



**UNED**

**Máster de Filosofía Teórica y Práctica**  
**Especialidad en Lógica, Historia y Filosofía de la Ciencia**  
**AA 2013 - 2014**

**El Proyecto del  
Darwinismo Formal  
de Alan Grafen:  
una introducción**

**Giorgio Airoidi**

**Prof. Tutor:**  
**Cristian Saborido Alejandro**

# Tabla de Contenidos

Introducción.....	4
1 La idea fundamental del Origen de Darwin: de la selección natural al diseño .....	6
1.1 La teología natural de William Paley .....	6
1.2 La teoría de Darwin: el diseño como resultado de la selección.....	7
1.3 Una teoría aún no formalizada .....	9
1.4 La eficacia .....	10
2 Enfoques actuales alrededor de la selección natural.....	13
2.1 La selección natural según la genética de poblaciones: fundamentos y principales modelos.....	14
2.1.1 Fisher .....	15
2.1.2 Price.....	18
2.1.3 Hamilton: ¿es el altruismo compatible con la visión darwiniana de la selección? .....	22
2.2 La selección natural según los partidarios del diseño: los programas de optimización.....	24
3 La propuesta de Grafen.....	28
3.1 Objetivos e hipótesis .....	28
3.1.1 Objetivos .....	28
3.1.2 Hipótesis .....	31
3.2 Un sencillo modelo formal.....	35
3.2.1 Supuestos fundamentales y Exclusiones simplificadoras .....	35
3.2.2 Reformulación de los modelos de genética de poblaciones.....	37
3.2.3 Modelos de optimización .....	38
3.2.4 Traducción de los modelos de genética de poblaciones a programas de optimización .....	40
3.2.5 Vínculos entre modelos en estado de equilibrio .....	42
3.3 Extensiones del modelo inicial.....	46
3.3.1 Incertidumbre.....	46
3.3.2 Interacción social .....	48
3.3.3 Clases de individuos .....	48
4 Aspectos controvertidos de la propuesta de Grafen.....	50
4.1 La relación selección - optimización - diseño .....	50
4.2 Potencial explicativo de los vínculos: ¿demuestran que la selección lleva al diseño? .....	51
4.3 La maximización de la eficacia .....	52
4.3.1 Accesibilidad del estado final de equilibrio .....	52
4.3.2 Teorema de Fisher y optimización .....	53
4.3.3 Eficacia inclusiva: ¿rasgo individual o de grupo? .....	53
4.4 La unidad de selección.....	54
4.4.1 El gen o el grupo como alternativa al individuo.....	54
4.4.2 Unicidad del nivel de selección y del maximand .....	57
4.5 La importancia de la selección natural frente a las demás fuerzas evolutivas.....	58
5 Consideraciones filosóficas finales alrededor de las hipótesis y objetivos del proyecto .....	60
Bibliografía.....	65

## Resumen

El núcleo de la teoría de Darwin incluye dos afirmaciones sobre la selección natural: que explica la evolución de los rasgos en los organismos y que empuja estos rasgos hacia una organización y un diseño óptimos. Mientras que la primera afirmación está recogida y formalizada en los modelos de Genética de Poblaciones, solo argumentaciones informales suportan la segunda. Además, los modelos de Genética de Poblaciones se centran en rasgos sueltos y no explican la coordinación entre las funciones de esos rasgos, ni apuntan a que la selección natural conduzca a la optimización del diseño global del organismo. Frente a esta situación bicéfala y en apariencia contradictoria, el Proyecto del Darwinismo Formal de Grafen proporciona una fundamentación matemática a los argumentos del diseño, a través de un modelo de optimización, y demuestra que los resultados que se obtienen de esta formalización son coherentes con los resultados de los modelos de la genética de poblaciones. Prueba así *formalmente* que la selección natural, al modificar las frecuencias genéticas, optimiza los rasgos de los individuos y los conduce hacia diseños complejos: en definitiva, que Darwin estaba en lo cierto al afirmar que la ‘lucha por la vida’ es la fuente de la variedad y complejidad del mundo biológico. El modelo de Grafen no es sin embargo aceptado por todos: a las críticas presentes en la literatura sobre sus hipótesis y conclusiones, se pueden añadir algunas sobre la falta de definición precisa de algunos de los conceptos que maneja. Sin embargo, su programa, sea o no correcta la intuición sobre la cual se funda, contribuye a la reflexión sobre temas centrales en la Filosofía de la Biología.

**Descriptor:** Proyecto del Darwinismo Formal, Darwin, Fisher, Grafen, Price, Selección Natural, Diseño, Genética de Poblaciones, Optimización, Eficacia.

## Abstract

The core of Darwin’s theory includes two ideas about natural selection: that it explains the evolution of the organisms’ characteristics and that it pushes these characteristics towards an optimum of organization and design. While the first idea is formalised in Population Genetics models, only informal descriptions support the second one. Moreover, Population Genetics models focus on loose characteristics and cannot explain the coordination among their functions, nor do they suggest that natural selection leads to the optimization of the organism design. Facing this bicephalous and at first sight contradictory situation, Grafen’s Formal Darwinism Project provides a mathematical foundations for the argument of design, through an optimization model, and shows that the results of the optimization are coherent with these from Population Genetics. It therefore *formally* demonstrates that natural selection, modifying genetic frequencies, optimizes the individual characteristics and leads them to complex designs: in other words, that Darwin was right in claiming that the ‘struggle for life’ is the source of the variety and the complexity of the biological world. However, Grafen’s model is not universally accepted: additionally to the critics around its hypothesis and conclusions that can be found in the literature, others can be advanced regarding the lack of precise definitions of some of the concepts used. Nevertheless, his program, irrespective of whether it will prove adequate or not, contributes to the reflection around central subjects within the Philosophy of Biology.

**Keywords:** Formal Darwinism Project, Darwin, Fisher, Grafen, Price, Natural Selection, Design, Population Genetics, Optimization, Fitness.

## Introducción

La teoría de Darwin ha marcado sin duda un punto de inflexión para la comprensión del origen de la vida y de su variedad en biología comparable a lo que representó la revolución científica del siglo XVII para la física. Sin embargo, la idea que la selección natural da lugar al diseño (el argumento fundamental del *Origen de las especies*, según Grafen) no ha encontrado todavía un Newton que la traduzca al lenguaje matemático. El objetivo del Proyecto del Darwinismo Formal es llevar a cabo esta traducción.

Se reconocen hoy en general dos enfoques entre los biólogos con respecto al tratamiento teórico de la idea de selección natural: uno ligado a la genética de poblaciones y otro defendido por los partidarios del diseño. El primero dispone de varios modelos matemáticos para describir la evolución de las frecuencias de alelos y genotipos en las poblaciones, pero estos modelos no están unificados bajo una teoría y unos principios comunes, y además no suelen considerar los rasgos fenotípicos. Las consideraciones de optimización defendidas por los partidarios del diseño, por otro lado, tienen argumentos que explican estos rasgos, pero se quedan al nivel de descripciones sin base formal. Los dos enfoques parecen además apuntar en direcciones divergentes: la genética de poblaciones no se compromete con ningún proceso de optimización, mientras que el enfoque del diseño considera que la selección tiende a incrementar la eficacia y que ésta da lugar al diseño.

Frente a esta situación bicéfala y en apariencia contradictoria, la contribución de Grafen es doble: en primer lugar, proporciona una base formal a los argumentos del diseño, a través de la aplicación de los métodos de optimización; y, en segundo lugar, demuestra que los resultados que se obtienen de esta formalización son coherentes, para un amplio abanico de casos y en situaciones de equilibrio, con los resultados de los modelos de la genética de poblaciones. Demuestra así *formalmente* que la selección natural, al modificar las frecuencias genéticas, optimiza los rasgos de los individuos y los conduce hacia diseños complejos: en definitiva, demuestra que Darwin estaba en lo cierto al afirmar que la ‘lucha por la vida’ es la fuente de la variedad y complejidad del mundo biológico.

El primer capítulo de este ensayo aborda el problema de la justificación del diseño en la naturaleza, resumiendo brevemente las ideas que han precedido la solución darwiniana,

subrayando los aspectos más novedosos de ésta, e introduciendo un concepto central de su mecanismo: la eficacia (*fitness*)<sup>1</sup>.

El segundo capítulo introduce la visión de la selección natural desde los dos puntos de vista citados. Con respecto a la genética de poblaciones, se analizan el modelo matemático de Fisher (el ‘Teorema Fundamental de la Selección Natural’), su reinterpretación y generalización por parte de Price y la propuesta de ‘eficacia inclusiva’ avanzada por Hamilton en los años 60 para capturar el fenómeno del altruismo, un rasgo en apariencia absurdo bajo la óptica darwiniana. Con respecto a los argumentos en favor del diseño, se definen, a través de unos sencillos ejemplos, los elementos fundamentales de un programa de optimización. Todo el formalismo introducido en este capítulo es necesario para entender el modelo de Grafen.

El tercer capítulo presenta el núcleo del proyecto del darwinismo formal. Sin entrar demasiado en los detalles técnicos, disponibles en los trabajos que el autor ha dedicado al asunto, se subrayan las hipótesis principales que sirven de pilar al proyecto y su significado en términos de interpretación del mundo biológico, así como el mecanismo que, en opinión de Grafen, permite ligar, por primera vez, genética y diseño.

El cuarto capítulo hace un bosquejo de las principales críticas que la propuesta del darwinismo formal ha despertado. Considerada la distancia que separa las ideas básicas de los dos enfoques alternativos, no es de extrañar que el intento de conciliarlos haya desencadenado reacciones no siempre positivas, sobre todo si se piensa que el proyecto de Grafen toca todos los aspectos más sensibles de la biología contemporánea, tales como la noción de eficacia, la importancia relativa de las fuerzas evolutivas o las unidades de selección y adaptación, solo por citar las principales.

El quinto y último capítulo propone algunas breves consideraciones sobre el alcance y el sentido de algunos conceptos que el proyecto maneja sin definir claramente: ¿Cuál es la base ontológica del individuo? ¿Qué es un fin? ¿Por qué vemos el diseño en algunos sistemas y no en otros?

Cierra el ensayo la bibliografía de las fuentes consultadas.

---

<sup>1</sup> Traducimos la polisémica palabra inglés *fitness* por eficacia, siguiendo la edición en castellano de Sober (1996), cuyo capítulo 5 está enteramente dedicado a este concepto.

# 1 La idea fundamental del Origen de Darwin: de la selección natural al diseño

## 1.1 La teología natural de William Paley

Distinguimos de forma instintiva entre los seres vivos y los objetos inanimados. Asombrados frente a la complejidad y armonía interna de los primeros, cuyo diseño es infinitamente superior al de cualquier producto de la actividad humana, los hombres han buscado su origen y su explicación en fuerzas e inteligencias superiores. En la Edad Media, la teología revelada fundamentaba en el relato de las Sagradas Escrituras y en la “presencia” de milagros las evidencias de la actuación de Dios en el mundo y los detalles de su plan. Una de las cinco demostraciones de la existencia de Dios de Santo Tomás de Aquino apela justamente al orden del mundo<sup>2</sup>. Superado el enfoque teológico de la filosofía medioeval, la Teología Natural de los siglos XVIII y XIX heredó los objetivos de aquella, volviendo su atención a la naturaleza y a su aparente diseño, que parecía una demostración indirecta del plan divino. William Paley, en su *Natural Theology* (aparecida en 1802), se interrogaba sobre la verosimilitud de achacar al caso y al efecto de los elementos brutos y ciegos la creación de un reloj encontrado en el suelo. Observando las partes y los mecanismos de aquello, concluía, “[...] el observador que encontró el reloj [...] estará cierto de que ha habido un artífice que construyó esta máquina aun cuando se le replique que no puede saberlo. No hay plan sin inteligencia, ni invención sin inventor [...] ni menos dependencia de diversas partes hacia un conjunto de resultados, sin una inteligencia anterior que las ordenes y las dirija” (Paley 1892: 20-22). Parece en efecto algo altamente improbable que la complejidad de los organismos vivos pueda ser el fruto de acontecimientos casuales, aunque, como subraya Sober, verosimilitud y probabilidad sean conceptos diferentes (Sober 1996: 67).

Sin embargo, Paley hace una contribución que fue más sutil que la aparente conclusión de su famoso argumento: subrayó que el diseño, más que la perfección en la construcción, conlleva la relación armónica entre las partes para un mismo objetivo. Es este precisamente el problema fundamental de la adaptación: explicar la aparente coherencia de fines en los organismos complejos (Gardner 2014b: 100). Y es precisamente este el problema al que Darwin va a dar una revolucionaria solución.

---

<sup>2</sup> Se trata de la quinta prueba de la existencia de Dios: “La quinta se deduce a partir del ordenamiento de las cosas. [...] hay alguien inteligente por el que todas las cosas son dirigidas al fin. Le llamamos Dios” Santo Tomás de Aquino (2003): 77

## 1.2 La teoría de Darwin: el diseño como resultado de la selección

Darwin fue el primero en proponer una teoría científica y no teológica del diseño de los organismos que explicase, sin necesidad de recurrir a una inteligencia directriz, como este complejo diseño orgánico es resultado de un proceso mecánico<sup>3</sup>. La suya es una tercera vía entre el mero azar y el ‘diseño inteligente’: “[...] uno de los argumentos centrales del Origen [es] que los mecanismos mecánicos de herencia y reproducción pueden dar lugar a la apariencia de diseño” (Grafen 2009: 3136). Nos asombra observar a alguien adivinando veinte veces seguidas el resultado del lanzamiento de una moneda. Pero si lo que observamos es un experimento que involucra mil sujetos y que a cada ronda se eliminaban aquellos que se habían equivocado en la predicción, entonces el hecho de que uno de estos mil individuos acierte las veinte veces ya no nos parece algo tan prodigioso. De la misma forma, las variaciones en el mundo biológico son azarosas, pero su retención no lo es (Sober 1996: 76).

Darwin arranca su argumento con la constatación que en la naturaleza existe una gran variabilidad entre individuos, variabilidad que, bajo la criba de la ‘lucha por la vida’, desemboca en la aparición de las diferentes especies. En sus palabras: “Debido a esta lucha, las variaciones, por ligeras que sean, y cualquiera que sea la causa de que procedan, si son en algún grado provechosa para el *individuo* [...] serán en general *heredadas* por la descendencia. La descendencia también tendrá así *mayor probabilidad de sobrevivir*, pues de los muchos individuos que nacen periódicamente de una especial cualquiera, solo sobrevive un corto número. He denominado a este principio [...] selección natural” (Darwin 2002: 91). En la base de la ‘lucha por la vida’ reconocemos la contabilidad malthusiana del crecimiento geométrico de la población enfrentada a unos recursos limitados; sin embargo, Darwin subraya las tres condiciones para que se dé la selección natural (Lewontin, 1970: 1): “variación” (‘phenotypic variation’), “heredabilidad” (‘heritable’) y la que en términos actuales llamaríamos “eficacia diferencial” (‘different fitness’). El argumento es que, en los seres vivos, la selección natural crea la apariencia del diseño inteligente gracias a un proceso mecánico y gradual de mejoras, el cual permite la retención y acumulación de ciertos caracteres beneficiosos para la eficacia del organismo (Birch 2014: 175-176). Las partes del organismo aparecen ‘como si’ hubiesen sido conscientemente diseñadas para maximizar el éxito reproductivo del organismo (Gardner 2014b:

---

<sup>3</sup> Cien años antes, Laplace ya había expulsado Dios del mecanismo del universo, liquidándolo como ‘hipótesis superflua’.

100), que actúa ‘como si’ buscara maximizar su eficacia (Grafen 2002: 76). Darwin mezcla, sin solución de continuidad, lenguaje de la evolución y lenguaje del diseño: la primera favorece mejoras que llevan al segundo (Birch 2014: 176), de tal forma que física y fisiología pueden, sin inteligencia directriz, crear funciones (Grafen 2007: 1243). Grafen, en su proyecto, pretende formalizar esta convergencia entre evolución y diseño.

Hay otro detalle de este fragmento citado que merece nuestra atención: en él se habla de la eficacia *individual* (*‘profitable to an individual’*). Esto significa dos cosas: que el sujeto de la selección es el individuo, y no el gen o el grupo; y que en la lucha por la vida no hay aliados ni protegidos, cada individuo actúa únicamente en beneficio propio. Grafen asume la primera consecuencia y apuesta por la optimización individual de la eficacia (Grafen 2007: 1247); pero se aleja de la segunda, recurriendo al concepto de eficacia inclusiva propuesto por Hamilton en los años 1960s y que es capaz de explicar los comportamientos ‘altruistas’, tan comunes en los organismos sociales, que son aparentemente en contradicción con la competición pura.

Hay muchas formas de considerar la teoría darwiniana. Monod (1981: 20-23), por ejemplo, denomina como ‘teleonomía’ (estructura cuyas funciones apuntan a un fin) e ‘invariancia’ (estructura capaz de reproducirse) a las dos características fundamentales de los seres vivos, y considera que Darwin fue el primero en otorgar a la segunda una prioridad temporal sobre la primera: la aparición y evolución de la estructura teleonómica se ha dado sobre una estructura<sup>4</sup> que ya era capaz de mantener las variaciones beneficiosas. Todas las anteriores visiones (vitalistas o animistas) postulaban la teleonomía como carácter primordial. Sober (1996: 31-33) considera que la contribución de Darwin tiene dos vertientes: por un lado, el establecimiento definitivo del hecho de la evolución; por el otro, la teoría de la selección natural como motor principal de aquella. Tenemos así un patrón y un proceso que explicarían la variedad de la vida sobre la Tierra. Mientras el primer aspecto fue generalmente aceptado desde el la aparición del *Origen*, el segundo tuvo que esperar a los años 30 y 40 y la Síntesis Moderna, que proporcionó el mecanismo genético de la herencia de rasgos, y que, como se verá, todavía no está libre de polémicas, sobre todo con respecto a la importancia efectiva de la selección en el surgimiento del diseño.

Notamos para concluir que Darwin, a diferencia de Paley o de Leibniz (para el cual Dios había creado el mejor de los mundos posibles), no cree que los organismos estén *perfectamente* adaptados, sino solo *suficientemente*, por lo tanto, un elemento fundamental del argumento del

---

<sup>4</sup> Estructura que hoy sabemos ser el ADN, aunque Darwin lo ignorara. Este desconocimiento de Darwin del mecanismo genético de transmisión de caracteres justifica, como se verá, que el modelo de Grafen no especifique la relación entre genotipo y fenotipo.



diseño se esfuma, puesto que se crea una brecha que a su vez habrá que explicar entre la perfección del diseñador y la imperfección del diseño (Sober 1996: 77).

