

Teleología y adaptación en la evolución biológica

DE COPÉRNICO A DARWIN

El fundador de la teoría moderna de la evolución es Charles Darwin (1809-1882). Hijo y nieto de médicos, se inscribió como estudiante de medicina en la Universidad de Edimburgo. Después de dos años, abandonó los estudios de medicina y se fue a la Universidad de Cambridge a prepararse para ser clérigo. No fue un estudiante excepcional, pero estaba profundamente interesado en la historia natural. El 27 de diciembre de 1831, unos meses después de su graduación en la Universidad de Cambridge, Darwin zarpó como naturalista a bordo del «HMS Beagle» en un viaje alrededor del mundo, que duró hasta octubre de 1836. Darwin pasó gran parte del tiempo en las costas de Sudamérica y visitó también Australia y muchos archipiélagos del océano Pacífico, desembarcando frecuentemente para realizar viajes al interior, con el fin de coleccionar especímenes de plantas y animales.

El descubrimiento en Argentina de huesos fósiles de grandes mamíferos extintos y la observación de numerosas especies de pinzones en las Islas Galápagos se incluyen entre los sucesos que llevaron a Darwin a interesarse en cómo se originan las especies. En 1859 publicó *The Origin of Species* (*El origen de las especies*), un tratado que

expone la teoría de la evolución y, aún más importante, el papel de la selección natural en determinar su curso y explicar el diseño de los organismos. Publicó también en los años siguientes muchos otros libros, entre ellos *El origen del hombre y la selección en relación al sexo* (1871), que extiende la teoría de la selección natural a la evolución humana.

Darwin es considerado como un gran científico, pero debe ser visto además como un revolucionario intelectual que inaugura una nueva era en la historia cultural de la humanidad. Darwin completa la revolución copernicana, que empezó en los siglos XVI y XVII con los descubrimientos de Copérnico, Galileo y Newton, que marcan los principios de la ciencia moderna. Los descubrimientos en astronomía y física de estos grandes científicos trastocaron las concepciones tradicionales sobre el Universo. La Tierra deja de ser el centro del Universo, como la concebían los griegos o los filósofos cristianos, y pasa a convertirse en un pequeño planeta que gira alrededor del sol, una más de las miríadas de estrellas que existen en el Universo. Las estaciones, las lluvias y otras particularidades del clima se convierten en procesos con causas naturales. Las rotaciones de los planetas son explicadas también por leyes naturales, que son las mismas que dan cuenta del movimiento de proyectiles y otros cuerpos en la tierra.

El significado global de estos descubrimientos no es simplemente que cambian ciertas concepciones particulares, tales como la noción de que la Tierra es el centro del Universo. Más importante es que estos descubrimientos llevan a la concepción de que el Universo es un sistema de materia en movimiento gobernado por leyes inmanentes. El funcionamiento del Universo deja de ser atribuido a la inflexible voluntad del Creador y pasa al dominio de la ciencia, que es una actividad intelectual que trata de explicar los fenómenos del Universo por medio de causas naturales. Fenómenos, tales como las mareas, los eclipses y la posición de los planetas, pueden, pues, ser comprendidos como resultado de causas naturales y pueden predecirse siempre que las causas sean conocidas adecuadamente. La revolución copernicana consiste en la sustitución de una concepción ani-

mista del Universo por una concepción causal, en el reemplazo de las explicaciones teológicas de los fenómenos naturales por las explicaciones científicas.

Darwin demostró que los organismos evolucionan; que los seres vivientes, incluyendo al hombre, descienden de antepasados muy diferentes de ellos; que las especies están relacionadas entre sí porque tienen antepasados comunes. Quien quiera tomarse el esfuerzo de estudiar la evidencia y de juzgarla sin prejuicios no puede dudar que, por ejemplo, el hombre y los simios antropoides descienden de antepasados comunes que vivían hace unos diez millones de años; o que los mamíferos, del hombre al ratón y a la ballena, descienden de reptiles que vivían hace más de doscientos millones de años.

Pero más importante que la evidencia de la evolución es el hecho de que Darwin proporcionara una explicación causal del origen de los organismos. Tal explicación causal es la teoría de la selección natural. Con ella, Darwin extiende al mundo orgánico el concepto de naturaleza derivado de la astronomía, la física y la geología; la noción de que los fenómenos naturales pueden ser explicados como consecuencias de leyes inmanentes, sin necesidad de postular agentes sobrenaturales. La revolución copernicana había dejado fuera de su alcance el origen de los seres vivos con sus adaptaciones maravillosas: el ojo exquisitamente diseñado para ver, o la mano para asir, o los riñones para regular la composición de la sangre. Darwin completa la revolución copernicana, y con ello el hombre occidental alcanza su madurez intelectual: todos los fenómenos del mundo de la experiencia externa están ahora al alcance de las explicaciones científicas, que dependen exclusivamente de causas naturales.

TELEOLOGÍA CIENTÍFICA

Las dificultades conceptuales superadas por Darwin no deben menospreciarse. Es de sentido común que los organismos proporcionan evidencia de diseño, y donde hay diseño hay diseñador; que el

ojo del hombre está constituido para ver y el ala del pájaro para volar parece querer decir, de manera irrefutable, que alguien los ha diseñado específicamente para tales propósitos.

Antes de Darwin, las adaptaciones y la diversidad de los organismos eran aceptadas como hechos sin explicación científica, que eran simplemente atribuidos a la sabiduría omnipotente del Creador. Dios creó las aves, los peces, las plantas, los planetas y, sobre todo, Dios creó al hombre a su imagen y semejanza. A él le dio ojos, para que pudiera ver, y a los peces, agallas, para que pudieran respirar en el agua. De hecho, los teólogos del medievo y posteriores argüían que el diseño funcional de los organismos manifiesta la existencia de un Creador sabio. En el siglo XIII, Santo Tomás de Aquino había usado el argumento del diseño o finalimo del Universo en su «quinta vía» para demostrar la existencia de Dios. En el mundo anglosajón del siglo XIX, el teólogo inglés William Paley había argüido en su *Natural Theology* que es absurdo suponer que la organización compleja y precisa del ojo humano es un resultado del azar.

