundo biológico. Al neodarwinismo le queda la alternativa de considerar todos los rasgos como adaptativos (con lo que la teoría se hace tautológica) o bien dejar al margen el problema de la progresiva complejidad del mundo orgánico (M. Grene en Waddington, 1976 p. 315). En líneas generales, parece claro que existen al menos algunos caracteres no especialmente adaptativos, neutros frente a la selección (ver Kimura & Ohta, 1971). La distinción entre «selection of» y «selection for» (ver Sober, 1984, p. 123) ayuda a comprender que ciertos caracteres pueden resultar seleccionados con independencia de su valor adaptativo, en virtud de otros a los que acompañan.

La determinación del nivel o niveles a los que actúa la selección natural es otro punto conflictivo en la teoría sintética. Ya entre los fundadores de la teoría de la evolución existía desacuerdo sobre este particular: para Darwin son los organismos individuales sobre los que finalmente actúa la selección natural; según Wallace los grupos pueden ser objeto inmediato de la fuerza selectiva (Sober, 1984,

pp. 215-276). Actualmente autores como Margalef (1986, p. 123) sostienen que la selección se produce a todos los niveles. Una prueba de ello es que la extinción de una especie puede sobrevenir por problemas en cualquiera de los niveles aludidos (véase, por ejemplo, la variedad de hipótesis que se han propuesto acerca de la extinción de los dinosaurios y sobre ello, Charig, 1988).

Williams (1966) o Dawkins (1976, versión española de 1985) sostienen que la selección natural trabaja sobre los genes individuales, no sobre grupos ni siquiera sobre organismos. Piensan que la selección grupal implicaría altruismo por parte de los individuos, lo cual es injustificable desde el punto de vista darwinista. En contra de este punto de vista argumenta Sober en «Group selection without altruism» (Sober, 1984, pp. 262-6). Sober acude al caso de la superioridad heterocigótica para mostrar que no siempre la selección actúa sobre los genes individuales: Si un organismo con dotación Aa es superior a cualquiera de los posibles homocigóticos AA y aa, entonces la posesión de un alelo A ó a no es perjudicial mientras que la posesión de un segundo igual si lo es.

También analiza Sober los datos aportados por M. Wade (1976) sobre la selección del tamaño del grupo en poblaciones de *tribolium castaneum*. Es interesante la discusión que, a nivel teórico, sostienen sobre este tema Maynard Smith y D. Bohm: Ciertas poblaciones de aves parecen regular su tamaño. Existe una presión selectiva en favor de un censo determinado de individuos, de forma que los recursos alimenticios se mantengan dentro de unos límites adecuados. Los individuos regulan su conducta reproductiva en función del censo del grupo. Según M. Smith, esto implicaría que los individuos cuya dotación genética les lleve a inhibirse de las labores reproductoras en determinadas circunstancias tenderían a la extinción y el grupo no conservaría sus propiedades autorreguladoras. Bohm contesta que aún con idéntica dotación genética puede pensarse en diferente comportamiento reproductor regulado en función de circunstancias ambientales, como puede ser la posición dentro del grupo, el viento o lo que se acabe de ingerir.

«Las características hereditarias pueden pertenecer ahora al grupo o la especie sin ser analíticamente deducibles de las propiedades del individuo aisladamente considerado» (D. Bohm, en Waddington, 1976, p. 308).

Evidentemente hay una respuesta por parte de Williams (ver Williams 1966, pp. 114-122) y de Dawkins o de Maynard Smith (en Waddington, 1976, pp. 309-311), pero no hace al caso entrar en la polémica, sólo se pretende mostrar que no hay consenso suficiente sobre una de las cuestiones básicas para la teoría de la evolución por selección natural. La solución para los partidarios, como Wicken, de una extensión de la teoría sintética, consiste en considerar como unidad fundamental de la selección...

«...la pauta global de flujo termodinámico en la que se mantiene y propaga la información estructural» (Wicken, 1987, pp. 132).

#### 1.4. CARENCIAS EXPLICATIVAS

Además de las objeciones a la propia teoría y a los supuestos que asume, hay autores que ponen de manifiesto carencias y hechos escasamente explicados en el marco teórico del neodarwinismo:

Mientras un alelo siga presente en una población, todo cambio ocurrido en su frecuencia es, en principio reversible, la teoría de la selección natural no implica por sí sola dirección alguna de la evolución, sería compatible con la reversibilidad de los cambios de las frecuencias alélicas. No obstante la experiencia muestra que tales procesos son de una forma muy general irreversibles. La llamada ley de Dollo (irreversibilidad y aumento de la complejidad durante la evolución), que goza de amplio respaldo empírico, no se deriva de la selección natural (Brooks, Cumming and LeBlond, 1988).

J. Collier pone de manifiesto que, atendiendo a factores adaptativos, las frecuencias alélicas podrían variar de una forma cíclica, reversible, ya que algunos de los parámetros ambientales más importantes muestran un comportamiento cíclico (clima, disponibilidad de alimento...). Esta objeción tiene respuesta en Mayr (1982, p. 609), donde se argumenta que las fuentes del orden biológico y de la irreversibilidad podrían ser diferentes, de modo que pueden ser generadas funciones adaptativas equivalentes (en caso de que su necesidad sea recurrente) por diferentes genotipos. Collier a su vez responde a Mayr (ver Collier, 1988, p. 235). Lo interesante en este contexto es el reconocimiento de que la fuerza selectiva no da cuenta de un hecho constatable como es la irreversibilidad de la evolución. Las conse-

cuencias de la evolución a largo plazo son asumidas por la teoría sintética como un subproducto de los cambios instantáneos en las frecuencias alélicas. Campbell, no obstante, llega a afirmar que cualquier cambio suficientemente rápido como para ser medido año a año no supone más que ruido en el proceso evolutivo (Campbell, 1988, p. 276).

El número de especies existentes ha crecido durante el tiempo evolutivo y en líneas generales en cada periodo del mismo como ponen de manifiesto los estudios de Raup y Sepkosky (1982). A ello se añade que existe una tendencia general hacia el incremento de la complejidad en todas las líneas evolutivas (ver L. Johnson 1988). El hecho de que la diversidad y la complejidad crezcan a lo largo de la evolución no se explica únicamente a partir de la selección natural, ya que una mayor complejidad no tiene por qué implicar ventaja selectiva alguna (ver Maynard Smith en Waddington, 1976, p. 304). Es posible que se requiera algún principio adicional que explique este fenómeno y es probable, en tal caso, que deba ser tomado de la termodinámica o de la teoría de la información. Para J. Olmsted (1988, p. 258) es precisamente el tema de la complejidad creciente, el eje del debate evolución-entropía-información. Saunders y Ho (1976; 1981) han sostenido que lo que aumenta durante la evolución es precisamente la complejidad y de un modo más evidente que la adaptación de los sistemas vivos al entorno. Argumentan que el ritmo de cambio evolutivo ha sido superior cuando la presión selectiva ha disminuido.

El neodarwinismo no hace frente con éxito al problema del origen de la vida, reduciéndolo en algunos casos a un golpe de suerte por el que se genera el primer replicador sin «maquinaria» enzimática previa (ver Monod, 1970, 1981). Pero si la fuerza selectiva es necesaria para conseguir mayor fidelidad en la replicación entre los primitivos reproductores, el problema se complica, ya que lo que se requiere son agentes catalíticos más apropiados, cuya existencia depende de los mismos replicadores (Depew and Weber, 1988, p. 320).

El modelo evolutivo del equilibrio puntuado o interrumpido (épocas largas de quietud combinadas con súbitos cambios) parece confirmado por la investigación paleontológica (Gould and Eldredge, 1977; Stanley, 1979). El neodarwinismo ha respondido tradicionalmente trasladando el problema a las imperfecciones del registro

fósil. No obstante, hoy día parece que también desde el campo de la genética molecular se aportan evidencias a favor de la tesis del equilibrio puntuado (Depew and Weber, 1988, p. 322).

La variación encontrada en secuencias de proteínas y ácidos nucleicos es superior a la esperada (Depew and Weber, 1988). Muchas de estas variantes son neutras frente a la selección natural (Kimura 1983; Kimura and Otha, 1971; King and Jukes, 1969). A nivel molecular las tasas de mutación y fijación a largo plazo parecen ser independientes de las variaciones en el entorno, de modo que han sido tomadas como auténticos relojes moleculares con los que medir el tiempo evolutivo (Dover, 1982; Li, 1985; Gribbin, 1986, donde se hace referencia a los trabajos de Wilson y Sarich). En algún sentido ha de extenderse o modificarse la teoría sintética si desea dar cuenta de los fenómenos de deriva molecular y genética.