### **1.3 Una teoría aún no formalizada**

Una vez definida la que considera la idea fundamental de Darwin, Grafen la compara con las ideas que están en la base de la revolución científica del siglo XVII: mientras Galileo y Newton formalizaron la nueva física en lenguaje matemático, la teoría de la selección natural se encuentra todavía en el mundo de las formulaciones literarias, sin que se haya desarrollado aún una base teórica que la respalde. Entre las nefastas consecuencias de esta situación encontramos (Grafen 2002: 75):

- la falta de una teoría formal que unifique y funde los modelos de optimización de la genética de poblaciones (*optimal foraging*, ESS, eficacia inclusiva...)
- la falta de acuerdo sobre si lo que se maximiza es la eficacia individual o la eficacia media de un grupo; y, en este segundo caso, sobre cómo calcular esta media
- la falta, en definitiva, de una definición clara de eficacia darwiniana

Puesto que el concepto de eficacia se encuentra en la base de la teoría de Darwin, así como del proyecto de Grafen, y puesto que se trata de un concepto polisémico en filosofía de la biología, en el siguiente apartado (1.4) se hará un breve *excursus* para aclarar algunos de sus aspectos.

Mencionamos, antes de seguir, un par de aspectos a tener en cuenta en nuestro análisis del proyecto del darwinismo formal. En primer lugar, hay que recordar que no existe *una* teoría de la evolución, sino un conjunto de proposiciones generales alrededor de la hipótesis de que la vida evolucionó sobre la Tierra a partir de formas más sencillas hacia formas más complejas: proposiciones que están más o menos debatidas (Dupré 2006: 27). Dos de los puntos más controvertidos son la importancia destacada de la selección natural en el hecho de la evolución, que es el centro de la polémica adaptacionista; y su capacidad para dar lugar al diseño, hipótesis rechazada por la genética de poblaciones. Grafen acepta ambos puntos en su programa: considera que la selección natural es la fuerza fundamental en la evolución y que es capaz de explicar el surgir del diseño.

En segundo lugar, de los dos beneficios de la ciencia, la teoría de la evolución proporciona (tentativamente) solo el intelectual de explicar y comprender; pero no el práctico de predecir y

controlar, entre otras cosas porque la evolución se desarrolla en periodos de tiempo mucho más largos de los que pueden ser relevantes para la vida humana (Dupré 2006: 50-51). En este sentido, los modelos de Grafen no tienen otro objetivo que el de ilustrar un mecanismo, pero no pretenden prever cómo ni cuándo en efecto actuará (como sí hacen, por ejemplo, los puros modelos de optimización, Sober 1996: 221-223).

#### **1.4 La eficacia**

Darwin, en sus argumentos, no recurre al término ‘eficacia’ y se limita a hablar de organismos que muestran un encaje especialmente bueno entre sus rasgos y el entorno y son por eso más aptos que otros para sobrevivir en él. La eficacia como cantidad escalar comienza a tener relevancia con los modelos de Fisher: mide, en un entorno concreto, el éxito reproductivo de los organismos, asociado a sus rasgos (Ariew, Lewontin 2004: 351). La relación entre rasgos y eficacia se explica porque la variabilidad de rasgos entre individuos tiene impacto, por el mecanismo de la selección natural, en la **viabilidad** (probabilidad de sobrevivir hasta la madurez) y la **fertilidad** (probabilidad de producir descendientes una vez alcanzada la madurez) de los organismos (Sober 1996: 106-108). Cuánto más un rasgo contribuye al éxito del organismo, mayor será su frecuencia, porque más descendientes dejará el individuo que lo posea. Se trata, como se ve, de un concepto metafórico, que resume todo un abanico de capacidades del organismo para solucionar problemas, sobrevivir y reproducirse gracias a los rasgos que posee. La eficacia considerada de esta forma, es decir, como función *a priori* de los rasgos, se suele definir en la literatura como ‘**eficacia ecológica**’.

Una de las mayores polémicas alrededor del poder explicativo de la selección natural darwiniana es que el concepto de eficacia así definido es un truismo: que el organismo más eficaz (es decir, más apto a sobrevivir y reproducirse) sobreviva y se reproduzca más, es una tautología. El problema es que parece no existir una forma de medir la eficacia *a priori* a partir de los rasgos (como sí la hay en el caso de selección artificial), que no sea simplemente el contar los individuos que sobreviven: la mayor velocidad de la cebra no se puede *a priori* considerar como más eficaz, puesto que podría resultar en mayores muertes por infarto. Notamos que no todos están de acuerdo con esta crítica: Gould (1989a: 95), por ejemplo, cree que algunos rasgos morfológicos, psicológicos, comportamentales son objetivamente mejores que otros en base a criterios ingenieriles de buen diseño, y puede así permitir la deducción de una eficacia *a priori*.

Para superar este escollo, los biólogos evolucionistas (empezando por Fisher, Haldane, Wright) prefieren otra definición de eficacia, basada en la constatación que, a causa de la selección natural, algunos individuos dejarán más descendencia que otros (se trata, como veremos, de la eficacia usada en los modelos de genética de poblaciones). Este ‘**eficacia reproductiva**’ es una propiedad primaria del individuo: es decir, no se deduce de los rasgos del organismo (como en el caso de la eficacia ecológica), sino que se calcula a partir de informaciones sobre la reproducción (Ariew, Lewontin 2004: 350-351). Sin embargo, medir las frecuencias de descendientes en una población puede solo estimar la eficacia reproductiva, puesto que toda población es finita y la eficacia reproductiva no mide frecuencias reales, sino probabilidades: de otra forma, variaciones casuales en las frecuencias de los rasgos modificarían sus eficacias. La eficacia reproductiva se interpreta entonces como propensión: en lugar de identificarla con el número efectivo de descendientes, indica el número de descendientes que, si se realizan determinadas condiciones, puede tener un individuo.

Recurrir a la eficacia reproductiva soluciona por un lado el problema de la tautología, pero tiene por otro lado un inconveniente: pierde la capacidad de explicar el diseño, ya que la selección natural no da entonces razón del porqué una especie tiene ciertos rasgos, sino solo de porqué esos rasgos se hacen más o menos frecuentes (Bethell 1989: 89-90).

Una vez definidas las dos posturas principales con respecto a la eficacia, veamos más en detalle algunas peculiaridades de este concepto:

- La eficacia puede referirse a un individuo (como en el modelo de Grafen), o ser el valor medio relativo a un grupo de individuos (como en la genética de poblaciones). La eficacia individual entendida como viabilidad, por ejemplo, podrá asumir únicamente los valores 1 o 0, puesto que cada individuo o bien sobrevivirá hasta la madurez (1) o bien morirá antes (0) (Sober 1996, 117).
- La eficacia no está ligada necesariamente a una estructura genética concreta. Sin embargo, si no hay variabilidad genética en la base de la variabilidad de eficacia entre individuos, la selección natural no puede actuar, porque las diferencias en eficacia no son heredables (Allen Orr 2009: 2).
- Puesto que dos organismos pueden tener la misma eficacia, sin que esto conlleve que ni sus fenotipos, ni sus genotipos, ni sus entornos sean iguales, es útil considerar la eficacia como un carácter que sobreviene a la configuración física del organismo y de su medio: esto significa que dos organismos idénticos en medios idénticos tendrán la misma eficacia (Sober 1996: 130).

- La eficacia puede ser **absoluta** y medir el número de descendientes, o **relativa**, y medir el ratio de descendientes bien con respecto al individuo más exitoso, cuya eficacia relativa se supone igual a la unidad; o bien con respecto a la media de todos los individuos. Las medias absoluta y relativa de eficacia de una población son idénticas. En general, la eficacia ecológica es absoluta, mientras que, en los modelos de genética de poblaciones, la eficacia reproductiva se entiende como relativa: la selección natural es un proceso diferencial, luego lo que cuenta es cuánto mejor un individuo actúa con respecto a los demás, y no en sentido absoluto (Allen Orr 2009: 3).
- La eficacia ecológica, al contrario de la reproductiva, se refiere a un rasgo y no a un organismo, aunque se mida como media de las eficacias de los organismos que lo poseen. Dos rasgos presentes en el mismo organismo tienen sí la misma eficacia, pero puede que solo uno haya sido seleccionado por su aportación a la eficacia, y el otro simplemente porque va siempre ligado al primero (Sober 1996: 119).
- No hay que confundir lo eficaz de un rasgo con el hecho que sea ventajoso: según la teoría darwiniana, gracias a la selección natural se hacen más frecuentes los rasgos más eficientes y no necesariamente los más ventajosos. Un rasgo que sea más ventajoso que otro será también más eficiente si los dos evolucionan de forma independiente. Si, por otro lado, existe una correlación entre ellos, bien porque dependen del mismo gen (como ocurre por ejemplo en el fenómeno de la pleiotropía) o bien porque hay ligamento genético entre dos loci cercanos en el mismo cromosoma (fenómeno que se define ‘supergen’), y uno de los dos rasgos correlatos es ventajoso y el otro no, pero en general es mejor tener el gen o supergen, puede que la frecuencia del rasgo no ventajoso se incremente. Por ejemplo, si los rasgos ‘rapidez’ y ‘resistencia a la enfermedad’ en una población de cebras están correlatos, y si la combinación de los rasgos ‘rápido’ y ‘vulnerable a la enfermedad’ es más eficiente que la combinación ‘rápido’ y ‘resistente a la enfermedad’, la resistencia a la enfermedad tenderá a disminuir, a pesar de ser un rasgo ventajoso (Sober 1996: 138-140).

## 2 Enfoques actuales alrededor de la selección natural

Existen hoy en día, entre los biólogos y los filósofos de la biología, dos posturas contrapuestas con respecto a la selección natural: el uno ligado a la genética de poblaciones, el otro defendido por los partidarios del diseño. Aunque **ambos consideren la selección natural como el motor principal de la evolución**, difieren sustancialmente en cuanto a los mecanismos por los cuales ésta actúa y a los resultados que se pueden esperar de ella. Ya hemos visto las diferentes interpretaciones que los dos enfoques dan del concepto de eficacia: resumimos ahora otros contrastes.

La genética de poblaciones dispone de varios modelos matemáticos, pero éstos no están unificados bajo una teoría y unos principios comunes. La primera formalización de la relación entre los conceptos de genética de poblaciones y la selección natural se debe a Fisher, cuyo *Teorema Fundamental de la Selección Natural* ha sido a menudo ignorado o mal interpretado (por ejemplo, en los paisajes adaptativos de Wright<sup>5</sup>) hasta su rescate por parte de Price, cuya ecuación es una generalización más potente del Teorema de aquel. A partir de estas bases, los modelos formales se han ido multiplicando: entre ellos, el modelo de eficacia inclusiva (*inclusive fitness*) de Hamilton, el cual tiene un papel relevante en el proyecto del darwinismo formal posterior de Grafen. Sin embargo, Grafen considera que el enfoque y los modelos de la genética de poblaciones no son suficiente por sí solos ni para describir el proceso global de selección, ni para explicar el surgimiento del diseño. Por otro lado, Grafen subraya también que las consideraciones de optimización defendidas por los partidarios del diseño, desde Darwin hasta Dawkins, se quedan en general al nivel de narrativas sin base formal. Los dos enfoques parecen además apuntar en direcciones divergentes: la genética de poblaciones identifica la selección natural con los cambios en las frecuencias de genes, sin que surja ninguna tendencia a la optimización de los rasgos que éstos codifican; el enfoque del diseño, al contrario, considera que la selección tiende a maximizar la eficacia y que esta tendencia lleva al diseño.

En este capítulo, se introducen los modelos de Fisher y de Price, y se explica porque Grafen considera que no son suficientes para explicar el surgimiento del diseño. Se ilustra

---

<sup>5</sup> Wright, aplicando la relación de Fisher, traza un gráfico entre los valores *medios* de los rasgos fenotípicos de una población y su eficacia *media* (un ‘paisaje adaptativo’), y muestra que la selección dirige la población hacia un pico local de eficacia (Orzack, Sober 2001). Fisher rechazó esta interpretación de su teorema, que consideraba una ley abstracta de invariancia y conservación, capaz de dar cuenta de caracteres esenciales de un sistema, pero no de todos sus aspectos dinámico (Frank 2011: 5-6). Grafen acepta la posición de Fisher: su modelo, aunque tenga elementos en común con él de Wright, lo integra con un modelo de optimización y, sobre todo, considera los rasgos y la eficacia individuales y no las media de un grupo.

después la propuesta de eficacia inclusiva de Hamilton, que es fundamental en la extensión del modelo de Grafen a casos de interacción social. Finalmente, se mencionan los elementos de los programas de optimización que Grafen utiliza para formalizar la postura del diseño.

## ***2.1 La selección natural según la genética de poblaciones: fundamentos y principales modelos***

Con el redescubrimiento de las leyes de Mendel y la consecuente disolución de la idea de que existe una relación biunívoca entre genotipo y fenotipo, el argumento de Darwin se demostró incompleto. Gracias a T. H. Morgan, R. A. Fisher, T. Dobzhansky, J. B. S. Haldane y otros, surgió así, entre los años 1930 y 1940 la Síntesis Moderna, en un intento de desarrollar una teoría genética de la evolución por selección natural. Los distintos modelos propuestos comparten la idea que la genética de poblaciones se encuentra en la base del proceso de evolución por selección natural. Sus tesis principales son:

- 1) que una población se describe por las frecuencias relativas de los genotipos (o genes) de sus miembros;
- 2) que cada grupo de fenotipos posee una eficacia reproductiva *media* (y no individual: hay que fijarse en este detalle);
- 3) que la evolución consiste en las variaciones de tales frecuencias relativas y, en consecuencia, de la eficacia media de toda la población (Ariew, Lewontin 2004: 351).

Aunque las mutaciones, la deriva genética o las migraciones representen otras tantas causas de variación de frecuencias genéticas, se considera que la selección natural es su mecanismo principal. Huxley, por ejemplo, afirma que el centro de la teoría es que “la selección natural, actuando sobre las variaciones heredables proporcionadas por las mutaciones y recombinaciones de una constitución genética mendeliana, es el agente principal de la evolución”<sup>6</sup>. La genética de poblaciones describe de esta forma la selección como un proceso de replicación que depende de la eficacia relativa de los alelos, sin que esto conlleve necesariamente una optimización de rasgos fenotípicos (Huneman 2014: 273): es más, en general los genetistas de poblaciones son reacios a aceptar el concepto de optimización. El enfoque de la genética de poblaciones parece así justificar solo hasta cierto punto la idea de Darwin: la selección natural sería el motor fundamental de la evolución, pero no guiaría los organismos hacia la

---

<sup>6</sup> Citado en Huneman (2014: 272).

maximización de la eficacia, maximización que, aparentemente, el estado actual de los modelos de genética de poblaciones no respalda (por ejemplo, en el caso de *overdominance* del genotipo heterocigoto, Grafen 2002: 89). De hecho, este enfoque no considera como evolución los cambios puramente fenotípicos, ni los cambios en la numerosidad de las poblaciones, ni siquiera los cambios de frecuencia de los genotipos, si éstos no conllevan variaciones en las frecuencias genéticas.

Los modelos de genética de poblaciones comparten dos características:

- son dinámicos: prevén la evolución de la frecuencia de los genes entre generaciones sucesivas (razón por la cual Grafen se refiere a ellos como a una **`matemática del movimiento`**);
- consideran el fenotipo (morfología y comportamiento de los organismos) como datos.

Veamos los modelos más relevantes dentro del proyecto del darwinismo formal.

## 2.1.1 Fisher

### 2.1.1.1 El teorema fundamental de la elección natural

El primer intento de formalización de la idea darwiniana de evolución por selección natural se debe a Fisher, quien, en el segundo capítulo de *The Genetical Theory of Natural Selection* (1930: 22-47) introduce lo que llama el ‘Teorema Fundamental de la Selección Natural’, con una formulación tan escueta como oscura: “El ratio de incremento de eficacia de cualquier organismo en cualquier época es igual a su variancia genética en eficacia en esa época”. Fisher lo considera de fácil interpretación y lo equipara, por el rigor de su derivación matemática y por la generalidad de su aplicación, al segundo principio de la termodinámica,. Sin embargo, su desarrollo en una treintena de páginas arduas, densas de conceptos y escritas en una prosa llena de “un número increíble de puntos oscuros, expresiones infelices, errores tipográficos, omisiones de explicaciones cruciales, y contradicciones entre diferentes pasajes sobre el mismo asunto” (Price 1972a: 134), es todo menos que evidente: tanto que el teorema fue ignorado, rechazado, o mal entendido durante cuarenta años, y cayó en el olvido hasta 1972, cuando Price, un ingeniero convertido a la biología, demostró que se trataba de un caso particular de una ecuación más general, y le hizo finalmente justicia encontrando la llave para su interpretación.

Fisher sostiene que la variación en eficacia de una generación a la siguiente en una población dada equivale a la variancia de la variable eficacia en esa población.

Consecuentemente, puesto que la variancia es una cantidad siempre positiva, parecía natural concluir de este teorema que la eficacia de una población se incrementa siempre: conclusión que o bien se rechazaba como evidentemente falsa, o bien se interpretaba más allá de las intenciones de Fisher (como es el caso de Wright y de sus paisajes adaptativos en los cuales una especie puede ‘subir’ una cumbre de eficacia máxima local, pero ya no puede volver a ‘descender’ de ella para alcanzar otro óptimo más alto).

Price (1972a: 129-131) aclaró finalmente que el teorema de Fisher se refiere únicamente a aquella parte de la variación en eficacia ligada a la selección natural, pero no a la fracción debida a cambios en el entorno, entendiendo como entorno todo aquello que no fuese un cambio lineal en las frecuencias de los genes (nótese que su concepto de entorno incluye así por ejemplo epistasia, interacciones con otras especies, etc...). Únicamente la fracción del cambio en eficacia ligada a la selección natural es siempre positiva e igual a la variancia en eficacia; mientras que la fracción ligada al entorno puede asumir valores negativos que, llevados al límite, anulen o hagan negativo el cambio total de eficacia. Por ejemplo, si una planta se vuelve homocigota o auto-fertilizante como consecuencia de la extinción de una especie de insecto que la polinizaba (un claro caso de cambio en el entorno, según la concepción de Fisher), y las frecuencias de genes en la población de plantas no varían, según el teorema no se trataría de evolución sino de respuesta pasiva al entorno (Grafen 2003: 324).

La reformulación propuesta por Grafen evidencia que, en el teorema de Fisher, la eficacia es la variable dependiente y la frecuencia de los alelos es la variable independiente: “El ratio de incremento de eficacia de cualquier organismo en cualquier época *debido a la selección natural que actúe a través de cambios en la frecuencia de los genes* es exactamente igual a su variancia genética en eficacia en esa época” (Grafen 2003: 323, traducción y cursiva mía).