Darwin acepta la premisa finalista: los organismos están adaptados para vivir en sus ambientes —el pez en el agua, la cebra en la pradera y la lombriz en el intestino— y tienen órganos específicamente diseñados para llevar a cabo ciertas funciones —las agallas para respirar en el agua, las patas para correr y las alas para volar—. Darwin acepta la organización funcional de los seres vivos, pero pasa a dar una explicación *natural* de tal organización. Con ello reduce al dominio de la ciencia los únicos fenómenos naturales que todavía quedaban fuera de ella: la existencia y organización de los seres vivos. Pero con ello, también Darwin introduce el finalismo o teleología natural en el dominio de las ciencias naturales. Anteriormente a Darwin, la existencia de teleología en un objeto o proceso se atribuía a la acción de Dios, del hombre, o de algún autor consciente ¹. La revolución

¹ Me refiero a los patrones del pensamiento predominantes desde el medievo hasta el siglo XIX. Esto no es así en el caso de Aristóteles, como he discutido en Ayala (1970).

copernicana había enfáticamente excluido la teleología de las hipótesis científicas: los procesos naturales deben ser explicados como resultados de causas naturales. Darwin acepta que todos los fenómenos naturales tienen causas naturales, pero introduce las explicaciones teleológicas como un modo nuevo de hipótesis científica. Mi propósito en este artículo es elucidar el concepto de teleología y distinguir tipos distintos de explicaciones teleológicas, con el fin de dar cuenta de la revolución epistemológica que supone la teoría de la evolución por selección natural formulada por Darwin.

En *El origen de las especies*, Darwin resume el argumento central de su teoría de la manera siguiente:

«Dado que se producen más individuos que los que pueden sobrevivir, tiene que haber en cada caso una lucha por la existencia, ya sea de un individuo con otro de su misma especie o con individuos de especies distintas, ya sea con las condiciones físicas de la vida [...]. Viendo que indudablemente se han presentado variaciones útiles al hombre, ¿puede acaso dudarse de que del mismo modo aparezcan otras que sean útiles a los organismos mismos, en su grande y compleja batalla por la vida, en el transcurso de las generaciones? Si esto ocurre, ¿podemos dudar —recordando que nacen muchos más individuos de los que acaso pueden sobrevivir— que los individuos que tienen ventaja, por ligera que sea, sobre otros tendrán más probabilidades de sobrevivir y reproducir su especie? Y al contrario, podemos estar seguros de que toda variación perjudicial, por poco que lo sea, será rigurosamente eliminada. Esta conservación de las diferencias y variaciones favorables de los individuos y la destrucción de las que son perjudiciales, es lo que yo he llamado *selección natural*».

La explicación darwinista de la evolución de los organismos por medio de la selección natural es, como tantas otras proezas de la mente humana, extremadamente simple, al mismo tiempo que poderosa. El punto de partida es la existencia de variaciones hereditarias,

una observación que Darwin consideraba incontrovertible aun cuando ignoraba los mecanismos de mutación que dan origen a la variación hereditaria. Otra observación es que sólo una fracción de los organismos sobreviven hasta su madurez y se reproducen; la mayoría mueren antes de dejar descendencia. Basándose en parte en la experiencia adquirida por los ganaderos y agricultores que practican la selección artificial, Darwin arguye que ciertas variantes hereditarias deben ser más ventajosas que otras para los organismos mismos que las poseen. Es decir, los organismos que poseen variantes favorables tendrán una probabilidad mayor de sobrevivir y reproducirse que los organismos carentes de ellas. Así pues, el proceso de la reproducción a través de las generaciones llevará al aumento gradual de las variantes hereditarias beneficiosas y a la eliminación de las variantes desventajosas.

EL CONCEPTO DE TELEOLOGÍA

El *Diccionario de la Lengua Española*, publicado por la Real Academia Española (19.^a edición, 1970) define la teleología (del griego *telos* = fin) como la «doctrina de las causas finales». Un diccionario de la lengua inglesa la define como «el uso del diseño, propósito o utilidad como explicación de cualquier fenómeno natural» (*Webster's Third New International Dictionary*, Nueva York 1966). Un objeto o proceso se dicen teleológicos o télicos cuando manifiestan diseño o están dirigidos hacia determinados fines.

Una persona que compra un pasaje de avión, que lee un libro o que cultiva la tierra intenta conseguir cierto fin: llegar a una ciudad determinada, ampliar sus conocimientos o bien conseguir alimentos. Los objetos y las máquinas que hace el hombre también son generalmente teleológicos: un cuchillo está hecho para cortar, un reloj para dar la hora, un termostato para regular la temperatura. Las características de los organismos también son teleológicas: las alas de un ave sirven para volar, los ojos para ver, los riñones están constitui-

dos para regular la composición de la sangre. Las características de los organismos que pueden denominarse teleológicas son aquellas que pueden identificarse como adaptaciones, ya sean estructuras, como un ala o una mano, ya sean órganos, como el riñón, ya sean comportamientos, como la parada nupcial de un pavo real. Las adaptaciones son características de los organismos que han sido producidas por la selección natural, ya que cumplen ciertas funciones y de este modo incrementan el éxito reproductor de sus portadores.

Los objetos y procesos inanimados (exceptuando los creados por el hombre) no son teleológicos porque no están dirigidos hacia fines específicos, no existen para cumplir ciertos fines. La configuración de una molécula de cloruro sódico depende de la estructura del sodio y del cloro, pero carece de sentido decir que la estructura está presente para cumplir cierto fin. La forma de una montaña es el resultado de determinados procesos geológicos, pero no ha surgido para cumplir un fin determinado. El desplazamiento de la Tierra alrededor del Sol resulta de las leyes de la gravedad, pero no existe para satisfacer ciertos fines o propósitos. Podemos utilizar el cloruro sódico como alimento, podemos utilizar una montaña para esquiar y podemos sacar partido de las estaciones, pero el uso que hagamos de estos objetos o fenómenos no es la razón por la que surgieron o por la que han adoptado determinadas configuraciones. Por otra parte, un cuchillo y un coche existen y tienen una configuración determinada precisamente para poder cortar y servir como medio de transporte. De modo similar, las alas de las aves surgieron precisamente porque permitían volar, lo que confería cierta ventaja reproductora. La parada nupcial del pavo real surgió porque incrementaba la probabilidad de apareamiento y, por tanto, de dejar progenie.

