RIDAA
Repositorio Institucional
Digital de Acceso Abierto de la
Universidad Nacional de Quilmes

Universidad
Nacional
de Quilmes

Roffé, Ariel

# Reseña de McShea, Daniel W. y Robert N. þÿBrandon, Biology s First Law: for Diversity and Complexity to Increase in Evolutionary Systems, Chicago: University of Chicago Press, 2010, 184 pp.

Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Argentina.
Atribución - No Comercial - Sin Obra Derivada 2.5
https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/2.5/ar/

Documento descargado de RIDAA-UNQ Repositorio Institucional Digital de Acceso Abierto de la Universidad Nacional de Quilmes de la Universidad Nacional de Quilmes

*Cita recomendada:*
*þÿRoffé, A. (2013). Reseña de McShea, Daniel W. y Robert N. Brandon, Biolo Diversity and Complexity to Increase in Evolutionary Systems, Chicago: University of Chicago Press, 2010, 184 pp. Metatheoria, 4(1), 113-119. Disponible en RIDAA-UNQ Repositorio Institucional Digital de Acceso Abierto de la Universidad Nacional de Quilmes http://ridaa.unq.edu.ar/handle/20.500.11807/2434*

Puede encontrar éste y otros documentos en: https://ridaa.unq.edu.ar

Universidad Nacional de Quilmes
Roque Sáenz Peña 352 // Bernal
Buenos Aires // Argentina
t.: (+41 11) 4365 7100
f.: (+54 11) 4365 7101
info@unq.edu.ar

# Reseña de McShea, Daniel W. y Robert N. Brandon, Biology's First Law: *The Tendency for Diversity and Complexity to Increase in Evolutionary Systems*, Chicago: University of Chicago Press, 2010, 184 pp.*

Review of McShea, Daniel W. and Robert N. Brandon, *Biology's First Law: The Tendency for Diversity and Complexity to Increase in Evolutionary Systems,* Chicago: University of Chicago Press, 2010, 184 pp.

En este ambicioso libro, el biólogo Daniel W. McShea y el filósofo de la biología Robert N. Brandon desafían las explicaciones explícitas encontradas en la literatura acerca del origen de la diversidad y la complejidad en los seres vivos. Estas explicaciones recurren en su mayoría a la acción de la selección natural, como ser, a la selección diversificadora/disruptiva, a la selección de niveles superiores favoreciendo a especies/clados con mayor propensión a la especiación, o a las ventajas de una mayor división del trabajo, entre otras alternativas (p. 1). Si bien estas explicaciones pueden ser correctas, no constituirían toda la historia, según los autores, pues habría una tendencia de fondo no reconocida en la literatura (pero invocada en las explicaciones de casos concretos) hacia un aumento de la diversidad y la complejidad. Esta tendencia surgiría simplemente de que las variaciones azarosas, cuando se heredan, se acumulan en diferentes direcciones en diferentes poblaciones, con el resultado de que la diversidad se incrementa. Para expresar esta tendencia, los autores proponen una ley, que denominan ZFEL (por *zero-force evolutionary law*) y que formulan de la siguiente manera:[1]

> **ZFEL:** "En cualquier sistema evolutivo en el que hay variación azarosa y herencia, en ausencia de fuerzas y constricciones, la diversidad y la complejidad tenderán a aumentar" (p. 4).

¿Cómo es que se apelaría implícitamente a esta ley en las explicaciones estándar de casos concretos? Para responder a esto hay que tener en cuenta que ZFEL se aplica de manera jerárquica. Considérese, por ejemplo, un ensamble de poblaciones de organismos, cuyo nivel inferior en la jerarquía estaría constituido por las poblaciones individuales que lo componen. Cada una de ellas podría estar evolucionando por deriva genética, lo cual originaría dispersión/aumento de la varianza (medida genotípica o fenotípicamente) en el nivel del ensamble. El caso funciona de manera semejante a un conjunto de personas que caminan en di-

* Recibido: 1 de Agosto de 2013. Aceptado en versión revisada: 5 de Septiembre de 2013.