Dos aspectos del teorema tienen especial interés. En primer lugar, explicita claramente qué es lo que debe ser maximizado como resultado de la selección natural: la eficacia, y ningún otro rasgo fenotípico tales la inteligencia o la longevidad. Un buen diseño es aquel que maximiza la eficacia individual. Para Fisher, los organismos que maximizan su eficacia equivalen a criaturas racionales que maximizan una función de utilidad (Grafen 2003: 326). El segundo aspecto tiene que ver con el fraccionamiento en dos partes de las modificaciones en eficacia: el teorema aísla el **motor adaptativo** de la evolución, ligado al cambio de las frecuencias genéticas, de las **influencias casuales**, como la segregación de genes en genotipos debida a cambios en el entorno. Fisher creía que solo el primero es progresivo y puede llevar al diseño, mientras que las segundas no son adaptativas: “Cambios *no casuales* en la frecuencia de genes cambian siempre positivamente la



eficacia. No hay otros aspectos de cambios genotípicos con una tendencia de optimización sistemática” (Grafen 2003: 325, traducción y cursiva mía).

En definitiva, en la primera formulación matemática que sintetiza Darwin y Mendel, Fisher formaliza el principio que la selección natural actúa cuando existe una variación heredable en eficacia (Gardner 2014b: 103-104).

### 2.1.1.2 Limitaciones del Teorema

Grafen (2008: 422) señala importantes limitaciones en el Teorema de Fisher. Aunque Grafen reconozca que el teorema de Fisher representa el primer intento de ligar la dinámica de la evolución de las frecuencias genéticas con la optimización, considera que es un intento fallido: la ecuación de Fisher no recoge el concepto de optimización de la eficacia. Lo que muestra es que la eficacia media de una población es función del estado dinámico del sistema y que no decrece en el tiempo, pero no que llegue a un óptimo. Estipula una condición necesaria pero no suficiente. Grafen cree que su modelo, que como se verá une genotipo, fenotipo y número de gametos exitosos, proporciona condiciones necesarias y suficientes para la optimización y supera por tanto la formalización de Fisher (Grafen 2008: 424).

Otra limitación del enfoque de Fisher es que ‘no habla el mismo idioma’ de los partidarios del enfoque del diseño: éstos consideran que el instrumento del programa de optimización (es decir, la variable cuyos valores el individuo puede elegir para maximizar su eficacia) es algún aspecto del fenotipo individual, como la altura o la resistencia a las enfermedades, variable entre individuos como consecuencia de diferencias genéticas. Fisher, por otro lado, considera que el instrumento es la frecuencia genética *media* de la población. Se trata por tanto de un programa sustancialmente diferente (Grafen 2008: 423-424).

	<b>enfoque del diseño</b>	<b>enfoque de genética de poblaciones (Fisher)</b>
Instrumento del programa de optimización	fenotipo	genotipo/genes
Nivel de análisis	Individual	media de la población

Grafen considera además que las hipótesis del modelo de Fisher son demasiado laxas, y que por esta razón su análisis es incompleto (Grafen 2003: 326-327)<sup>7</sup>:

- la eficacia individual depende únicamente del genotipo del individuo y no del genotipo de otros individuos, lo que excluye la interacción social ‘altruista’;
- la eficacia no varía con la frecuencia de los genes o genotipos, lo que excluye los casos de *frequency-dependent selection*;
- la eficacia es fija y no distribuida de forma estocástica en la población;
- todos los individuos pertenecen a una única clase y no se considera la posibilidad que machos y hembras, o individuos altos y bajos, tengan eficacias distintas (Grafen 2002: 78-79).

Cabe observar también que el concepto de eficacia de Fisher se encuentra con graves dificultades ligadas a la segregación mendeliana en el caso de organismos que se reproducen sexualmente. Por ejemplo, en el caso de la anemia falciforme, los homocigotos recesivos no dejan descendencia, pero su número no decrece hacia cero, como prevé Fisher, puesto que depende del apareamiento de los heterocigotos entre sí (Krimbas 2004: 187).

## 2.1.2 Price

### 2.1.2.1 La ecuación de Price, o el segundo teorema fundamental

A partir del teorema fundamental de Fisher, Price (1970: 520) derivó una ecuación más genérica para unir evolución y selección natural. La ecuación de Price, a pesar de ser conocida como el *Segundo Teorema de la Selección Natural*, no es un teorema en sentido estricto, sino una simple identidad matemática entre dos grupos de variables. Su derivación se apoya en sencillas manipulaciones a partir de definiciones básicas de teoría de la probabilidad. Es importante subrayar este hecho, porque la ecuación no se basa en generalizaciones empíricas ni en observaciones estrictamente biológicas: su relevancia brota de la interpretación que se dé de sus variables y parámetros. El mismo Price (1970: 520) afirma que se podría aplicar a casos de selección no genética, como puede ser la diferencia entre la media del IQ de los estudiantes que se inscriben y de los que superan un curso. Según Ewens (Ewens 2014: 199), su valor reside en

---

<sup>7</sup> La interpretación que Grafen da del teorema de Fisher no es aceptada por todos. Ewens, por ejemplo (Ewens 2014: 198), niega que Fisher hable ni pretenda hablar de optimización; además, considera que, según Fisher, la eficacia, cuando depende de todo el genotipo, puede decrecer de una generación a otra (se entiende, la eficacia ligada a variaciones de frecuencias genéticas); que, aunque crezca, no lo hace necesariamente hacia un máximo; y que, aunque llegue a un equilibrio, éste no se corresponde a la maximización de la eficacia media.

que presenta la información de una forma más significativa y fácil de leer que los modelos clásicos de genética de poblaciones.

Price considera una población de  $n$  individuos, cada uno caracterizado por el valor de cuatro variables:

- la ploidía  $L_i$ : el número de conjuntos haploides de cromosomas en su genoma. Se asume que cada individuo puede tener una ploidía diferente con respecto a un determinado gen. Es el caso, por ejemplo, del locus de un gen que se encuentre en el cromosoma X pero no en el Y: las hembras son entonces diploides para ese gen y los machos haploides;
- la eficacia  $W_i$ : el número (absoluto) de gametos ‘exitosos’ (un gameto exitoso es aquel que contribuye con un descendiente en la generación sucesiva) por conjunto haploide (es decir, dividido por  $L_i$ );
- el valor  $P_i$  de un cualquier rasgo heredable de los padres. En el caso más sencillo,  $P_i$  mide la frecuencia de un alelo: en un individuo haploide, tomará los valores 0 o 1, según sea o no presente; en un individuo diploide, tomará el valor 1 si el individuo es un homocigoto con ese alelo ( $P = (1+1)/2$ , puesto que  $L = 2$ ), 0 si es un homocigoto sin ese alelo, 0,5 si es un heterocigoto (puesto que  $P = (1+0)/2$ );
- la diferencia  $\Delta P_i$  entre el valor del rasgo en el individuo y en sus gametos exitosos.

Se trata evidentemente de una caracterización muy elemental de una población, lo que, si por un lado permite un formalismo matemático simple, por el otro limita mucho el interés práctico de la ecuación. Para superar esta limitación, Grafen introduce unos parámetros que tengan en cuenta el elemento casual, el entorno, la interacción social, etc... Sin embargo, su modelo se basa fundamentalmente en la ecuación de Price, ya que ésta une el enfoque en los genes con la perspectiva del individuo y de su eficacia.

Una sencilla y clara derivación formal de la ecuación se encuentra por ejemplo en Gardner (2008: 200). Aquí nos limitamos a presentar el resultado final<sup>8</sup>:

$$E(W_i) \times \Delta P = \text{Cov}(P_i, W_i) + E(W_i \times \Delta P_i) \quad [1a]$$

que, para una población estable<sup>9</sup>, se simplifica en:

$$E(W_i) \times \Delta P = \text{Cov}(P_i, W_i) \quad [1b]$$

La ecuación tiene validez muy general: en el caso de un único gen o por una combinación lineal de un número cualquiera de genes en un número cualquiera de loci; y para cualquier tipo de *dominance*, epistasia, reproducción sexual o asexual, apareamiento causal o no casual,

<sup>8</sup>  $E(x)$  = media de los valores de  $x$  y  $\text{Cov}(x, y)$  = covariancia entre los valores de  $x$  y de  $y$

<sup>9</sup> Una población se considera estable si no presenta mutaciones ni cambios en el entorno físico, biológico o cultural: el segundo elemento de la ecuación es entonces nulo (ver también las páginas siguientes).

especies haploides, diploides o poliploides. Por otro lado, considera sólo generaciones discretas y que no se solapan.

Se trata de una ecuación dinámica: sin embargo, es dinámicamente insuficiente, ya que, a partir de la información detallada sobre el genotipo de una generación, muestra la evolución de la frecuencia media de un gen o de una combinación de genes en la población, pero no proporciona el detalle de todos los genotipos de la generación siguiente. Esto es obvio si se considera que la ecuación no incorpora hipótesis acerca de cómo los gametos segregan (Grafen 2008: 423). La suficiencia dinámica es una propiedad que brota de las hipótesis ligadas a un problema en concreto, que añaden información sobre los mecanismos a la base de la evolución de algunos de sus parámetros; mientras que la ecuación de Price es una simple tautología matemática alrededor de la relación entre ciertos valores (Frank 1995: 378).

La ecuación se limita así a determinar las condiciones bajo las cuales la frecuencia de un gen aumenta, disminuye o se queda igual. Puesto que la eficacia media  $E(W_i)$  es siempre positiva, el signo de  $\Delta P$  de [1b] depende del valor de la covariancia: si el gen en cuestión está positivamente ligado con la eficacia, su frecuencia aumenta; y disminuye en caso contrario.

El Teorema de Price refleja la visión de la selección natural propuesta por Robertson y Falconer (Allen Orr 2009: 5): el rasgo seleccionado por la selección natural es la eficacia. Aunque los individuos difieran por rasgos como altura, peso, resistencia a las enfermedades, etc..., y estos rasgos definan su eficacia, es más útil considerar que es la eficacia la que, moldeada por la selección natural, causa el surgimiento de los demás rasgos. En definitiva, Price considera la eficacia como un rasgo especial, el único que permite predecir cuánto variará cualquier otro de una generación a la siguiente bajo la acción de la selección natural (Allen Orr 2009: 5).

#### 2.1.2.2 Interpretación de la ecuación de Price y reducción de Fisher a un caso particular de ésta

La ecuación de Price en su versión completa [1a] ilustra cómo varía la frecuencia de un gen (o el valor de un carácter que esté ligado a ese gen<sup>10</sup>) de una generación a la siguiente. Esta variación es la suma de dos componentes:

- el uno, ligado a la acción de la *selección*, es expresado, como se ha visto, por la covariancia entre la frecuencia del gen/el valor del rasgo de los individuos y su eficacia relativa. Si a

---

<sup>10</sup> Por simplicidad se hace referencia a un único gen, aunque la ecuación sea interpretable para combinaciones lineales cualquiera de varios genes.

mayores valores del rasgo corresponde una mayor eficacia, la covariancia es positiva y la selección empuja hacia un incremento del valor medio del rasgo en la población;

- el otro, ligado a la *transmisión*, es expresado por la media aritmética de la diferencia en el valor del rasgo entre descendientes y padres. En ausencia de mutaciones y demás cambios en el entorno físico, biológico y cultural, este elemento es nulo.

Obviando los efectos de transmisión, la ecuación captura así la idea de Darwin de la sobrevivencia del más apto: la selección favorece los rasgos ligados al éxito reproductivo individual. Las dos conclusiones principales son entonces (Gardner 2008: 199):

- hay selección cuando hay variación genética entre los individuos con respecto a algún gen que tiene impacto en la eficacia;
- puesto que la variancia no es nunca negativa, toda respuesta a la selección debe incrementar la eficacia.

La eficacia es a su vez un rasgo de los organismos, así que es posible poner, en la ecuación [1b],  $P_i = W_i$ , obteniendo:

$$E(W) \times \Delta W = \text{Cov}(W_i, W_i) = \text{Var}(W_i)^{11} \quad [2]$$

Este es el teorema fundamental de Fisher, que resulta así ser un caso particular de la ecuación general de Price. Es ahora evidente el sentido del teorema: solo la eficacia ligada a la frecuencia genética aumenta siempre. Si no hay otros efectos ligados al entorno que afecten la transmisión, esa es toda la variación de eficacia que tiende a aumentar; pero la contribución de tales efectos, de existir, puede ser negativa y hasta contrarrestar el incremento del primer término. La reducción del Teorema Fundamental de Fisher a un caso particular del Teorema de Price muestra como éste último es realmente más fundamental que el primero.

### 2.1.2.3 Limitaciones de la ecuación de Price

El artículo original de Price (1970: 520-521), aunque escueto, contiene dos afirmaciones muy interesantes con respecto al proyecto de Grafen. Por un lado, defiende que el acontecimiento básico en la evolución biológica es el cambio en la frecuencia de los genes, y que la ecuación propuesta proporciona las variaciones de frecuencia genética entre generaciones debidas a la selección: es decir, que los genes median entre selección y evolución. Por el otro, sostiene que una relación tan sencilla no se ha descubierto antes porque la genética de

---

<sup>11</sup>  $\text{Var}(x)$  = variancia de los valores de  $x$

poblaciones se centra en los genes, y no en los individuos. La primera afirmación pertenece claramente a la postura de la genética de poblaciones, mientras que la segunda desplaza el foco de los genes a los individuos y a sus eficacias: esta consideración es lo que empuja a Grafen a recurrir a la ecuación de Price para construir su modelo. También Gardner (2008: 199) considera que, mientras que los genéticos de poblaciones se centran en genes y genotipos y no ven el rol del individuo, Price une las dos perspectivas: se centra en el individuo y en su eficacia ( $W_i$ ) y las liga a su genética ( $P_i$ ).

Sin embargo, aunque pueda parecer que la ecuación conlleva la maximización de la eficacia relativa  $W_i/E(W)$ , Grafen sostiene que no es así, ya que, al considerar el organismo y su comportamiento como dados, no especifica los vínculos entre genotipo y fenotipo, ni entre fenotipo y eficacia (Grafen 2002: 77). Por ejemplo, en presencia de interacción social, un individuo puede influir, además de en la suya propia, en la eficacia de sus familiares: por ejemplo, si éstos mantienen un comportamiento altruista, incrementa su propia eficacia y disminuye la de ellos. Los dos efectos contribuyen de forma opuesta a la ecuación de Price: luego, si un rasgo se expande o no en la población (es decir, si  $\Delta P$  es positivo o negativo) no depende únicamente de los efectos de una acción sobre la eficacia del propio individuo. La ecuación de Price no captura este fenómeno: Grafen la modifica considerando, en su modelo, la eficacia inclusiva en lugar de la eficacia simple. Se trata de un concepto de eficacia desarrollado por Hamilton en los años 60, que se ilustra brevemente en el siguiente apartado.

### 2.1.3 Hamilton: ¿es el altruismo compatible con la visión darwiniana de la selección?

Ya Darwin se fijó en los comportamientos altruistas hacia los parientes y los miembros del mismo grupo, que aparentemente contradecían la teoría de la lucha *individual* por la vida pero, ¿cómo reconciliar el altruismo con la idea de sobrevivencia del más eficaz?

El primer tratamiento formal del problema se debe a Hamilton (Hamilton 1964), quien nota como “un individuo puede dejar más descendientes adultos dedicando más cuidados y recursos a sus descendientes ya nacidos que reservándolos para su propia sobrevivencia y fecundidad futura”<sup>12</sup>. Hamilton considera así que un gen es favorecido por la selección natural si incrementa la eficacia, o bien de su portador (como prevé la ecuación de Price), o bien de un individuo que tenga el mismo gen: lo importante, para los fines de la selección, es que el gen se

---

<sup>12</sup> Hamilton (1964): 1

replique en las generaciones futuras, y no de dónde proviene. De hecho, las oportunidades de beneficiar a un pariente de una misma generación o de una generación próxima son en general muy superiores a las de beneficiar a un nieto o a descendientes de generaciones más remotas. Según Gardner (Gardner 2014b: 104), se trata de la primera modificación real a la idea de Darwin en ciento cincuenta años. Hamilton deriva una condición necesaria (aunque no suficiente) para determinar si un gen ligado a un comportamiento altruista se expandirá más o menos en la población:

$$\text{Eficacia Inclusiva} = r b - c > 0 \quad [3]$$

donde:

- $c$  es el coste en términos de eficacia para el altruista;
- $b$  es la ventaja en términos de eficacia para el receptor del acto altruista;
- $r$  es el ‘grado de parentesco’ (como se verá a continuación, en sentido lato) entre autor y receptor del acto altruista, en términos de probabilidad que los dos compartan el gen.

Hamilton concluye que, bajo ciertas condiciones, la selección del comportamiento social se puede interpretar como maximización de la media aritmética de la eficacia inclusiva (Grafen 2009: 3138).

Es importante subrayar que el modelo no se aplica solo a los parientes (*kin selection*), entre otras cosas porque es difícil, para un individuo, identificar el grado de parentesco más allá del directo entre padres e hijos. Lo que importa no es el hecho de compartir antepasados comunes, sino la asociación estadística entre los genotipos de donante y receptor (Frank 1995: 375). Esta asociación se debe a que en general los individuos que viven cerca y pertenecen al mismo grupo lo hacen porque tienen antepasados comunes, pero esto implica la disolución de la diferencia entre altruismo de parentesco y altruismo de grupo: no hay nada especial en la relación padres-descendientes, aparte el grado de cercanía y cierta asimetría (Hamilton 1964a). Sober, a su vez, desarrolla un modelo que admite el surgimiento del altruismo dentro de un grupo si la estructura de este es tal que los miembros afines se asocian entre sí (altruistas con altruistas y egoístas con egoístas), condición que, según Sober, se cumple si el grupo está constituido por individuos emparentados, lo que difumina también las diferencias entre selección de grupo y selección de parentesco (Sober 1996: 184-194). Hamilton, por su parte, sustituye el grado de parentesco por un coeficiente de regresión entre actor y receptor del acto. Este enfoque, sin embargo, no captura una diferencia fundamental entre los dos casos: en general, si el hecho de compartir genes se debe a antepasados comunes, el grado de parentesco es idéntico en todos los loci; si no,

será diferente en cada locus, y no se podrá hablar de una única eficacia inclusiva ni de una única función de maximización (Grafen 2009: 3138).

La eficacia inclusiva se revela un elemento básico en la comprensión moderna de la selección natural allá donde se dé interacción social y por esta razón Grafen la utiliza en su proyecto en lugar de la eficacia clásica. Aunque la selección natural maximice la eficacia inclusiva, ésta sigue siendo un rasgo del individuo: cambia el objetivo de la maximización, no el agente. Se pasa de la maximización de la eficacia a la maximización de la eficacia inclusiva, pero *siempre por parte del individuo, y no del grupo* (Gardner 2014b: 105).