Las observaciones anteriores destacan las características esenciales de los fenómenos téticos, es decir de aquellos fenómenos cuya existencia y configuración puede explicarse teleológicamente. Pasaré, pues, a proponer la siguiente definición: *Las explicaciones teleológicas son aquellas que dan cuenta de la existencia de una característica determinada en un sistema al demostrar la contribución de dicha característica a*

una propiedad o estado específicos del sistema. Las explicaciones teleológicas requieren que la característica o comportamiento contribuyan a la existencia o al mantenimiento de cierto estado o propiedad del sistema. Más aún, y éste es precisamente el componente esencial del concepto, dicha contribución ha de ser la razón de la existencia de la característica o del comportamiento.

La configuración de una molécula de cloruro sódico contribuye a que tenga gusto salado y, por tanto, que se utilice en la condimentación, pero no al revés; el uso potencial del cloruro sódico en la alimentación no es la razón por la que tiene una determinada configuración molecular o por la que es salada. El desplazamiento de la Tierra alrededor del Sol es la causa de la existencia de las estaciones; la existencia de las estaciones no es la causa por la que la Tierra se desplaza alrededor del Sol. Por otra parte, el carácter afilado de un cuchillo puede explicarse teleológicamente, ya que el cuchillo ha sido creado precisamente para que corte. Los coches y la configuración de los mismos existen porque sirven para el transporte, y por esto pueden explicarse teleológicamente. (No todas las características de un coche contribuyen a un transporte eficaz: algunas características se añaden por razones estéticas o de otro tipo. Pero en tanto se añade una característica porque presenta ciertas propiedades —como la atracción de las preferencias estéticas de los potenciales usuarios— puede explicarse teleológicamente. A pesar de todo, pueden existir características en un coche, en un cuchillo o en cualquier otro objeto hecho por el hombre que no tengan que ser explicadas teleológicamente. El que los cuchillos presenten un mango puede explicarse teleológicamente, pero el que un mango determinado esté hecho de pino y no de roble puede ser debido sencillamente a la disponibilidad del material. De manera similar, no todas las características de un organismo tienen explicaciones teleológicas).

Muchas de las características y de los comportamientos de los organismos cumplen las exigencias de la explicación teleológica. La mano del hombre, las alas de las aves, la estructura y función de los riñones, las paradas nupciales de los pavos reales son ejemplos ya

citados. Como ya se ha indicado antes, en general, las características y comportamientos que pueden ser considerados como adaptaciones pueden explicarse teleológicamente. Esto se debe sencillamente al hecho de que las adaptaciones son características aportadas por la selección natural. De las distintas variantes genéticas que pueden surgir por mutación o por recombinación, las que se establecen en una especie son las que contribuyen más al éxito reproductor de los individuos que las presentan. El efecto sobre el éxito reproductor se halla por lo general mediado por alguna función o propiedad. Las alas y las manos han adquirido su configuración actual por acumulación a largo plazo de variantes genéticas adaptativas para los portadores de las mismas. Una característica puede ser debida a una sola mutación génica, como, por ejemplo, la presencia de hemoglobina normal en el hombre y no de hemoglobina S (que causa la anemia falciforme, muy común en ciertos países tropicales). La sustitución de un solo aminoácido en la cadena beta humana da lugar a moléculas de hemoglobina menos eficaces para el transporte de oxígeno. La presencia generalizada de hemoglobina normal y no de hemoglobina S en las poblaciones humanas puede explicarse teleológicamente por la contribución de la hemoglobina al transporte eficaz del oxígeno y, por tanto, al éxito reproductor. De manera semejante (usando un ejemplo que, como el anterior, es muy bien conocido), la diferencia entre las polillas claras y las melánicas se debe a una sola pareja de genes o a unas pocas. La sustitución de las polillas claras por las melánicas en las regiones contaminadas se explica teleológicamente porque el melanismo disminuye la probabilidad de depredación en dichas regiones. El predominio de las formas claras en las regiones no contaminadas se explica de manera similar.

No todas las características de los organismos han de explicarse teleológicamente, ya que no todas surgen como resultado directo de la selección natural. Algunas características pueden llegar a establecerse por deriva genética, por asociación aleatoria con caracteres adaptativos o, en general, por procesos distintos a la selección natural. Los que proponen la teoría neutralista de la evolución de las proteínas sostienen que muchas variantes proteicas alternativas son

adaptativamente equivalentes. Muchos evolucionistas admitirían que, al menos en determinados casos, las diferencias selectivas entre variantes proteicas alternativas deben ser virtualmente nulas, sobre todo cuando el tamaño de la especie es muy pequeño. La presencia en una especie de una secuencia de aminoácidos y no de otra, adaptativamente equivalente a la primera, no necesitaría ser explicada teleológicamente. La presencia de una proteína adaptativa en lugar de una no adaptativa se explicaría teleológicamente, pero entre estas proteínas adaptativamente equivalentes la presencia de una proteína en vez de otra no requeriría una explicación teleológica.

TELEOLOGÍA NATURAL Y TELEOLOGÍA ARTIFICIAL

En las páginas anteriores he usado como ejemplos de fenómenos teleológicos algunos objetos hechos por el hombre y algunos caracteres adaptativos de los organismos. Ahora pasaré a distinguir explícitamente varios tipos de fenómenos teleológicos (Ayala, 1968, 1970).

Se dice que las acciones u objetos son *intencionados* cuando su estado final ha sido conscientemente anticipado por un agente. De este modo un hombre que esté cortando el césped está actuando teleológicamente en el sentido de intención; un león que cace un reno y un pájaro que construya su nido presentan, al menos aparentemente, un comportamiento intencionado. Los objetos que resultan de un comportamiento intencionado presentan teleología *artificial* (o *externa*). Un cuchillo, una mesa, un coche y un termostato constituyen ejemplos de sistemas con teleología artificial: sus características teleológicas son el resultado de la intención consciente de algún agente.

