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

Universidad
Nacional
de Quilmes

Caponi, Gustavo

Sobreestimación epistemológica de la construcción de nicho

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:
Caponi, G. (2017). Sobreestimación epistemológica de la construcción de nicho. Metatheoria, 8(1), 129-144. Disponible en RIDAA-UNQ Repositorio Institucional Digital de Acceso Abierto de la Universidad Nacional de Quilmes http://ridaa.unq.edu.ar/handle/20.500.11807/2503

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

Sobreestimación epistemológica de la construcción de nicho*

Epistemological Overestimation of Niche Construction

Gustavo Caponi†

Resumen

Cuando se dice que los nichos ecológicos son parcialmente construidos por los organismos que los ocupan, se está aludiendo a la innegable contribución de los propios seres vivos en la determinación y configuración de las variables que definen sus ambientes ecológicos y selectivos. Sin cuestionar la importancia ecológica y evolutiva de esa idea, y aceptando que la misma pone en el centro de nuestra atención cuestiones que quizá no hayan sido debidamente consideradas por ecólogos y biólogos de la evolución, creo que –en contra de lo afirmado por los principales teóricos de esa temática– no es dable sostener que la construcción de nichos constituya un factor evolutivo concomitante con la selección natural: no es dable pensarla como si fuese un agente que actúa "en conjunción" con la selección natural. La construcción de nichos, en todo caso, es un aspecto de la dialéctica entre el viviente y su medio que inevitablemente debe ser considerado en todas las explicaciones por selección natural. El estatuto explicativo de la construcción de nichos sería análogo, en este sentido, al de la lucha por la vida; pero no al de la selección natural.

Palabras clave: adaptación - construcción de nicho - ecología - evolución - selección natural

Abstract

Saying that ecological niches are partially built by the organisms that occupy them, means to recognize the undeniable contribution of living beings in determining and setting the variables that define their ecological and selective environments. Without reject the ecological and evolutionary significance of that idea, and accepting that it puts at the center of our attention issues that may not have been properly considered by ecologists and evolutionary biologists, I think – contrary to what is stated by the main theorists of the subject – that is not possible to argue that niche construction constitute an evolutionary factor concomitant with natural selection: it is not possible to think of it as if it were an agent acting 'in conjunction' with natural selection. Construction of niches, in any case, is an aspect of the dialectic between the living and their environment that inevitably must be considered in all explanations by natural selection. The explanatory status of niche construction would be similar, in this sense, to the status of struggle for life; but never similar to natural selection status.

Keywords: adaptation - niche construction - ecology - evolution - natural selection

* Recibido: 9 de Diciembre de 2015. Aceptado con revisiones: 5 de Diciembre de 2016.

† Universidade Federal de Santa Catarina. Para contactar al autor, por favor, escribir a: gustavoandrescaponi@gmail.com.

Metatheoria 8(1)(2017): 129-144. ISSN 1853-2322.

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

1. Presentación

En la literatura sobre evolución de los últimos años son frecuentes las referencias a factores causales distintos de la selección natural, y también distintos de otros factores evolutivos clásicos como la deriva génica y la migración. Factores causales que –conforme se nos dice– deberían ser mejor y más considerados a la hora de explicar los diversos procesos evolutivos (véase Pigliucci & Müller 2010, Laland *et al.* 2014). Entre esa pléyade de otros factores, quizá los más destacados y mejor comprehendidos sean los constreñimientos ontogenéticos que indudablemente pautan la dirección y la secuencia de los procesos evolutivos (véase Caponi, 2012). Pero *hay más cosas*; y entre esas otras cosas está la llamada *construcción de nichos*:[1] una serie de fenómenos, cuya relevancia ecológica y evolutiva es sin duda crucial; y que pese a eso, pudieron no haber sido suficientemente considerados en los desarrollos efectivos de la Ecología y la Biología Evolucionaria (Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, Laland & Coolen 2007, Odling-Smee 2009, Scott-Phillips *et al.* 2013).

Me parece, sin embargo, que la *construcción de nichos* no puede ser considerada como revistiendo un estatuto explicativo análogo, o *aproximado*, al que tienen los constreñimientos ontogenéticos y la propia selección natural. Sin cuestionar la importancia ecológica y evolutiva de los fenómenos que caen bajo ese rótulo, y aceptando que los mismos pudieron no haber sido debidamente atendidos por ecólogos y biólogos de la evolución, creo –en contra de lo dicho por Kevin Laland, John Odling-Smee, William Hoppitt, y Tobias Uller (Laland *et al.* 2013, p. 737)– que no es dable sostener que la construcción de nichos constituya un factor evolutivo concomitante con la selección natural: no es dable pensarla como si fuese un agente que actúa "en conjunción" con la selección natural.

Pero subrayo que no se trata de discutir una simple cuestión cuantitativa sobre la mayor o menor incidencia de la selección natural y la construcción de nichos en los procesos evolutivos concretos: yo no quiero decir que la selección natural afecte dichos procesos con mayor intensidad que la construcción de nichos. Se trata de mostrar, en todo caso, que la construcción de nichos cae dentro del amplio y heterogéneo conjunto de factores que las explicaciones por selección natural deben contemplar en su articulación. Es en ese sentido que puede y debe decirse que la construcción de nichos no posee la misma jerarquía explicativa y epistemológica que la selección natural. Ella alude a un conjunto de procesos cuya consideración, en la Biología Evolucionaria, permanece teóricamente subordinada a la Teoría de la Selección Natural.

2. El viviente y su medio

Según lo señala Laland (2004, p. 316), la expresión 'niche construction' fue acuñada por Odling-Smee (1988). Pero, los principales referentes en la temática consideran que, más allá de muchas referencias a diversas cuestiones vinculadas con ese asunto que pueden encontrarse en trabajos previos de distintos y distinguidos evolucionistas, el acta de nacimiento de esa línea de investigación estaría en "Gene, Organism, and Environment"; que fue la contribución de Richard Lewontin a la antología de Derk Bendall, *Evolution from Molecules to Men* (1983), publicada en inicios de los ochentas (véase Laland & Coolen 2007, p. 85, Odling-Smee 2010, p. 176). Sin embargo, las ideas de ese trabajo a las que se alude cuando se habla de construcción de nichos, y que más tarde fueron fielmente retomadas en el segundo capítulo de *The Triple Helix* (Lewontin 2000),[2] ya estaban plenamente articuladas, y formuladas exactamente con los mismos términos y argumentos, en un artículo que Lewontin publicó en 1978,

[1] Al respecto, véase: Pigliucci y Müller (2010, p. 11), Laland *et al.* (2011, p. 1514) y Laland *et al.* (2014, p. 162).

[2] *The Triple Helix* (Lewontin 2000), cuyo subtítulo es *Gen, organismo y ambiente*, constituye una ampliación, pero nunca una reformulación, o rectificación, de las ideas desarrolladas en "Gene, Organism, and Environment" de 1983.

como parte de un número especial de *Scientific American* que estaba dedicado a la teoría de la evolución.[3]

En ese escrito, que también ya anticipa mucho de la crítica al adaptacionismo que Gould y el propio Lewontin irían a desarrollar en "The Spandrels of San Marco" (Lewontin & Gould 1979),[4] se pone en cuestión cierta solidaridad que existiría entre los conceptos de nicho ecológico y de adaptación (véase Sterelny & Griffiths 1999, p. 269). Según ahí se dice: "la idea de adaptación implica un mundo preexistente que plantea un problema cuya solución es la adaptación" (Lewontin 1979, p. 143). Bajo ese punto de vista, afirma Lewontin (1979, p. 143), el organismo se adapta a su ambiente como una llave encastra en una cerradura cuya configuración preexiste a ese encaje. Por eso, el proceso de adaptación sería como el torneado y ajuste que se hace de la llave para permitir y mejorar dicho encastre; y el nicho ecológico vendría a ser la cerradura en el que la llave debe ser encajada (Lewontin 1979, p. 143, 2000, p. 43). ¡Psicoanalistas abstenerse!

Pero, para poder pensar así, conforme Lewontin (1979, p. 143, 2000, p. 49) lo subraya, habría que considerar que los nichos preexisten a las especies que tienen que adecuarse a ellos (véase Sterelny & Griffiths, 1999, p. 269): habría que pensar en "nichos vacíos en espera de ocupación por la evolución de nuevas especies" (Lewontin, 1979, p. 143); y esa idea presenta una dificultad importante: "en ausencia de organismos en relación real con el ambiente, hay una infinidad de modos por mediante los cuales el mundo puede subdividirse en nichos arbitrarios" (Lewontin 1979, p. 143). Resulta "muy fácil describir nichos que están desocupados"; y, por eso, como no hay "una forma preferida o natural para subdividir el mundo en nichos" (Lewontin 1979, p. 143), la idea según la cual la adaptación sería un encastre en nichos preexistentes, por parte de las especies que habrán de explotarlos, "pierde todo valor predictivo y explicativo" (Lewontin 1979, p. 143).