## **2.2 La selección natural según los partidarios del diseño: los programas de optimización**

Hemos visto que la genética de poblaciones interpreta la evolución como simple variación de las frecuencias de los alelos, sin conllevar ninguna optimización. Los biólogos evolucionistas, por otro lado, defienden que la selección natural maximiza la eficacia, y el diseño (es decir, la mejor combinación posible de los rasgos más eficaces) es resultado de este proceso. Bajo este enfoque, los rasgos y comportamientos se explican en términos de cómo ayudan el organismo a enfrentarse al entorno de forma óptima, obviando los detalles genéticos y asumiendo implícitamente que los fenotipos se originan a partir de cambios en las frecuencias de los genes causados por selección natural, pero que los detalles de esta relación genotipo-fenotipo no son relevantes para la explicación de rasgos: si un rasgo es posible y ventajoso, antes o después aparecerá una combinación genética que lo codifique (Huneman 2014: 272). Se trata de una postura muy cercana al adaptacionismo. Al contrario de la genética de poblaciones, la biología evolucionista no ha desarrollado modelos matemáticos: Darwin, y más tarde por ejemplo Dawkins, no van más allá de una descripción informal del principio fundamental y de los mecanismos que subyacen al surgimiento del diseño. El enfoque del diseño se encuentra así en una situación de inferioridad con respecto a los argumentos formales de la genética de poblaciones, cuyas conclusiones a menudo parecen contradecir la idea de optimización. Parece así que o bien se formaliza el mecanismo de la evolución a costa de renunciar a la idea darwiniana de que la selección explica el diseño, o bien se salva ésta última a costa de quedarse en el ámbito de las narraciones puramente cualitativas.

Grafen se propone superar este *impasse* y desarrollar un modelo formal, que llama **matemática de la optimización** (en contraposición a la matemática del movimiento de los



modelos genéticos), capaz de capturar la idea del diseño. Su punto de partida es la consideración, de tintes adaptacionistas, de los organismos como soluciones a problemas (Grafen 2002: 86); y la herramienta a la que recurre es el formalismo de los programas de optimización. En matemática, informática y economía, un programa de optimización consiste en la selección del elemento óptimo de entre un conjunto de posibles alternativas: en el caso más simple, el problema de optimización consiste en maximizar (o minimizar) una función, calculando su valor para un conjunto de valores de sus variables, limitadas por ciertas restricciones<sup>13</sup>.

El programa de optimización modeliza así un determinado sistema identificando un *decisor* que escoge el valor del *instrumento* dentro de un *conjunto de valores admisibles* para optimizar el valor del *maximand*. El maximand es la función cuyo valor el decisor busca maximizar: por ejemplo, el retorno de la inversión financiera de un determinado importe o la distancia recorrida por un avión con una cierta cantidad de combustible. Retorno económico y distancia recorrida son funciones respectivamente de las variables ‘porcentaje de inversión en renta fija y renta variable’ y ‘velocidad media’. Estas variables son los instrumentos de los dos problemas de optimización, cuyos valores el decisor puede fijar libremente dentro de unos límites: los porcentajes deben pertenecer al rango  $[0,1]$  y las velocidades máximas y mínimas del avión está determinada por sus características técnicas y por las leyes de la dinámica de fluidos. Si el piloto decide mantener una velocidad muy elevada, recorrerá en poco tiempo una gran distancia, pero se quedará rápidamente sin combustible; en el caso contrario, podrá volar por mucho más tiempo, pero la distancia recorrida en el mismo tiempo será menor: el problema será entonces elegir una velocidad que permita el mejor compromiso entre consumo de combustible y distancia recorrida.

Por ejemplo, si se quiere optimizar el coste del material metálico utilizado para fabricar una lata de refrescos de forma cilíndrica y de volumen 0,33 litros, el instrumento podría ser el radio  $r$  de la base de la lata, el minimand<sup>14</sup> (puesto que se quiere minimizar) sería la superficie  $S$  total de la lata, y el vínculo sobre  $r$  sería que el volumen  $V$  es igual a 0,33 litros: la solución del problema<sup>15</sup> muestra como las latas comerciales no optimizan la cantidad de aluminio utilizada. Sin embargo, desde hace unos años han aparecido latas que tienden a las medidas óptimas (que

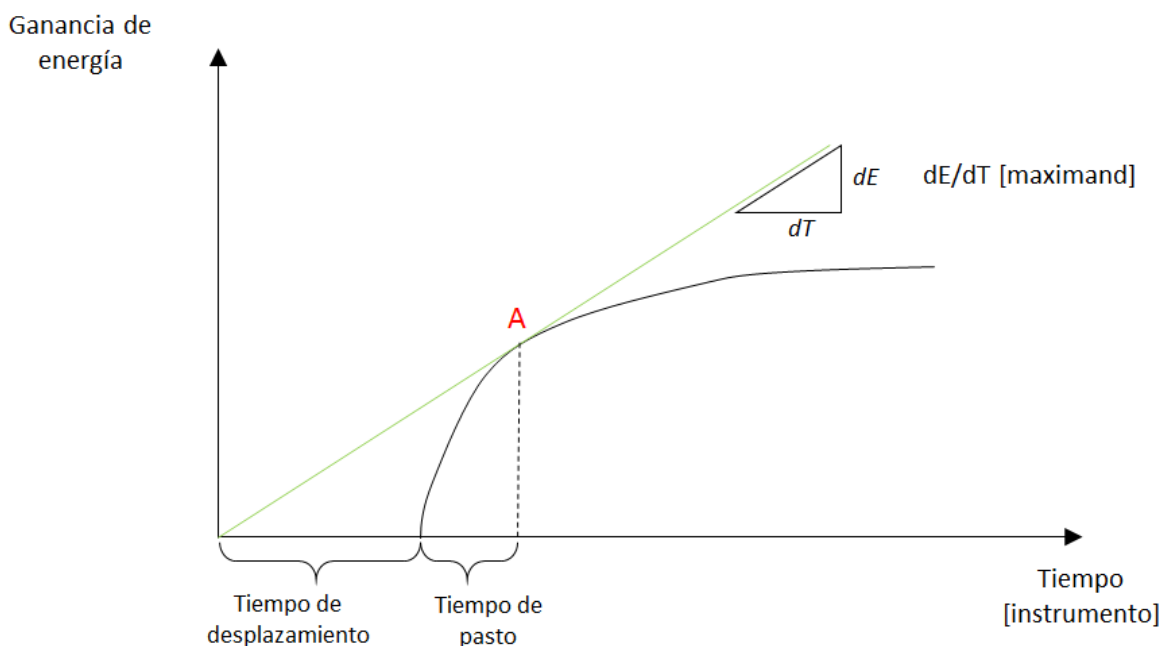
<sup>13</sup> Wikipedia, entrada *Mathematical Optimization*, agosto 2014.

<sup>14</sup> La optimización puede tener que ver con un máximo (por ejemplo, la distancia recorrida del ejemplo anterior) o con un mínimo, por ejemplo un coste, como en este ejemplo. En este caso, se habla de minimand. Todo programa de minimización se puede transformar en uno de maximización: por ejemplo, podemos buscar maximizar el beneficio que, si se fija un precio por la lata, equivale al programa Max [precio – coste ( $r$ )].

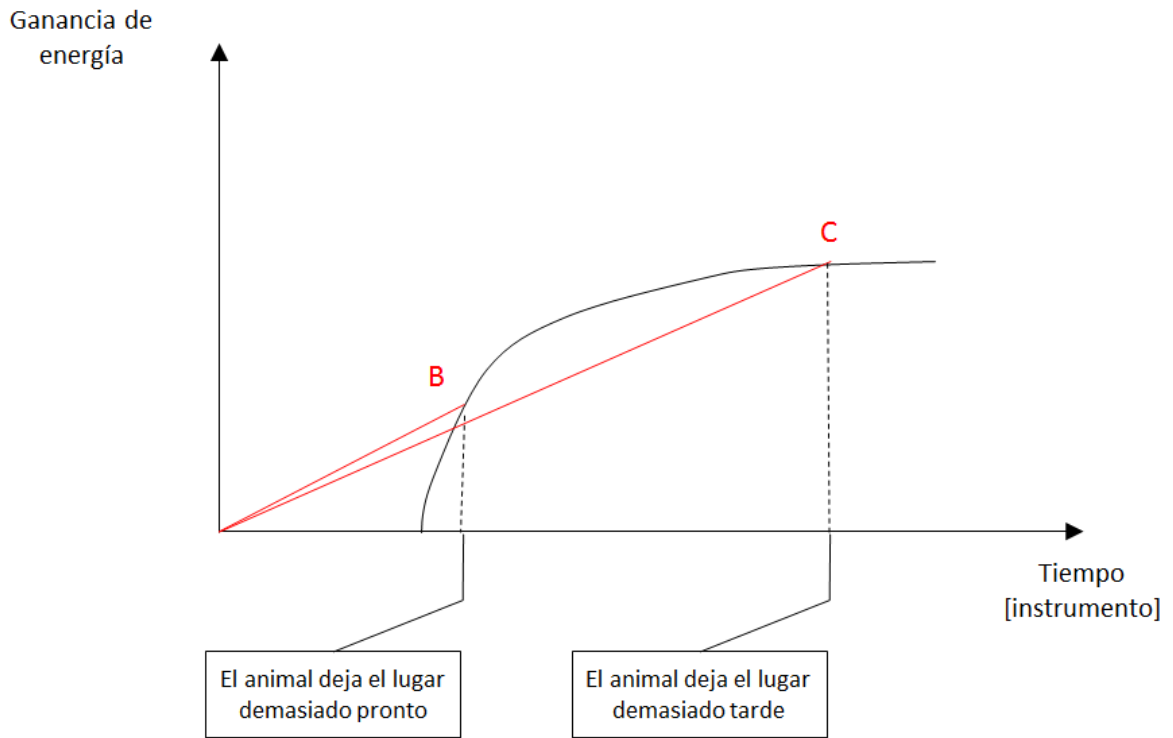
<sup>15</sup> Si aproximamos la lata a un cilindro de radio  $r$  y altura  $h$ , su superficie total es  $S = 2 \pi r (h + r)$  y su volumen es  $V = \pi r^2 h$ . El programa de optimización es: min  $S$ , con  $V = 0,33$  l. Sustituyendo  $h = V/\pi r^2$ , se obtiene  $S = 2 V/r + 2 \pi r^2$ . Igualando a cero su derivada  $S' = -2 V/r^2 + 4 \pi r$ , se obtiene el valor óptimo de  $r \cong 1,78$  cm.

son, por otra parte, probablemente inalcanzables a causa de otros vínculos ligados a la morfología de la mano y a la producción y embotellamiento de las latas).

Aunque son más comunes en la teoría económica, los programas de optimización no son algo del todo nuevo en biología. En la teoría del *optimal foraging* (Sinervo 1997: 114-115), por ejemplo, se considera como instrumento la suma  $T$  del tiempo dedicado por el individuo a moverse hacia un nuevo lugar de pasto (tiempo en el que la ganancia de energía es nula) y del tiempo en el que permanece en ese lugar (tiempo en el que la ganancia de energía es positiva pero decreciente), y como maximand el ratio  $E/T$  de energía ganada por unidad de tiempo. Puesto que la relación entre  $E$  y  $T$  no es lineal, llega un momento a partir del cual la mejor elección para el individuo es desplazarse a un nuevo lugar, a pesar del tiempo improductivo que eso comporta. Los dos gráficos siguientes resumen el problema y ejemplifican la mecánica de un programa de optimización: la inclinación de la línea roja mide el valor del maximand  $E/T$  y es lo que se debe optimizar. Se busca la línea tangente a la curva  $E = E(T)$ , y el punto de tangente determina el tiempo óptimo (punto A en el primer gráfico), ya que cualquier otro punto conlleva una recta de inclinación  $E/T$  menor (puntos B y C en el segundo gráfico)<sup>16</sup>.



<sup>16</sup> Ejemplo, tablas incluidas, de Sinervo (1997): 113-114



## 3 La propuesta de Grafen

### 3.1 *Objetivos e hipótesis*

#### 3.1.1 *Objetivos*

Hemos visto que un elemento clave de la idea de Darwin es que la selección natural empuja a los organismos a actuar como si maximizaran su eficacia; sin embargo, no solo se trata de una hipótesis no formalizada aún, sino que los modelos formales de la genética de poblaciones parecen más bien invalidarla. Grafen se propone así, por un lado, introducir un nuevo formalismo para la noción de diseño del argumento darwiniano y, por el otro, definir unas vinculaciones entre ese formalismo y la ecuación de Price, que considera en la base de todo modelo evolutivo de la genética (Birch 2014: 176). Se trata de vincular las dos formas alternativas de ver la selección natural: la matemática del movimiento, que define los cambios en las frecuencias genéticas, y la matemática de la optimización, que une forma y función, mostrando que alelos y organismos no son alternativas irreconciliables como objeto de la selección natural (Grafen 2008: 423, Huneman 2014: 273-274).

La figura 1 resume los aspectos principales de los dos enfoques y de las relaciones (actuales y propuestas por Grafen) que se dan entre ellos. El bloque A detalla los mecanismos que pueden modificar la composición genética de una población, entre ellos la selección natural. La genética de poblaciones ha desarrollado modelos formales (representado por las flechas  $\alpha$ ) para dar cuenta del efecto de cada uno de ellos en la evolución de las frecuencias de genes entre generaciones. Entre los diferentes mecanismos del bloque A, el teorema de Fisher aísla la selección natural, obviando los demás, y considera únicamente la eficacia como rasgo fenotípico (flecha  $\alpha_2$ ); mientras que la ecuación de Price resume el efecto de los demás mecanismos en su segundo término y es más general en cuanto a rasgos considerados (flechas  $\alpha_1$  y  $\alpha_2$ ). Sin embargo, ambas, sin negar la existencia de otras fuerzas evolutivas, consideran que la selección natural es la más importante<sup>17</sup>, porque es la única que puede llevar al surgimiento *no casual* y a la acumulación *sistemática* de mejoras. Cambios ligados a la deriva genética o a mutaciones *no son sistemáticos y están ligados a acontecimientos azarosos*: aunque importantes en genética de poblaciones, no se considera que contribuyan de forma consistente al diseño. De acuerdo con esta postura, Grafen incluye en su modelo únicamente el efecto de la selección natural e ignora

---

<sup>17</sup> Recordamos que Price sugiere que el segundo término de su ecuación (el término que recoge los efectos de mutaciones y deriva genética) se puede ignorar en poblaciones estables; y es gracias a esta simplificación que reduce el teorema de Fisher a un caso particular de su fórmula.

la influencia de elementos del entorno (entendido en sentido amplio)<sup>18</sup>. En palabras de Grafen: “Asumimos una transmisión imparcial (*unbiased*)” (Grafen 2008: 427, traducción mía).

La idea darwiniana se resume en las flechas ‘a’, que *informalmente* liga la selección natural al diseño del fenotipo C, a través de consideraciones asimismo *informales* sobre cómo mejoras en la eficacia moldean los demás rasgos del organismo (flecha ‘b’). Es evidente que, más allá del argumento informal de Darwin (flecha a), no existe un vínculo *formal* entre los dos extremos de la figura, entre la selección natural (bloque A) y sus efectos genéticos (bloque B) por un lado, y la maximización de la eficacia individual y la optimización de rasgos fenotípicos (bloque C) por el otro: la definición de estos vínculos (flechas  $\beta$ ) es el objetivo del proyecto de Grafen<sup>19</sup>.

La vinculación ( $\beta$ ) que descubre Grafen es bicondicional: la selección natural, lleva una población al equilibrio si y solo si cada individuo alcanza el fenotipo óptimo (Sarkar 2014: 250), es decir, el fenotipo cuyos rasgos conllevan una eficacia mejor que cualquier otra alternativa posible. Se muestra así que existe un isomorfismo entre programas de optimización y dinámica de la selección natural. La adaptación es diseño y para maximizar la eficacia están diseñados los organismos.

---

<sup>18</sup> Como, por ejemplo, segregación y sistema de apareamiento, cuyos efectos no contribuyen a la optimización de rasgos y al diseño (Grafen 2002: 90)

<sup>19</sup> Grafen, como hemos visto, cree que los modelos de Fisher y Price son insuficientes para establecer los, y que se limitan a trazar la evolución de las frecuencias genéticas, sin apuntar a la optimización del fenotipo (Grafen 2002: 77).

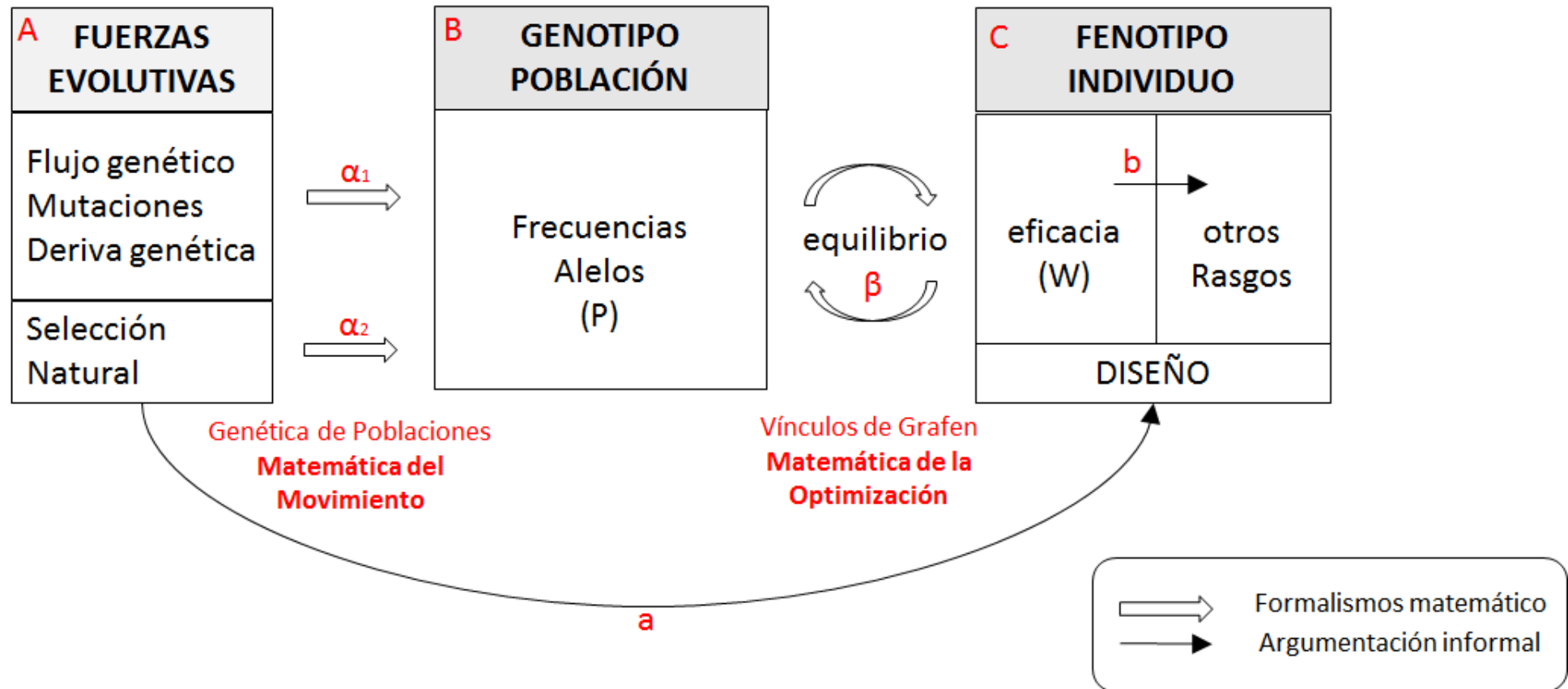


Figura 1

El proyecto tiene, además de su valor teórico, una utilidad pragmática (Grafen 2007: 1247), ya que:

- proporciona, a través del Maximand, una definición objetiva y mensurable de eficacia, definición que los biólogos no suelen explicitar. Se trata de una formulación que cumple con las características deseables del concepto de eficacia:
  - ✓ cada individuo debe tener un valor global de eficacia, y no uno por cada locus, valor que debe indicar la contribución del individuo al pool genético de la especie;
  - ✓ la eficacia deber ser lineal: a eficacia doble, la contribución del individuo debe ser doble;
  - ✓ las medias de eficacia deben ser aritméticas, calculadas por la probabilidad de ocurrencia de los fenotipos;
  - ✓ los rasgos fenotípicos deben ser seleccionados por su contribución a la eficacia;
- permite medir hasta qué punto la selección natural contribuye a la optimización del diseño, en comparación con otras fuerzas evolutivas;
- aclara que la unidad de selección es el individuo, y no la población ni el gen.