[1] En el libro se ofrecen dos formulaciones distintas de ZFEL. La aquí presentada coincide con la "formulación especial", que enuncia a ZFEL como ley de fuerzas cero, mientras que la "general" postula la existencia de la tendencia (siendo aplicable) incluso cuando hay fuerzas que se le oponen actuando. Para los fines de esta reseña bastará con esta formulación.

*Metatheoria* 4(1)(2013): 113-119. ISSN 1853-2322.

© Editorial de la Universidad Nacional de Tres de Febrero. Publicado en la República Argentina.

recciones aleatorias en un espacio ilimitado (los límites serían las constricciones, que estamos suponiendo ausentes). Lo que se espera es que la dispersión entre ellas aumente, no importa las posiciones de las que se parta. Del mismo modo, las poblaciones podrían estar evolucionando por selección natural y, mientras los óptimos de aptitud sean independientes unos de otros, el nivel superior "leerá" la situación de la misma manera, como azarosa. Volviendo al anterior ejemplo, la dirección en la que camina cada una de las personas podría no ser azarosa, podría ser que una de ellas estuviera yendo hacia su trabajo, otra hacia su casa, etc. Pero mientras los objetivos/las direcciones en las que caminan todas ellas sean independientes de las de las demás, el resultado tenderá a ser el mismo que si su dirección fuera verdaderamente azarosa, esto es, un incremento de la dispersión (p. 18, 95). Esto mostraría, además, que ZFEL se aplica de manera independiente a cada nivel, pudiendo haber constricciones bloqueando la tendencia en un nivel (por ejemplo, selección direccional reduciendo la varianza *intrapoblacional*)[2] y aun así aplicándose en el superior (p. 9). De este modo, los casos de especiación alopátrica pueden ser subsumidos como instancias de ZFEL. Téngase en cuenta que ZFEL funciona incrementando la diversidad y complejidad no solo de poblaciones, sino también la de especies, géneros, familias etc., así como la de los organismos, sus partes, e incluso sus moléculas. La aplicación a todos estos niveles es semejante al ejemplo recién presentado, habiendo azar o fuerzas independientes operando en el nivel inmediatamente inferior a aquel en el cual generan una tendencia direccional hacia el aumento de la varianza.

Otro punto importante relacionado con esta aplicación jerárquica es el modo como se relacionan la diversidad y la complejidad para Brandon y McShea (después de todo, ZFEL predice un aumento de ambas). Al hablar de complejidad, los autores no pretenden hablar de lo que llaman el "uso coloquial" de dicho concepto, que suele involucrar cosas como funcionalidad, sofisticación, etc. En cambio, utilizan un concepto que llaman "complejidad pura", definido únicamente a partir de la cantidad de tipos de partes que tiene una entidad o el grado de diferenciación entre ellas (p. 7, 46), sean funcionales o no (o incluso perjudiciales).[3] De modo que, se nos dice, la complejidad en un nivel no es más que la diversidad vista desde un nivel superior: la complejidad de un género es la diversidad de las especies que lo componen; la complejidad de la columna ver-

[2] La varianza es una medida estadística de la dispersión en torno a la media. En el ensamble de poblaciones la media y la varianza se miden para la frecuencia de un alelo *A*. En cambio, dentro de la población puede medirse el grado de variación representando al alelo *A* con el número 1 y al alelo *a* con el número 0, obteniendo así una media y una varianza. Tanto la selección como la deriva tienden a aumentar la frecuencia de un alelo y disminuir la del otro, haciendo que los individuos se asemejen más y más entre sí, hasta eventualmente (en poblaciones finitas) fijar uno de ambos, en cuyo caso la media intrapoblacional es uno o cero (dependiendo de cuál alelo se fijó) y la varianza es cero.