Pero esa representación un tanto subjetivista de la idea de nicho ecológico, aunque de hecho merezca ella misma un examen crítico (véase Sterelny & Griffiths 1999, pp. 273-275), no es el punto central de la argumentación de Lewontin. No es ahí que él quiere llegar. Su blanco es la propia idea de adaptación. Según él, ese concepto conlleva en sí mismo la idea de una adecuación de los perfiles de los seres vivos a exigencias del ambiente que están planteadas y configuradas a priori de la existencia y de las particularidades de dichos seres (Lewontin 2000, p. 44). "Muchas metáforas", dice Lewontin (2000, p. 43) en *The Triple Helix*, "fueron invocadas para esta relación entre un ambiente independiente y el organismo". Unas, podríamos decir nosotros, remiten al fatalismo religioso: "el organismo propone y el ambiente dispone"; otras a la Filosofía de la Ciencia: "el organismo hace conjeturas y el ambiente las refuta" (Lewontin 2000, p. 43). Ya "en su forma corriente más popular dentro de la literatura técnica de los estudios evolucionarios", esa idea se expresaría diciendo que "el ambiente plantea problemas y el organismo lanza soluciones al azar" (Lewontin 2000, p. 43).

"En esa estructura conceptual", dice incluso Lewontin (2000, p. 43), "la metáfora de la adaptación es de hecho apropiada"; y esa afirmación pone en evidencia que lo que su argumento pretende poner en cuestión no es lo que podría caracterizarse como un modo ingenuo de entender la adaptación, sino la propia idea de adaptación. Lewontin la trata como una metáfora frágil, como una imagen confusa, y no como un concepto de la Teoría de la Selección Natural. Conforme su argumentación, los evolucionistas, o por lo menos la mayoría de ellos, verían a la adaptación como "el proceso de encaje de un objeto a una demanda preexistente" (Lewontin 2000, p. 43). Para ellos, se queja Lewontin (2000, p. 43), "los organismos se adaptan al ambiente porque el mundo exterior adquirió sus propiedades independientemente de los organismos, que se adaptan o mueren".

Por eso, en contra de esa imagen pasiva de la relación entre el viviente y su medio, Lewontin (1979, p. 143) subraya la importancia de considerar dos categorías de fenómenos que convergen, y hasta se fusionan, en la idea de construcción de nichos: aludo a lo que llamaré 'delimitación del ambiente ecológico'; y también a lo que denominaré 'transformación del ambiente ecológico'. Dos nociones que

[3] Texto este último que yo voy a citar en la versión castellana que, después de ser publicada ese mismo año en *Investigación & Ciencia* –la edición española de *Scientific American*–, fue también publicada en un libro de Editorial Labor que incluía todos los artículos de aquel número especial (Lewontin 1979).

[4] Lewontin (1979, p. 145), incluso, ya usa ahí la expresión 'programa adaptacionista'.

no siempre los amigos de la construcción de nichos distinguen claramente de otras dos nociones a las que también habré de referirme más adelante: la delimitación del ambiente selectivo; y la transformación del ambiente selectivo. Es claro que la partición entre ambiente ecológico y ambiente selectivo que allí esta supuesta, no es otra que aquella que Robert Brandon (1990, pp. 47-50, 1992, pp. 81-83) supo especificar y resaltar (véase Caponi 2012, p. 99).

Lo que yo denomino delimitación del ambiente ecológico es la determinación, en virtud de las características fisiológicas, morfológicas y etológicas de los propios seres vivos, de cuáles serán los aspectos de su ambiente exterior que resultaran relevantes para la realización de sus ciclos vitales. A eso aludía Lewontin (2000, p. 51) cuando decía que "los organismos determinan qué elementos del mundo externo están articulados en la configuración de su ambiente y cuáles son las relaciones con esos elementos que son relevantes para ellos". Para el febe, o currinche (*Pyrocephalus rubinus*), según nos explicaba diligentemente Lewontin, la hierba es parte del ambiente porque él hace su nido de yuyos secos. Pero los guijarros esparcidos por el terreno no lo son: él no los usa, ni se los come. Por eso, si esos guijarros desapareciesen, su ausencia "no haría la más mínima diferencia para el febe".

En cambio, esos guijarros sí son parte efectiva del ambiente del tordo (*Molothrus bonaerensis*); que los usa "como un yunque para romper el caparazón de los caracoles de los que se alimenta" (Lewontin, 2000, pp. 51-52). Es decir: "los elementos del ambiente de cada pájaro están determinados por el modo de vida de cada especie" (Lewontin 2000, p. 52). En función de las preferencias alimentares de cada especie animal, de los modos de funcionar de sus órganos sensoriales, de la configuración de su sistema nervioso, de los ritmos de su metabolismo, y también en virtud de la propia morfología de cada especie, se determina qué aspectos del mundo producen un entorno ecológicamente relevante para cada organismo (Lewontin 2000, p. 52).

A lo que Lewontin (1979, p. 143) alude, creo que vale subrayarlo, no es exactamente lo mismo que aquello a lo que Jakob Von Uexküll ([1909] 1945, pp. 60-65, [1920] 2014, pp. 83-86) aludía con la noción de *Umwelt*. Lewontin podría decir, sí, que el *Umwelt* de cada especie, el modo en que cada especie registra y decodifica la información proveniente de su entorno (véase Baravalle 2014, p. 379), es ciertamente fundamental en la delimitación de su ambiente ecológico. Pero no es por eso que ese ambiente dejará de ser descripto en términos de variables que son manipulables con independencia del registro que de ellas pueda tener el animal cuyo ciclo de vida pueda verse directamente afectado por ellas. Aunque ni la rana ni el sapo puedan percibir un tóxico que contamina el estanque en torno del cual viven, eso afectará en mayor medida a la rana cuyas incursiones acuáticas son más frecuentes y prolongadas que la del sapo. El tóxico no está en el *Umwelt* de ninguna de las dos especies; pero, debido a sus diferentes pautas comportamentales, esa variable integra el ambiente ecológico de ambas, afectándolas diferentemente: aunque ni el sapo, ni la rana, puedan percibirla.

Sin embargo, conforme lo señalé, esa delimitación de las variables ecológicas relevantes que el propio viviente determina, no es el único elemento de la idea de construcción de nichos. Hasta ahí se podría pensar en una delimitación de variables ambientales que en nada cambia el estado de dichas variables; y eso no es todo: también se puede hablar de una "transformación del ambiente ecológico" (Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, pp. 1-2). Con toda pertinencia, Lewontin (2000, p. 54) –y como él todos los teóricos más actuales de la construcción de nichos–[5] también subraya que "los organismos no sólo determinan qué aspectos del mundo exterior son relevantes para ellos en virtud de las peculiaridades de su forma y metabolismo, sino que además ellos activamente construyen, en el sentido literal de la palabra, un mundo alrededor de ellos". Y es a ese mundo parcialmente autoproducido, no a un entorno exterior predefinido, que el organismo debe adaptarse para sobrevivir (véase Casanueva & Martínez 2014, p. 339).

Las aves construyen nidos; y las abejas panales. Las lombrices, mientras tanto, cavan túneles dentro de los que pueden vivir sobre condiciones adecuadas; y los seres humanos construyen casas y confeccionan vestidos que los aíslan de las intemperies (Odling-Smee Laland & Feldman 2003, p. 1,

[5] Véase Sterelny (2001, p. 333), Odling-Smee *et al.* (2003, p. 11), Odling-Smee (2009, p. 74), Laland (2004, p. 316) y Laland *et al.* (2011, p. 1514).

Laland & Coolen 2007, p. 84). Además, dice también Lewontin (2000, p. 54), todos los organismos terrestres, como simple efecto de su propio metabolismo, crean alrededor de ellos una aureola de aire tibio y húmedo: una suerte de "atmosfera autoproducida que lo aísla del aire exterior", que "el individuo lleva con él, al igual que el caracol lleva su caparazón". Pero, además de esas extensiones del fenotipo (Dawkins 1999, p. 293), que configurarían lo que Popper ([1965] 1974, p. 221) llamó órganos exosomáticos, los seres vivos producen otros tipos de efectos sobre el ambiente, que pueden ser o no ser funcionales.