El programa tiene además la ventaja de que el modelo propuesto es muy general y puede aplicarse a situaciones muy diferentes y a una amplia gama de hipótesis (Grafen 2008: 431): de hecho, Grafen lo ha ido complicando en versiones sucesivas, hasta considerar el elemento estocástico ambiental, la interacción social y la presencia de clases heterogéneas de individuos.

### **3.1.2 Hipótesis**

#### **3.1.2.1 La selección maximiza la eficacia**

Para formalizar el argumento darwiniano de la selección natural como fuente (principal) de la evolución y del diseño, Grafen se centra en la eficacia como parámetro a maximizar, a través de la elección individual de un fenotipo: a cada fenotipo se asocia un valor que representa su éxito y se presume que, en la naturaleza, se encontrarán aquellos que tengan, de entre todos los viables, los valores más altos.

Hemos visto que la eficacia mide la capacidad de sobrevivir y reproducirse, es decir, de contribuir al pool genético de la siguiente generación; que se puede definir con respecto al genotipo o al fenotipo, aunque en ambos casos dependa también del entorno; y que se puede entender como característica individual o como media de un conjunto de individuos. La eficacia de un individuo está ligada a su fenotipo, que a su vez depende del genotipo y del entorno: sin

embargo, el impacto del entorno será en promedio el mismo para todos los individuos de un grupo, luego individuos con genotipos parecidos tenderán a manifestar eficacias parecidas.

Los modelos de genética de poblaciones, como es de esperar, consideran la *eficacia media*, y no la *individual*: Maynard Smith, por ejemplo, afirma que “la eficacia es una propiedad de un conjunto de individuos, no de un individuo [...] ‘número esperado de descendientes’ significa el número medio, no el número producido por un individuo” (Maynard-Smith 1998: 36). Grafen, al contrario, considera la eficacia individual porque, como se verá, el individuo es el agente decisivo en su modelo de optimización.

Los modelos de genética de poblaciones, como ya se ha subrayado, no apuntan a que la eficacia se maximice, como es evidente en algunos casos notorios:

1. *Overdominance*: aunque el heterocigoto es más eficaz que los dos homocigotos, en equilibrio no habrá únicamente heterocigotos, puesto que cada generación estará compuesta por un 50% de heterocigotos y por otro 50% de homocigotos, aun en el caso en que ambos padres sean heterocigotos óptimos. El mecanismo de selección natural no logra optimizar toda la población;
2. Población de todos heterocigotos: si, en caso de *overdominance*, todos los individuos de una generación son heterocigotos óptimos, la generación siguiente tendrá solo el 50% de heterocigotos. La eficacia media se reduce;
3. Sexos separados: si los homocigotos son más eficaces que los heterocigotos, y todos los machos son homocigotos AA y todas las hembras homocigotos BB, la siguiente generación siguiente estará compuesta toda por individuos heterocigotos subóptimos.

En el primer caso, la eficacia media podría aumentar pero no lo hace; en los demás casos, la eficacia decrece (Grafen 2014a: 158). En conclusión, cuando la eficacia depende de todo el genotipo, puede disminuir de una generación a la siguiente; y aunque se incrementa, no lo hace a un ratio máximo; finalmente, aunque se mueva hacia un equilibrio, éste no es necesariamente la configuración que maximiza la eficacia media (Ewens 2014: 198).

Estos casos, según Grafen, no invalidan la idea que la selección maximiza la eficacia: el hecho que la selección empuje hacia la maximización de la eficacia no significa que lo consiga siempre. El mecanismo de la selección natural marca una *tendencia* a la optimización que, si es contrarrestada por otros fenómenos, no se concreta necesariamente. Es lo que ocurre en el fallo de optimización de los casos citados, que son de todas formas raros y no invalidan las consideraciones generales de optimización. Se trata de una postura cercana a la adaptacionista, aunque no se compromete con la tesis que la selección siempre maximiza la eficacia: en algunos casos, la puede reducir (Sober 1996: 202).



### 3.1.2.2 El genotipo no es importante para entender las funciones del fenotipo

Darwin no conocía el mecanismo de herencia de rasgos y no pudo basar su argumentación en consideraciones genéticas. En el *Origen* escribe: “Nuestra ignorancia de las leyes de variación es profunda”<sup>20</sup>; y tanto es así, que no rechaza la teoría de herencia de caracteres adquiridos de Lamarck. Grafen mantiene esta independencia en su formalización, y formula la hipótesis ‘fuerte’ de que no es necesario conocer la base genética del fenotipo para entender sus funciones. Este desacoplamiento entre genes y funciones se justifica porque:

- éstas últimas se configuran como consecuencia de procesos de maximización de la eficacia, y no por codificación genética;
- la misma función puede basarse en configuraciones genéticas diferentes;
- el mismo rasgo fenotípico puede tener funciones diferentes.

El proyecto del darwinismo formal se propone entonces aclarar cómo y por qué es posible entender la función sin conocer la genética, como ocurre por ejemplo con el fenómeno del mimetismo: “Uno de los objetivos principales del proyecto del Darwinismo formal es ayudar a mostrar que la estructura genética exacta se puede ignorar en muchos casos” (Grafen 2014a: 170)

A esta hipótesis, que es *a priori* y no una constatación empírica, se refiere Grafen como el *gambit fenotípico*. En este aspecto, el proyecto se acerca a la postura adaptacionista, que se centra únicamente en los rasgos fenotípicos y defiende que, si un rasgo es ventajoso, antes o después aparecerá una combinación genética (por mutación o recombinación) que lo codifique: la consideración del genotipo en un modelo no aportaría por tanto nada a su capacidad explicativa (Sober 1996: 210). De hecho, los cambios genéticos que no se reflejen en el fenotipo son invisibles para la selección, lo que explicaría porque se mantiene tanta variedad genética (Gould 1989b: 107).

La eficacia, según Grafen, es así maximizada para un amplio conjunto de arquitecturas genéticas, independientemente de si incluyen uno o varios loci, si presentan epistasia, o *dominance*, etc... e independientemente del sistema de apareamiento: para cada sistema genético y cada sistema de apareamiento, en equilibrio la eficacia es maximizada y es la misma para cualquier arquitectura genética (Orzack 2014: 260)

En conclusión, el objetivo de Grafen es especificar los vínculos entre fenotipo y eficacia, pero deja sin especificar aquellos entre genotipo y fenotipo (Grafen 2002: 77). Su objetivo final

---

<sup>20</sup> Citado en Ruse (1989): 74, traducción mía

es mostrar que una amplia gama de modelos genéticos admite una interpretación de su *equilibrio* en términos de optimización *individual* (Grafen 2002: 86). En este punto no se separa de la ecuación de Price, que tampoco considera la relación entre genética y fenotipo, y se limita a mostrar la evolución de la población en términos de covariancia entre genética y eficacia de los individuos (Huneman 2014: 273-274); pero, mientras la ecuación de Price no explicitaba las relaciones entre fenotipo y eficacia, veremos que Grafen las incluye en su modelo (Grafen 2002: 77). La figura siguiente compara las hipótesis de los dos enfoques:

	genotipo	→	fenotipo	→	eficacia
Price		indeterminado		indeterminado	
Grafen		indeterminado		determinado	

Una de las ventajas del enfoque de Grafen es que, al evitar comprometerse con detalles genéticos, recurre a conceptos que son moneda corriente en las discusiones biológicas: la eficacia individual se puede medir, mientras que el conocimiento completo de la dinámica genética (gametos de todos los padres, detalles de la segregación, etc...) es hoy en día inalcanzable. Además, el enfoque genético no puede explicar la estructura de los organismos, su plan global: se trata de un nivel explicativo inadecuado para dar razón del diseño y de la optimización (que, de hecho, niega).

### 3.1.2.3 La unidad de selección

Darwin considera que es el individuo quien ‘encaja’ más o menos bien con su entorno y, aunque casi no utilice la palabra ‘eficacia’ en el *Origen*, argumenta que es aquello que explica el éxito de los individuos sujetos al proceso de selección natural (Krimbas 2004: 186). No es de extrañar, entonces, que, en el proyecto del darwinismo formal, el agente maximizador, la unidad de selección, sea el *individuo*: por un lado, la maximización se refiere a la *eficacia individual*; por el otro, es el individuo, y no el grupo ni la especie ni un gen, quien posee un fenotipo (Grafen 2014a: 160).

Gardner (2014a: 211-212) respalda esta postura recurriendo a los dos aspectos de la definición de diseño propuesta por Paley:

- la relación entre las partes: solo el individuo y el grupo, pero no el gen, tienen suficientes rasgos como para mostrarla;

- el esquema: solo el individuo y los genes, pero no el grupo, tienen suficiente integridad adaptativa como para mostrar un esquema.

Luego, solo el individuo reúne ambas características y puede ser considerado portador de diseño.

Shelton y Michod (2014: 219-222) apoyan la idea del individuo como unidad de adaptación porque tiene rasgos que parecen compartir un objetivo común y porque deja descendencia dependiendo de su fenotipo. Haig (2014: 234) considera que el hecho de que el organismo es destacado y los genes ocultos puede ser otra buena razón para centrarse en el primero.

### 3.2 *Un sencillo modelo formal*

Para llevar a cabo el proyecto de formalización de la teoría de Darwin, Grafen crea un modelo de evolución de una población basado en el enfoque genético y otro basado en el enfoque del diseño, y demuestra que el primero se puede interpretar y traducir en términos del segundo, así que, *en condiciones de equilibrio, ambos dan los mismos resultados*; y que, además, el hecho que den los mismos resultados es condición necesaria para que se dé un equilibrio. La traducción de un modelo al otro se concreta, desde el punto de vista formal, mostrando que existen unos vínculos necesarios entre los respectivos resultados. Grafen considera además que su teoría se aplica también cuando no alcanza una situación de equilibrio, puesto que puede explicar el porqué.

#### 3.2.1 **Supuestos fundamentales y Exclusiones simplificadoras**

Grafen se apoya en unos supuestos fundamentales y estipula unas exclusiones simplificadoras: mientras los primeros recogen el núcleo de su idea y no se pueden eliminar sin abandonar el proyecto entero de la formalización, recurre a las segundas para desarrollar una versión básica del modelo, pero las elimina en versiones posteriores más complejas. Los modelos resultantes, sin embargo, son disyuntos, en el sentido que no hay ninguno en el cual se eliminen todas las hipótesis a la vez: la definición de tal modelo global es el objetivo final, todavía no alcanzado, del programa del darwinismo formalizado,

Los supuestos fundamentales del modelo son dos:

- ***Función a optimizar (Maximand) única y común a todos los rasgos.*** Se trata de una consecuencia directa del enfoque en el individuo como unidad de selección: equivale a postular

que la selección actúa sobre un rasgo de la misma forma si el rasgo es determinado por un único locus o varios; y que además actúa de forma consistente en diferentes rasgos. Esto conlleva que las varias partes de un individuo (por ejemplo, los diferentes órganos) funcionan en armonía como si tuviesen un único objetivo. Los modelos dinámicos que se centran en una arquitectura genética concreta no pueden explicar esta aparente comunión de fines de las partes de un organismo (Grafen 2002: 80)

- **Strategic Equivalence** (también definida como *Pairwise Exchangeability*). Se supone que los individuos se distinguen entre sí únicamente por sus genotipos y fenotipos, pero por ningún otro aspecto (como por ejemplo, elementos culturales, cuidados de los padres, etc...). El entorno es el mismo para cualquier individuo, no existe ninguna relación a priori entre alelo o genotipo y entorno. Esto permite que todos los individuos sean iguales en cuanto a eficacia potencial, que maximicen la misma función y sigan la misma estrategia: se pueden ‘intercambiar’ sin que esto, a paridad de otras condiciones, modifique la estrategia óptima a seguir (Grafen 2008: 428).

Las principales exclusiones del modelo inicial, que se eliminan en versiones sucesivas, son las siguientes:

- **Incertidumbre.** Se considera un entorno sin incertidumbre: los elementos que identifican el individuo (su fenotipo realizado y su eficacia) no dependen de elementos del entorno, sea local (específico para cada individuo) o global (común a todos los individuos). Un ejemplo del primer tipo de incertidumbre es la posibilidad que un individuo sufra un accidente que modifica su eficacia; un ejemplo del segundo tipo es la variabilidad casual de disponibilidad de comida debida a variaciones climáticas (Grafen 2008: 428).
- **Interacción social.** Se considera que no existe interacción social entre los individuos, que la eficacia de un individuo depende únicamente de su genotipo y fenotipo, y no se ve afectada por el genotipo y fenotipo de otros, ni siquiera de forma indirecta, a través del entorno. Un ejemplo de influjo directo es la actitud altruista por parte de parientes; un ejemplo de influjo indirecto sería la reducción del éxito relativo de una estrategia de caza si todos los miembros del grupo la copian. Esto significa que se excluyen también los casos de *frequency-dependent selection* (Grafen 2006a).
- **Clases de individuos.** Se asume que todos los individuos son iguales, y que no se pueden distinguir clases con diferentes características (como por ejemplo machos/hembras, o individuos de diferentes alturas) que influyan de forma directa en la eficacia: ninguna clase es identificable a priori por tener una ventaja o desventaja en eficacia (Grafen 2006b).

Grafen se propone construir un modelo que liga genotipo, fenotipo y eficacia. El sentido de todas estas limitaciones es limitar la determinación de la eficacia por parte de elementos diferentes al fenotipo individual, y de éste por parte de elementos ajenos al genotipo individual.

### 3.2.2 Reformulación de los modelos de genética de poblaciones

Grafen recurre a la ecuación de Price como modelo de genética de poblaciones. Recordemos que esta ecuación no es más que una equivalencia matemática que no especifica ningún lazo causal entre genética y características de la población: lo que explica a la vez su generalidad y su insuficiencia dinámica. La ecuación no establece de hecho ninguna relación entre genotipo y fenotipo, ni entre éste y la eficacia: como ya se ha dicho, Grafen se propone identificar unos vínculos que determinen esta segunda relación, dejando indeterminada la primera. Hay sin embargo que aclarar en qué consisten estos vínculos, ya que puede parecer, a una primera lectura de los textos de Grafen, que quiera determinar una función que liga eficiencia a fenotipo y otra para vincular fenotipo a genotipo, y no se entendería entonces por qué dice a la vez que no quiere concretar esta segunda vinculación. El hecho es que Grafen deja indeterminada ambas funciones, pero establece, tomándolas del programa de optimización, unas ‘condiciones de frontera’ para la segunda, unas condiciones que debe cumplir en situación de equilibrio. Solo en este sentido ‘débil’ se puede decir que queda determinada la relación entre eficacia y fenotipo, y en absoluto en el sentido ‘fuerte’ de especificar una función entre las dos variables.

Para poder utilizar la ecuación de Price, Grafen limita su ámbito de aplicación con las consideraciones siguientes:

- En la población no se dan mutaciones, la meiosis es correcta, y no hay selección entre los descendientes. De esta forma es posible ignorar el segundo término de la ecuación de Price, ya que la diferencia entre los  $P_i$  de padres e de los hijos es siempre nula: las variaciones en la  $P$  media entre generaciones se debe a variaciones en las frecuencias de los genes debidas a diferentes eficacias, y no a variaciones por transmisión;
- Todos los loci tienen el mismo mecanismo de herencia. Si esto no fuese el caso, cada forma de herencia tendría un maximand diferente, pero la unicidad del maximand es uno de los supuestos fundamentales del programa (es, de hecho, el primero de los supuestos fundamentales);

- Cada individuo de la población tiene la misma probabilidad de aparecer en la población. En caso de población infinita, esto significa que cada individuo tiene una probabilidad *a priori* nula.

La ecuación de Price se puede entonces escribir como:

$$\Delta P = \text{Cov} (P_i, W_i/W) \quad [4]$$

Grafen introduce dos funciones (como ya se ha comentado, en si mismas indeterminadas):

- una que liga la eficacia al fenotipo  $\phi_i$ :  $W_i = W(\phi_i) = \omega(\phi_i)$ , para explicitar que *ningún otra variable* influye en la eficacia;
- una que liga el fenotipo al genotipo  $\Gamma_i$ :  $\phi_i = v(\Gamma_i)$

Uniéndolas las dos funciones y sustituyéndolas en la ecuación [4] se obtiene:

$$\Delta P = \text{Cov} (P_i, \omega(v(\Gamma_i))) \quad [5]$$

Esto es el modelo dinámico que Grafen usa en su demostración.

Volvemos a subrayar dos puntos:

- ambas funciones  $\omega$  y  $v$  son indeterminadas, y no es entonces en este nivel en el que Grafen se distingue de Price en su afán para detallar la relación entre fenotipo y eficacia: se ha limitado a postular unas funciones *a una única variable* para ambas relaciones y a introducir una nueva notación;
- ambas funciones son compartidas por todo individuo.

### 3.2.3 Modelos de optimización

El segundo paso del proyecto de Grafen es la definición de un programa de optimización, a través de una interpretación relevante de los parámetros de éste:

- el *instrumento* es el **fenotipo individual**: el individuo resuelve el problema de optimización si su fenotipo da lugar al valor máximo posible del maximand. El instrumento es la palanca de la que dispone el individuo para definir su estrategia: puede ser cualquier rasgo (físico o de comportamiento) sobre el cual actúe la selección natural y que tenga algún impacto sobre el éxito reproductivo: la distribución sexual de los descendientes, la masa corporal, el comportamiento, etc... En palabras de Grafen: “[es] cualquier cosa sobre la cual actúe la selección natural: [...] ratio de sexos en los descendientes, tiempo de pasto, masa corporal [...]” (Grafen 2007: 1244, traducción mía);

- el *conjunto de posibles valores* para el fenotipo refleja **limitaciones fisiológicas, físicas, psicológicas, informacionales**, respondiendo a preguntas como: ¿qué puede hacer un animal?, ¿qué eventos pueden condicionar su comportamiento?, ¿cuál puede ser el producto de una mutación? Se trata de vínculos que unen forma y función (Grafen 2008: 424);
- el *maximand* es el **nivel de éxito** correspondiente a cada elección de instrumento, es decir, de fenotipo (Grafen 2007: 1247).