Según Depew y Weber (1988) los grados de polimorfismo enzimático detectados en poblaciones naturales mediante electroforesis (Lewontin, 1974; Selander and Whittam, 1983) no son fácilmente explicables en términos de selección y adaptación <sup>1</sup>.

Brooks y Wiley (1986) añaden, a las mencionadas, dos carencias explicativas de la teoría sintética de la evolución: según ellos no explica de modo conveniente la existencia de taxones superiores ni las relaciones entre estructura/función.

\* \* \*

— Campbell (1988) analiza la fractura producida en la comunidad científica cercana al tema de la evolución por el presente estado de cosas: el neodarwinismo se ha polarizado, según él, en tradicionalistas e innovadores. Lo cierto es que hay una amplia gama de reacciones que va desde los que opinan que los nuevos resultados son consistentes con los principios del neodarwinismo y no se requieren innovaciones conceptuales para asumir los hallazgos empíricos, hasta quien opina que la fuerza selectiva es meramente una causa secundaria que sólo explica ciertas particularidades evolutivas, pero

<sup>1</sup> En este contexto hay que hacer referencia a la utilización que Lewontin (1972) hace de la medida de la información Shannoniana para comparar la magnitud de la diversidad genética encontrada en individuos de una misma población, de poblaciones de la misma raza y entre razas. Aquí la medida de Shannon se convierte en una medida de la diversidad.

no la evolución misma ni sus rasgos más generales. Entre unos y otros, como reflejan Depew y Weber, los que tratan de salvar el corazón del darwinismo a costa de ciertas hipótesis secundarias que había asumido a lo largo de su historia (gradualismo, insistencia en la selección como única causa del orden biológico, restricción de la selección al nivel de los organismos individuales, malthusianismo, adaptaciónismo extremo) o los más radicales como Dawkins.

## 2. TERMODINAMICA Y TEORIA DE LA INFORMACION

Nuestro interés se centra en las propuestas extensionalistas que sugieren acudir a la termodinámica más reciente y a la teoría de la información con objeto de soslayar al menos algunas de las dificultades reseñadas. Queremos analizar en qué sentido se utilizan los conceptos y teorías informacionales y qué relación tienen, en este contexto, con la entropía termodinámica.

### 2.1. EXPECTATIVAS

Es probable que un fenómeno de las dimensiones y características de la evolución requiera enfoques explicativos diversos para captar todas sus múltiples facetas. Los diferentes efectos de la evolución se manifiestan en distintas escalas temporales y afectan a niveles dispares de los sistemas vivos. Quizá ninguna rama de la ciencia, por sí sola, pueda hacerse cargo de períodos de tiempo que van desde los miles de millones de años de evolución, que han sido necesarios para que surgiese, por ejemplo, la especie humana, hasta los breves instantes que requiere cualquier proceso celular. Los procesos biológicos con repercusiones evolutivas se desarrollan en varios niveles no reductibles entre sí, al menos de un modo general, y puede ser aconsejable, desde un punto de vista metodológico, mantener la diversidad de perspectivas científicas para obtener una mejor comprensión global.

Rasgos evolutivos como la irreversibilidad de la especiación o el aumento de la complejidad no se explican bien desde el neodarwinismo ortodoxo y son varios los autores que proponen la introducción de termodinámica y teoría de la información para abordar estos

temas. La propuesta parte de la constatación de estas carencias, ya que si el orden biológico se pudiese explicar cumplidamente por la selección natural, las explicaciones en términos termodinámicos serían redundantes, como bien señala Collier (1988, p. 232).

De la utilización de termodinámica de sistemas fuera de equilibrio se espera una serie de ventajas para los estudios evolucionistas:

— Una mejor integración de la evolución biológica dentro del proceso general de evolución cósmica, de forma que sea posible tratar el problema del origen de la vida desde una posición más favorable. Todos los procesos irreversibles resultan, en última instancia, del desequilibrio energético causado por la expansión cósmica. Considerada en esta perspectiva, la evolución de la vida se inscribe dentro de un fenómeno evolutivo más amplio donde la selección afecta a sistemas autocatalíticos o a patrones de flujo energético (ver Haken, 1986; Wicken, 1987).

— El estudio de la sucesión ecológica requiere un punto de vista termodinámico (Schneider, 1988, Margalef, 1968; Rutledge, Basone and Mulholland, 1976; Zotin, 1985; Ulanowitz, 1986...). La investigación en temas evolutivos conecta de manera natural con el estudio de la sucesión ecológica. Hutchinson en su libro *The ecological theater and the evolutionary play*, llega a afirmar que

«La evolución no puede ser entendida sino en el marco de los ecosistemas. La evolución de las especies es impulsada o atraída por el proceso de sucesión ecológica (inherente a todo ecosistema) en la misma dirección que toma ésta» (cit. en Schneider, 1988).

Por otra parte y dentro del contexto de la evolución cósmica antes aludido, el surgimiento y evolución de los seres vivos puede ser visto como un fenómeno *ecológico* (Wicken, 1988).

— Nos permite acceder al estudio sistemático de las restricciones pre-selectivas de la variedad genética.

— Ciertos rasgos generales de la evolución biológica, como el aumento de la diversidad y complejidad se explican mejor desde un punto de vista termodinámico.

— Quizá pueda apuntarse alguna salida al eterno tema de los niveles a los que afecta la selección natural considerando que en realidad lo seleccionado son patrones autocatalíticos de flujo energético.

— La epistemología de la evolución puede enriquecerse con una nueva perspectiva que haga salir a la biología de su pretendida autonomía y complemente su estructura causal. La nueva síntesis no sólo explicaría el «cómo» de la evolución, los derroteros que circunstancialmente ha tomado, también se ocuparía del «porqué», de la dinámica universal en la que se inscribe la evolución biológica y que conecta su estudio con el del resto del Universo.

La utilización de Teoría de la Información puede permitir:

— el establecimiento de conexiones entre el nivel estructural o formal y el funcional, además de proporcionarnos recursos lingüísticos y matemáticos para tratar sobre la organización funcional, la complejidad formal y la diversidad.

— El concepto de adaptación puede clarificarse con la utilización de teoría de la información. Una importante contribución en este sentido es debida a J. Wagensberg, J. Vals y J. Bermúdez (1988). Una de las hipótesis sobre las que trabajan es que el clímax de los ecosistemas se corresponde con una maximización del número de complejiones compatibles con el esquema de transición. En otras palabras, la complejidad del ecosistema tiende al máximo dentro de unas determinadas condiciones restrictivas. Dichas restricciones en el aumento de la complejidad vienen determinadas por los distintos tipos de interacción entre los individuos del sistema.

## 2.2. ESTADO DE LA CUESTION

Centraremos nuestra atención en la obra de Wicken y en la de Brooks y Wiley, como representantes de lo que hemos denominado «una nueva síntesis»; es decir, la integración de la teoría de la información y de la termodinámica de sistemas fuera de equilibrio en la teoría de la evolución. Pero también haremos referencia a las contribuciones de Schrödinger, Blum, Prigogine, Haken, Bertalanffy, Gatlin.

Se pretende que la relación más que exhaustiva sea suficientemente representativa del papel que han desempeñado los conceptos informacionales y termodinámicos en la ciencia evolucionista.

### 2.2.1. *La Evolución como entropía*

Tenemos un problema clásico: la segunda ley de la termodinámica presagia que el caos y la muerte térmica llegarán un día u otro. Mientras, la naturaleza viva parece ignorar el augurio.

Un intento de solución: la vida no responde a las mismas leyes que el mundo inorgánico. Esto es vitalismo.

Otro: la segunda ley es compatible con la evolución biológica, aquí se gana en orden lo que se pierde, con creces, allá. Es lo que podríamos llamar el compromiso neuentrópico.

Un tercero: la evolución es un proceso entrópico. El incremento de entropía acompaña a la producción de complejidad y organización en la biosfera. No es preciso postular una disminución local de la entropía compensada por un aumento general de la misma. Es la solución de Brooks y Willey. Polémica solución, por cierto (ver también Wilson, 1968, donde se argumenta que cambiar el signo de la entropía para medir la información —como hace Brillouin— es un error, por tanto, durante el curso evolutivo aumenta la entropía).