[3] La ventaja de tener un concepto de complejidad libre de funcionalidad, señalan los autores, es que permite estudiar la relación entre una y otra cosa. Por ejemplo, haciendo uso de la analogía del "zapatero remendón", Brandon y McShea argumentan que ZFEL es como un asistente que provee a la selección (al zapatero) de "materiales" nuevos para trabajar, siendo el aumento de la complejidad pura (de los tipos de partes, sean funcionales o no) un prerrequisito para que la selección pueda producir adaptación (y funcionalidad), preservando las útiles y descartando las perjudiciales (pp. 121-123). Además, el concepto de complejidad pura (a diferencia del coloquial) habría sido aplicado exitosamente en estudios recientes (p. 50).

tebral es la diversidad –como cantidad de tipos– de vertebras (p. 10). Por tanto, debería ser indistinto hablar de diversidad o complejidad. Sin embargo, puesto que se las suele tratar por separado en la literatura –con el término "diversidad" siendo más frecuentemente usado al hablar del nivel de la especie y superiores y el de "complejidad" para el de los organismos e inferiores–, los autores dividen la exposición en dos capítulos (3 y 4 para diversidad y complejidad, respectivamente), tratando la aplicación a niveles supra-especie e infra-organísmicos por separado.

Sin embargo, creo que esto termina originando diferencias que son más que meramente expositivas en el modo de aplicar ZFEL para diversidad y para complejidad. Esto se debe a que existe un área de la biología (la taxonomía) que se encarga de formular clasificaciones para niveles por encima de la especie, las cuales los autores pueden simplemente presuponer. De modo que pueden operacionalizar el concepto de "diversidad" como cantidad de taxa en un nivel taxonómico determinado. Si bien en taxonomía hay más de una clasificación posible, suele haber acuerdo respecto de *cuáles son los niveles taxonómicos relevantes* (especies, géneros, familias, etc. –más allá de si acuerdan respecto de cuáles son los criterios para organizar a las entidades *dentro* de cada nivel o no–). En cambio, no existen tales clasificaciones independientes para los niveles inferiores al organísmico. Esto lleva a que no esté claro cuáles son los niveles jerárquicos en dichos niveles. Por ejemplo, se habla a veces (p. 47) de la complejidad de un pez "en el nivel de las células" (como cantidad de tipos de células) y luego de dicha complejidad en el nivel de los órganos, tejidos e incluso átomos, con distintos valores para cada uno. Con lo cual, o bien es posible medir la complejidad de una entidad saltando más de un nivel para abajo (y la supuesta equivalencia con el concepto de diversidad no se daría –las aplicaciones de ZFEL para complejidad permitirían ir más allá del nivel *inmediatamente* inferior al considerado–), o bien sí lo es, pero se estaría aplicando ZFEL a esquemas clasificatorios que no solo no coinciden en cómo ordenar a las entidades dentro de los niveles, sino que tampoco en cuáles son los niveles relevantes (a veces por debajo de los organismos vienen las células, a veces los órganos y a veces los átomos). Su definición de "complejidad pura" no parece ayudar a esclarecer este problema, ya que el concepto de "parte" es vago (¿la mano es una parte del cuerpo o una parte del brazo?, es decir, ¿es una parte del cuerpo o una parte de una parte del cuerpo?) y no forma parte del vocabulario de los biólogos. Los autores reconocen esto y, para brindar mayor precisión, proponen que se considere una parte a "un conjunto de entidades que están bien conectadas entre sí y relativamente aisladas de otras entidades por fuera del conjunto" (pp. 55-57). Sin embargo, esta elucidación no aclara demasiado en los casos difíciles, lo cual los lleva a proponer cosas como que la "partedad" venga en grados (también confuso y de poca utilidad para los casos problemáticos de ZFEL).

Dejando estas cuestiones de lado, podemos decir que el objetivo general del libro es originar un "cambio gestáltico", redibujando el panorama conceptual sobre qué es lo esperable y qué lo que requiere de explicación especial. Para el es-

quema tradicional la estasis es lo esperable mientras que el cambio es lo que necesita ser explicado, lo cual habría surgido en parte por tomar la "ley" de Hardy-Weinberg (H-W en adelante) como ley de fuerzas cero en la determinación de las fuerzas evolutivas. Se propone aquí lo contrario, la estasis/la estabilidad es sorprendente, es algo que requiere una explicación especial que apele a algún tipo de factor adicional, fuerza o constricción operando.