Algunos sí lo serán. Tal el caso de estos otros ejemplos de transformación del ambiente ecológico que Lewontin (1979, p. 143) también cita: los árboles que reconstruyen el suelo en donde crecen con las hojas que caen de ellos y también con sus propias raíces; o los animales forrajeros que alteran las especies de la pradera en que se alimentan al fertilizarlas con sus excrementos, al dispersar sus semillas de diversas maneras, y también al alterar físicamente el terreno (véase Lewontin & Levins [1980] 2000, p. 220, Laland & Coolen 2007, p. 84). Ahí estamos hablando de una ingeniería ambiental que resulta directamente de la actividad de los seres vivos que de ella se benefician (véase Sterelny 2001, p.334, 2009, p. 105); y hasta podría pensarse, incluso, que la regulación del ambiente ejercida por la vida en su conjunto, que Lovelock (1985, p. 19, 1992, p. 300, 1995, p. 33) puso en el centro de la Teoría de Gaia, sería una extensión –para algunos abusiva– de esa idea.

Pero la construcción de nichos, como ya dije, también incluye los efectos de las actividades de los organismos que son deletéreos para ellos (Laland & Coolen 2007, p. 85, Odling-Smee 2010, p. 176). Todas las especies de seres vivos están siempre afectando su ambiente por el consumo de recursos escasos, que se transforman en desechos que son tóxicos para sus propios congéneres, incluida ahí la propia descendencia (Lewontin 2000, p. 59, Laland, Odling-Smee & Feldman 2001, p. 117). Así, aunque no ignoremos que esos desechos podrán servir para el consumo de otra especie cuya presencia tampoco dejará de impactar en el ambiente de su benefactora (véase Lewontin 2000, p. 55); también sabemos que las modificaciones del ambiente ecológico que los seres vivos producen no siempre son propicias a la preservación de la población que las causa (véase Lewontin 2000, pp. 56-57). La idea de construcción de nichos, insisto, abarca todos esos efectos; sean ellos benéficos o deletéreos para sus causantes inmediatos (Sterelny & Griffiths 1999, p. 268, Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, p. 1). Por eso Odling-Smee (2009, p. 73) distingue entre una construcción de nicho positiva y otra negativa: en la primera se incrementa la aptitud de los organismos que la producen; en la segunda esa aptitud decrece.

Considerando esto que venimos diciendo, uno puede sentirse inclinado a concluir que la expresión 'construcción de nichos' no es más que un nuevo rótulo para un conjunto de hechos que, además de ser bastante obvios, también son de larga data conocidos (véase Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, pp. 1-2); y, de cierto modo, los propios teóricos de la construcción de nichos así lo reconocen (véase Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, p. xi): siempre se supo que las actividades de los organismos producen cambios en el ambiente (Odling-Smee 2009, p. 81). El trabajo de Darwin ([1881] 2011) sobre el papel de las lombrices en la formación del humus,[6] puede considerarse un buen ejemplo de eso; y Lewontin, además, podría haber citado a Engels como uno de los precursores de su concepción dialéctica de la relación organismo-ambiente. En "El papel del trabajo en la transformación del mono en hombre", podemos leer que: "Los animales [...] modifican con su actividad la naturaleza exterior [...], y esas modificaciones provocadas por ellos en el medio ambiente repercuten [...] en sus originadores, modificándolos a su vez" (Engels [1876] 1983, p. 378).

Pero no hay por qué conformarse con precursores aislados: el reconocimiento de que los seres vivos responden a un medio que, en gran parte, es producto de sus propias actividades, es el eje sobre el cual, desde Clemens (1936) en adelante, se fue construyendo el concepto de ecosistema (Golley 1993, p. 24).[7] Pero, que esos hechos hayan sido reconocidos, no los hace menos relevantes; y es muy posible que la Biología Evolucionaria haya descuidado, o simplemente ignorado, algunas consecuencias

[6] Al respecto de ése, el último libro de Darwin, véase el ensayo de Stephen Jay Gould (1984) publicado en *Dientes de gallina y dedos de caballo*.

[7] Sobre el lugar de Clemens en la historia de la Ecología, véase también Acot (1988, p. 74), Deléage (1991, p. 98) y Drouin (1993, p. 92).

importantes que de ellos se seguían (Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, p. 2, Odling-Smee 2009, p. 69). Esta última, sin embargo, es una cuestión que excede a la Filosofía de la Ciencia; y es a los biólogos que compete discutirla. Lo que sí cabe examinar, desde un punto de vista epistemológico, es la pretensión de que la construcción de nichos constituya un factor evolutivo que actúa en paralelo y en eventual interacción con la selección natural, como si fuese un agente causal evolutivo separado y autónomo.[8]

Se nos dice que "la construcción de nichos debe ser considerada, después de la selección natural, como un segundo partícipe importante en la evolución" (Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, p. 2); llegándose incluso a afirmar que ambas son igualmente potentes (Odling-Smee 2009, p. 78, 2010, p. 176). Y es eso lo que puede y debe ser discutido por la Filosofía de la Biología. Pero insisto en que la discusión no debe aludir al peso relativo de ambos factores: ésa, si fuese una cuestión legítima, sería una cuestión empírica. Lo que la Filosofía de la Biología sí debe hacer es discutir la pretensión de que la construcción de nichos constituya un agente causal concomitante con las presiones selectivas.

3. Interacciones ecológicas y presiones selectivas

El argumento al que se apela para justificar dicha pretensión parte de la idea de que las presiones selectivas son agentes causales ambientales que se configuran con independencia de los seres vivos por ellas afectados y que estos últimos se amoldan a ellas (Laland & Coolen 2007, p. 84). Mientras tanto, cuando se alude a la construcción de nichos las cosas se estarían pensando de otra manera. Ahí, nos decían Kevin Laland e Isabelle Coolen (2007, p. 85):

El acento se pone en el hecho de que los organismos no son pasivos. Ellos no esperan tranquilamente que la selección natural los elimine, sino que eligen y construyen un ambiente más favorable. Éste debe entonces ser visto como cambiando y evolucionando al simultáneamente con los organismos, sobre los cuales ejerce a su vez una presión selectiva. Esta óptica obliga a repensar los procesos motores de la evolución: la construcción de nicho es uno de ellos, con los mismos títulos que la selección natural.

Pero, si se aceptan los términos de esa contraposición, se está también aceptando una madeja de confusiones conceptuales que al análisis filosófico compete señalar y desenredar. La más obvia de esas confusiones es la de presentar la supuesta contraposición entre selección natural y construcción de nichos, aludiendo sólo a las formas positivas de ese fenómeno, soslayando sus efectos disfuncionales. Por lo que vimos más arriba, no hay por qué pensar que los organismos siempre elijan y construyan un ambiente más favorable para ellos. Pero la principal confusión que está en juego ahí es la propia idea de que las presiones selectivas sean factores causales ajenos a los seres vivos que ellas afectan. Ese error se potencia, además, por el hecho de estar pensándose a las presiones selectivas como actuando sobre organismos, en lugar de pensarlas como actuando sobre linajes. Eso también contribuye a una confusión entre adaptación organísmica y evolutiva[9] que ya está presente el primer texto de Lewontin (1979); y que se reitera en los demás escritos sobre construcción de nichos.

Hay que reconocer, sin embargo, que el punto de arranque de esos errores es inobjetable: los efectos de la construcción de nichos, al intervenir en la determinación de las variables del ambiente ecológico, también inciden en la configuración de las presiones selectivas.[10] El problema está en la afirmación, insistentemente repetida, de que eso vendría a contradecir una supuesta concepción estándar de la selección natural, según la cual las presiones selectivas son agentes causales, o variables ambientales, independientes de los seres vivos que ellas afectan e inmunes a los cambios los mismos puedan padecer (véase Laland 2004, p. 315-6). La idea de construcción de nichos, en cambio, nos haría pensar en una causación reciproca, o en una dialéctica indisoluble –como Lewontin y Engels gustarían

[8] Al respecto, véase Laland *et al.* (2001, p. 117), Laland y Coolen (2007, p. 85), Álvarez (2013, p. 345) y Casanueva y Martínez (2014, p. 339).

[9] Sobre esa distinción, véase Meyer (1970), Marx (1970), West-Eberhard (1998), Griffiths (1999) y Caponi (2014).

[10] Al respecto, véase Laland *et al.* (2001, p. 117), Odling-Smee *et al.* (2003, p. 8), Jablonka y Lamb (2005, p. 176) y Casanueva y Martínez (2014, p. 338).

de decir– entre evolución ambiental y evolución orgánica.[11] La cuestión, sin embargo, está en que esa es una representación inadecuada de lo que, bajo todo punto vista, puede entenderse por presión selectiva.