Sucede, según Brooks y Wiley, que la teoría de la información se viene aplicando a sistemas con un repertorio de símbolos finito y cerrado. En estas condiciones, la ganancia de información, entendida ésta como diferencia entre la entropía máxima y la real, supone una disminución de la entropía real del sistema, dado que la entropía máxima está en función del número de símbolos del repertorio. Gatlin asume este supuesto al computar la entropía máxima de los mensajes genéticos contando con un número de fijo de «letras». El alfabeto genético consta de cuatro símbolos posibles de modo que la ganancia informativa se produce por disminución de la entropía real de las cadenas de ADN. Sólo puede aumentar la información si disminuye la entropía.

Pongamos que los cuatro tipos de aminoácidos que componen el ADN no sean letras de un alfabeto sino puntos y rayas del código morse (los organismos serían las palabras con sentido y las especies los mensajes evolucionarios, según Brooks, Leblond and Cumming, 1984, p. 89). Podrían reunirse de mil diferentes formas, construyendo letras distintas sin límite. La entropía máxima del sistema crece con el número de símbolos, por lo tanto, la entropía real podría crecer y aún así hacerlo en menor medida que la máxima. El resultado de este

crecimiento absoluto (que es disminución relativa) sería que la información y la entropía estarían creciendo juntas.

Queda por explicar el porqué del crecimiento disjunto de la entropía máxima y la observada. Restricciones internas relacionadas con la *historia* y con el *desarrollo* de los sistemas vivos son responsables. Por lo que hace a las restricciones en la reproducción, hay que notar que no todo mensaje genético es históricamente posible, no todo programa ontogénico es viable. También está la especiación, que contribuye a proteger y aumentar la heterogeneidad. A varios niveles la evolución presenta un crecimiento irreversible de la organización; tres de ellos son la reproducción, la ontogénesis y la filogénesis. La selección natural cuenta entre las *restricciones externas* al crecimiento de la entropía observable de los sistemas vivos. Puede modificar el ritmo de la evolución, pero no es imprescindible para que ésta se dé; es lo que Brooks y Wiley llaman una causa próxima, secundaria por tanto. La selección natural obra sólo de modo negativo, eliminando variantes, no es creativa (para una defensa del punto de vista contrario, ver Ayala y Valentine, 1983, pp. 169 y ss.). La base biológica sobre la que hay que medir los efectos de la selección, es evolutiva, no estática.

\* \* \*

Brooks y Wiley han sido criticados por la utilización, un tanto peculiar y poco ortodoxa, que hacen de los conceptos termodinámicos e informacionales (Bookstein, 1983; Lovtrup, 1983; Wicken, 1983; pueden verse réplicas a estas críticas en Brooks and Wiley, 1983; 1985).

Olmsted encuentra forzada la deducción de la evolución como una consecuencia axiomática de la aplicación a sistemas vivos de la segunda ley de la termodinámica; añade que la segunda ley es una consecuencia de la acción de diversas fuerzas; la tendencia al crecimiento de la entropía no es en sí misma una fuerza que puede conducir la evolución (Olmsted, 1988, pp. 248 y 255; Brooks y Wiley establecen las posiciones criticadas en su libro en 1986, p. ix).

Depew y Weber (1988, p. 342) acuden al análisis de Denbigh (1985) para descalificar la identificación entre complejidad informacional y entropía termodinámica.

La teoría de Brooks y Wiley conecta mal con el tema del origen de la vida. Su modelo evolutivo parte ya de la existencia de sistemas autorreproductores fiables y de la distribución de los mismos en grupos específicos (ver Brooks, LeBlond, Cumming, 1984, p. 90).

Morowitz (1986) comienza su acerba crítica a la obra de Brooks y Wiley haciendo notar las imprecisiones terminológicas en que cae. Alude también al error que constituye tomar la tendencia al aumento de la entropía como una fuerza causativa. La formación de estructuras se explica en función de consideraciones cinéticas, mecánicas, hidrodinámicas o relacionadas con la mecánica cuántica. La termodinámica sólo impone límites. En concreto, todo proceso deber cursar con aumento global de la entropía <sup>2</sup>.

En mi opinión, uno de los puntos más débiles de la teoría que venimos comentando, es que, para explicar la evolución biológica, postula un aumento continuado del espacio de fase genético. Efectivamente, con el crecimiento del sistema crece la entropía máxima del mismo, pero lo que predice la Segunda Ley es un aumento de la entropía para un sistema dado, no el crecimiento del propio sistema (lo cual, dado que la entropía es una magnitud extensiva, haría aumentar la entropía máxima del mismo). En otras palabras, lo que atañe a la termodinámica es el crecimiento de la entropía real de un sistema; si aumenta la entropía máxima, ello es debido al crecimiento del propio sistema que tiene que ser explicado en términos ajenos a la termodinámica. Por ello la analogía cosmológica es forzada. En cosmología se utiliza la hipótesis de la expansión del Universo porque contribuye a la explicación de una serie de datos empíricos. En biología la expansión del espacio de fase genético, o de otra forma, el crecimiento del tamaño del genoma a lo largo de la evolución, es un dato y es precisamente lo que hay que explicar.

### 2.2.2. Una nueva síntesis

La propuesta de Jeffrey Wicken tiene puntos en común con la de Brooks y Wiley. Considera, como ellos, la evolución biológica en el contexto más general de un Universo evolutivo, de modo que el estado básico no es el de equilibrio; el fondo sobre el que opera la selección es ya un fondo evolutivo. En palabras de Wicken (1987, p. vi):

<sup>2</sup> Layzer abunda en este punto de vista: «En ningún sentido se puede afirmar que los procesos generadores de orden (y en particular la evolución biológica) sean conducidos por el crecimiento de la entropía» (1988, p. 32. La cursiva es del propio Layzer).

«La evolución *en tanto que proceso* no requiere explicación, sólo sus pormenores la exigen».

Hay que señalar, no obstante, que la selección natural en Wicken, si bien no explica la evolución como proceso, sí tiene la misión de explicar el ascenso orgánico que en Brooks y Wiley se generaba sin necesidad de selección.

Tanto la teoría de Wicken como la de Brooks y Wiley, pueden considerarse como estructuralistas. Creen que la funcionalidad de los sistemas vivos es un *resultado* de la dinámica evolutiva que conduce a la complejización de las estructuras. Es el proceso de estructuración el que requiere explicación en primera instancia y que a su vez puede dar cuenta de los resultados funcionales. Wicken señala que sin estructura no hay función, mientras que aquélla puede darse sin ésta. De todos modos el estructuralismo de Wicken es mucho más matizado que el de Brooks y Wiley desde el momento en que considera básica para la evolución la intervención de la selección natural; según él, la misión de la teoría evolucionista consiste en explicar cómo se las arregla la Naturaleza para producir estructuras susceptibles de ser entendidas en términos funcionales.

Coinciden también en la consideración de los sistemas vivos como únicas estructuras auténticamente auto-organizativas, ya que son activos en cuanto a su propia organización; no así el resto de las estructuras que suelen ser tenidas por auto-organizativas y cuyo orden depende de factores externos.

Y, en general, creen que la teoría de la evolución debe hacer sitio en su seno a las aportaciones de la termodinámica y de la teoría de la información.

Las diferencias radican en los conceptos de entropía e información empleados, en el papel otorgado a la selección natural y en el tratamiento del tema del origen de la vida. En relación al último factor nombrado, se puede afirmar que la teoría de Brooks y Wiley contribuye poco a la investigación sobre los orígenes de la vida, mientras que en Wicken es un punto central, ya que pretende explicar la evolución biológica en función de los mismos factores que guiaron en su día la evolución prebiótica, a saber, la optimización de los flujos energéticos.

Wicken propone una extensión del programa darwinista incluyendo en él las aportaciones de la termodinámica y de la teoría de la

información. En sentido complementario, pretende la extensión del dominio de aplicación de la termodinámica de sistemas fuera de equilibrio, alcanzando también a los sistemas vivos de modo relevante para la biología. Una de las posibles ventajas de este enfoque es que puede conectar las fases prebiótica y biótica de la evolución. En ambas se aplica el esquema darwinista «*variation-constraint-selection*» y, también en las dos etapas, lo seleccionado son patrones de flujo termodinámico. En otras palabras, el principio de selección natural está conectado con la competición por la captación y utilización efectiva de las fuentes de energía. La naturaleza orgánica es un «*informed thermodynamic process*». La asociación de moléculas en ciclos autocatalíticos proporciona vehículos estables para la degradación irreversible de energía; los ecosistemas evolucionan de forma que optimizan la captación y utilización de energía (ver Wicken, 1987, p. 9).