Los sistemas con características teleológicas que no son debidas a la acción intencionada de un agente, sino que resultan de algún proceso natural, presentan teleología *natural* (o *interna*). Las alas de las aves tienen teleología natural; sirven para un fin, volar, pero su

configuración no se debe al designio consciente de alguien. Se pueden, además, distinguir dos tipos de teleología natural: la *determinada* o necesaria y la *indeterminada* o inespecífica. Existe teleología natural determinada cuando se alcanza un estado final específico a pesar de las fluctuaciones ambientales. El desarrollo de un huevo hasta formar una gallina o el de un cigoto humano hasta formar una persona son ejemplos de procesos de teleología natural determinada. La regulación de la temperatura corporal de un mamífero constituye otro ejemplo. Por lo general, los procesos homeostáticos de los organismos son buenos ejemplos de teleología natural determinada. Generalmente se diferencian dos tipos de homeostasis —la fisiológica y la del desarrollo—, aunque pueden existir condiciones intermedias. Las reacciones fisiológicas homeostáticas permiten a los organismos mantener determinados equilibrios fisiológicos y dinámicos a pesar de las alteraciones ambientales. Como ejemplos de homeostasis fisiológica podemos citar la regulación de la concentración de sal en la sangre por parte de los riñones, o la hipertrofia del músculo debida a su uso activo. La homeostasis del desarrollo se refiere a la regulación de las distintas vías que puede seguir un organismo en la progresión desde óvulo fecundado hasta adulto. El proceso puede verse influido por el ambiente de varias formas, pero las características del adulto se hallan predeterminadas en el cigoto, al menos dentro de ciertos límites.

Se da teleología indeterminada o inespecífica cuando el estado final al que se tiende no está predeterminado específicamente, sino que más bien es el resultado de la selección de una de las diversas alternativas existentes. Para que se dé teleología, la selección de una alternativa frente a las demás ha de ser determinista y no puramente estocástica. Pero las alternativas presentes pueden depender de circunstancias ambientales o históricas y por eso el estado final específico no resulta generalmente predecible.

La teleología indeterminada es el resultado de una mezcla de sucesos estocásticos (al menos desde el punto de vista del sistema teleológico) y deterministas. Las adaptaciones de los organismos son

teleológicas en este sentido indeterminado. Las alas de las aves requieren explicaciones teleológicas: llegaron a producirse las constituciones genéticas responsables de la configuración de las alas porque éstas sirven para volar y el volar contribuye al éxito reproductor de las aves. Pero en la constitución de los antepasados remotos de las aves no había nada que exigiese la aparición de alas en sus descendientes. Las alas surgieron como consecuencia de una larga secuencia de acontecimientos, habiéndose seleccionado en cada etapa la alternativa más ventajosa de las existentes en ese momento; pero las alternativas presentes en un momento determinado dependían, al menos en parte, de sucesos aleatorios. A pesar del papel que los sucesos estocásticos han desempeñado en la historia filogenética de las aves, sería erróneo decir que las alas no son características teleológicas.

Nuevamente encontramos que existen diferencias entre la teleología de las adaptaciones de un organismo y el empleo potencial no teleológico de los objetos naturales inanimados. Una montaña puede presentar características adecuadas para esquiar, pero estas características no surgieron para suministrar pistas de esquí. En el otro extremo, las alas de las aves surgieron precisamente porque sirven para volar. La razón que explica la existencia de las alas, así como su configuración, es precisamente la misión que cumplen —volar—, que a su vez contribuye al éxito reproductor de las aves. Si las alas no tuviesen una función adaptativa, nunca hubiesen surgido o bien irían desapareciendo gradualmente en el transcurso de las generaciones.

El carácter indeterminado del resultado de la selección natural a lo largo del tiempo se debe a cierta variedad de factores no deterministas. El resultado de la selección natural depende, en primer lugar, de las variantes genéticas presentes en un momento determinado. Esto depende, a su vez, de los procesos estocásticos de mutación y recombinación y asimismo de la historia de cualquier especie en concreto. (Los genes nuevos que pueden surgir por mutación y las constituciones genéticas nuevas que pueden formarse por recom-

binación dependen de los genes presentes en un momento determinado; esto, a su vez, depende de la historia anterior). El resultado de la selección natural también depende de las condiciones del ambiente físico y biótico. Entre las variantes genéticas disponibles, cuáles serán favorecidas por la selección en un momento determinado depende del conjunto concreto de condiciones ambientales al que esté expuesta la especie.

LOS CRÍTICOS Y SUS ERRORES

Algunos evolucionistas han rechazado las explicaciones teleológicas porque no han reconocido los diversos significados que puede tener el término «teleología» (Pittendrigh, 1958; Mayr, 1965, 1974; Williams, 1966; Ghiselin, 1974). Estos biólogos actúan correctamente al excluir ciertas formas de teleología de las explicaciones evolutivas, pero se equivocan al afirmar que todas las explicaciones teleológicas tendrían que ser excluidas de la teoría evolutiva. Estos mismos autores utilizan en realidad explicaciones teleológicas en sus trabajos, pero no quieren reconocerlas como tales o bien prefieren llamarlas de alguna otra forma, como, por ejemplo, «teleonómicas». Como ya se ha explicado anteriormente, las explicaciones teleológicas resultan apropiadas en la teoría evolutiva, y la mayoría de biólogos y filósofos de la ciencia que han considerado concienzudamente el tema las reconocen como tales (Beckner, 1959; Nagel, 1961; Simpson, 1964; Dobzhansky, 1970; Ayala, 1968, 1970; Wimsatt, 1972; Hull, 1974). Puede especificarse abreviadamente el tipo de explicaciones teleológicas que resultan adecuadas y las que resultan inadecuadas en relación a distintos problemas biológicos.

Mayr (1965) ha indicado que se han aplicado explicaciones teleológicas a dos conjuntos distintos de fenómenos biológicos. «Por una parte, tenemos la producción y el perfeccionamiento a lo largo de la historia de los reinos animal y vegetal de los programas cada vez nuevos y mejores de información contenida en el DNA. Por otra

parte, nos encontramos con el poner a prueba dichos programas y descodificarlos a lo largo de la vida de cada individuo. Existe una diferencia fundamental entre las actividades funcionales o los procesos direccionales de desarrollo de un individuo o sistema, que están controlados por un programa, y la mejora constante de los programas codificados genéticamente. Esta mejora genética constituye la adaptación evolutiva controlada por la selección natural». La «descodificación» y el «poner a prueba» los programas genéticos de información constituyen los aspectos considerados, respectivamente, por la biología del desarrollo y por la biología funcional. Los procesos históricos y causales que determinan el surgimiento de programas genéticos de información constituyen el campo de la biología evolutiva. Grene (1974) utiliza el término «instrumental» para la teleología de órganos que actúan de forma funcional, como, por ejemplo, la mano para agarrar; el término «del desarrollo», para la teleología de procesos, como la maduración de un miembro, y el término «histórico», para el proceso (la selección natural) que da lugar a los sistemas teleológicamente organizados.