En realidad, la reciprocidad o co-determinación causal a la que aluden los teóricos está inevitablemente presente en toda y en cualquier presión selectiva que podamos imaginar. Una presión selectiva nunca puede depender, y acentuarse o atenuarse, en virtud de factores puramente ambientales que quepa considerar con independencia del linaje a ella sometido. Esto es así, antes que nada, porque la propia idea de presión selectiva supone la existencia de una población en la cual se dan diferentes estados de un carácter tales que ellos permitan, o un aprovechamiento desigual de una oportunidad ofrecida por el ambiente, o una respuesta también desigual a una amenaza planteada por ese mismo ambiente en el que la población medra (Caponi 2015, p. 17). Si una población de alguna gramínea se viese afectada por un incremento en la radiación solar, eso sólo redundaría en una presión selectiva si en dicha población se diesen variantes hereditarias que redundasen en diferencias relativas a los modos de responder, o de aprovechar, ese incremento de radiación.

Del mismo modo, para que en una población de hierbas surja una presión selectiva favorable a una mayor resistencia a la falta de humedad, es obvio que no alcanza con que haya sequías. Para ello es necesario que, en dicho linaje, surjan formas variantes que, por sus características heredables, sean más resistentes a la falta de humedad que otras y por eso gocen de un mayor éxito reproductivo diferencial (véase Brandon 1990, p. 65, Caponi 2012, p. 107). De esa manera sí podrá haber cambio transgeneracional en las frecuencias de los estados alternativos de un carácter (Caponi 2013a, p. 207). John Haldane ([1927] 1947, p. 37) escribió alguna vez que "la selección que la selección natural sólo actúa cuando haya variantes que lo permitan". Pero sería mejor decir que ella sólo puede existir habiendo variantes.

Hay que señalar, por otra parte, que, en el caso de nuestro ejemplo, la presión selectiva será más o menos intensa en virtud, no sólo de la frecuencia o la dureza de esas sequías; sino que también dependerá de las diferencias de tolerancia a la falta de humedad que presenten las variantes en pugna. Si esa diferencia no es demasiado marcada, la presión a favor de las variantes más resistentes no será muy intensa; y esto nos indica, otra vez, que las presiones selectivas no se definen por variables puramente ambientales, sino que dependen de las posibilidades que ofrece el propio linaje en evolución. Así, por más que las sequías se repitan y recrudezcan, la presión en favor de una mayor tolerancia a la falta de humedad sólo podrá llegar hasta donde lo permita la capacidad que ese linaje de hierbas tenga de generar variantes progresivamente más resistentes a esa carencia. Es por eso que, en el delineamiento de las presiones selectivas, los constreñimientos ontogenéticos pueden ser tan importantes como los factores ecológicos.

Por otro lado, si la presión en favor de variantes más resistentes no sólo llega a ese tope, sino que además también llega a homogeneizar el linaje al punto de que todos los individuos sean igualmente resistentes a la seca e igualmente incapaces de transmitir hereditariamente características que disminuyan esa capacidad; entonces, si no ocurre una mutación que produzca variantes menos resistentes, ella misma, la presión selectiva en cuestión, dejará de existir como resultado de su propio accionar. No porque el ambiente exterior haya cambiado; sino porque, como ya dije, sólo tiene sentido hablar de presiones selectivas cuando en una población, existen variantes a ser seleccionadas. Las presiones selectivas sin variantes pertenecen al orden de las quimeras, o de los oxímoros; como fuerzas gravitacionales sin la existencia de cuerpos.

Pero hay más: no menos que los procesos de deriva génica, las presiones selectivas también son fenómenos intrapoblacionales. Es en las poblaciones, y por las poblaciones, que ellas existen; y es sólo por referencia a una población que ellas pueden ser pensadas. Por eso, indefectiblemente, en la medida en que, por efecto de esas mismas presiones, la composición de las poblaciones se va alterando, ellas, las presiones selectivas, también se van redefiniendo. Cualquier ejemplo de presión selectiva nos

[11] Así nos lo dicen Odling-Smee *et al.* (2003, p. 16), Odling-Smee (2009, p. 70), Laland *et al.* (2011, p. 1512), Laland *et al.* (2013, p. 725), Scott-Phillips *et al.* (2013, p. 1334), Laland *et al.* (2014, p. 162) y Casanueva y Martínez (2014, p. 339).

muestra eso. El índice de resistencia a la sequedad del suelo y del aire que hoy es premiado con mayor éxito reproductivo, puede no llegar a recibir ese premio en las próximas temporadas. Pero eso dependerá menos de la crudeza de las sequías que del simple hecho de que los cambios ocurridos en el pool genético de la población generen, o no, la posibilidad de que surjan variantes todavía más resistentes. Todo proceso selectivo, en la medida en que él altera la población en la que ocurre, altera también las reglas de la propia selección.

También es importante señalar, por otra parte, que la imposibilidad de definir presiones selectivas con independencia del linaje que a ellas se sometería, no sólo tiene que ver con la existencia o con la posibilidad de producir estados variantes de un carácter que dicho linaje presente. La delimitación del ambiente selectivo –porque es de eso que ahora estamos hablando– también tiene que ver con el modo en el que los individuos y grupos de ese linaje se relacionan con el entorno en el que sus poblaciones medran. Caso contrario, las presiones selectivas serían consideradas como factores ecológicos que afectan a todas las poblaciones, de todas las especies, que a por ellos se ven afectadas en un ecosistema particular: pensaríamos que la presencia de leones en una sabana ejerce una misma y única presión selectiva sobre todas las poblaciones que ellos puedan depredar: búfalos; cebras; impalas; ñus; gacelas, etc.

Pero no es así: la Teoría de la Selección Natural no nos permite pensar de esa manera. En casos como los de los herbívoros que pastan sobre una misma sabana, hablamos de distintas presiones selectivas que operan, cada una de ellas, en las poblaciones de las diferentes especies. Presiones que son relativas a estados de caracteres propios de casa uno de esos demes; y que dependen de la forma en que esas los mismos se vinculan con su ambiente. Debemos pensar que, pese a su cohabitación, esos herbívoros han construido diferentes nichos ecológicos; y eso redundará en regímenes selectivos diferentes. Incluso en lo atinente a la depredación ejercida por los leones.

Uno puede pensar que para un rumiante herbívoro que habita en una sabana infestada de carnívoros que quieren devorarlos, nada sería más beneficioso que poder correr con mayor velocidad, para así fugarse más fácilmente de esos predadores. Pero si la estrategia defensiva de ese rumiante no es la fuga, y sí hacer frente grupalmente a esos predadores; entonces, la capacidad de correr con mayor velocidad que algunos individuos podrían eventualmente presentar, aun siendo muy común y hereditariamente transmisible, nunca daría lugar a una presión selectiva tendiente a acentuarla y a incrementar su frecuencia. El modo de vida, el modo de comportarse de esos rumiantes, producto de presiones selectivas pretéritas, habría determinado así la naturaleza de las posibles presiones selectivas subsiguientes a las que el linaje podría quedar sometido. Ya lo decía Jacques Monod:

> Otra dificultad para la teoría selectiva proviene de haber sido demasiado a menudo comprendida, o presentada, como dependiente de las solas condiciones del medio exterior como agentes de selección. Ésta es una concepción completamente errónea. Porque las presiones de selección que ejercen sobre los organismos las condiciones externas no son en ningún caso independientes de las performances teleonómicas características de la especie. Organismos diferentes viviendo en el mismo *nicho ecológico*, tienen con las condiciones externas (comprendidos los demás organismos), interacciones muy diferentes y específicas. Son esas interacciones específicas, en parte *escogidas* por el mismo organismo, las que determinan la naturaleza y la orientación de la presión de selección que él sufre. Digamos que las *condiciones iniciales* de selección que encuentra una mutación nueva comprenden a la vez, y de forma, indisoluble, el medio exterior y el conjunto de las estructuras y performances del aparato teleonómico. (Monod [1970] 1971, pp. 139-140)

Es verdad, Monod confunde y superpone ahí el hablar de organismos con el hablar de linajes; cosa que equivale a confundir el orden de las causas próximas con el orden de las causas remotas (véase Caponi 2013a). Pero, ese error también lo cometen –sistemáticamente y desde Lewontin en adelante– todos los teóricos de la *construcción de nichos*; y creo que aquí se lo puede pasar por alto para así entender el núcleo de lo que se nos quiere decir: las presiones selectivas sólo se configuran a partir del propio linaje en evolución; en ningún caso ellas dependen exclusivamente de condiciones externas a él. Por el contrario, esas presiones dependen de lo que la historia evolutiva pasada ya hizo de ese linaje; y tampoco importa aquí que Monod, biólogo de laboratorio al fin, haya usado de modo incorrecto el

término 'nicho ecológico', confundiéndolo con lo que simplemente hubiese convenido llamar 'ambiente externo' (véase Brandon 1990, p. 67).