Wicken estima que la selección se produce a diferentes niveles de forma que la macroevolución es irreducible a la microevolución. La selección a nivel de especie no es derivable a partir de la selección a nivel de individuos. De todos modos, los distintos niveles de selección mantienen entre sí una cierta relación que Wicken califica como más orgánica que jerárquica; es decir, no hay niveles más fundamentales que condicionen de modo unidireccional la selección en los demás. Existe, más bien, un intrincado tejido de relaciones.

El concepto de organismo es, pues, esencial en Wicken. Por organismo hay que entender «an informed autocatalytic organization» (1987, p. 15). El hecho de que los organismos vivos contengan información («...informed...») hace pertinente la utilización de teoría de la información en su estudio; el empleo de consideraciones termodinámicas se justifica por el carácter autocatalítico («...autocatalytic...») de los seres vivos y, por último, el concepto de organización («...organization...») conduce al de selección. Son éstos los tres frentes desde los que se propone abordar el tema de la evolución.

Las restricciones sobre la evolución de los organismos proceden de tres diferentes fuentes. Por un lado el sistema de *relaciones internas* establecido entre las partes del organismo de forma que éste constituye un sistema autocatalítico. Por otra parte, el destino evolutivo de los organismos está marcado por el conjunto de *relaciones que mantienen con el entorno* y, finalmente, por la *información genética*, subordinada —en opinión de Wicken— al conjunto de relaciones mencionadas. Si bien la forma de vida y la estructura de un organismo son ajenas a las mutaciones genéticas que se producen, no lo son a la selección de

las mismas. De otra forma, no es que la función cree el órgano, pero la dirección en la que evolucionará una especie está condicionada por la estructura actual y por las funciones que realizan los organismos que la componen. Margalef (1986, p. 135) afirma, en este sentido, que...

«...el fantasma de Lamarck es difícil de exorcizar en las discusiones sobre la evolución, porque la idea fundamental, o por lo menos la idea aprovechable de Lamarck no es la herencia de los caracteres adquiridos, sino que los hábitos y las apetencias pueden guiar la evolución futura».

El flujo energético derivado en última instancia del desequilibrio producido por la expansión del Universo, contribuye a la creación de estructuras, que en algún momento adquieren un soporte de información codificada y acumulable que les permite captar y degradar mayor cantidad de energía o hacerlo de modo más eficaz, lo cual, a su vez, genera nuevos y más complejos niveles organizativos. En este sentido se establece una conexión entre la evolución biológica y la del resto del Universo. Es también el punto de contacto entre las consideraciones termodinámicas y las informacionales: con los elementos de que constan los sistemas vivos podrían construirse otros sistemas alternativos con el mismo costo energético, menos resistentes, no obstante, a la tendencia hacia el equilibrio termodinámico. La especificidad de los sistemas vivos depende de la información tras la selección competitiva entre diversos patrones alternativos de flujo energético. Falta por establecer en qué condiciones una estructura auto-organizativa (en el sentido que a la expresión le da Prigogine) sometida a continuo flujo energético genera un soporte informacional que posibilite la evolución.

Wicken se refiere a la teoría de la información al menos en tres sentidos: como teoría de la complejidad estructural, como teoría del significado (incompleta) y como originadora de un lenguaje apto para tratar con problemas relativos a la organización funcional. Señala los siguientes defectos y carencias en las aplicaciones de la teoría de la información a la biología: no se establece una medida del contenido informacional ya que las secuencias sin sentido requieren tanta cantidad de información para ser especificadas como las biológicamente significativas. La cantidad de información codificada en un mensaje es relativa ya que depende de lo que el receptor previamente «sepa». En definitiva, la teoría de Shannon mide la complejidad.

La complejidad es un requisito para que exista información, pero no es la información misma (ver Wicken, 1987, p. 28). La aplicación que hace Gatlin de la teoría de la información presenta un defecto básico —en opinión de Wicken— consistente en igualar la información y la redundancia, cuando es evidente que en caso de extrema redundancia, el contenido informacional que se puede transmitir es nulo. Según Wicken la información biológica no se restringe a la que contiene el ADN; también radica en el citoplasma heredado y en el medio en el que el organismo se ha desarrollado históricamente. Estamos aún lejos de poder estimar cuantitativamente dicho contenido informacional.

Por otro lado, la neguentropía no puede ser estadísticamente definida más que como la entropía con signo negativo. Aún así, Wicken atribuye al concepto de neguentropía cierto valor heurístico y en este sentido lo utiliza. Tanto un cristal como un organismo vivo poseen baja entropía, pero el primero no es negentrópico mientras que el segundo sí lo es; ello porque el cristal se presenta en uno de los pocos microestados posibles dadas sus características energéticas y estructurales mientras que cada sistema vivo aparece en uno de los múltiples estados en que podría haberse organizado la materia de que se compone. En otras palabras, una secuencia proteínica o perteneciente a un ácido nucleico, podría haberse organizado en una pléyade de combinaciones equivalentes desde el punto de vista químico (no así un cristal); el hecho de que sólo se presente en una (o unas pocas) de ellas se debe a la diferencia, existente entre las distintas configuraciones, en cuanto a la funcionalidad biológica. Una vez más hay que señalar que, tomada una proteína o un ácido nucleico como una secuencia, es igual de probable sea o no biológicamente funcional y la información necesaria para especificar una macromolécula es la misma en ambos casos (a igualdad de otros factores relevantes). En consecuencia, tenemos una medida de la complejidad, no del contenido informacional.

La complejidad de los soportes informacionales en los seres vivos es un factor necesario pero no suficiente para que almacenen y transmitan información. El contenido informacional depende de la complejidad pero no es coextensivo con ella (ver Wicken, 1987, p. 50). La complejidad es la materia prima de la información <sup>3</sup> teniendo

3 En Dretske (1981, p. vii) se afirma que la información, a su vez, es la materia prima a partir de la cual se «fabrica» el significado.

en cuenta que sólo debería computarse como información la información funcional y ésta no es reducible a la medida de Shannon.

Por tanto, en Wicken hay que diferenciar entre el concepto de información, que equivale al de contenido informacional y responde a consideraciones funcionales y, por otro lado, la medida de la información, que es más bien un cómputo de la complejidad y del grado de improbabilidad de un sistema, estando complejidad y contenido informacional en la relación expresada más arriba.

Wicken propone un uso conservativo de los conceptos termodinámicos y en concreto del más conflictivo, el de entropía (ver Wicken, 1987 \*). Juzga negativamente la «invención» de nuevas entropías como las utilizadas por Brooks y Wiley, reconociendo en las mismas una fuente de confusión terminológica. Los rasgos característicos de la entropía son, por un lado, que relaciona un macroestado conocido con un conjunto de microestados posibles sobre los cuales la incertidumbre, por principio, es inevitable, y, por otro, que crece en todo proceso irreversible, tal como afirma la segunda ley.

De lo dicho se sigue que la entropía de Shannon no es una generalización de la entropía termodinámica ni de la entropía de la mecánica estadística (en contra de la opinión de Gatlin). La identidad formal de las ecuaciones no garantiza la identidad conceptual <sup>4</sup>. En este caso las diferencias conceptuales son notorias, en opinión de Wicken: la incertidumbre previa a la emisión de un signo por una fuente, se desvanece con dicha emisión y, no hay motivo para pensar que la entropía shannoniana se deba ajustar a la segunda ley de la termodinámica. Ninguno de los dos rasgos señalados por Wicken como definitorios de la entropía termodinámica rezan para la entropía shannoniana. Es un error esperar que ambas se comporten de la misma forma, error cometido por Brooks y Wiley, según afirma Wicken.

El sentido del concepto de entropía se ha oscurecido, como reconoce Wicken y también Denbigh, por su asociación con la noción de orden. La entropía termodinámica dista de ser una medida general del orden. El concepto de orden es relativo. El grado de orden de un sistema es relativo a una estructura o a una función. Sólo en algún caso la entropía constituye una medida apropiada. En esta línea, Wicken propone distinguir entre orden y organización. La distinción se remonta, al menos, a 1941, cuando J. Needham escribía:

<sup>4</sup> Ecuaciones, por cierto, anteriores a Boltzmann y usadas en ámbitos de lo más dispar. De Moivre las utiliza en 1756 en el estudio de los juegos de azar.