Los órganos y características, como la mano y el ojo, presentan teleología natural determinada (e interna). Estos órganos cumplen un determinado fin (agarrar o ver), pero han surgido por procesos naturales que no implican el diseño consciente de alguien. Las reacciones fisiológicas homeostáticas y el desarrollo embrionario también son procesos con teleología natural determinada. Estos procesos dan lugar a estados finales (desde el huevo hasta la gallina) o conservan propiedades (la temperatura del cuerpo de un mamífero) que en conjunto están determinadas. De este modo, la «descodificación» de los programas informativos del DNA de Mayr y la teleología «instrumental» y «del desarrollo» de Grene, cuando se aplican a organismos, constituyen casos de teleología natural determinada (Mayr prefiere utilizar el término «teleonomía» para este tipo de teleología). Las herramientas (tales como un cuchillo), las máquinas (como un coche) y los servomecanismos (como un termostato) creados por el hombre también presentan teleología determinada, pero en este caso del tipo artificial, ya que han sido conscientemente diseñados.

El proceso de la selección natural es teleológico, pero únicamente en el sentido de teleología natural indeterminada. No ha sido diseñado conscientemente por nadie, ni tampoco está dirigido hacia un estado final específico o predeterminado. No obstante, el proceso no es ni mucho menos aleatorio o completamente indeterminado. De todas las alternativas genéticas presentes en un momento determinado, la selección natural favorece las que incrementan el éxito reproductor de los individuos que las presentan, en las circunstancias ambientales particulares en las que viven los organismos en cuestión. El éxito reproductor se halla desde luego mediado por alguna función adaptativa, digamos volar, que está determinada por las variantes genéticas, que son favorecidas por la selección natural.

Algunos autores excluyen las explicaciones teleológicas de la biología evolutiva porque creen que la teleología sólo existe cuando se busca intencionadamente un fin específico. No es así. Podrían utilizarse otros términos distintos a «teleología» para la teleología natural (o interna), pero en el fondo esto podría aportar más confusión que claridad. Los filósofos, al igual que los científicos, utilizan el término «teleológico» en el sentido más amplio, incluyendo explicaciones que responden de la existencia de un objeto en términos del estado final o del fin que cumplen.

El proceso de la evolución por medio de la selección natural no es teleológico en el sentido intencionado. Santo Tomás de Aquino y los teólogos naturalistas del siglo XIX sostenían que la organización direccional de los seres vivos evidencia la existencia de un Diseñador. Pero esto es erróneo. Las adaptaciones de los organismos pueden ser explicadas como el resultado de procesos naturales sin necesidad de recurrir a productos finales buscados conscientemente. Existen actividades intencionadas en el mundo, al menos en el hombre; pero la existencia y la estructura particular de los organismos, incluido el hombre, no necesitan ser explicadas como el resultado de una conducta intencionada.

Lamarck (1809) creyó erróneamente que el cambio evolutivo tenía lugar necesariamente a lo largo de vías determinadas que iban

desde los organismos más sencillos a los más complejos. De modo similar, las filosofías evolutivas de Bergson (1907), Teilhard de Chardin (1959), y teorías como la *nomogénesis* (Berg, 1926), *aristogénesis* (Osborn, 1934), *ortogénesis* y similares son erróneas porque sostienen que el cambio evolutivo se produce necesariamente a lo largo de determinadas vías. Estas vías toman erróneamente como modelo de cambio evolutivo el desarrollo embrionario y consideran la teleología de la evolución del tipo determinado. Aunque en el mundo animado existen procesos determinados teleológicamente, como el desarrollo embrionario y la homeóstasis fisiológica, el origen evolutivo de los seres vivos sólo es teleológico en el sentido indeterminado. La selección natural no dirige la evolución hacia unos organismos en particular ni hacia unas propiedades determinadas.

Las explicaciones teleológicas son perfectamente compatibles con las explicaciones causales ² (Nagel, 1961; Ayala, 1970). Resulta posible, al menos en principio, dar una explicación causal de los diversos procesos físicos y químicos del desarrollo de un huevo hasta gallina o de las interacciones fisicoquímicas, nerviosas y musculares implicadas en el funcionamiento del ojo. También resulta en principio posible describir los procesos causales por los que una variante genética se establece con el tiempo en una especie. Pero estas explicaciones causales no hacen que resulte innecesario dar explicaciones teleológicas siempre que resulte adecuado. En tales casos se requieren tanto las explicaciones teleológicas como las causales.

SELECCIÓN NATURAL Y ADAPTACIÓN

Una de las preguntas que los biólogos se hacen acerca de las características de los organismos es «¿Para qué?», es decir, «¿Cuál es

2 Aquí, como en otras partes de este artículo, utilizo el término «causa» y sus derivados, de acuerdo con el uso común entre científicos y muchos filósofos, en el sentido de «causa eficiente», según el uso de Aristóteles y los escolásticos.

la función o el papel de una determinada estructura o proceso?». La respuesta a esta pregunta puede formularse teleológicamente. Una explicación causal del funcionamiento del ojo es satisfactoria en tanto sea correcta, pero no nos dice todo lo importante acerca del ojo, en realidad, que sirve para ver. Los biólogos evolucionistas están interesados en la pregunta de por qué en una población se ha establecido una variante genética determinada y no otra. Esta pregunta también requiere explicaciones teleológicas del tipo: «Los ojos surgieron porque sirven para ver, y la visión incrementa el éxito reproductor de determinados organismos en circunstancias particulares». En realidad los ojos han surgido en varias líneas evolutivas independientes: cefalópodos, artrópodos, vertebrados.

Existen dos preguntas que han de ser consideradas por toda explicación teleológica de los sucesos evolutivos. En primer lugar, existe el problema de cómo una variante genética contribuye al éxito reproductor; una explicación teleológica afirma que una constitución genética existente (digamos, el alelo que codifica la cadena beta normal de la hemoglobina) favorece más el éxito reproductor que las demás constituciones. Queda aún la pregunta de cómo la constitución genética específica de un organismo favorece el éxito reproductor del mismo; una explicación teleológica afirma que una constitución genética determinada cumple una misión específica (por ejemplo, la composición molecular de la hemoglobina juega un papel en el transporte de oxígeno).