Lo que importa aquí es su clara visión de que el 'ambiente selectivo' no se identifica con ese 'ambiente externo' (Brandon 1990, p. 68), dependiendo de una estrategia adaptativa previamente definida. Eso es muy importante para nuestra discusión porque pone en evidencia que la crítica a la supuesta concepción llave-cerradura de la adaptación que estaría en la base de las explicaciones por selección natural, es sólo una crítica a una mala comprensión de la naturaleza de dichas explicaciones. Éstas no pueden suponer un modelo macho-hembra de la adaptación; porque las presiones selectivas, conforme ya dije, siempre e inevitablemente, se delinean en virtud de los propios linajes en evolución. Claro, si la teoría de la construcción de nichos sólo se propusiese como una corrección de esa interpretación ingenua e incorrecta, habría que darle toda la razón. Pero ella se propone como un complemento de la Teoría de la Selección Natural; interpretando a ésta de una forma incorrecta. De ahí sólo pode surgir más confusión.

Es cierto: los teóricos de la construcción de nichos no sólo aluden a esa delimitación del ambiente selectivo tan pertinentemente apuntada por Monod. Aunque en general confunden ambas cosas, ellos también se refieren a una delimitación del ambiente ecológico ejercida por los propios organismos, independientemente de la existencia de variantes seleccionables. En función de su propia plasticidad fenotípica, que incluye no sólo lo que habitualmente llamaríamos 'adaptación fisiológica' sino que también abarca modificaciones en preferencias y comportamientos, los organismos pueden alterar su forma de relacionarse con el ambiente; y estas diferencias, si existen variantes hereditarias que así lo permitan, también redundaran en modificaciones del ambiente selectivo. En este caso, se dirá, serán los propios organismos los que ayudarán a configuran las presiones selectivas que afectaran al linaje; y eso puede considerarse como una indicación de que la construcción de nichos puede actuar como un agente evolutivo concomitante con la selección natural.

No hay ahí, sin embargo, ninguna concomitancia entre factores diferentes: sólo se trata de la obvia e insalvable imposibilidad de caracterizar un ambiente selectivo sin aludir al ambiente ecológico, a sus contingencias, y los variados modos en los que los organismos pueden enfrentar esas contingencias. El ambiente selectivo, es verdad, no se reduce al ambiente ecológico. Éste, por sí mismo y sea cual sea la incidencia de los organismos en su configuración, es insuficiente para delimitar presiones selectivas; porque estas últimas, ya lo dije, dependen de una oferta de variantes. Pero no por eso deja de ser perogrullescamente cierto que el ambiente selectivo tampoco puede configurarse sin la intervención de variables ecológicas: sin los requerimientos organizacionales del desarrollo no hay constreñimientos ontogenéticos de la evolución, y sin la lucha por la vida a la que están sometidos los vivientes individuales, no habría presiones selectivas.

Tenemos que aceptar, por eso, que las modificaciones que los organismos producen en su modo de interactuar con el ambiente –pensemos en el aprendizaje de nuevos esquemas comportamentales– siempre habrán de repercutir en la configuración de las presiones selectivas que afectan al linaje de dichos organismos. Pensar en presiones selectivas sin interacciones ecológicas es un error del mismo orden que pensar presiones selectivas sin variantes: se trata, en ambos casos, de errores conceptuales análogos a aquel de pensar fuerzas gravitacionales sin cuerpos. Por eso, las interacciones ecológicas de los organismos, siempre parcialmente definidas y algo modificadas por esos mismos organismos, nunca podrían ser consideradas como algo paralelo a las presiones selectivas. Ellas son un elemento constitutivo y co-determinantes de dichas presiones; son inherentes a ellas.

Es como si dijésemos: sin organismos interactuando con el ambiente no hay presiones selectivas; y al decir eso no estamos agregando nada a las explicaciones por selección natural: sólo estamos indicando cómo es que dichas explicaciones deben construirse. En realidad, querer tratar esas interacciones como factores evolutivos concomitantes con la selección natural, es como decir que algo cae no sólo por su peso sino también por su masa. O que algo flota no sólo por el empuje; sino también por su volumen. El peso supone la masa del cuerpo gravitante y el empuje el volumen del cuerpo en el líquido, del mismo modo en que la presión selectiva supone las interacciones ecológicas y

los factores que las determinan. Y entre éstos últimos hay que considerar los cambios comportamentales de los organismos.

Creo, en este sentido, que la forma en la cual las preferencias y comportamientos del viviente individual se vinculan con la selección natural, era mejor comprendida por Julian Huxley ([1943] 1965, p. 498) y por Bertha Lutz (1948, p. 32), cuando señalaban que dichos factores etológicos podían guiar indirectamente la evolución en la medida en que incidiesen en el delineamiento de presiones selectivas. Valiendo lo mismo para Erwin Schröringer, a quien los propios teóricos de la construcción de nichos citan como un precursor (véase Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, p. 28). En *Mente y materia*, éste decía que "no se puede tener alas eficaces sin intentar, volar" (Schrödinger [1956] 1983, p. 33); es decir: sin algún comportamiento de locomoción que incluya el aleteo, no habría presiones selectivas que puedan premiar variantes hereditarias más eficientes en el desempeño de esa función, y así mal podría llegarse hasta una estructura apta para el vuelo.

La selección natural, decía por eso Schrödinger ([1956] 1983, p. 29), "sería débil para producir un órgano nuevo si no recibiera ayuda continua del organismo, por hacer este uso apropiado de aquél". Pero en ese lamarckismo simulado (Schrödinger [1956] 1983, p. 29) el comportamiento sólo opera como factor evolutivo en la medida en que contribuye a la configuración de una presión selectiva: el comportamiento no es un factor concomitante a la presión selectiva. El comportamiento no pauta la evolución morfológica paralelamente a lo hecho por la selección natural; sino que él forma parte de los factores responsables por la configuración de las presiones selectivas.

Como ocurre con una sequía que, en concomitancia con la existencia de variantes hereditarias que determinen mayores o menores capacidades de resistencia a la falta de humedad, acaba contribuyendo a la configuración de una presión selectiva que opera en la población de cardos en la cual esas variantes ocurren; la disponibilidad de un nuevo esquema comportamental, en concomitancia con la existencia de variantes hereditarias que contribuyan a una mayor o menor eficacia en el aprendizaje o en el ejercicio de la nueva conducta, acaba redundando en una presión selectiva que afecta a toda la población en el que ese esquema comportamental se hizo presente. Como Popper lo explicaba:

> Toda innovación comportamental realizada por el organismo individual cambia la relación entre ese organismo y su ambiente; pues conduce a la adopción o incluso a la creación por el organismo de un nuevo nicho ecológico. Pero un nuevo nicho ecológico significa un nuevo conjunto de presiones de selección, que operan a favor del nicho escogido. Así el organismo mediante sus acciones y preferencias, en parte, selecciona las presiones de selección, que actuarán sobre él y sus descendientes. De ese modo, puede influir activamente en el curso que adoptará la evolución.[12] (Popper [1974] 1977, §37, p. 242)

Y si queremos entender por qué es que eso puede ser considerado como un lamarckismo simulado por medios darwinianos (véase Popper [1961] 1974, p. 247), esto que Mayr dice en *Animal Species and Evolution* puede ser de ayuda: "Un desplazamiento hacia un nuevo nicho o zona adaptativa se inicia, casi sin excepción, por un cambio de conducta. Las otras adaptaciones a un nuevo nicho, particularmente las estructurales, se adquieren en segundo término" (Mayr 1963, p. 604).[13] La estructura va así a la saga del comportamiento, o del uso; pero siempre por la mediación de un mecanismo selectivo. La expresión correcta, de todos modos, sería más bien *neo*lamarckismo simulado (véase Caponi 2014); y lo que menos confusión conceptual generaría sería hablar *el comportamiento como factor ecológico que (al afectar la relación del viviente con su medio) contribuye en la delimitación del ambiente selectivo*. Es poco elegante; pero sería más seguro.

Es claro, por otra parte, que la eficacia de esos desvíos comportamentales en la configuración de una presión selectiva, depende de que ellos tengan cierta estabilidad, o cierto nivel de recurrencia ontogenética transgeneracional; y es por eso que la idea de una herencia expandida puede ser muy importante para darle sustento a tesis como esas de Huxley, Lutz, Schrödinger, Mayr y Popper, a las que cabo de aludir.[14] Valiendo lo mismo para los teóricos de la construcción de nichos; que

[12] Popper ([1971] 1974, p. 259) ya había enunciado esta idea en "El prometedor monstruo comportamental".
[13] Los teóricos de la *construcción de nichos* también citan esta tesis de Mayr como precursora de las de ellos (Odling-Smee *et al.* 2003, p. 29).
[14] Sobre ese tema, véase Oyama (1985), Jablonka y Lamb (2005) y Botelho (2011).

pertinentemente apelan a conceptos como los de herencia social y de herencia ecológica:[15] la teoría de los sistemas de desarrollo ayuda a explicar que los nichos construidos tengan cierta estabilidad independientemente de la herencia puramente genética (véase Sterelny 2001, 2009). Uno podría decir, incluso, que los efectos evolutivos de la construcción de nichos están siempre mediados por la selección natural y por la herencia; aunque esta última ya tenga que ser pensada como herencia expandida, a la manera de Oyama.