«los dos conceptos son diferentes e incommensurables. Deberíamos distinguir entre orden y organización».

Otros biólogos posteriores, como P. Medawar y A. Lwof, han coincidido en la apreciación (ver Layzer, 1988, p. 26). La organización implica funcionalidad. Un enzima posee organización porque su estructura depende de ciertas necesidades funcionales en relación a las cuales ha sido seleccionado. Las estructuras organizadas poseen, por ser funcionales, información. La organización es definida por Wicken (1987, p. 41) como «*informed constraint for functional activity*».

Hay que matizar, no obstante, que la organización biológica, su funcionalidad, puede depender de un cierto grado de orden, si no a nivel de estructura molecular (donde el contenido informacional y el orden estructural parecen estar en oposición mutua), sí en los niveles superiores al mismo. Las macromoléculas son, como ponía de manifiesto Schrödinger, aperiódicas, pero los organismos que se construyen a partir de ellas presentan un alto grado de orden estructural: simetrías espaciales y ritmos regulares en la dimensión temporal (en desacuerdo con esta última apreciación pueden verse las ideas de Yockey, 1977. Allí se sostiene que el concepto de orden y el de neguentropía no son de utilidad en relación al origen de la vida y su evolución).

### 2.2.3. Schrödinger

«La intención de Schrödinger —como señala Jorge Wagensberg— es acercar el concepto de orden termodinámico al de complejidad biológica». (En la presentación de *¿Qué es la vida?*, versión española de 1986; la primera edición de este clásico de la especulación científica data de 1944).

Fue Schrödinger quien puso en circulación el concepto de entropía negativa e inspiró los de «orden por fluctuaciones» o «autoorganización» utilizados entre otros por Prigogine; estableció un principio de solución de la pretendida oposición entre la segunda ley de la termodinámica y la evolución biológica, conjeturando que el crecimiento en el orden y complejidad de los sistemas vivos a lo largo del curso evolutivo se consigue a costa de un aumento en la entropía del entorno que resulta más que compensatorio, de modo que la evolución biológica y la tendencia universal al aumento de la entropía son

perfectamente compatibles. La biosfera y los seres que la componen no son sistemas aislados; cada uno de ellos y todos en conjunto, intercambian materia y energía con su entorno, lo cual les permite —en expresión de Schrödinger— «alimentarse de entropía negativa» (para una discusión de esta tesis ver Morowitz, 1968).

#### 2.2.4. *Blum*

La obra de Blum (1968) da un paso más en la aplicación de conceptos termodinámicos e informacionales a la evolución biológica; no se conforma con la simple compatibilidad; estima que debe haber alguna relación más íntima entre dos ramas de la ciencia en las que la dimensión temporal desempeña un relevante papel; que la evolución de los seres vivos, proceso unidireccional en el tiempo, no puede ser independiente de la «segunda ley» («the great principle of irreversibility», como Blum la denomina). La segunda ley de la termodinámica ya había sido previamente aplicada con éxito a diversos aspectos de los sistemas vivos, lo que condujo al autor a pensar en su posible utilidad respecto al tema de la evolución (existe algún antecedente previo incluso en la obra de Schrödinger: ver Lotka, 1924, reimpresso en 1956 según menciona Wiley, 1988, p. 175).

La propuesta de Blum no pretende ser una alternativa al paradigma neodarwinista; más bien llamar la atención sobre los factores puramente físicos que influyen en la evolución. La segunda ley contribuye a determinar el tipo de entorno físico en el que la vida se origina y desarrolla, la clase de compuestos químicos con los que contaron los primeros sistemas vivos, cuya influencia en el curso de la evolución posterior se sospecha nada desdeñable. Por ejemplo, el origen del anillo tetrapirrólico, presente en los componentes de tantos sistemas vivos, desde la clorofila a la hemoglobina, es probable que se remonte a etapas prebióticas, en opinión del autor. Blum analiza detalladamente la compatibilidad del metabolismo, tanto autótrofo como heterótrofo, con la teoría termodinámica. Todas las reacciones metabólicas se llevan a cabo a través de una serie de pasos o etapas, la irreversibilidad global de los procesos metabólicos deriva de la improbabilidad de una reversión de todos los pasos que intervienen en la reacción; sin embargo cada paso es reversible. Estudia desde el punto de vista energético los procesos de síntesis de proteínas y de replicación del ADN.

El trabajo de Blum sobre la energía requerida en diferentes mutaciones tiende a mostrar que éstas se producen al azar sólo en el sentido de que no responden a requerimientos ambientales, pero en términos absolutos no son equiprobables, lo cual introduce un sesgo evolutivo que no cae bajo el alcance de la selección. En el tema del origen de la vida, Blum se declara partidario de una evolución prebiótica que propicie un surgimiento gradual de los sistemas vivos, más que de un origen único, puntual y absolutamente aleatorio.

Debería citarse como antecedente de la teoría propuesta por Brooks y Wiley la observación, hecha por Blum, de que la segunda ley marca la dirección en que transcurre el tiempo, pero no la velocidad a la que pasa. Diferentes procesos muestran diferentes ritmos en el incremento de la entropía, de lo que puede resultar una mayor complejidad aparente durante periodos finitos y en áreas restringidas del sistema global (Blum, 1968, p. 192). Precisamente en este desajuste entre los ritmos de distintos procesos (mutación/reproducción, por ejemplo), se fundamenta el crecimiento de la información en sistemas vivos sin necesidad de selección, según argumentan Brooks y Wiley (Wiley, 1988, p. 177).

En un capítulo añadido en 1968 a su libro del '51, Blum sugiere brevemente que la teoría de la información puede ser de utilidad en la cuestión evolutiva. Por información, el autor entiende neguentropía en los mismos términos en que Brillouin define esta magnitud (téngase en cuenta que el libro de Brillouin *Science and Information Theory* data de 1962). Advierte, no obstante del error que puede suponer tratar el aumento del orden como una causa de la evolución cuando es un efecto de la misma; en otras palabras, la neguentropía no impele el cambio evolutivo. Las regularidades que puedan descubrirse en el crecimiento del orden en los sistemas vivos, pueden ser interesantes, pero no forman parte —según Blum— de la estructura causal de la evolución.

### 2.2.5. Prigogine

Prigogine (Prigogine and Nicolis 1977, caps. 17 y 18) explica la formación y mantenimiento de sistemas autoorganizados en función de las restricciones impuestas por el flujo energético que mantiene al sistema fuera de equilibrio y por los procesos regulatorios no-lineales que se dan a nivel molecular. Considera también un tercer elemento esencial para el origen y evolución del orden biológico, a saber, la

competencia. Esta se produce sólo cuando las fuentes de energía o de materia prima comienzan a escasear. De la competencia puede resultar o bien la eliminación de alguna de las entidades del sistema o bien la coexistencia de entidades diferentes en un equilibrio dinámico. El primer caso es relevante para establecer una teoría del origen de la vida; el segundo nos conduce a la sucesión ecológica y en última instancia a la evolución. Prigogine considera que la selección natural, entendida como sobrevivencia del mejor adaptado, supone la existencia de sistemas que se automantengan y reproduzcan; por tanto, mal puede explicar el origen de la vida. Para ello tendremos que acudir a la noción de competencia definida en términos termodinámicos.

Prigogine compara la producción de entropía ( $P$ ) y la producción de entropía por unidad de masa o por mol ( $P/n$ ) en tres modelos diferentes de formación de polímeros, con y sin acción autocatalítica. Cuando la reacción de polimerización genera compuestos que actúan como catalizadores de la propia reacción, el incremento comparativo de  $P$  se hace notorio, también el de  $P/n$ , pero éste último parámetro decrece hasta estabilizarse una vez rebasada la región de transición. Este comportamiento es paralelo al de la tasa de consumo de oxígeno durante el desarrollo embrionario controlada experimentalmente por Zotin y Zotina (cit. en Prigogine and Nicolis 1977, p. 434). Si la acción catalítica ocurre debido a que dentro del sistema hay secuencias que actúan como plantillas («templates») para la síntesis de otras, entonces el escenario está preparado para la acumulación de información sobre el resultado competitivo de las pautas probadas. La presión selectiva sólo puede generar un aumento de la complejidad y del nivel de organización de un sistema si éste es capaz de acumular información a partir de la experiencia pasada (Prigogine and Nicolis, 1977, p. 430). Esta observación es complementaria a la que hace Blum advirtiendo que la acumulación de información no impele la evolución, es un efecto de ella, su registro. En la evolución biológica cada etapa se apoya en las anteriores, no habría tal evolución sin un registro informacional.