Ambas preguntas requieren hipótesis teleológicas que puedan ser probadas empíricamente. A veces sucede, no obstante, que sólo se dispone de información para responder a una de las preguntas, pero no a las dos. En genética de poblaciones a menudo puede medirse el efecto sobre la eficacia biológica de constituciones genéticas distintas, mientras que puede resultar difícil identificar la función adaptativa responsable de las diferencias de eficacia biológica. Sabemos, por ejemplo, que en la mosca *Drosophila pseudoobscura*, en distintas épocas del año, la selección natural favorece distintos tipos de cromosomas, pero desconocemos los procesos fisiológicos implicados.

En la descripción histórica de las secuencias evolutivas, el problema a veces se invierte: puede resultar fácil identificar la función que cumple un órgano o una estructura, pero puede resultar difícil saber por qué el desarrollo de dicha característica incrementó el éxito reproductor y por eso fue favorecido por la selección natural. Un buen ejemplo lo constituye el gran cerebro del hombre, que hace posible la cultura y otros importantes atributos humanos. Podemos emitir hipótesis acerca de las ventajas reproductoras de un mayor tamaño del cerebro en la evolución del hombre, pero estas hipótesis resultan notoriamente difíciles de probar empíricamente.

Las explicaciones teleológicas tienen gran valor heurístico en biología evolutiva, pero pueden ser también fáciles, precisamente cuando son formuladas de manera que son difíciles de rechazar empíricamente. Las explicaciones teleológicas deben formularse como hipótesis que puedan someterse a pruebas empíricas. Cuando no puedan formularse pruebas empíricas apropiadas, los biólogos evolucionistas tendrían que utilizar las explicaciones teleológicas con gran reserva (véase Williams, 1966).

Según la teoría darwiniana de la evolución, la selección natural es el proceso responsable de las adaptaciones de los organismos y también el principal proceso que provoca el cambio evolutivo. El principio de la selección natural, junto con algunas hipótesis subsidiarias generalmente bien corroboradas (tales como la teoría mendeliana de la herencia), puede explicar gran número de fenómenos del mundo animado, tal como la diversidad de los organismos, el cambio gradual de los mismos a través del tiempo y sus notables adaptaciones al ambiente.

La teoría de la evolución mediante la selección natural propone argumentos de acuerdo con la siguiente forma general. Entre las distintas variantes genéticas que existen en una especie dada, algunas dan lugar a características útiles para sus portadores como adaptaciones al ambiente. Los individuos con adaptaciones útiles es probable que dejen por término medio mayor número de descendientes que los individuos que no presentan dichas adaptaciones (o que pre-

sentan adaptaciones no tan útiles). De esta forma se establecen en las especies las adaptaciones útiles.

La expresión «selección natural» fue introducida por Darwin para referirse al proceso por el cual individuos que tienen características hereditarias ventajosas dejan (de promedio) más descendientes que los que carecen de ellas; de lo que se sigue que tales características aumentan en frecuencia en los descendientes a costa de las características menos ventajosas.

El concepto moderno de selección natural es fundamentalmente el mismo de Darwin, pero formulado con más detalle y precisión. En particular, el proceso se describe hoy día en términos genéticos, como la reproducción diferencial de alelos o genotipos que favorecen la adaptación al ambiente de sus portadores. Además, se ha desarrollado una teoría matemática que permite medir la selección, especificar las condiciones importantes en casos particulares y predecir el resultado del proceso.

Hay dos tipos de problemas con los que nos enfrentamos en las explicaciones de la evolución mediante la selección natural. Uno consiste en determinar si la selección natural se halla implicada en un determinado cambio genético; el segundo consiste en identificar en concreto la adaptación implicada en el cambio genético.

El primer problema es del que principalmente se ocupan los genéticos que investigan la evolución. Los efectos de la selección natural pueden medirse de manera semejante a como se mide la longitud de una calle o el peso de un animal. La longitud se mide con el metro y el peso con el kilo; el parámetro usado para medir los efectos de la selección natural se llama «eficacia biológica» o «adecuación»; ambos términos son usados en castellano para traducir el término originalmente introducido en inglés como «Darwinian fitness» o simplemente «fitness». La eficacia biológica se puede medir en términos absolutos o relativos, pero ni esta distinción ni los métodos usados para obtener las medidas apropiadas son asuntos que necesitan ser discutidos aquí.

Es fácil comprender por qué la selección natural promueve la adaptación de los organismos al ambiente en que viven. Cualquier

variante hereditaria que aumente la probabilidad de que el organismo sobreviva y se reproduzca aumentará en frecuencia en las siguientes generaciones, precisamente porque los organismos portadores de tales variantes dejan más descendientes que los que carecen de ellas. Lo que cuenta finalmente es el número de descendientes, por lo cual es posible describir el proceso simplemente en términos de eficiencia reproductora, aun cuando otros componentes entran en juego, pues para reproducirse hay que sobrevivir, encontrar pareja y ser fértil.

Las variantes desfavorables (o menos favorables: la selección natural es un proceso relativo o diferencial) son eventualmente eliminadas por selección natural; sus portadores dejan menos descendientes que los portadores de las variantes favorables. Las mutaciones favorables se van, pues, acumulando a través de las generaciones.

¿Cuáles son los genes que favorecen la eficiencia reproductiva? Precisamente aquellos que son útiles como adaptaciones; es decir, aquellos que facilitan la percepción del ambiente (como los sentidos corporales), el conseguir y procesar alimentos, tolerar la temperatura, evitar depredadores y muchas otras características que se conocen con el nombre general de «adaptaciones» a las circunstancias en que el organismo vive.

Es precisamente como consecuencia de la selección natural que los seres vivos son «organismos», es decir están bien organizados, consistiendo de partes bien integradas entre sí y que pueden llevar a cabo las funciones apropiadas para el estilo de vida del organismo: el pez en el mar, el pájaro volando, las cebras comiendo hierba y evitando los animales de presa.

El proceso de selección natural continúa indefinidamente, puesto que sólo requiere que existan variantes hereditarias que afecten la eficiencia reproductora de los organismos. Tales variantes aparecen por mutación, si es que no están ya presentes en la especie. El proceso es facilitado por el hecho de que los ambientes en que viven los organismos están siempre cambiando. Los cambios ambientales incluyen no sólo el clima y otros aspectos físicos, sino también el

entorno biológico, puesto que los depredadores, parásitos y competidores con los que un organismo interactúa, le afectan de manera importante. El entorno biológico de una especie cambia sin cesar, puesto que las especies que constituyen ese entorno están evolucionando a su vez. El proceso de evolución por selección natural implica una retroalimentación («feedback») que implica su continuación indefinida.