4. Modificación del ambiente y selección

La idea de *construcción de nichos*, conforme ya fue dicho aquí, abarca algo más que esa delimitación de las variables ecológicamente relevantes para ciertos seres vivos que puede redundar en la delimitación de las presiones selectivas. La idea de *construcción de nichos* también contempla a los efectos producidos en el ambiente por el propio accionar de los organismos individuales, o de sus poblaciones (Laland *et al.* 2011, p. 1514). Tales efectos, se nos dice con toda razón, modifican el ambiente de forma significativa; y eso puede acarrear cambios importantes en las variables ambientales que están involucradas en la configuración de las presiones selectivas (Laland *et al.* 2011, p. 1514).

Como lo saben los agricultores, las hierbas que hayan desarrollado una adaptación a la sequía consistente en almacenar mayores cantidades de la humedad disponible en el suelo, tenderán a secar más rápidamente ese suelo; y ese cambio en el ambiente propiciará el surgimiento de presiones selectivas favorables al surgimiento de otros recursos para resistir la mayor de humedad de ahí resultante. Bajo esas condiciones, una variación tendiente a limitar la evaporación del agua almacenada en los tejidos de esas malezas –así las llamará el agricultor que las combate– podría ser premiada por la selección natural. Los seres vivos, en efecto, alteran el ecosistema en el que viven; y esos cambios pueden redundar en el surgimiento de nuevas presiones selectivas o en la acentuación de presiones preexistentes. Pero eso tampoco trae demasiadas novedades para la Teoría de la Selección Natural.

La modificación del ambiente que las plantas producen al almacenar más humedad en sus tejidos es un fenómeno ecológico; que podrá tener, o no tener, efectos evolutivos sobre ellas mismas –podrá o no resultar en presiones selectivas sobre el propio linaje– dependiendo, otra vez, de que en esa población surjan, o no, variantes heredables que permitan una respuesta más eficiente a esa nueva configuración del ambiente que las propias hierbas generaron. El cambio que los seres vivos producen en el ambiente, redunda en las modificaciones de esas interacciones ecológicas que necesariamente están entre los factores constituyentes de una presión selectiva; pero, en ese caso, el agente del cambio evolutivo sigue siendo una presión selectiva. Sólo que el factor ecológico que está en la base de esa presión fue en parte producido por la propia población afectada.

Lo que vale, incluso, para esas modificaciones del ambiente ecológico que hasta pueden ser consideradas como extensiones del fenotipo. Pienso en la creación de estructuras complejas como los diques de los castores y los hormigueros. Su propia existencia ya puede redundar en presiones selectivas que premien variantes hereditarias que posibiliten una interacción, o un uso, más eficiente de esas estructuras (Laland 2004, p. 317). Pero, como ocurre con la sequía, que sólo redunda en cambio evolutivo por la mediación de presiones selectivas gatilladas por el surgimiento de variantes más o menos resistentes a la falta de humedad, esas modificaciones del nicho únicamente impactan en la evolución si median presiones selectivas cuya condición de posibilidad es el surgimiento de variantes hereditarias que resulten en interacciones más o menos eficientes con ese ambiente manipulado.

Eso, además, tampoco deja de aplicarse a la cultura. Las formas más simples de la llamada co-evolución gen-cultura ya son un ejemplo de eso. En el caso de Homo sapiens, aprender a cocinar los alimentos, a ordeñar, y a cultivar vegetales, fueron invenciones tecnológicas que crearon condiciones favorables a la selección de ciertas modificaciones genéticas que afectaban al sistema digestivo y lo

[15] Al respecto, véase Laland *et al.* (2001, p. 118-9), Sterelny (2001, p. 337-8), Odling-Smee *et al.* (2003, p. 12), Odling-Smee (2009, pp. 80-81), Abrantes y Almeida (2011, pp. 287-288) y Laland *et al.* (2011, p. 1514).

adecuaban a los cambios de dieta de ahí resultantes.[16] Pero ese esquema también se aplica a la propia evolución cerebral: el cerebro no sería la base pre-dada sobre la que la cultura se edificó, sino que habría co-evolucionado con la propia cultura (véase Álvarez 2013, p. 353). Esta última sería como un nicho ecológico, un conjunto de exigencias y de oportunidades, que habría resultado en presiones selectivas favorables a cualquier variación hereditaria del cerebro que incrementase la capacidad de operar con los recursos por ella facilitados. Puede decirse, incluso, que "el pensamiento simbólico creó un ambiente cultural al cual el cerebro se adaptó" (Laland & Coolen 2007, p. 87); y es dable pensar que la co-evolución cerebro-lenguaje haya sido el principal vector de ese proceso (véase Popper [1977] 1982, p. 12).

Una mínima e incipiente capacidad de comunicación simbólica, quizá cimentada en estructuras neurológicas originalmente seleccionadas en virtud de otros desempeños funcionales, habría promovido una presión selectiva en favor de cualquier cambio genético que incrementase la eficiencia del cerebro en el ejercicio de esa capacidad. Pero, sería ese mismo aumento en la eficiencia del cerebro lo que posibilitaría un incremento en la complejidad del propio lenguaje; y eso acabaría redundando en nuevas presiones selectivas sobre la evolución del sistema neuronal. Se iniciaría, entonces, una secuencia de incrementos en las capacidades cerebrales, que, al posibilitar el surgimiento de estructuras lingüísticas más complejas, acabarían redundando en nuevas presiones selectivas sobre la evolución de la circuitería cerebral (véase Deacon 2003, p. 86).

Es decir, esa co-evolución puede ser pensada como Monod lo propuso el 3 de noviembre de 1967, en su lección inaugural de la Cátedra de Biología Molecular del Collège de France: "La aparición del lenguaje habría podido preceder, tal vez desde tiempo, la emergencia del sistema nervioso central propio de la especie humana y contribuir de manera decisiva a la selección de las variantes más aptos para utilizar todos los recursos. En otros términos, es el lenguaje quien habría creado al hombre, más que el hombre el lenguaje" (Monod [1967] 1972, p. 33). Claramente, la selección natural sigue siendo el mecanismo por el cual lo ecológico impacta en lo evolutivo. Sin negar que las variables ecológicas ahí involucradas estén determinadas, en parte, por la manera en que los organismos se relacionan con el medio, y por el impacto ambiental de su actividad.

5. El concepto de adaptación

Creo, por fin, que esto que venimos diciendo también sirve para desestimar la idea de que el reconocimiento de esa capacidad de los organismos para modificar algunas de sus propias presiones selectivas, nos exija revisar el concepto de adaptación en evolución, ajustando su significado según los lineamientos previamente anticipados por Richard Lewontin. Éste, conforme los teóricos de la construcción de nichos gustan recordar, había dicho que "implícitamente, la teoría evolucionaria contemporánea asume que las presiones de la selección natural del ambiente son independientes de las adaptaciones de los organismos que ellas seleccionan" (Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, p. 16). Pero ya vimos que eso no es así: que eso no puede ser así por la propia naturaleza de las presiones selectivas.

La idea macho-hembra de la adaptación no es, en este sentido, algo propio de la teoría darwiniana: dentro de ella no se puede decir que el ambiente plantee problemas que el organismo soluciona. No puede decirse eso, en primer lugar, porque las presiones selectivas son fenómenos que se verifican en el plano de las poblaciones; y tampoco puede decirse eso porque las adaptaciones, en sentido evolutivo de la expresión, no son fenómenos organísmicos, u ontogénicos (Sober 1984, p. 204): ellas, como ocurre con las propias presiones selectivas, son fenómenos poblaciones (Futuyma 2005, p. 545). Pese a que los teóricos de la construcción de nichos parezcan no querer entenderlo (véase Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, p. 18, Odling-Smee 2010, p. 176): desde el punto de vista de la Teoría de la Selección Natural, las adaptaciones no son acomodaciones de los organismos a contingencias ambientales.

[16] Sobre ese tipo de co-evolución gen-cultura, véase Cavalli-Sforza (1994, p. 300), Ehrlich (2005, p. 443), Abrantes (2014, p. 17) y Bortolini, Hünemeier y Bisso-Machado (2014, p. 169).