Este cambio gestáltico involucra, además, un cambio en el foco de atención. Por ejemplo, el concepto mismo de "evolución" es definido comúnmente como *cambio* (en las frecuencias de alelos o genotipos, en alguna estadística de una distribución fenotípica, etc.). Esto permite la ocurrencia de casos en los que hay "fuerzas" evolutivas presentes con efectos transgeneracionales en los cuales, sin embargo, no se habla de evolución, dado que la estasis es el resultado (pp. 118-119). La idea de la estasis como expectativa nula y la evolución como cambio habría llevado, según los autores, a un sobreénfasis en la selección direccional y a un subénfasis en la selección estabilizadora y su importancia evolutiva, cosa que la nueva perspectiva corregiría. ZFEL sugeriría además nuevas líneas de investigación, así como la reinterpretación de algunas líneas existentes. Por ejemplo, los autores sugieren (pp. 76-77) que podrían estudiarse si las estructuras vestigiales –por la presunta ausencia de selección– tienden a volverse más complejas (siempre en el sentido de complejidad pura). Otra ventaja del cambio gestáltico es que permitiría una unificación de las explicaciones del origen de diversidad, que apelan a mecanismos que parecen *a priori* diferentes. Todos los siguientes casos caerían bajo ZFEL, compartiendo una estructura explicativa que había pasado inadvertida. En macroevolución, ZFEL explicaría la diversificación en la historia de la vida y la correspondencia entre las clasificaciones cladísticas (basadas en relaciones de ancestralidad) y las linneanas (basadas en divergencia fenotípica) –mostrando que los taxa de niveles más altos, que llevan divergiendo más tiempo, son más distintos entre sí que los de nivel más bajo y que ZFEL no deja de actuar al completarse la separación entre dos especies (p. 33). Los modelos de especiación alopátrica ya fueron mencionados. En el nivel molecular, permite explicar el surgimiento de pseudogenes a partir de copias funcionalmente redundantes, ya que, al no estar bajo selección, las mutaciones azarosas acumuladas vuelven a la copia no-funcional (p. 64-66); un razonamiento similar permite explicar el uso de relojes moleculares. En el capítulo 5 pueden encontrarse muchos otros ejemplos de otros niveles jerárquicos: diferenciación de órganos y tejidos entre individuos (sea por deriva o por selección independiente en el nivel inferior), de sistemas de desarrollo, de secciones de series homólogas, surgimiento de asimetrías, etc. Este poder unificador surge de entender la deriva y la selección aplicándose a múltiples niveles, con ZFEL unificando a ambas dentro de cada uno.

Algunos puntos que merecen una discusión más pormenorizada conciernen la cuestión de qué es considerado fuerza y qué no por Brandon y McShea. Tómese el caso del surgimiento de pseudogenes. Podría parecer que la diversificación no ocurre "en ausencia de fuerzas y constricciones" (en cuyo caso no se debería a ZFEL), puesto que la mutación –una fuerza– está presente. A esto los autores res-

ponden que, si bien la mutación es considerada fuerza en el marco de la genética de poblaciones (cuando se toma a H-W como ley de fuerzas cero), no lo es en el marco de ZFEL. Para ellos, qué es fuerza y qué no es una cuestión convencional, que depende del modo como se presente la teoría. En particular, dependería de cómo se caracterice a los sistemas evolutivos (p. 103). Ellos definen a los sistemas evolutivos como aquellos que exhiben variación y herencia. Puesto que –según los autores– la variación implica mutación (Brandon & McShea 2012, pp. 738-739), la mutación sería constitutiva de los sistemas evolutivos y no algo "impuesto" sobre ella. La formulación de la ley solo excluiría, según ellos, este último tipo de fuerza/constricción.