La selección natural da cuenta no sólo de la preservación y mejoramiento de la organización de los seres vivos, sino también de su diversidad. En diferentes localidades o en diferentes circunstancias, la selección natural favorece diferentes caracteres, precisamente aquellos que hacen al organismo mejor adaptado a las condiciones particulares de su forma de vida, sea en el agua, la tierra o el aire, sea pastando o cazando, sea en forma de gusano, de cangrejo, o de árbol.

La adaptación constituye, a pesar de todo, un concepto difícil de definir (Bock & Wahlert, 1965; Williams, 1966; Dobzhansky, 1968; Ayala, 1969). Las adaptaciones pueden reconocerse tanto en los individuos —ya sean fisiológicas, morfológicas o etológicas— como a nivel de la población. Dobzhansky (1968) y otros autores (véase, por ejemplo, Ayala 1969) han considerado formas operativas de medir la adaptación de las poblaciones. Williams (1966) ha propuesto que un criterio apto para identificar adaptaciones individuales consiste en ver si puede establecerse una analogía entre algún artefacto humano y la característica que se supone que es una adaptación. Un oviducto de mamífero puede considerarse un mecanismo para transportar rápidamente un embrión joven al útero; el útero puede considerarse que está diseñado para proteger y nutrir al embrión. Ayala (1968, 1970) ha sugerido la utilidad como criterio para identificar las adaptaciones. Se considera que una característica de un organismo es una adaptación si presenta utilidad para dicho organismo y si dicha utilidad explica la presencia de la característica.

La adaptación y la eficacia biológica son de cualquier forma conceptos distintos. La eficacia biológica consiste simplemente en una

medida de la eficacia reproductora de una constitución genética en relación con las demás existentes en esa misma especie. La eficacia biológica no siempre va de la mano de la adaptación. Un ejemplo lo constituyen las mutaciones *t* del ratón doméstico. Los ratones que heredan tal mutación, tanto del padre como de la madre, se mueren como consecuencia de un desarrollo anormal de la espina dorsal. Sin embargo, las mutaciones *t* son tales que los machos que llevan sólo una tal mutación producen espermatozoides, la mayoría de los cuales (hasta el 95 %) son portadores de la mutación *t* (en vez de ser sólo el 50 % y el otro 50 % llevar el gen normal). Un alelo *t* que haya sido introducido en una población (ya sea debido a una mutación nueva o por inmigración de un ratón portador de ella) irá aumentando de frecuencia por selección natural debido a su presencia en casi todos los espermatozoides de los machos portadores. Este incremento reduce, no obstante, la adaptación de los portadores y de la población debido a que ratones que heredan la mutación *t* de ambos padres mueren sin dejar descendencia, como he indicado. (He discutido este asunto en otros lugares y dado ejemplos más detallados de mutaciones genéticas con una eficacia biológica elevada, pero que disminuyen la adaptación; véase, por ejemplo, Ayala, 1969).

La teoría de la evolución propone la selección natural como el proceso que explica la adaptación estructural y funcional de los organismos al ambiente. Las adaptaciones de los organismos eran los hechos que Darwin se propuso explicar como resultado de procesos naturales. En cada caso concreto de adaptación ha de demostrarse la conexión entre eficacia biológica, es decir las diferencias sistemáticas de la eficacia reproductora que dan lugar a la selección natural, y adaptación. Esto se hace formulando hipótesis que puedan ser rechazadas empíricamente que sostengan que los portadores de una adaptación determinada presentan una eficacia reproductora mayor que los individuos que carecen de dicha adaptación.

En los argumentos a favor de la selección natural, la demanda de que un cambio genético dado es debido a diferencias en la eficacia biológica es una hipótesis que puede rechazarse empíricamente

llevando a cabo las observaciones y los experimentos adecuados. En los tratados sobre la evolución se pueden encontrar muchos ejemplos. A continuación describiré brevemente dos de ellos, para dar una idea al lector.

El primero concierne la anemia falciforme ya mencionado. La condición anémica de los pacientes falciformes se debe a las diferentes propiedades químicas de las hemoglobinas. Las proteínas tienen configuraciones plegadas consistentes de aminoácidos, algunos situados en el interior de la molécula y otros hacia el exterior; la sexta posición en la cadena **B** de la hemoglobina humana ocupa una posición exterior. El ácido glutámico es un aminoácido hidrófilo («hidrófilo» significa «amante del agua», es decir, que tiende a asociarse fácilmente con las moléculas de agua); pero la valina es un aminoácido hidrófobo («hidrófobo» significa «aversión al agua», es decir, que no se asocia con el agua).

Cuando en la posición sexta de la cadena **B** está presente una valina en vez de un ácido glutámico, la solubilidad de la hemoglobina disminuye considerablemente, al menos bajo condiciones de baja presión de oxígeno. Como consecuencia, en los tubos capilares sanguíneos la hemoglobina falciforme tiende a cristalizar y los glóbulos rojos de la sangre a romperse. Las moléculas de hemoglobina, entonces, no sirven como eficaces portadores de oxígeno, y sobreviene una drástica anemia. Lo interesante del caso es que los portadores de estas mutaciones «anormales» son resistentes a la malaria perniciosa, que prevalece en ciertos países tropicales, lo cual explica que la anemia sea abundante en tales regiones.

La resistencia de los portadores de la hemoglobina anormal a la malaria deriva de las propiedades de la hemoglobina. Los portadores de la mutación producen ambas formas de hemoglobina, normal y falciforme. La hemoglobina normal les permite transportar normalmente el oxígeno necesario en todas las células del cuerpo, aunque tienden a mostrar fatiga más fácilmente cuando hacen ejercicios violentos. Por otra parte, los glóbulos rojos de la sangre que contienen hemoglobina falciforme tienden a romperse. En consecuencia, el

parásito de la malaria, que se multiplica en los glóbulos rojos y se alimenta de la hemoglobina, encuentra un ambiente mucho menos favorable en los individuos que contienen hemoglobina falciforme que en aquellos que sólo tienen hemoglobina normal. De ahí la menor incidencia de la malaria entre los primeros.