Pero tampoco son modificaciones del ambiente producidas los organismos; como pueden serlo la tela que teje una araña o el túnel cavado por un topo. Las adaptaciones son modificaciones en los estados de un carácter propios de un linaje que fueron causadas por la selección natural (Caponi 2013b, pp. 106-107). Una adaptación, como bien lo definido Jonathan Coddington (1994, p. 56), es una "característica apomórfica que evolucionó en respuesta a la selección natural"; y no hay por qué pensar que allí anide un compromiso con la idea de que la adaptación sea la acomodación de un organismo a un entorno predefinido. 'Ser una adaptación', en el marco de la Teoría de la Selección Natural es una propiedad que se predica de estados de caracteres, y estos son atributos de linajes. Toda la discusión que Lewontin plantea sobre la adaptación *como encaje* pasa por alto esa cuestión conceptual que es fundamental; y que está relacionada con la distinción entre procesos evolutivos, que afectan linajes, y procesos ontogenéticos que afectan estados de organismos (véase Caponi 2016).

Es esa misma confusión entre el plano de los procesos organísmicos y el plano de los procesos evolutivos, la que permite que alguien diga que la construcción de nichos sería un concepto "mucho más obvio que la selección natural porque es mucho más fácil observar organismos individuales construyendo sus nichos que observarlos siendo afectados por la selección natural" (Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, p. 1). Lo que no se está viendo ahí es que la selección natural jamás podría ser observada actuando sobre organismos: ella es un agente que modifica estados de linajes y no estados organísmicos. Los organismos pueden tener más o menos suerte en la lucha por la vida; pero ellos no pueden sufrir la selección natural: a una cebra la puede matar un león, pero nunca la selección natural. Si en una población mueren los individuos que por su constitución son menos resistentes a la viruela, diremos que fue la viruela la que los mató; y no que los mató una presión selectiva favorable a la resistencia en contra de esa enfermedad. Los conceptos conllevan una gramática que es preciso respetar.

Pero para evitar un error como el que acabo de apuntar, los teóricos de la construcción de nichos deberían saber valerse de esa polaridad *proximate-ultimate* (Caponi 2013a) que ellos pretenden relativizar o superar (véase Laland *et al.* 2011, 2014). Tal como ocurre con Ward Watt (2013, p. 760), que confunde esa polaridad con la simple distinción entre causas que actúan en el presente y causas que actuaron en el pasado. Si ellos tuviesen más en claro esa distinción, podrían ver que los fenómenos que ellos asocian a la construcción de nichos, al igual que todas las vicisitudes de la lucha por la vida, se inscriben en el orden de las causas próximas. Su repercusión en el plano de los linajes, la selección natural, ya nos pone en el plano de las causas remotas; y es en ese plano que se visualizan la adaptación en el sentido evolutivo del término: como estado derivado del carácter de un linaje, como apomorfia, y no como alteración, o ajuste, en alguna parte, o comportamiento, de un organismo.

Todas estas consideraciones, por otra parte, también nos permiten advertir el error que se esconde en la tesis según la cual "la adaptación depende tanto de la selección como de la construcción de nichos" (Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, p. 3). Se puede aceptar, sí, que las modificaciones funcionales del hábitat producidas por algunos organismos puedan ser consideradas como adaptaciones en el sentido organísmico, fisiológico o auto-ecológico. En lo que respecta a eso, podríamos pensar en un continuo que va desde la construcción de un nido hasta una acomodación fisiológica como la aclimatación y la sudoración. Pero ahí siempre estamos en el plano de fenómenos fisiológicos y auto-ecológicos: aun estaremos hablando de vicisitudes de la lucha por la existencia que, aunque ciertamente tendrán impacto evolutivo, no por ellos son –ellas mismos y en sí mismas– procesos evolutivos (véase Caponi 2013a, p. 211).

Ya si hablamos de adaptaciones en sentido evolutivo, lo que habrá que explicar es el surgimiento de las habilidades cognitivas, motoras, y/o comportamentales, que permiten tanto esas acomodaciones *más pasivas*, como también esas manipulaciones funcionales del ambiente que los teóricos de la *construcción de nichos* tan pertinentemente resaltan. Y ahí, nuevamente, tendremos que recurrir a la selección natural. Lo haremos directamente, o indirectamente; y este último sería el caso de una explicación de la capacidad de construir un nido, o cualquier otro instrumento, que apele a una capacidad transgeneracional de acumular el aprendizaje tecnológico. El surgimiento de esa capacidad de acumulación y transmisión cultural deberá ser explicado por selección natural; sin que eso implique

negar que dicha capacidad, conforme vimos en caso del lenguaje, pueda redundar en el delineamiento de nuevas presiones selectivas.

En contra de lo que los *teóricos de la construcción* de nichos parecen pensar, no hay dos vías para la explicación evolutiva de la adaptación (véase Odling-Smee, Laland & Feldman 2003, p. 18); aunque si puedan existir dos vías para la consecución de lo que podría llamarse la adaptación en sentido organísmico: una vía que implica la simple acomodación y otra vía que supone la modificación funcional del ambiente. Y es claro que ambas vías deben ser consideradas tanto en el ámbito de la Fisiología como en el ámbito de la Ecología; pudiéndose también inferir que ambos órdenes de procesos organísmicos no sólo supondrán capacidades cuya existencia merece explicaciones evolutivas, sino que también tendrán efectos evolutivos. Pero estudiar esas cuestiones es asunto de Biología: a la Filosofía de la Biología sólo le toca evitar que ese estudio sea vea obstaculizado por confusiones conceptuales en sus puntos de partidas; y creo que los teóricos de la construcción de nichos han incurrido en algunas que me pareció pertinente señalar.

Bibliografía

Abrantes, P. (2014), "Natureza e cultura", *Ciência & Ambiente* 48: 7-22.

Abrantes, P. y F. Almeida (2011), "Evolução humana: a teoria da dupla herança", en Abrantes, P. (ed.), *Filosofia da Biologia,* Porto Alegre: Artmed, pp. 261-295.

Acot, P. (1988), *Histoire de l'Écologie*, Paris: PUF.

Álvarez, J.R. (2013), "Selección natural y construcción de nicho: una ¿dialéctica? evolucionista", *Contrastes* 13: 343-355.

Baravalle, L. (2014), "Valsa para carrapatos", *Scientiae Studia* 12(2): 379-388.

Bortolini, M., Hünemeier, T. y R. Bisso-Machado (2014), "Coevolução gene-cultura", *Ciência & Ambiente* 48: 165-174.

Botelho, J. (2011), "Epigênese", en Vaz, N., Mpodozis, J., Botelho, J. y G. Ramos, *Onde está o organismo?,* Florianópolis: Editora da UFSC, pp. 61-104.

Brandon, R. (1990), *Adaptation and Environment*, Princeton: Princeton University Press.

Brandon, R. (1992), "Environment", en Fox Keller, E. y E. Lloyd (ed.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Cambridge: Harvard University Press, pp. 81-86.

Caponi, G. (2012), *Réquiem por el centauro: aproximación epistemológica a la Biología Evolucionaria del Desarrollo*, México: Centro Lombardo Toledano.

Caponi, G. (2013a), "El concepto de presión selectiva y la dicotomía próximo-remoto", *Aurora* 25(36): 197-216.

Caponi, G. (2013b), "Teleología naturalizada", *Theoria* 76: 97-114.

Caponi, G. (2014), "Contra el neolamarckismo escolar: la representación fisiológica de la adaptación como obstáculo epistemológico para la comprensión de la Teoría de la Selección Natural", *Acta Scientiae* 16(2): 189-199.

Caponi, G. (2015), "Contra la concepción estadística de la Teoría de la Selección Natural", *Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia* 15(30): 13-38.

Caponi, G. (2016), "Lineages and Systems: A Conceptual Discontinuity in Biological Hierarchies", en Eldredge, N., Pievani, T., Serrelli, E. e I. Tëmkin (eds.), *Evolutionary Theory: A Hierarchical Perspective*, Chicago: University of Chicago Press, pp. 47-62.

Casanueva, M. y M. Martínez (2014), "Marcos causales y síntesis teórica en Biología", *Acta Scientiae* 16(2): 330-344.

Cavalli-Sforza, L. (1994), *Qui soommes-nous?*, Paris: Flammarion.

Coddington, J. (1994), "The Roles of Homology and Convergence in Studies of Adaptation", en Eggleton, P. y R. Vane-Wright (eds.), *Phylogenetics and Ecology*, London: Linnean Society, pp. 53-78.

Clemens, F. (1936), "Nature and Structure of the Climax", *The Journal of Ecology* 24: 252-284.

Darwin, C. (2011[1881]), *La formación del mantillo vegetal por la acción de las lombrices*, México: UNAM.

Dawkins, R. (1999), *The Extended Phenotype*, Oxford: Oxford University Press.