Prigogine concluye que, en líneas generales, sólo tras la síntesis de las sustancias claves para la supervivencia, la tasa de disipación por unidad de masa se estabiliza en valores relativamente bajos.

«Probablemente se pueda relacionar este punto con la idea darwiniana de la 'supervivencia del más adaptado' ya que una baja tasa de disipación puede dar a un organismo ventajas frente a la selección» (Prigogine and Nicolis, 1977, p. 434).

La evolución en su conjunto es modelada por Prigogine como un proceso de feedback. El flujo energético proveniente del entorno atraviesa un sistema disipativo en el que puede producir inestabilidad; la inestabilidad puede generar mayor o menor capacidad disipativa en el sistema; en el primer caso, el sistema comienza a disipar más energía creando las condiciones favorables para que aparezcan nuevas inestabilidades; en el segundo, el sistema empieza a tender hacia el equilibrio termodinámico. En definitiva, la disipación de energía es, según Prigogine, la fuerza impulsora (*the driving force*) de la evolución. El autor trata, por tanto, de buscar ecuaciones que relacionen el nivel de disipación con el de organización funcional. Parece que el coste energético de los mecanismos de control está asociado con la complejidad de las rutas metabólicas que controlan. Una mayor complejidad funcional requiere más disipación de energía y constituye una ventaja evolutiva en la medida en que establezca la tasa de disipación específica.

#### 2.2.6. Haken

Haken utiliza un enfoque sinérgico, próximo en muchos aspectos a la termodinámica, para explicar la evolución de los seres vivos. Tal y como la define él, la sinérgica es «el estudio o ciencia de la acción de conjunto» (Haken, 1986, p. 5). Trata de hallar leyes generales que gobiernen la formación de estructuras. En su opinión la sinérgica es más general que la termodinámica y tiene un mayor dominio de aplicación. En realidad Haken extiende el punto de vista darwinista más allá de la naturaleza orgánica. La producción de variedad mediante fluctuaciones aleatorias y la selección por competencia son pautas que Haken descubre en la formación de luz láser, en la inestabilidad de Bérnard o en diversos fenómenos sociológicos.

#### 2.2.7. Bertalanffy

En la literatura sobre el tópico que nos ocupa, es frecuente la utilización de la expresión «sistemas vivos». Fue Ludwig Von Bertalanffy quien propuso considerar los organismos vivos como un caso especial de sistema y abordar el estudio de los mismos desde la teoría general de sistemas (Bertalanffy, 1961; 1976, 1979). Bertalanffy aboga por una concepción organísmica de los seres vivos que medie

entre el reduccionismo fiscalista y el vitalismo; en este sentido es un claro precedente del punto de vista expresado por Wicken.

Según Bertalanffy, los conceptos y categorías de la física y la química marginan los rasgos organísmicos que caracterizan a los sistemas vivos. Por otra parte, el mencionado autor discute la pretensión exclusivista de la teoría sintética que pretende ser una explicación completa de la evolución biológica. No es que la teoría sintética sea falsa; es que es parcial y deja fuera de su alcance explicativo una serie de fenómenos y rasgos relevantes en el proceso evolutivo, como la ya mencionada tendencia al aumento de la complejidad. Además las explicaciones de la teoría neodarwinista son casi siempre a posteriori y, en este sentido, son consideradas por Bertalanffy como tautológicas. Por otra parte la selección presupone la existencia de organismos que se automantengan y reproduzcan, lo cual dificulta la explicación del origen de la vida.

Bertalanffy apunta como defecto de la teoría evolucionista clásica, la identificación entre adaptación y evolución. No es claro, a su juicio, que la adaptación tenga algo que ver con la evolución, entendida ésta como progresión hacia formas más complejas de vida, ya que se puede producir una perfecta adaptación en cualquiera de los niveles de la vida. Una ameba puede estar tan adaptada como un elefante. No se justifica, por tanto, que la selección adaptativa genere seres de mayor complejidad. Bertalanffy emplea consideraciones termodinámicas e informacionales en la crítica al darwinismo moderno y en algunas de las soluciones que sugiere, incluso en la propia definición de sistema vivo:

«Todo sistema organísmico es a la vez termodinámicamente abierto y portador de información. De faltar alguna de estas dos características, no puede hablarse de sistema 'viviente' ... La futura síntesis de la termodinámica irreversible, la teoría de la información y las leyes de la organización supramolecular puede que nos depare hallazgos adicionales». (Bertalanffy, 1979, pp. 134, 135).

Somos testigos actualmente del surgimiento de una síntesis similar a la prevista por Bertalanffy y del intento de obtener provecho de ella en cuestiones evolutivas.

### 2.2.8. *Gatlin*

Gatlin pretende introducir criterios cuantitativos de progreso (para una presentación del problema de los criterios de progreso, ver Ayala y Dobzhansky, 1983, pp. 431 y ss.) y de adaptación en la evolución biológica y ello en base a consideraciones informacionales. El valor selectivo debe ser definido en función del contexto evolutivo y de la complejidad alcanzada. En las fases más tempranas de la evolución, la fidelidad en la reproducción del mensaje genético, debió representar una considerable ventaja; por tanto, cabe esperar que la información genética de organismos primitivos fuese altamente redundante y codificada en cadenas moleculares de escasa longitud. Una vez seleccionados este tipo de organismos, podemos pensar que la competencia establecida entre ellos favoreció a aquéllos que consiguieron, con la mínima pérdida de fidelidad en la copia, aumentar la complejidad del mensaje. Para ello el requisito indispensable fue aumentar la longitud de los mensajes genéticos y disminuir la redundancia. De esta forma, al menos por lo que a los parámetros informacionales del ADN se refiere, podemos establecer criterios de progreso y realizar predicciones acerca del nivel evolutivo. Todo ello contribuye a dar contenido empírico al concepto de adaptación.

Gatlin propone usar como índice evolutivo la divergencia de la máxima independencia entre los pares de bases consecutivas en la cadena de ADN, es decir  $D_2$ . Según su teoría, el desarrollo que se puede esperar de  $D_2$  durante el curso de la evolución, debe comenzar por un pronunciado descenso, que se corresponde con la fase de aumento en la longitud de los mensajes genéticos acompañada por una reducción de la redundancia, debida ésta a factores puramente aleatorios; a continuación pasará por un mínimo, para ascender luego a causa del progreso organizativo generado por la selección. El aumento de  $D_2$  tenderá a estabilizarse en un nivel en que no peligre la variedad y complejidad necesarias para el control de las nuevas funciones adquiridas en el curso del tiempo evolutivo.

Hasta el momento en que  $D_2$  alcanza su mínimo, el modelo de generador aleatorio y la segunda ley de la termodinámica son suficientes para explicar el comportamiento del sistema por lo que se refiere a los parámetros aludidos. Pero a partir de ese instante, cuando  $D_2$  comienza a aumentar mientras la longitud de las cadenas genéticas todavía crece, la evolución del mensaje genético deja de ser

aleatoria y su explicación pide algún principio adicional que Gatlin encuentra en el segundo teorema de Shannon.

Tanto las teorías de la evolución darwinianas como las neutralistas, centran el foco de atención en las características del fenotipo como seleccionables, para unos, o bien selectivamente neutras, para los otros. Gatlin sugiere que también puede ser objeto de selección el mensaje genético en cuanto tal, es decir por sus características informacionales. Esto es lo que denomina «selección shannoniana» o «second theorem selection» (Gatlin, 1972, pp. 197 y ss.). La selección no sólo actúa sobre la salida del canal ADN-Proteína; también sobre la eficiencia en la codificación. No se confunda la selección shannoniana con lo que hemos venido llamando restricción en la variación genética; debe entenderse que es un auténtico fenómeno selectivo. Las diferentes «mutaciones sinónimas», es decir, sin efecto sobre la proteína codificada, sí lo tiene en cambio sobre la redundancia del mensaje genético y por lo tanto sobre las probabilidades de error en la transmisión. La influencia no es en absoluto despreciable, según cálculos expuestos por Gatlin en las páginas referidas.