El programa de optimización, tal y como lo interpreta Grafen, **no incluye explícitamente, como se ve, ninguno de los aspectos que aparecen en los modelos genéticos**: poblaciones, generaciones, genes, frecuencias individuales o medias. **La relación entre optimización y matemática del movimiento no es en absoluto obvia**: la tarea del Proyecto del Darwinismo Formal es justamente unir los dos enfoques, identificando qué cantidad derivada del enfoque dinámico puede jugar el papel de Maximand en el enfoque de optimización. Esa cantidad será la que se considere como “eficacia” (Grafen 2008: 424-425).

El programa de optimización se puede formalizar como sigue:

$$\phi_i \max f(\phi_i), \text{ donde } \phi_i \text{ pertenece a } \Phi \quad [6]$$

$\phi_i$  es el fenotipo *individual*: no se trata de una media relativa a una población.  $\phi_i$  podría por ejemplo referirse a la altura del individuo. La función  $f$  mapea simplemente los diferentes valores de  $\phi_i$  en un conjunto de valores cuya interpretación es a priori arbitraria: podría ser la longevidad, o la ganancia energética, o (pero no necesariamente) la eficacia. Para cada una de estas características, sería posible identificar, por ejemplo anulando la derivada de la función, el fenotipo que la maximizase.

En general, esperaríamos encontrar dos relaciones entre un programa de optimización y el proceso de selección natural (Grafen 2002: 84):

- si hay varias estrategias disponibles, es decir, varios fenotipos en la población (por ejemplo, diferentes tiempos de permanencia en un lugar de pasto, como en el ejemplo del *optimal foraging*), sus frecuencias relativas variarían dependiendo del valor de  $f$  relativo a cada una de ellas;
- si aparecen mutaciones que dan lugar a nuevos fenotipos (por ejemplo, a nuevos tiempos de permanencia), el resultado de la selección en el largo plazo será una solución al programa de optimización, ya sea a través de la estabilización de una frecuencia relativa para el nuevo fenotipo o a través de su desaparición.

### 3.2.4 Traducción de los modelos de genética de poblaciones a programas de optimización

Todo modelo de genética de poblaciones es descriptible a través de la ecuación de Price, y más en general a través de la versión de esta ecuación propuesta por Grafen. La idea es ahora asociar al mismo modelo, como descripción alternativa, un programa de optimización y mostrar que deben existir algunos vínculos que valen siempre que el sistema esté en equilibrio (Huneman 2014: 273-274).

El problema fundamental para poder unir los dos enfoques es que los modelos de genética de poblaciones se refieren a una población identificada por frecuencias genéticas, mientras que los modelos de optimización se refieren a individuos caracterizados por un fenotipo. Sin embargo, es posible traducir uno en el otro.

El primer paso de la traducción entre modelos es suponer que **la función f a maximizar en el programa de optimización coincide con la eficacia en la ecuación de Price:**

$$f = \omega$$

Es posible establecer esta igualdad gracias a los dos supuestos estipulados por Grafen:

- es posible asociar a todo individuo el mismo maximand;
- el razonamiento que se lleva a cabo para un individuo cualquiera  $i$  es así extensible a cualquier otro individuo  $j$ , y la entera población.

El maximand es así la eficacia: de hecho, en la óptica de Grafen, es la única manera de proporcionar una definición formal de la eficacia. Es una función que, independientemente de las limitaciones propias de cada individuo, comparten todos ellos. El paso de los modelos de genética de poblaciones a los de optimización se basa en esta unicidad: si varios individuos maximizaran funciones diferentes, las vinculaciones de Grafen dejarían de valer.

El segundo paso de la traducción que proporciona la conexión con la genética de poblaciones se basa en la consideración que **las limitaciones que determinan el conjunto de posibles valores del instrumento en el modelo de optimización están determinadas y limitadas por la genética**. Es interesante notar cómo, implícitamente, al considerar que los comportamientos también están determinados por la genética, se asume una postura cercana a la sociobiología.

La figura 2 resume los elementos de los dos modelos y las relaciones estipuladas entre ellos:



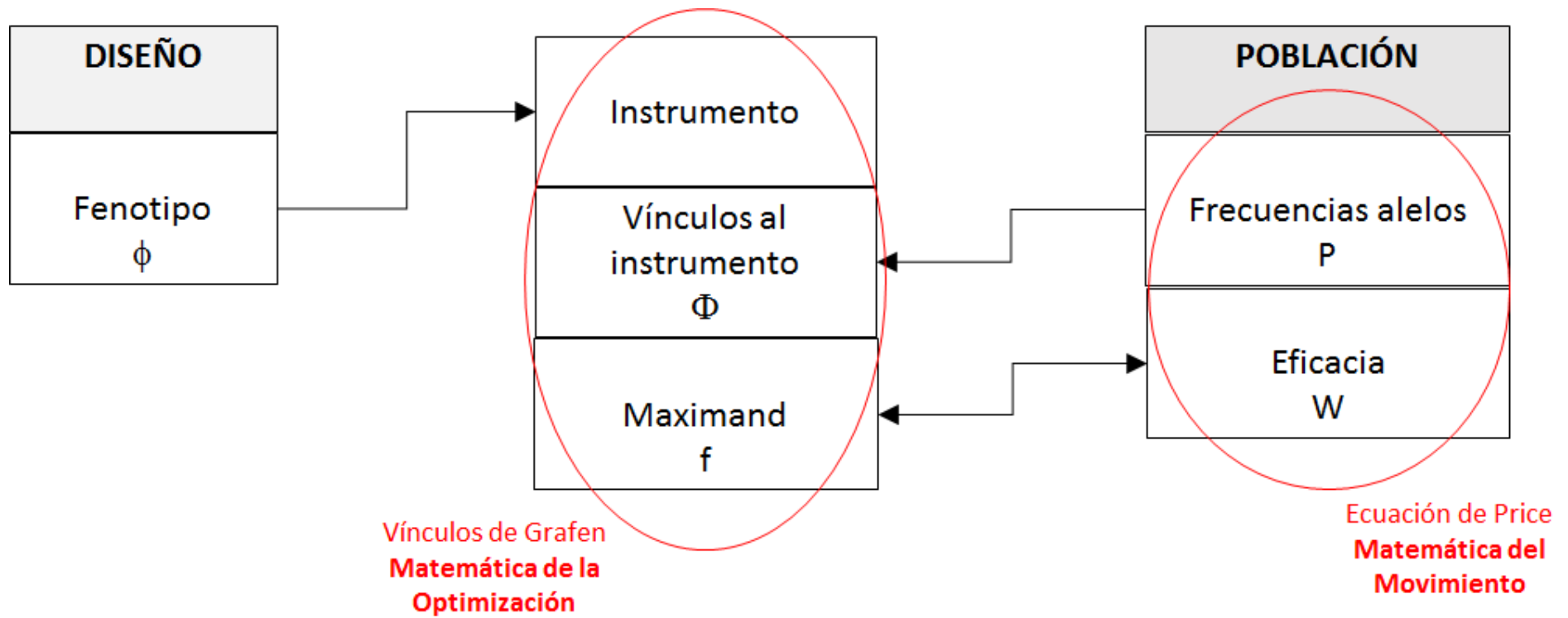


Figura 2

### 3.2.5 Vínculos entre modelos en estado de equilibrio

Grafen define en primer lugar dos conceptos puramente dinámicos (Grafen 2008: 425):

- ausencia de ámbito para la selección (*no scope for selection*): se da si toda combinación  $P_i$  de frecuencias de genes es constante entre una población y la siguiente, es decir, si  $\Delta P = 0$ . Se trata de una situación en la que la población es genéticamente homogénea y la selección no puede diferenciar entre individuos porque, bajo las hipótesis formuladas, individuos genéticamente iguales tienen el mismo destino reproductivo (es decir, la misma eficacia);
- ausencia de potencial para la selección (*no potential for selection*): se da si, en caso de ausencia de ‘ámbito para la selección’, la aparición de un genotipo mutante no se extiende. Esto equivale a que  $\Delta P(\text{en presencia del mutante}) < 0$ , es decir, que la eficacia del mutante es menor de la eficacia de los individuos de la población, como se deduce fácilmente. Supongamos que los individuos tengan estrategias  $\phi_i$  que conlleven, por la hipótesis de ausencia de ámbito para la selección, todos la misma eficacia  $\omega(\phi_i)$ , y que el mutante tenga un fenotipo  $\phi_a$  y una eficacia  $\omega(\phi_a)$  tal que  $\Delta = \omega(\phi_a) - \omega(\phi_i)$ . Notamos que esto no significa que todos los individuos tengan el mismo fenotipo, ni el mismo genotipo, sino únicamente que todos los fenotipos dan lugar al mismo valor de eficacia. Podemos escribir:

$$\begin{aligned} \Delta P(\text{en presencia de mutante}) &= \text{Cov}(P_i(\text{en presencia mutante}), W_i + \Delta) \\ &= \text{Cov}(P_i(\text{en presencia de mutante}), W_i) + \text{Cov}(P_i(\text{en presencia de mutante}), \Delta) \\ &= \text{Cov}(P_i(\text{en presencia de mutante}), \Delta) \end{aligned}$$

ya que  $\text{Cov}(P_i(\text{en presencia de mutante}), W_i) = 0$ , siendo  $W_i$  constante y siendo nula la covariancia entre cualquier variable y una constante.

Puesto que todos los miembros tienen la misma  $\omega(\phi_i)$ , se puede escribir<sup>21</sup>:

$$\Delta P(\text{en presencia de mutante}) = (n-1)/n^2 \times \Delta$$

El término  $(n-1)/n^2$  es siempre positivo, así que, para que  $\Delta P(\text{en presencia de mutante})$  sea negativo,  $\Delta$  también tiene que serlo, es decir  $\omega(\phi_a) < \omega(\phi_i)$ , que es lo que se quería mostrar.

Se llega así al corazón del proyecto de Grafen: la demostración de que existen unos vínculos necesarios entre la optimización del diseño y la dinámica genética (Grafen 2014a: 164). Los cuatro vínculos son (Grafen 2002: 87-88):

---

<sup>21</sup> Desarrollo en Grafen (2008): 425

- I. **Si todos los individuos resuelven el programa de optimización (diseño), entonces la variación esperada en la frecuencia de los genes es nula y ningún nuevo fenotipo se extendería por la población (dinámica genética).** Si todo individuo resuelve el programa de optimización, entonces todos los individuos tienen el mismo valor  $f(\phi_i)$ . Suponiendo  $f = \omega$ , esto significa que tienen la misma eficacia  $\omega(\phi_i) = \text{constante}$  y que entonces  $\Delta P = \text{Cov}(P_i, W_i) = \text{Cov}(P_i, \text{constantes}) = 0$ , que es la condición para que *no haya ámbito para la selección*. Por otro lado, el hecho de que todo individuo optimice el programa significa que todo  $f(\phi_i)$  no solo tiene el mismo valor, sino que ese valor es el máximo. Cualquier otra estrategia 'a' diferente de  $\phi_i$ , tendrá  $f(a) < f(\phi_i)$ . Puesto que  $f = \omega$ , esto equivale a que  $\omega(a) < \omega(\phi_i)$ , o  $\Delta < 0$ , que es la condición para que  $\Delta P < 0$ , que a su vez es la condición para que *no haya potencial para la selección*. Notase que, aun cuando la población haya llegado a un equilibrio estable, esto no significa que no puedan existir otras combinaciones genéticas mejores desde el punto de vista de la eficacia: es decir, la función  $f$  puede tener más de un máximo, pero la población no puede acceder a esa situación.
- II. **Si todos los individuos llegan al mismo valor de la función de optimización, pero no resuelven el programa (diseño), entonces la variación genética es nula, pero podría aparecer un mutante que se extienda por la población (dinámica genética).** Puesto que todos los individuos tienen el mismo valor de la función de optimización,  $\Delta P = 0$  por las mismas consideraciones el vínculo I: *no hay ámbito para la selección*. Sin embargo, ese valor no es el máximo posible, luego puede aparecer un mutante 'a' que alcance un valor  $f(a) > f(\phi_i)$ , es decir, que tenga  $\omega(a) > \omega(\phi_i)$ , lo que conllevaría a  $\Delta P > 0$  y su consecuente extensión por la población: *hay potencial para la selección*.
- III. **Si los individuos llegan a diferentes valores de la función de optimización (diseño), las variaciones en las frecuencias de los genes equivalen a la covariancia entre gen y eficacia (dinámica genética).** Si cada individuo tiene un valor  $f(\phi_i)$  diferente, también tendrá una eficacia  $W_i$  diferente, luego la covariancia  $\text{Cov}(P_i, W_i)$  no será nula: *hay ámbito y potencial para la selección* y se aplica la ecuación de Price.
- IV. **Si el cambio esperado en la frecuencia de cada gen es nulo, y no existe un posible fenotipo que pueda invadir el grupo (dinámica genética), entonces cada individuo resuelve el problema de optimización (diseño).** Si *no hay ámbito para la selección*, entonces  $\Delta P = 0$ , lo que se da solo si todo  $W_i$  es igual. Pero  $f = \omega$ , luego todos los individuos alcanzan el mismo valor de la función de optimización; además, puesto que *no hay potencial para la selección*,  $\Delta P < 0$  para

cualquier mutante  $a$ , luego  $\omega(a) < \omega(\phi_i)$ , y  $f(a) < f(\phi_i)$  para todo  $a$ ; es decir, el valor alcanzado por los individuos es el máximo posible.

La tabla siguiente resume los cuatro vínculos:

Lado DISEÑO		Vínculo	Lado DINÁMICA GENÉTICA	
Maximand $f(\Phi_i)$			ámbito para la selección	potencial para la selección
mismo valor para todo $i$	valor máximo para todo $i$			
sí	sí	$\rightarrow$ $\leftarrow$ (IV)	sí	sí
sí	no	(II) $\rightarrow$	no	sí
no	no	(III) $\rightarrow$	sí	sí

Es posible ilustrar gráficamente las situaciones correspondientes a cada vínculo (figura 3) trazando la función que liga la composición genética  $P$  a la eficacia  $W$  e identificando cada individuo de la población con un punto:

- el punto A representa un máximo local (vínculos I y IV): todos los individuos se encuentran en el mismo punto, lo que significa que no hay ámbito para la selección; además, cualquier mutante que explore una estrategia  $P^*$  diferente verá su eficacia disminuida, lo que significa que no hay potencial para la selección. El punto B es otro óptimo local distinto, al cual sin embargo la población A no puede llegar<sup>22</sup>;
- el punto C representa una población homogénea que no maximiza su eficacia (vínculo II): todos los individuos se encuentran en el mismo punto, pero algunos mutantes (y no todos:  $P^{**}$ , pero no  $P^{***}$ ) podrían mejorar la eficacia actual. No hay espacio, pero sí hay potencial para la selección;
- los puntos D1, D2, D3 representan una población donde hay espacio y potencial para la selección (vínculo III): los individuos no tienen eficacias idénticas, y además ninguno de ellos tiene la eficacia máxima posible.

<sup>22</sup> La distinción entre óptimo local y óptimo absoluto ya se da en los paisajes adaptativos de Wright, pero hay que recordar que Wright se refiere a rasgos y eficacia *medios* y *no individuales*: la similitud de los gráficos no debe ocultar la diferencia profunda entre los dos enfoques.

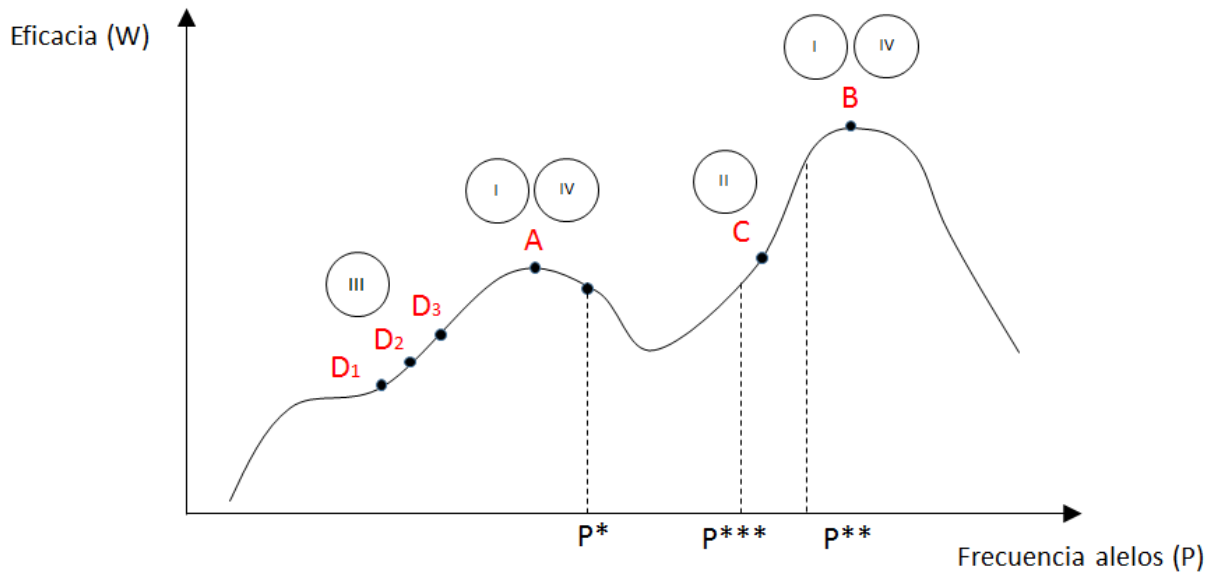


Figura 3

Los tres primeros vínculos estipulan un determinado estado para el programa de optimización y permiten deducir conclusiones sobre los correspondientes cambios en las frecuencias de los genes: muestran que todo cambio sistemático en la frecuencia de los genes está ligado con la eficacia a través de la covariancia. El cuarto vínculo se mueve en dirección contraria, desde los cambios en las frecuencias genéticas al estado del programa de optimización: captura la idea de que los mecanismos de herencia y reproducción permiten que el individuo actúe como un decisor racional (Grafen 2007: 1248).

Así, el resultado que Grafen consigue demostrar es que *la fijación de los alelos de acuerdo con la ecuación de Price conlleva automáticamente la maximización de la función de optimización, es decir, del fenotipo*. Una vez maximizada la función de optimización en todos los individuos, no se dan variaciones de eficacia en la población: la variación inter-generacional en la ecuación de Price se anula. Existe isomorfismo entre selección natural y optimización (Huneman 2014: 274). Los vínculos demuestran que la optimización por selección natural no es un caso particular, sino una tendencia general.