Un segundo ejemplo de adaptación es el de la tolerancia de las moscas *Drosophila melanogaster* a altos niveles de alcohol. Estas moscas viven a menudo en ambientes, tales como las fábricas de cerveza y bodegas, con alta concentración de alcohol. Pruebas de laboratorio demuestran que las moscas de tales ambientes toleran el alcohol mucho mejor que las moscas de otros ambientes menos ricos en alcohol. Para estudiar las bases genéticas de la adaptación a altas concentraciones de alcohol se dividió una población de *Drosophila melanogaster* en dos cepas. Una (S, por seleccionada) fue sometida cada generación a niveles progresivamente más altos de alcohol; la otra se usaba como control (C). En la cepa S sólo a las moscas que sobrevivían a la exposición al alcohol en cada generación se les dejaba reproducirse. Después de treinta y ocho generaciones de selección, las moscas S eran mucho más tolerantes al alcohol que las moscas C.

Las moscas *Drosophila melanogaster* metabolizan el alcohol principalmente por medio de la enzima alcohol deshidrogenasa (ADH), que está codificada por un gene particular. Las pruebas de laboratorio demostraron que, de hecho, las moscas S tenían una actividad ADH superior a la de las moscas C. No obstante, cuando la enzima ADH se estudió químicamente, no se encontraron diferencias entre las moscas S y las C; las diferencias estaban en el número de moléculas ADH, que eran el 20 % más numerosas en las moscas S que en las moscas C.

La adaptación de las moscas S a las altas concentraciones de alcohol se había logrado no por sustitución (en el gene que determina el ADH) de una mutación por otra más eficaz, sino por cambio en los genes «reguladores», que controlan la cantidad de ADH presente en las moscas, es decir cambiando los genes que determinan la tasa de síntesis del ADH y no el mismo ADH. El ejemplo da cierta

idea de la complejidad que puede existir en la relación entre adaptación y los genes que la favorecen.

En conclusión, la selección natural es el proceso responsable de las adaptaciones de los organismos, porque fomenta la multiplicación de las variantes genéticas útiles a sus portadores. Es así que la selección natural explica las adaptaciones de los organismos, como los ojos, las alas y las flores, al igual que la multiplicidad de especies. La selección natural fue el gran descubrimiento de Darwin, el que hace posible explicar científicamente la teleología del mundo viviente ³.

FRANCISCO J. AYALA

Universidad de California (USA)

Presidente de la Asociación Americana
para el Avance de las Ciencias

BIBLIOGRAFÍA

- Ayala, F. J. (1968), 'Biology as an autonomous science', *Amer. Sci.*, 56: 207-221.
- Ayala, F. J. (1969), 'An evolutionary dilemma: Fitness of genotypes versus fitness of populations', *Canad. J. Cytol. Gen.*, 11: 439-456.
- Ayala, F. J. (1970), 'Teleological explanations in evolutionary biology', *Phil. of Sci.*, 37: 1-15.
- Barker, A. D. (1969), 'An approach to the theory of natural selection', *Philosophy*, 44: 274.
- Beckner, M. (1959), *The Biological Way of Thought*, Columbia University Press.
- Berg, E. S. (1926), *Nomogenesis or Evolution Determined by Law*, London; reissued 1969, M. I. T. Press.

³ Partes de este artículo han sido extraídas, con algunas modificaciones, de mi libro *La Teoría de la evolución. De Darwin a los últimos avances de la genética*, Madrid, Temas de Hoy, 1995.

- Bergson, H. (1907), *L'Évolution Créatrice* [1911]. Creative Evolution, New York.
- Bock, W. J. and G. von Wahlert (1965), 'Adaptation and the form-function complex', *Evolution*, 19: 269-299.
- Darwin, C. (1958), *The Autobiography of Charles Darwin, 1809-1882*, Nora Barlow (ed.), Collins, London.
- Dobzhansky, Th. (1968), 'On some fundamental concepts of Darwinian biology', in: Th. Dobzhansky, M. K. Hecht, W. C. Steere (eds.), *Evolutionary Biology*, vol. II, Appleton-Century-Crofts, New York.
- Dobzhansky, Th. (1970), *Genetics of the Evolutionary Process*, Columbia University Press.
- Dobzhansky, Th. (1971), 'Evolutionary oscillations in *Drosophila pseudoobscura*', in: R. Creed (ed.), *Ecological Genetics and Evolution*, Blackwell, Oxford.
- Flew, A. (1967), *Evolutionary Ethics*, Macmillan, London.
- Ghiselin, M. T. (1974), *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*, University of California Press.
- Grene, M. (1974), *The Understanding of Nature. Essays in the Philosophy of Biology*, Reidel, Boston.
- Himmelfarb, G. (1962), *Darwin and the Darwinian Revolution*. Doubleday, New York.
- Hull, D. (1974), *Philosophy of Biological Science*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Lamarck, J. B. (1809), *Zoological Philosophy*. Translated by H. Elliot. Reprinted 1963. Hafner, New York.
- Manser, A. R. (1965), 'The concept of evolution', *Philosophy*, 40: 18-34.
- Mayr, E. (1965), 'Cause and effect in biology', in: D. Lerner (ed.), *Cause and Effect*, Free Press, New York, pp. 33-50.
- Mayr, E. (1974), 'Teleological and teleonomic a new analysis', in: R. S. Cohen and M. W. Wartofsky (eds.), *Boston Studies in the Philosophy of Science*, XIV, Reidel, Boston, pp. 91-117.
- Nagel, E. (1961), *The Structure of Science*, Hartcourt, Brace, and World, New York.

-
- Osborn, H. F. (1934), 'Aristogenesis, the creative principle in the origin of species', *Amer. Nat.*, 68: 193-235.
- Pittendrigh, C. S. (1958), 'Adaptation, natural selection, and behavior', in: A. Roe and G. G. Simpson (eds), *Behavior and Evolution*, Yale University Press, pp. 390-416.
- Simpson, G. G. (1964), *This View of Life*, Harcourt, Brace, and World, New York.
- Smart, J. J. C. (1963), *Philosophy and Scientific Realism*, Humanities Press, New York.
- Teilhard de Chardin, P. (1959), *The Phenomenon of Man*, Harper, New York.
- Williams, G. C. (1966), *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press.
- Wimsatt, W. C. (1972), 'Teleology and the logical structure of function statements', *Stud. Hist. Phil. Sci.*, 3: 1-80.