### 3. CONCLUSION

Los intentos más recientes de aplicación de Termodinámica y Teoría de la Información al tema de la evolución surgen de una conciencia de crisis en este ámbito de la Biología. No son pocos los científicos y filósofos que manifiestan su descontento, cuando menos parcial, con la Teoría sintética de la evolución, y consideran conveniente una nueva síntesis en la que se incluyan los últimos desarrollos de la Termodinámica de sistemas fuera de equilibrio, así como la Teoría de la Información y otras afines. Con este nuevo utillaje conceptual podrían abordar problemas, hasta el momento, fuera del alcance explicativo (y por supuesto predictivo) del programa neodarwinista más ortodoxo.

### BIBLIOGRAFIA

- Ayala, F. (1970): 'Teleological explanations in evolutionary biology', *Philosophy of Science*, 37, 1-15.
- (1968) (1976): 'Biology as an autonomous science'. (1968) *Amer. Sci.*, 56, 207-221 y (1976) In *Topics in the Philosophy of Science*. Grene and Mendelsohn ed. (Reidel, Bonton).

- Ayala, F. y T. Dobzhansky (eds.) (1983): *Estudios sobre la filosofía de la biología* (Ariel, Barcelona).
- Ayala, F. y Valentine, J. (1983): *La Evolución en acción* (Alhambra, Madrid).
- Bertalanffy, L. (1961): *Les Problèmes de la Vie* (Gallimard, Paris).
- (1979): *Perspectivas en la Teoría General de Sistemas* (Alianza Editorial, Madrid).
- (1976): *Teoría general de los sistemas* (F.C.E., México). Título original: *General systems theory: foundations, development, applications* (George Braziller, N. Y., 1968).
- Blum, H. (1968): *Time's Arrow and Evolution* (Princeton Univ. Press, Princeton).
- Bock, W. (1976): 'The use of adaptative characters in avian classification', *Proc. XIV Int. Ornith. Cong.*
- (1980): 'The definition and recognition of biological adaptation', *Amer. Zool.* 20, 217-227.
- Bookstein, F. (1983): 'Comments on an «Nonequilibrium» Approach to Evolution', *Syst. Zool.* 32, 291-300.
- Brandon, R. (1978): 'Adaptation and evolutionary theory', *Studies in the History and Philosophy of Science* 12, 91-105.
- Brillouin, L. (1962): *Science and information theory* (Academic Press, London).
- Brooks, D.-J. Collier-B. A. Maurer-J. D. H. Smith and E. O. Wiley (1989): 'Entropy and information in evolving biological systems', *Biology and Philosophy* 4, 407-432.
- Brooks, D.-Cumming, D.-LeBlond, P. (1988): 'Dollo's law and the second law of thermodynamic: Analogy or extension?', *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith ed. (MIT Press, Mass.).
- Brooks, D.-H. LeBlond and D. Cumming (1984): 'Information and Entropy in a Simple Evolution Model', *J. Theor. Biol.* 109, 77-93.
- Brooks, D. and Wiley, E. (1985): 'Nonequilibrium, Thermodynamics and Evolution: Responses to Bookstein and Wicken', *Syst. Zool.* 34.
- (1986): *Evolution as Entropy* (Univ. of Chicago Press, Chicago).
- Brooks, J. and Shaw, G. (1973): *Origin and development of living systems* (Academic Press, N. Y.).
- Bunge, M. (1981): 'Biopopulations, not biospecies, are individuals and evolve', *The Behavioral and Brain Sciences* 4, 284-85.
- Campbell, J. (1985): 'An organizational interpretation of evolution'. In *Evolution at a Crossroad: the new Biology and the new Philosophy of Science*. Depew and Weber ed. (MIT Press, Cambridge, MA.).
- (1988): 'Evolution as Nonequilibrium Thermodynamics: Halfway There?', In *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith ed. (MIT, Press, Mass.).
- Charig, A. (1988): *La verdadera historia de los dinosaurios* (Salvat, Barcelona).

- Charlesworth, B.-R. Lande and M. Slatkin (1982): 'A darwinian commentary on macroevolution', *Evolution* 36, 474-98.
- Collier, J. (1986): 'Entropy in Evolution', *Biology and Philosophy* 1, 5-24.
- (1988): 'The Dynamic of Biological Order', In *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith ed. (MIT Press, Massachusetts).
- Dawkins, R. (1982): Cultural Behaviour, *The Oxford Companion to animal behaviour*. D. McFarland ed. (Oxford Univ. Press).
- (1985): *El gran eogísta* (Salvat, Barcelona) (Primera edición en inglés de 1976).
- De Moivre (1756): *The doctrine of chances: Or a method of calculating the probability of events in play* (Photo-reproduction, Chelsea Press, N.Y. 1967).
- Denbigh, K. and Benbigh, J. (1985): *Entropy in relation to incomplete knowledge* (Cambridge Univ. Press, Cambridge).
- Depew, D. and Weber, B. (1988): 'Consequences of Nonequilibrium Thermodynamics for the Darwinian Tradition', In *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith ed. (MIT Press, Massachusetts).
- Dover, G. (1982): 'Molecular drive: a cohesive mode of species evolution', *Nature* 229, 111-17.
- Dretske, F. (1981): *Knowledge and the flow of information* (Blackwell, Oxford).
- (1988): *Explaining Behavior* (MIT Press, Massachusetts).
- Eldredge, N. (1985): *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought* (Oxford Univ. Press, N.Y.).
- Fautschi, S. (1988): 'Entropy in an Expanding Universe', In *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith ed. (MIT Press, Massachusetts).
- Gatlin, L. (1972): *Information theory and the living systems* (Columbia University Press, N.Y.).
- Ghiselin, M. (1986): 'Species Concepts, Individuality, and Objectivity', *Biology and Philosophy* 2, 127-44.
- Gould, S. and Eldredge, N. (1977): 'Punctuated Equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered', *Paleobiology* 3, 115-51.1.
- Gould, S. and Vrba, E. (1982): 'Exaptation — A missing term in the science of form', *Paleobiol.* 8, 4-15.
- Haken, H. (1986): *Fórmulas de éxito en la Naturaleza* (Salvat, Barcelona).
- (1988): *Information and Self-organization* (Springer-Verlag, Heidelberg).
- Ho, M. and Saunders, P. (1979): 'Beyond Neo-darwinism — an epigenetic approach to evolution', *J. Theor. Biol.* 78, 573-91.
- Hull, D. (1976): 'Are species really individuals?', *Syst. Zool.* 25, 174-91.
- (1988): Introduction to *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith ed. (MIT Press, Massachusetts).

- Johnson, L. (1988): 'The Thermodynamic Origin of Ecosystems: A Tale of Broken Symmetry', In *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith ed. (MIT Press, Massachusetts).
- Kauffman, S. (1985): 'Self-organization, selective adaptation, and its limits: a new pattern of inference in evolution and development', In *Evolution at a Crossroad: The new Biology and the new Philosophy of Science* (MIT Press, Cambridge MA).
- Kimura, M. (1983): *The Neutral Theory of Molecular Evolution* (Cambridge Univ. Press, Cambridge).
- Kimura, M. and T. Ohta (1971): 'Protein polymorphism as a phase of molecular evolution', *Nature* 229, 467-69.
- Landsberg, P. (1984): 'Can Entropy and «Order» Increase Together?', *Physics Letters* 102A, 171-73.
- Layzer, D. (1988): 'Growth of Order in the Universe', In *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith ed. (MIT Press, Massachusetts).
- Lewontin, R. (1972): 'The apportionment of human diversity', *Evol. Biol.* 6, 381-89.
- (1974): *The genetic basis of evolutionary change* (Columbia Univ. Press, N.Y.).
- Lotka, A. (1924): *Elements of Mathematical Biology* (Dover Books, N.Y.) (reimpreso en 1956).
- Margalef, R. (1968): *Perspectives in Ecological Theory* (Univ. of Chicago Press, Chicago).
- (1985): 'From Hydrodynamic Processes to Structure (Information) and from Information to Process', *Can. Bull. Fish. Acust. Sci.* 213, 15-18.
- (1986): 'Variaciones sobre el tema de la selección natural. Exploración, selección y decisión en sistemas complejos de baja energía', En *Proceso al Azar*. Edición de J. Wagensberg (Tusquets Editores, Barcelona).
- Maynard Smith, J. and others (1985): 'Developmental Constraints and Evolution', *Quart. Rev. Biol.* 60, 265-87.
- Mayr, E. (1982): *The Growth of Biological Thought* (Harvard Univ. Press, Cambridge).
- (1986): 'The Ontological Status of Species: Scientific Progress and Philosophical Terminology', *Biology and Philosophy* 2, 145-66.
- Medewar, P. (1967): In *Mathematical challenges to the neo-darwinian interpretation of evolution*, P. Moorthead and M. Kaplan ed. (Wistar Institute, Philadelphia).
- Miller, J. (1978): *Living Systems* (N.Y.).
- Moles, A. (1975): *Teoría de la información y percepción estética* (Júcar, Madrid). Editado por primera vez en París (Éditions Denoël, 1972).
- Monod, J. (1981): *El azar y la Necesidad* (Tusquets, Barcelona). La primera edición en francés data de 1970.