Los vínculos valen también en situaciones donde el sistema es incapaz de llegar a la optimización, como ocurre en los casos ilustrados en el párrafo 3.1.2.1. En el caso de una población en la que todos sus individuos son homocigotos u homocigotos separados según sexo, los vínculos II y III son ‘trivialmente validos’ (en el sentido de que son siempre verdaderos porque el antecedente es falso), mientras los I y IV son validos de forma no trivial (Grafen 2014a: 164-165). Es importante subrayar que las frecuencias de las que se trata son de genes y

no de genotipos. En una población de homocigotos separados por sexo, donde todos los machos son AA y todas hembras BB y el heterocigoto tiene eficacia inferior, las frecuencias de los genes no varían de una generación a la siguiente, pero la de los genotipos evidentemente sí. Igualmente, cuando el vínculo IV es válido lo que se muestra es que no hay cambios en la frecuencia de los genes, no de los genotipos. En el caso de *overdominance*, como por ejemplo la anemia falciforme, los vínculos I y II se aplican trivialmente; el III aplica, pero la covariancia es nula, luego no hay cambios en las frecuencias de P; y el IV se aplica trivialmente, puesto que sí hay potencial para la selección y el antecedente es entonces falso: un alelo mutante que tenga el mismo efecto que el heterocigoto se extendería por la población (Grafen 2002: 89-90).

Estas consideraciones muestran que el resultado de la selección natural no es inevitablemente que cada individuo alcance el fenotipo óptimo. La selección natural actúa a través de cambios en la frecuencia de genes, no de genotipos. Los factores que contribuyen a modificar la frecuencia de estos últimos, como la segregación o los sistemas de apareamiento, pueden impedir la fijación del óptimo en toda la población: por esta razón, aunque fundamentales en la genética de poblaciones, estos factores son ajenos al argumento darwiniano y no lo pueden invalidar. En palabras de Grafen: “El argumento técnico en conjunto ha extendido el enfoque de la ecuación de Price, y ha añadido el concepto de fenotipo y de cómo el fenotipo determina la eficacia, pero *mantiene el agnosticismo de la ecuación de Price con respecto a las relaciones entre genotipo y fenotipo*” (Grafen 2002: 90, traducción y cursiva mías).

### 3.3 *Extensiones del modelo inicial*

Hemos visto que este modelo inicial, aunque capture la lógica subyacente al argumento darwiniano, se basa en muchas exclusiones simplificadoras que reducen el ámbito de aplicación de los resultados. En varios artículos, Grafen elimina algunas de ellas y refina su modelo, demostrando que las conclusiones fundamentales siguen siendo válidas. Sin embargo, no ha desarrollado todavía un modelo en el que todas las hipótesis simplificadoras se eliminen *a la vez*, logro que debería coronar el proyecto del darwinismo formalizado.

#### 3.3.1 **Incertidumbre**

La primera extensión del modelo (Grafen 2008: 426-429) conlleva la inclusión de la incertidumbre, entendida como aquellos efectos ligados al ‘estado de la naturaleza’ que afectan

de distintas maneras la eficacia del individuo. El ‘estado de la naturaleza’ puede ser, por ejemplo, el clima en la zona y periodo donde se encuentra la población.

El fenotipo deja así de depender únicamente del genotipo, y la función  $v$ , que traduce el genotipo en fenotipo incluye entre sus variables también al estado de naturaleza. Distinguimos así un fenotipo ‘potencial’, que reúne todas las características fijadas por el genotipo, y un fenotipo realizado, que es la suma del fenotipo potencial más los influjos casuales del estado de la naturaleza: a un mismo genotipo y fenotipo potencial, pueden corresponder entonces diferentes fenotipos realizados, dependiendo del entorno en el que se desarrollan. Esta situación se puede resumir como sigue:

$$\text{Fenotipo realizado} = \text{fenotipo potencial (que depende del genotipo)} + \text{entorno} \\ + \text{interacciones entre los dos}$$

La eficacia del individuo dependerá ahora de varios factores:

- el fenotipo realizado;
- elementos casuales propios del individuo: por ejemplo, la posibilidad de que un individuo muera accidentalmente antes de reproducirse;
- elementos casuales comunes a toda la población: por ejemplo, el tiempo atmosférico.

El *requerimiento central* para que los vínculos se mantengan válidos también en el caso con incertidumbre es que *la función de probabilidad de los elementos casuales que impactan en cada individuo sea la misma para todos ellos*: algunos individuos morirán por un accidente y otros no, aunque tengan una eficacia teóricamente igual, pero *la probabilidad que eso ocurra debe ser la misma para todos ellos*. Esto es necesario para que sea todavía posible, como en el caso sin incertidumbre, pasar del discurso sobre poblaciones de los modelos genéticos al discurso sobre individuos del modelo de optimización: si todos los individuos con el mismo fenotipo se enfrentan a los mismos problemas, es posible pasar del análisis de la población a la consideración de un único decisor y una única función maximand.

Grafen demuestra que las conclusiones son parecidas a las que se deducen en el caso en ausencia de incertidumbre:

- si en el caso sin incertidumbre el equilibrio óptimo conlleva que no hay espacio ni potencial para la selección, ahora implica que *en promedio* no los hay;
- si en el caso sin incertidumbre la ausencia de ámbito y potencial para la selección implica un equilibrio óptimo, ahora esta es implicada por la ausencia *en promedio* de espacio y potencial para la selección.

Aunque ya no defina las condiciones bajo las cuales se espera que una población exhiba un óptimo, el modelo de Grafen muestra de todas formas que, en un equilibrio dinámico, es probable que los individuos estén cerca del óptimo la mayoría del tiempo.

### 3.3.2 Interacción social

La segunda exclusión simplificadora que se elimina tiene que ver con las interacciones sociales: en términos evolutivos, el número de descendientes de un individuo depende de su fenotipo, de eventos casuales ligados al estado de la naturaleza y *del fenotipo de otros individuos* (donde por fenotipo se entiende también el comportamiento altruista o los cuidados de los padres). Se ha visto que Hamilton (1964) propone un modelo basado en la eficacia inclusiva, que recoge los efectos de un individuo sobre la eficacia de otros, descontados por el grado de parentesco (o de probabilidad de semejanza genética) que los une. La selección natural, en este modelo, optimiza la eficacia inclusiva y no la simple.

Grafen (2006a) recoge y amplía la propuesta de Hamilton, introduciendo un nuevo formalismo a través del concepto de ‘rol’, que permite unificar el tratamiento de eficacia simple e inclusiva. Cada tipo de acción social determina un rol: la eficacia simple es la suma de todos los efectos sobre el individuo de las acciones de otros individuos en diferentes roles; la eficacia inclusiva es la misma suma, pero sopesada por la relación de parentesco. El maximand es así la función que determina la eficacia inclusiva y no la eficacia simple.

Grafen admite que su tratamiento tiene todavía algunas limitaciones, puesto que asume una población y un número de estados de naturaleza finitos.

### 3.3.3 Clases de individuos

El último desarrollo del modelo que citamos introduce la agrupación en clases de los individuos de la población (como por ejemplo, machos/hembras), eliminando la presunción de que todos los descendientes sean iguales.

Grafen (2006b) recurre al concepto de “valor reproductivo”, definido por Fisher como generalización de la eficacia en presencia de clases: individuos pertenecientes a diferentes clases tendrán diferentes valores reproductivos. Fisher utiliza el concepto de valor reproductivo en cuatro sentidos diferentes:

1. como medida de la importancia evolutiva de un individuo;



2. como medida de la importancia evolutiva de un grupo de individuos;
3. como cuota de uno de los padres en el valor reproductivo de los descendientes;
4. como medida a maximizar en el proceso de selección natural.

Grafen, para obtener los mismos resultados que en el caso sin clases, analiza individuos y grupos en base a su valor reproductivo y demuestra que los cuatro sentidos están ligados: cada clase tiene un valor reproductivo (2) que, dividido por el número de individuos de la clase, da el valor reproductivo individual (1); el valor reproductivo (3) de los padres es la suma de su contribución a los de los descendientes. El conocido resultado de Fisher sobre el ratio de sexo se resume en que el valor reproductivo (3) de todos los machos es igual al de todas las hembras.

Grafen demuestra que su análisis de la selección natural en un mundo sin clases en el que se maximiza la eficacia (inclusiva) sigue válido si se considera la maximización del valor reproductivo en un mundo con clases.

## 4 Aspectos controvertidos de la propuesta de Grafen

El proyecto del darwinismo formalizado toca un aspecto fundamental de la biología actual, y no es de extrañar que haya despertado reacciones dispares, que espacian desde la aceptación entusiasta al rechazo frontal. En el número de abril de 2004 de la revista *Biology and Philosophy* (29: 155-270), varios biólogos y filósofos han contribuido al debate: en los apartados siguientes, se resumen los aspectos principales de esta diatriba.

### 4.1 La relación selección - optimización - diseño

Mientras que la genética de poblaciones en general critica la afirmación que la selección natural no lleva a la optimización, Birch (2014: 177) desplaza el enfoque a la relación causal entre esta y el diseño, que Grafen no justificaría. El surgimiento del diseño y la resolución de un programa de optimización pueden coincidir en algunos casos, pero no en general. Por ejemplo, una pelota en movimiento circular dentro de un cráter hemisférico se puede modelizar con un programa de optimización, definiendo el maximand como su energía potencial: el equilibrio se alcanza cuando la pelota llega al fondo, donde el problema de optimización queda resuelto, sin que se pueda afirmar que ha surgido ningún diseño. La crítica no se acalla si se restringe la casuística a propiedades internas al sistema, puesto que una molécula que espontáneamente se reorganice de una estructura menos estable a una más estable tampoco parece dar lugar a un diseño. Está claro que optimización y diseño están ligados, pero parece que de una forma compleja y sutil que necesita de un análisis aparte y no puede darse por sentada.

Okasha y Paternotte (2014: 226-227) identifican dos diferencias entre el concepto de maximización de la eficacia de los ecólogos del comportamiento y el de Grafen:

1. Los primeros no limitan el rango de fenotipos disponibles, mientras que el segundo permite que sean compatibles con fuertes limitaciones ambientales;
2. Los primeros no consideran que la arquitectura genética pueda impedir la fijación del mejor genotipo, y presuponen que cuando esta no ocurre, como en los casos de *overdominance*, son raros. Hemos visto que Grafen defiende que, aun en esos casos, sus vínculos mantienen validez.

Grafen propone así una visión más ‘débil’ de la relación entre selección natural y optimización que los ecólogos del comportamiento: tal vez la única demostrable

matemáticamente. Sin embargo, afirmar que los vínculos se cumplen siempre, aunque de forma trivial, es una tautología, puesto que sus antecedentes dividen el espacio lógico en tres partes.

Huneman (2014: 276) critica el modelo de Grafen porque considera el fenotipo como dado de forma exógena al modelo mismo y no como su producto, y no captura así la posibilidad que limitaciones del entorno impidan que el fenotipo óptimo se desarrolle y se fije.

Finalmente, la presunta optimización de un rasgo puede ser prueba de que la selección ha actuado, pero esto no demuestra el camino opuesto: que si la selección actúa, el rasgo se optimizará. Los casos de exaptación muestran como un rasgo surgido para una función pueda aprovecharse para otra: y en general, la selección no parte nunca desde cero. Las jirafas ya tenían un pescuezo; y éste, su historia evolutiva aún antes de que tuviera su actual estructura y desempeñara su actual función. Además, ¿cómo definir un rasgo? Los organismos no son una suma de rasgos fenotípicos modulares, sino un conjunto unitario (Dupré 2006: 66)

#### **4.2 *Potencial explicativo de los vínculos: ¿demuestran que la selección lleva al diseño?***

Birch (2014: 178-180) admite que los vínculos propuestos por Grafen tienen validez, pero los considera demasiado débiles para demostrar que la selección lleva al diseño. Por ejemplo, si no hay espacio para mejoras, la población se vuelve estable: esto es cierto en una población en la que todos los miembros sean homocigotos y no haya *overdominance*. Sin embargo, la selección modificará la frecuencia de genes en cuanto aparezca un heterocigoto, puesto que el enfoque se centra en los genes y no en los genotipos. Luego, la falta de cambios esperados en las frecuencias no significa que la población sea estable evolutivamente. El tercer vínculo afirma que la selección natural fijará las mejoras que todavía no lo estén: individuos más cerca del óptimo serán beneficiados por la selección frente a individuos que estén más lejos. Sin embargo, el vínculo no asegura que la selección natural actuará, de hecho podría no actuar, como es el caso de equilibrios polimórficos.

En conclusión, la validez de los vínculos no descarta distribuciones subóptimas de los fenotipos, lo que desmentiría que la selección lleva al diseño y, según Birch, harían falta vínculos más fuertes.

### 4.3 *La maximización de la eficacia*

Sarkar (2014: 255-256) acepta en general el modelo de Grafen, pero aboga por una reformulación profunda de sus fundamentos, manteniendo la idea de optimización por selección natural pero abandonando la idea de la maximización de la eficacia. Ewans (2014: 202-204) no cree tampoco que todo sistema genético y de apareamiento conduzca a la maximización de la eficacia, y defiende que la teoría por sí sola, sin recurso a datos reales, es insuficiente para establecer nada alrededor de la naturaleza. Sarkar esgrime varias razones para abandonar la maximización de la eficacia: es un concepto que, como vimos, aparece con Fisher y no se encuentra en Darwin, y además el proyecto del darwinismo formal nace con un enfoque en la optimización fenotípica. La selección natural actuaría como simple proceso que permite (o no) la persistencia del fenotipo hasta la reproducción: cada fenotipo podría evolucionar hacia una solución no necesariamente óptima. En esta versión débil del proyecto, la selección natural lleva a una adaptación creciente del fenotipo pero solo hasta cierto punto.

#### 4.3.1 *Accesibilidad del estado final de equilibrio*

El modelo de Grafen considera que una población que haya alcanzado un estado final de equilibrio estable no puede ser invadida por una nueva variante fenotípica (vínculos I y IV). Sarkar (2014: 250-251) subraya que dicho estado final debe poder ser accesible a partir de cualquier estado inicial de la población: si este requerimiento no se cumple, la eficacia media no se maximiza y el proyecto pierde todo interés. Típicamente, esta situación se da en casos de selección dependiente de la frecuencia (*frequency dependent selection*): se trata de casos en los que la eficacia de un determinado genotipo/fenotipo depende de la frecuencia con la que aparece en la población (por ejemplo, porque una determinada estrategia de caza deja de ofrecer una ventaja competitiva si todo el mundo la copia). En los modelos que representan estas situaciones, se demuestra que la frecuencia de equilibrio de los genotipos no coincide con la eficacia máxima. Es más, en correspondencia de ciertas frecuencias iniciales, el camino hacia el equilibrio conlleva una reducción de la eficacia media. En conclusión, existen casos de selección dependiendo de la frecuencia con la que violan la condición de accesibilidad. Grafen los considera casos excepcionales, pero el análisis de la interacción entre fenotipos basada en teoría de juegos muestra que se trata de casos muy comunes.

### 4.3.2 Teorema de Fisher y optimización

Otras críticas se centran en la interpretación que Grafen da del Teorema Fundamental de Fisher.

Ewens (2014: 198) defiende que, bajo una correcta interpretación, la ecuación de Fisher no excluye que la eficacia media de la población pueda reducir de padres a hijos, cuando depende de más de un gen en más de un locus; además, aunque aumente, Fisher no hablaría de maximización. En la misma línea, Okasha y Paternotte (2014: 229) subrayan que lo único que dice Fisher es que existe una tendencia de la selección natural a incrementar la eficacia media, siempre y cuando el entorno se mantenga constante. Puesto que el entorno incluye el efecto de todos los demás genes, el incremento de la eficacia va ligado a la constancia del efecto de todos los demás alelos de la población. Además, Fisher habla de eficacia media, no individual, y los dos enfoques no necesariamente llevan al mismo resultado:

- en la teoría de juegos evolucionista, la maximización de la eficacia individual no conlleva la de la eficacia media (soluciones subóptimas);
- la eficacia media puede resultar maximizada aunque los individuos no maximicen las suyas.

### 4.3.3 Eficacia inclusiva: ¿rasgo individual o de grupo?

El tratamiento de la eficacia inclusiva como una propiedad individual es controvertido. Shelton y Michod (2014: 223) consideran extraña la idea que el comportamiento altruista pueda ser una adaptación individual: para el surgimiento del altruismo es necesaria una estructura poblacional. Sugieren, en lugar de recurrir a la eficacia inclusiva para dar cuenta de las interacciones sociales, mantener la idea tradicional de eficacia, admitiendo que, al igual que la selección, puede darse en más de un nivel jerárquico a la vez.

Sarkar (2014: 254-255) avanza la misma crítica al uso de la eficacia inclusiva media, puesto que su incremento no indica una acción de la selección natural sobre el individuo, sino sobre un grupo de individuos. Una propiedad individual puede depender de las propiedades de otros individuos *considerados como un grupo*, pero no de las propiedades ‘intrínsecas’ de otros individuos, es decir, aquellas que se definen sin referencia al grupo, como es la eficacia. Cualquier propiedad que se defina a través de la eficacia individual de otros individuos no es una propiedad individual. El uso de la eficacia inclusiva debe ser rechazado porque es incompatible

con uno de los postulados del programa: que la selección actúa a nivel de individuo y a través de una propiedad individual.

Veamos entonces qué problemas surgen al considerar el individuo como unidad de selección.

#### 4.4 *La unidad de selección*

El problema de la unidad de selección es uno de los temas más debatidos dentro de la teoría de la evolución. Si la selección actúa sobre el individuo, el gen o el grupo es una hipótesis de gran impacto en los modelos que se confeccionan. Según Shelton y Michod (2014: 218), en la historia de la vida ha habido cambios importantes en la unidad de selección: entender cómo el agente del diseño se desplaza desde una unidad como la célula a otra como el organismo multicelular, es decir, entender cómo se define y cómo evoluciona la individualidad, ayudaría a entender qué significa la hipótesis del proyecto del darwinismo formal de que es el individuo quien ‘posee’ un fenotipo y ‘tiene’ una eficacia.

##### 4.4.1 **El gen o el grupo como alternativa al individuo**

Los candidatos alternativos al individuo (entendido como organismo) a unidad de selección son el gen y el grupo. La primera alternativa se debe a Dawkins, que ve el gen como un agente distribuido que incluye toda réplica de un alelo en una población (es decir, como tipo abstracto más que como *token* concreto); la segunda, entre otros, a Sober y Wilson.

Antes de ilustrar los argumentos en favor de una u otra de las alternativas, es útil distinguir entre *selección* a un determinado nivel jerárquico y *adaptación* a ese mismo nivel, ya que se puede dar la primera sin que se dé necesariamente la segunda, como ocurre por ejemplo en los grupos. La unidad de selección y la unidad de adaptación no coinciden necesariamente.