Esto también parece traer ciertos problemas. En primer lugar, no es cierto que variación implique conceptualmente mutación. "Variación" significa "existen al menos dos tipos distintos" y son concebibles casos en los que una población exhibe variación y no mutación. Dicha población –desde el punto de vista de la genética de poblaciones– tenderá (*ceteris paribus*) a homogeneizarse, pero inicialmente cumplirá con los requisitos para aplicar ZFEL y la consiguiente pérdida de diversidad es un problema para ella. De hecho, en muchas de las aplicaciones que los propios autores hacen de ZFEL no hay variación en el estado inicial; por ejemplo, las poblaciones del ensamble pueden partir de las mismas frecuencias de alelos. Más bien, parecería que lo que ZFEL exige son *mecanismos generadores* de variación (con lo cual, los autores estarían caracterizando mal el dominio de aplicación de la teoría). Otros ejemplos de tales mecanismos podrían ser la ontogénesis para la variación fenotípica entre individuos o la deriva genética y la selección direccional intrapoblacionales para la variación entre poblaciones. Por lo tanto, no quedaría del todo claro que la mutación sea necesaria para la aplicación de ZFEL y, así, "constitutiva".

El mismo debate puede darse en torno a la deriva genética, que los autores no consideran una fuerza (ya que, según ellos, no es direccional). Eso les trae los siguientes dos inconvenientes: según la genética de poblaciones, una población evolucionando por deriva tenderá a fijar uno de dos alelos, reduciéndose así la diversidad; del mismo modo, un ensamble de poblaciones que parte de frecuencias 0,5 para cada alelo, cada una de ellas evolucionando por deriva, aumentará su varianza solo hasta que todas las poblaciones hayan fijado uno de los dos alelos. Luego la varianza se estancará. Es decir, la deriva parecería ser un factor reductor (o "estancador") de la varianza. Sin embargo, al no tratarlo como fuerza, no pueden citarla como el motivo por el cual fallan las predicciones de ZFEL en estos casos. Al primer contraejemplo no parecen responder. Como respuesta al segundo caso, los autores argumentan que el estancamiento no se debe a la deriva, sino que hay otra constricción operando, y es el hecho de que una frecuencia no pueda ir más allá de 0 o 1 (que haya "límites absorbentes", p. 104). El problema con esta respuesta es que esta constricción parece surgida de la matemática, con lo cual parecería ser "constitutiva" (ya que en p. 21 caracterizan las constricciones constitutivas como aquellas que son inevitables) y, por lo tanto, tampoco podría citarse como motivo para la falla de ZFEL. Sin embargo, este no parece

ser un problema grave y creo que la solución pasaría por encontrar mejores maneras de hablar del dominio de aplicación de ZFEL que no dependan de la división de constricciones en impuestas/constitutivas.

Las discusiones sobre el dominio de aplicación abren otras acerca de la universalidad de ZFEL y la noción de "ley" que manejan los autores. Estos sostienen que el estatus de ley de ZFEL (y el motivo por el cual H-W no lo es) se basa en su universalidad, lo cual podría resultar entonces problemático. Si los "sistemas evolutivos" (el dominio de aplicación de ZFEL) pueden ser caracterizados como aquellos que exhiben mecanismos generadores de variación para alguna característica junto con herencia para ella, entonces habría entidades (o conjuntos de entidades) biológicas a las cuales ZFEL no se aplica. Sin embargo, nuevamente, creo que estos problemas tienen que ver con cómo los autores eligen presentar la teoría (o a la metateoría, en este caso) y que tienen solución.[4]

En conclusión, creo que la propuesta de McShea y Brandon tiene valor, que permite unificar y ver temas en común en casos que veíamos como previamente separados y que brinda una nueva e interesante perspectiva en muchos otros. La mayor parte de las dificultades señaladas parecen solucionables y requieren, en todo caso, repensar el modo de presentar o reconstruir más adecuadamente sus puntos de vista.

*Ariel Roffé*
Universidad de Buenos Aires

[4] Para lo que considero una mejor concepción de la noción de "ley", con la que no surgen estos problemas, puede verse Lorenzano (2007).

## Bibliografía

Brandon, R. N. y D. W. McShea (2012), "Four Solutions for Four Puzzles", *Biology and Philosophy* 27(5): 737-744.

Lorenzano, P. (2007), "Leyes fundamentales y leyes de la biología", *Scientiae Studia* 5(2): 185-214.

McShea, D. W. y R. N. Brandon (2010), *Biology's First Law: The Tendency for Diversity and Complexity to Increase in Evolutionary Systems*, Chicago: Chicago University Press.