- Morowitz, H. (1955): 'Some order-disorder considerations in living systems', *Bull. Mathem. Biophys.*, 17, 81-86.
- (1968): *Energy Flow in Biology* (Academic Press, London).
- (1986): 'Entropy and nonsense: A review of Brooks and Wiley, Evolution as Entropy', *Biology and Philosophy* 1, 473-76.
- O'Grady, R. and Brooks, D. (1988): 'Teleology and Biology', In *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith ed. (MIT Press, Massachusetts).
- Olmsted, J. (1988): 'Observations on Evolution', In *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith ed. (MIT Press, Massachusetts).
- Popper, K. (1972): *Objective Knowledge* (Cambridge Univ. Press, Cambridge).
- (1974): In *The philosophy of Karl Popper*. Vol. 1 (Ed. P. A. Schilpp) 130.
- (1983): 'La reducción científica y la incompletitud esencial de toda ciencia', En *Estudios sobre filosofía de la biología*. Ayala y Dobzhansky eds. (Ariel, Barcelona).
- Prigogine, I.-Nicolis, G. and Babloyantz, A. (1972): *Physics Today* (November) 23-31.
- Prigogine, I. and Nicolis, G. (1977): *Self-organization in nonequilibrium systems* (John Wiley & Sons, N.Y.).
- Prigogine, I. and Stengers, I. (1983): *La nueva alianza. Metamorfosis de la Ciencia* (Alianza Editorial, Madrid). Primera edición en francés de 1979 (Gallimard, Paris).
- Raup, D. and J. Sepkoski (1982): 'Mass extinctions in the marine fossil record', *Science* 215, 1501-03.
- Ruse, M. (1979): *The Darwinian Revolution: Science Red in Tooth and Claw* (Chicago Univ. Press, Chicago).
- (1982): *Darwinism Defended: a Guide to the Evolution Controversies* (Addison-Wesley, Mass).
- Rutledge, R.-B. Basorre and R. Mulholland (1976): 'Ecological stability: an information theory viewpoint', *J. Theor. Biol.* 57, 355-71.
- Saunders, P. and Ho, M. (1976): 'On the increase in complexity in evolution', *J. Theor. Biol.* 63, 375-84.
- (1981): 'In the increase in complexity in evolution II, The relativity of complexity and the principle of minimum increase', *J. Theor. Biol.* 90, 515-30.
- Schneider, D. (1988): 'Thermodynamics, Ecological Succession, and Natural Selection: A Common Thread.', In *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith ed. (MIT Press, Mass).
- Schrödinger, E. (1986): *¿Qué es la vida?* (Orbis, Barcelona). Con presentación a cargo de J. Wagensberg (Primera edición en inglés de 1944, Cambridge Univ. Press).

- Selander, R. and T. Whittam (1983): 'Protein polymorphism and the genetic structure of populations', In *Evolution of Genes and Proteins*, 89-114. M. Nei and R. Liehn eds. (Sinauer, Sunderland, MA).
- Shannon, C. (1984): 'Mathematical Theory of communication', *Bell System Technical Journal*, vol. 27, 379-423 y 623-56.
- Simpson, G. (1958): In *Behavior and evolution*. Simpson and Roe ed. (Yale Univ. Press, New Haven).
- Sober, E. (1984): *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical focus* (MIT Press, Cambridge, Mass).
- *Science*, 143, 796 (N. Y.).
- Spiegelmann, S. (1971): 'An Approach to the Experimental Analysis of Pre-cellular Evolution', *Quart. Rev. Biophys.* 4, 213-53.
- Stanley, S. (1979): *Macroevolution: Pattern and Process* (W. H. Freeman and Co., San Francisco).
- Stebbins, G. and Ayala, F. (1981): 'Is a new evolutionary synthesis necessary?', *Science* 213, 967-71.
- Steinman, G. (1971): 'Non-enzymic Synthesis of Biologically Pertinent Peptides', In *Prebiotic and Biochemical Evolution*, 31-38. Ed. A. Kimball and J. Oro (N.Y.).
- Theodoridis, G. and L. Stark (1969): 'Information as a quantitative criterion of biospheric evolution', *Nature* 224, 860-63.
- (1971): 'Central role of Solar information flow in pre-genetic evolution', *J. Theor. Biol.* 31, 377-88.
- Ulanowicz, R. (1986): *Growth and Development: a phenomenological perspective* (Springer-Verlag, N.Y.).
- Waddington, C., ed. (1968) (1976): *Towards a Theoretical Biology* (Eddinburgh Univ. Press, Eddinburgh). Edición española: *Hacia una biología teórica* (Alianza Editorial, Madrid 1976).
- Waddington, C. and Lewontin, R. (1968): In Waddington ed. (1968).
- Wade, M. (1976): 'Group selection among laboratory populations of *Tribolium*', *Proceedings of the National Academic of Sciences, U.S.A.* 73, 4604-7.
- Wagensberg, J. y J. Valls (1987): 'The [Extended] Maximum Entropy Formalism and the Statistical structure of ecosystems', *Bull. Mathem. Biol.* 49, 531-38.
- Wagensberg, J.-J. Bermudez y J. Valls (1988): 'Biological Adaptation and the Mathematical Theory of Information', *Bull. Mathem. Biol.* 50, 445-64.
- Wagensberg, J.-D. López y J. Valls: 'Statistical Aspects of Biological Organization', *J. Phys. Chem. Solids* 49, 695-700.
- Weber, B.-D. Depew-C. Dyre-S. Salthe-E. Schneider-R. Ulanowicz and J. Wicken (1989): 'Evolution in thermodynamic perspective: An ecological approach', *Biology and Philosophy* 4, 373-405.
- Wicken, J. (1983): 'Entropy, Information and Nonequilibrium Evolution', *Syst. Zool.* 32, 438-43.

- (1987\*): 'Entropy and Information: Suggestion for common language', *Philosophy of Science*.
  - (1987): *Evolution, Information and Thermodynamics: Extending the Darwinian Program* (Oxford Univ. Press, Oxford).
  - (1988): 'Thermodynamics, Evolution and Emergence: Ingredients for a new synthesis', In *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith eds. (MIT Press, Massachusetts).
- Williams, G. (1966): *Adaptation and Natural Selection* (Princeton Univ. Press, Princeton).
- Wiley, E. and Brooks, D. (1982): 'Victims of History —A Nonequilibrium Approach to Evolution', *Syst. Zool.* 31, 1-24.
- Wiley and Brooks (1983): 'Nonequilibrium, Thermodynamics and Evolution: a Response to Lovtrup', *Syst. Zool.* 32, 209-219.
- Wiley, E. (1988): 'Entropy and Evolution', In *Entropy, Information and Evolution*. Weber, Depew and Smith ed. (MIT Press, Massachusetts).
- Wilson (1968): 'Increasing Entropy in Biology. Entropy not Neguentropy', *Nature* 219, 534-35.
- Yockey, H. (1958): 'Some introductory ideas concerning the application of information theory to biology', In *Symposium on information theory in biology*, 50-59. H. Yockey, R. Platzman and H. Quastler eds. (Pergamon Press, N.Y.).
- (1977): 'A Calculation of the Probability of spontaneous Biogenesis by Information Theory', *J. Theor. Biol.* 67, 377-98.
  - (1981): 'Self-organization Origin of Life Scenarios and Information Theory', *J. Theor. Biol.* 91, 13-31.
- Zotin, A. (1985): 'Thermodynamics and the growth of organisms in ecosystems', In *Ecosystems Theory for Biological Oceanography*. Ulanowicz and Platt ed. (Canadian Bull. of Fisheries and Aquatic Sci. 213, Dept. of Fisheries and Oceans, Ottawa) 27-37.

ALFREDO MARCOS  
Dpt. de Filosofía  
Univ. de Valladolid