Deacon, T. (2003), "Multilevel selection and language evolution", en Weber, B. y D. Depew (eds.), *Evolution and Learning: The Baldwin Effect Reconsidered,* Cambridge: MIT Press, pp. 81-105.

Deléage, J. (1991), *Une histoire de l'Écologie*, Paris: La Découverte.

Drouin, J. (1993), *L'Écologie et son histoire*, Paris: Flammarion.

Engels, F. (1983[1876]), "El papel del trabajo en la transformación del mono en hombre", en Marx, K. y F. Engels, *Obras Escogidas,* Moscú: Progreso, pp. 371-382.

Ehrlich, P. (2005), *Naturalezas humanas*, México: Fondo de Cultura Económica.

Futuyma, D. (2005), *Evolution*, Sunderland: Sinauer.

Golley, F. (1993), *A History of the Ecosystem Concept in Ecology*, London: Yale University Press.

Gould, S. (1984), "La lombriz del siglo", en Gould, S., *Dientes de gallina y dedos de caballo*, Barcelona: Blume, pp. 127-140.

Griffiths, P. (1999), "Adaptation and Adaptationism", en Wilson, R. y F. Keil (eds.), *MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences*, Cambridge: MIT Press, pp. 3-4.

Haldane, J. (1947[1927]), *Mundos posibles*, Barcelona: José Janés.

Huxley, J. (1965[1943]), *La evolución: síntesis moderna*, Buenos Aires: Losada.

Jablonka, E. y M. Lamb (2005), *Evolution in Four Dimensions*, Cambridge: MIT Press.

Laland, K. (2004), "Extending the Extended Phenotype", *Biology & Philosophy* 19: 313-325.

Laland, K., Odling-Smee, J. y M. Feldman (2001), "Niche Construction, Ecological Inheritance, and Cycles of Contingency in Evolution", en Oyama, S., Griffiths, P. y R. Gray (eds.), *Cycles of Contingency*, Cambridge: MIT Press, pp. 117-126.

Laland, K. e I. Coolen (2007), "La construction de niche: de la culture jusque dans nos gènes", *Les dossiers de La Recherche* 27: 84-89.

Laland, K., Odling-Smee, J., Sterelny, K., Uller, T. y W. Hoppitt (2011), "Cause and Effect in Biology Revisited: Is Mayr's Proximate-Ultimate Dichotomy still Useful?", *Science* 334: 1512-1516.

Laland, K., Odling-Smee, J., Uller, T. y W. Hoppitt (2013), "More on How and Why: 'Cause and Effect in Biology' revisited", *Biology & Philosophy* 28: 719-745.

Laland, K., Odling-Smee, J., Uller, T., Sterelny, K., Feldman, M., Müller, G., Moczek, A. y E. Jablonka (2014), "Does Evolutionary Theory Need a Rethink? – Yes, Urgently", *Nature* 514: 161-164.

Lewontin, R. (1979), "La adaptación", Scientific American (ed.), *Evolución*, Barcelona: Labor, pp. 139-152.

Lewontin, R. (1983), "Gene, Organism, and Environment", en Bendall, D. (ed.), *Evolution from Molecules to Men*, Cambridge: Cambridge University Press, pp. 273-285.

Lewontin, R. (2000), *The Triple Helix: Gene, Organism and Environment*, Cambridge: Harvard University Press.

Lewontin, R. y J.S. Gould (1979), "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptacionista Program", *Proceedings of the Royal Society of London* **B** 205: 581-589.

Lewontin, R. y R. Levins (2000[1980]), "Dialectics and Reductionism in Ecology", en Keller, D. y F. Golley (eds.), *Philosophy of Ecology*, London: Georgia University Press, pp. 218-225.

Lovelock, J. (1985), *Gaia*, Madrid: Orbis.

Lovelock, J. (1992), "The Gaia Hypothesis", en Margulis, L. y L. Olendzenski (eds.), *Environmental Evolution*, Cambridge: MIT Press, pp. 295-322.

Lovelock, J. (1995), *Lasedades de Gaia*, Barcelona: Tusquets.

Lutz, B. (1948), "Ontogenetic Evolution in Frogs", *Evolution* 2(1): 29-39.

Marx, C. (1970), "Los procesos de adaptación en Biología", en Piaget, J. y J. Nuttin (eds.), *Los procesos de adaptación*, Buenos Aires: Proteo, pp. 25-68.

Mayr, E. (1963), *Animal Species and Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.

Meyer, F. (1970), "El concepto de adaptación", en Piaget, J. y J. Nuttin (eds.), *Los procesos de adaptación*, Buenos Aires: Proteo, pp. 11-24.

Monod, J. (1971[1970]), *El azar y la necesidad*, Caracas: Monte Ávila.

Monod, J. (1972), "Lección inaugural de la *Cátedra de Biología Molecular* del *Collège de France* [3 de Noviembre de 1967]", en Senent-Josa, J. (ed.), *Del idealismo físico al idealismo biológico,* Barcelona: Anagrama, pp. 10-43.

Odling-Smee, J., Laland, K. y M. Feldman (2003), *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, Princeton: Princeton University Press.

Odling-Smee, J. (1988), "Niche Constructing Phenotypes", en Plotkin, H. (ed.), *Learning, Development and Culture,* New York: Wiley, pp. 73-182.

Odling-Smee, J. (2009), "Niche Construction in Evolution, Ecosystems and Developmental Biology", en Barberouse, A., Morange, M. y T. Pradeu (eds.), *Mapping the Future of Biology*, New York: Springer, pp. 69-92.

Odling-Smee, J. (2010), "Niche Inheritance", en Pigliucci, M. y G. Müller (eds.), *Evolution: The Extended Synthesis*, Cambridge: MIT Press, pp. 273-285.

Oyama, S. (1985), *The Ontogeny of Information*. Cambridge: Cambridge University Press.

Pigliucci, M. y G. Müller (2010), "Elements of an Extended Evolutionary Synthesis", en Pigliucci, M. y G. Müller (eds.), *Evolution: The Extended Synthesis*, Cambridge: MIT Press, pp. 3-17.

Popper, K. ([1961] 1974), "La evolución y el árbol del conocimiento (Conferencia Herbert Spencer: Oxford, 30 de octubre de 1961)", en Popper, K., *Conocimiento objetivo*, Madrid: Tecnos, pp. 236-256.

Popper, K. ([1965] 1974), "Sobre nubes y relojes", en Popper, K., *Conocimiento objetivo*, Madrid: Tecnos, pp. 193-235.

Popper, K. ([1971] 1974), "El prometedor monstruo comportamental" (suplemento a "La evolución y el árbol del conocimiento"), en Popper, K., *Conocimiento objetivo*, Madrid: Tecnos, pp. 256-259.

Popper, K. ([1974] 1977), *Búsqueda sin término*, Madrid: Tecnos.

Popper, K ([1977] 1982), "Parte I de Popper", en Popper, K. y J. Eccles, *El yo y su cerebro*, Barcelona: Labor, pp. 3-255.

Schrödinger, E. ([1956] 1983), *Mente y materia* (Conferencias Tarner leídas en el *Trinity College de Cambridge* en Octubre de 1956), Barcelona: Tusquets.

Scott-Phillips, T., Laland, K., Shuker, D., Dickins, T. y S. West (2013), "The Niche Construction Perspective: A Critical Appraisal", *Evolution* 68(5): 1231-1243.

Sober, E. (1984), *The Nature of Selection*, Chicago: Chicago University Press.

Sterelny, K. (2001), "Niche Construction, Developmental Systems, and the Extended Replicator", en Oyama, S., Griffiths, P. y R. Gray (eds.), *Cycles of Contingency,* Cambridge: MIT Press, pp. 333-350.

Sterelny, K. (2009), "Novelty, Plasticity and Niche Construction: The Influence of Phenotypic Variation on Evolution", en Barberouse, A., Morange, M. y T. Pradeu (eds.), *Mapping the Future of Biology*, New York: Springer, pp. 93-110.

Sterelny, K. y P. Griffiths (1999), *Sex and Death*, Chicago: Chicago University Press.

Von Uexküll, J. ([1909] 1945), *Ideas para una concepción biológica del mundo*, Buenos Aires: Espasa-Calpe.

Von Uexküll, J. ([1920] 2014), *Cartas biológicas a una dama*, Buenos Aires: Cactus.

Watt, W. (2013), "Causal Mechanisms of Evolution and the Capacity for Niche Construction", *Biology & Philosophy* 28: 757-766.

West-Eberhard, M. (1998), "Adaptation: Current Usages", en Hull, D. y M. Ruse (eds.), *Philosophy of Biology,* Oxford: Oxford University Press, pp. 8-14.