Gardner (Gardner 2014b: 109) enuncia dos principios, aplicables a niveles adyacentes de organizaciones biológicas, que vinculan selección y adaptación:

1. *Principio de Williams*: la adaptación de una entidad a cierto nivel de organización biológica requiere selección ENTRE entidades en ese nivel. Si se invoca una explicación adaptativa para un carácter, hay que mostrar qué ventaja selectiva podría haber causado el cambio genético que lo codifica;

2. *Principio de Maynard Smith*: la adaptación de una entidad a cierto nivel de organización biológica requiere FALTA de selección DENTRO de las entidades en ese nivel. El principio identifica cuándo puede haber un cambio en la individualidad: por ejemplo, miembros del grupo pueden tener interés en alinear sus objetivos, lo que hace que el grupo se vuelva unidad de selección.

Si se aboga por el grupo como unidad de selección, es posible dar una interpretación de la ecuación de Price en términos de poblaciones en lugar de en términos de individuos, para rastrear el efecto de la selección de grupo sobre las frecuencias de genes (Grafen 1985: 36). Por otro lado, para que el grupo se considere unidad de adaptación, las dos condiciones son necesarias pero no suficientes, ni por separado ni conjuntamente. Separadamente, si se da la primera pero no la segunda, la adaptación se da a un nivel inferior; si se da la segunda solamente, no hay fuerza de selección. Finalmente, aunque se den ambas, la adaptación resultante puede ser para el individuo, y las ventajas para el grupo ser puramente incidentales: por ejemplo, si las relaciones sociales se dan también entre grupos, pero con intereses diferentes entre sus miembros porque las relaciones de parentesco de los miembros de un grupo con los de otro no son todas del mismo grado, puede darse conflicto entre los intereses de los genes. El surgimiento y la evolución del comportamiento social no representa entonces necesariamente un paso hacia el establecimiento de superorganismos. La selección de grupo es muy común, pero a menudo no se cumple el principio de Maynard Smith, por tanto no se puede hablar de adaptación: por eso, la adaptación de grupo y la emergencia de superorganismos (como las colonias de insectos sociales) es rara; además, aunque se dé, difícilmente puede esto implicar la noción de diseño individual (Grafen 2014a: 160).

En favor del grupo, Shelton y Michod (2014: 219-221) ponen en duda que sea el individuo quien posee el fenotipo, sobre todo si se considera la eficacia inclusiva como maximand. Al incluir informaciones sobre sus interacciones con otros individuos, el mismo rasgo del individuo se puede describir como un rasgo del grupo. Grafen considera que el rasgo es por definición del individuo, pero esta es una simple preferencia ontológica y no un hecho.

Pasando a la postura que ve en el gen la unidad de selección, Haig (2014: 236), aun aceptando las consideraciones en la base del proyecto de Grafen, cree que el gen selecciona el alelo que maximiza su eficacia genética, mientras que el individuo es el resultado de muchos agentes con maximand conflictivos. Esto explica cómo los individuos pueden estar adaptados al

entorno sin que ninguna de sus propiedades sea optimizada por la selección natural. El modelo de mono-locus representa para Haig (2013: 235) el puente entre la genética de poblaciones y la teoría de juegos: los alelos son los jugadores, y los efectos de cada alelo sus estrategias. El caso de loci múltiples se modeliza como interacciones estratégicas entre los juegos jugados en cada locus. Bajo este enfoque, el resultado no siempre coincide con el óptimo en ausencia de competencia: es el caso, por ejemplo, de *overdominance*, situación que además se explica fácilmente si se elige el gen como unidad de selección, ya que en equilibrio todos los genes tienen la misma eficacia; mientras, como ya se ha analizado, es un problema si se elige el individuo (es decir, el genotipo) como unidad de selección, ya que padres con eficacia óptima pueden tener descendientes con eficacia menor. También Bourke (2014: 245) aboga en favor del punto de vista del gen como sujeto de la maximización de la eficacia: si, como cree Grafen, el individuo maximiza su eficacia inclusiva, también lo hacen los genes del grupo de parentesco: luego la perspectiva del gen es más completa.

La consideración del gen como unidad de adaptación no está por otro lado exenta de problemas, ya que la maximización de un único alelo o rasgo no parece conducir a la optimización del diseño entendido como relación entre las partes. Dupré (2006: 41-42) subraya que el gen representa solo uno de los recursos que el organismo necesita para desarrollarse, siendo por ejemplo el entorno igualmente importante. Fijarse en el gen oculta la importancia de otros elementos en el desarrollo. Sober (Sobre 1996: 182-184) niega la idea de Dawkins de que los intereses de los genes y los del individuo coincidan siempre, recurriendo al ejemplo del virus mixoma introducido en Australia para reducir la población de conejos.

Contra el individuo como unidad de selección, Haig (2014: 236) no cree que se pueda siempre considerar el organismo como optimizador, puesto que se dan casos de conflicto entre grupos de genes, si cada grupo tiene un maximand diferente. Grafen lo niega, al considerar que los genes están reunidos en grupos (*'coreplicon'*) en los cuales la eficacia es maximizada de la misma forma (por ejemplo, en los cromosomas sexuales): postula así un consenso genético entre *coreplicon* o, de todas formas, que el *coreplicon* más grande prevalece. Haig menciona que no es obvio que uno prevalezca sobre los demás, y que el pertenecer al mismo *coreplicon* no asegura compartir el maximand, porque en las recombinaciones los genes pueden pasar a otro, o entrar en conflicto porque heredados por descendientes diferentes. En definitiva, Haig propone ver el individuo no como optimizador, sino como compromiso adaptativo entre intereses en competencia. Bajo este enfoque, varios agentes a varios niveles jerárquicos determinan



conjuntamente los rasgos del individuo, considerado como ‘herramienta’: un individuo puede estar bien adaptado aunque no optimice ninguna propiedad en particular del conjunto.

Esta idea abre a la posibilidad que la selección actúe a varios niveles al mismo tiempo y que no exista un único maximand: posibilidad que se analiza en el apartado siguiente.

#### 4.4.2 Unicidad del nivel de selección y del maximand

Según Dupré, la visión ortodoxa actual en biología es que la selección actúa contemporáneamente a varios niveles jerárquicos (Dupré 2006: 42). Según Shelton y Michod (2014: 223) la idea original de Darwin no excluye que haya diferentes niveles de adaptación a la vez. Grafen se centra en el nivel del individuo, lo que puede ser un enfoque correcto en caso de organismos multicelulares paradigmáticos (es decir, cuyas partes sean contiguas, funcionalmente integradas, etc...), pero no para los que no lo son. El problema surge porque Grafen hace coincidir ‘paradigmático’ con ‘ideal’ y explica la variación y selección dentro del organismo multicelular como desviación de lo ideal: de esta forma, se centra en una fracción muy pequeña del árbol de la vida. En cuanto a la posibilidad de que el grupo sea unidad de selección, pone como condición que la selección interna al grupo sea cero o próxima a cero: parece entonces que el paso de unidad de selección de un nivel al superior depende del valor de alguna fuerza de selección que no se explicita. Shelton y Michod creen que sería una mejor solución admitir que la selección actúa a dos niveles, sin que ninguno de los dos se pueda considerar privilegiado: no hay ventaja en identificar un único maximand cuando varios procesos de selección están en juego contemporáneamente. Grafen parece pensar que todas las adaptaciones del individuo están unificadas por el objetivo común de maximización de la eficacia inclusiva: pero las adaptaciones no tienen mucho que ver con un objetivo común. El pelaje blanco del oso polar es una adaptación independiente de otras características del oso.

Bourke (2014: 242) sugiere considerar que la eficacia es originariamente de los genes, y que puede pasar a un nivel superior gracias a la evolución hacia organismos multicelulares, siempre y cuando los genes tengan coincidencia de intereses (pertenezcan al mismo *coreplicon*, en terminología de Grafen). Esto conlleva que se pueden identificar diferentes tipos de individuos, y que no es obvio cuál se debería elegir como sujeto de la maximización. El individuo que considera Grafen, por ejemplo, solo tiene un interés evolutivo unitario en la medida en que los intereses de sus genes coinciden en un dado contexto: si cambia el contexto, pueden cambiar los intereses de los genes y disolver las fronteras de la individualidad. Entonces, si no hay selección

entre los elementos del nivel más bajo, la unidad del nivel más alto se puede considerar como la que tiene eficacia y muestra adaptación. Sin perder de vista la realidad fundamental del gen como portador de eficacia, puesto que es la única unidad replicadora, este enfoque admite transacciones en la estructura jerárquica de la vida: de los genes a las células, de éstas a los organismos, y de éstos a las sociedades. Cada nivel jerárquico es así un conjunto potencial de replicadores que se unen por intereses evolutivos comunes. Según Bourke, de esta forma se concilian las interpretaciones de ‘replicador’ y de ‘vehículo’ de la selección.

La presencia de selección a diferentes niveles explica algunos fenómenos curiosos, como por ejemplo (Gould 1989b: 113):

- la multiplicación de fragmentos repetidos de ADN se debe al hecho que el gen es la unidad de selección, pero el hecho que no se replique al infinito se debe a que supondría un gasto energético excesivo para el organismo como unidad de selección;
- la ultra-especialización beneficia al individuo como unidad de selección en el corto plazo, pero puede llevar a la extinción de la especie como unidad de selección en el largo plazo, en presencia de cambios demasiados bruscos en el entorno.

#### ***4.5 La importancia de la selección natural frente a las demás fuerzas evolutivas***

Con independencia de cuál sea el nivel al que actúa, otro aspecto controvertido del proyecto de Grafen tiene que ver con la importancia relativa de la selección natural como fuerza evolutiva y de optimización (Sarkar 2014: 256). Grafen defiende que el argumento central del *Origen* es que el mecanismo de herencia y reproducción causa el surgimiento del diseño. En realidad, el *Origen* contiene otras ideas, por ejemplo que todas las especies están conectadas genealógicamente en un único ‘árbol de la vida’ y que la selección natural es causa de su divergencia a partir de antepasados comunes: establecer que un argumento es más fundamental que los demás es un asunto a debatir, no a estipular (Birch 2014: 176).

Orzack (2014: 262) critica la postura de Grafen cuando asume que los biólogos evolucionistas ven en la selección natural la única fuerza de la evolución: pruebas a su favor no son pruebas *en contra* de que actúen otras fuerzas. Además, no hay relación lógica entre considerar la selección natural como fuerza más importante y considerar que un rasgo determinado por la selección natural sea óptimo. Pruebas de que un rasgo es óptimo son a la vez pruebas de que ha actuado la selección natural, pero esta puede actuar sin que el rasgo quede

optimizado. Fuerzas evolutivas como la deriva genética en poblaciones pequeñas o migraciones son consideradas sin importancia por Grafen, puesto que no podrían dar lugar a mejoras aditivas: pero se trata de una hipótesis que se debería demostrar, por ejemplo, comparando los resultados de un modelo que las incluya y de uno que no.

## 5 Consideraciones filosóficas finales alrededor de las hipótesis y objetivos del proyecto

Según Grafen, la teoría de Darwin se basa en dos ideas fundamentales: que la selección natural es la fuerza principal de la evolución, y que su acción explica el surgir del diseño en la naturaleza. Con respecto a la primera afirmación, de acuerdo con lo que defienden Fisher y Price, Grafen asume que otras fuerzas evolutivas no tienen el potencial para generar *sistemáticamente* mejoras en los organismos. Su proyecto se centra así en demostrar que la segunda es cierta en un abanico muy amplio de casos, desarrollando un formalismo que integra los resultados de la genética de poblaciones en un modelo de optimización.

El objetivo que se prefija Grafen es sin duda ambicioso, pero a la vez muy necesario. Es cierto que el estado actual de los modelos de genética de poblaciones más bien desmiente la explicación del diseño a través de la optimización (Grafen 2002: 75), y hay quienes, como Bethell (1989), consideran que la argumentación de Darwin debe ser abandonada. Sin embargo, no se ha propuesto todavía ninguna alternativa que explique el diseño sin volver a explicaciones creacionistas o sin recurrir de algunas formas a *explicans* que no requieran a su vez una justificación. Parece entonces esencial llegar a aclarar los términos del asunto, bien sea para fundamentar la teoría darwiniana sobre pilares formales incuestionables, o bien sea para identificar dónde y en qué medida falla, y contar así con un sólido punto de partida para corregirla. El proyecto de Grafen es una contribución importante en este sentido. Por otro lado, no hay que escorar hacia el extremo opuesto y considerar el *Origen* como un texto incuestionable: Grafen parece a veces caer en ello, sobre todo en sus insistentes apelaciones al argumento original de Darwin para justificar las hipótesis y estipulaciones de su modelo. Modificar algunos aspectos de la teoría de la selección natural para mejorar su capacidad explicativa no disminuiría en nada la grandeza de la intuición de Darwin.

Más allá de esta excesiva rigidez con respecto al argumento darwiniano, la principal debilidad del programa de Grafen desde un punto de vista filosófico es la falta de definición explícita de algunos de los conceptos que maneja; y la definición de otros *a posteriori*, a través de la interpretación de elementos o resultados del modelo (un ejemplo de este segundo caso es la afirmación que la eficacia coincide con el maximand). Los conceptos deberían definirse *antes* de construir un modelo, ya que éste puede proporcionar una forma de medirlos, pero no los puede fundar. Si se pretende que lo haga, se corre el riesgo de ocultar una definición indirecta, basada en sus hipótesis explícitas o implícitas. Sin embargo, hay quien está de acuerdo con el enfoque

de Grafen. Okasha y Paternotte (2014: 228) creen que los vínculos encontrados por Grafen, más allá de estudiar las condiciones bajo las cuales la selección natural lleva a la fijación del fenotipo óptimo a partir del conjunto disponible, permiten construir una teoría axiomática de la eficacia. Los vínculos se pueden ver cómo condiciones necesarias, aunque no suficientes, para cualquier definición de eficacia. Sin embargo, apoyar la definición de eficacia sobre los resultados del modelo parece arriesgado porque esta falta de una descripción directa del concepto se suma a los muchos problemas de interpretación que ya gravan sobre él, algunos de los cuales se han mencionado en el apartado 1.4. Puesto que la teoría de Darwin se resume en que individuos que posean rasgos diferentes se reproducen con *eficacias diferentes* ligadas a sus niveles de adaptación al entorno, el concepto de selección natural depende del concepto de eficacia y arrastra cualquier aspecto controvertido de aquel.

Esto es un problema porque Grafen tampoco proporciona una definición formal de **selección**, cuyo concepto adolece de una polisemia que está en la base de mucha confusión<sup>23</sup>. La definición informal que se ha mencionado arriba padece de varios problemas, por ejemplo:

- deja abierta la cuestión de si son las diferencias de rasgos lo que explica la reproducción diferencial, o si ésta se deba a alguna otra causa;
- postula la existencia de un entorno común a individuos con diferentes genotipos/fenotipos (ya que, si las causas de la reproducción diferencial se encuentran en el entorno y no en el organismo, habrá evolución pero no selección natural<sup>24</sup>)- Sin embargo, la cuestión de si dos entornos son o no idénticos parece más métrica que ontológica: por ejemplo, ¿hasta qué decimal hay que medir para considerar que dos temperaturas son iguales? (Brandon 2014: 3-5);
- finalmente, apela a la eficacia diferencial, pero ésta mide a la vez la capacidad para sobrevivir y para reproducirse, luego es posible que la reproducción diferencial tenga menos importancia que la *sobrevivencia diferencial* para explicar la adaptación. Organismos que apenas se reproduzcan pero que sobrevivan durante tiempos muy elevados pueden persistir mejor que organismos que se reproduzcan frecuentemente pero tengan una vida muy corta:

---

<sup>23</sup> Ya Price opinaba que no se dispone todavía de una teoría de la selección natural porque carecemos de una definición unívoca.

<sup>24</sup> Es decir:

*genofenotipos diferentes + entorno común → evolución por selección natural*

pero:

*mismo genofenotipo + entorno diferente → evolución sin selección natural (por otras fuerzas)*

así que, en el transcurso de pocas generaciones de los primeros, los segundos se pueden haber extinguido (Brandon 2014: 6-9).

En definitiva, la definición ‘informal’ de selección natural deja abierta muchas cuestiones no triviales: esto no parece preocupar a Grafen, quien da por sentado que su modelo la formaliza.

Hagamos ahora una breve reseña de algunos otros conceptos que no parecen suficientemente explicitados en el programa de Grafen.

El concepto de **función** referido a la selección natural se suele definir en relación a un rasgo. Este enfoque tiene la ventaja que evita recurrir a nociones psicológicas intencionales, pero en él se mezclan los conceptos de función y el de **diseño**: un rasgo está diseñado para cumplir X si y solo si X es una función del rasgo. Sin embargo, el diseño parece implicar algo más que la utilidad: las tortugas hembras utilizan sus aletas para cavar un nido en la arena, pero no se puede decir que las aletas están diseñadas para eso. El concepto de diseño por selección natural debe considerar la historia del rasgo, de si ha sido seleccionado por ser mejor adaptado que rasgos alternativos (Allen 2003: 2-3). Estos intentos de formalización de la noción de diseño por selección natural no parecen así del todo satisfactorios, y parece inevitable un elemento antropocéntrico en su definición, aunque no está claro el mecanismo psicológico por el cual vemos el diseño en algunas cosas y no en otras (Birch 2014: 177-178). Huneman (2014: 274-275) interpreta que los organismos tienen diseño en el sentido de que sus partes actúan conjuntamente para un objetivo común: un organismo muestra un diseño y su configuración no es casual porque se puede deducir alguna de sus partes conociendo otras. Esta breve y no exhaustiva reseña de algunos de los problemas ligados a los conceptos de función y diseño evidencia la falta de un acuerdo sobre cómo interpretarlos: sin embargo, función y diseño son centrales en el argumento darwiniano. Grafen debería aclarar qué entiende con ellos antes de defender que su modelo los formaliza.

El mismo problema se plantea con respecto a la idea de **fin**. Gardner (Gardner 2014a: 212) cita a Fodor y Piattelli-Palmarini, quienes consideran que no hay elementos objetivos en los que basar el juicio que un producto de la selección natural es para un fin: la lengua del sapo puede ser para capturar moscas o eliminar ‘molestias negras que vuelan’. Puesto que no hay forma de distinguir entre estas posibilidades, tampoco es posible definir objetivamente la lengua como hecha ‘para un fin’. Sin embargo, Gardner cree que el proyecto de Grafen proporciona una alternativa matemática para explorar las funciones de los productos de la selección natural,

alternativa que se centra en el objetivo del diseño del organismo como un todo más que en cada una de sus partes: todas las adaptaciones del sapo, también su lengua, son para maximizar su eficacia inclusiva. Sin embargo, en esta interpretación del modelo de Grafen, la definición del concepto es una vez más un resultado y no una premisa de la formalización.

El concepto de **individuo** juega un papel central en el modelo de Grafen, quien sin embargo no aclara una ontología que defina qué es un individuo y qué criterios lo identifican. Hay sistemas biológicos, como las colonias de insectos sociales, para los cuales identificar el individuo con las fronteras del organismo parece arbitrario. Además, la especificación de qué es un organismo es en sí misma complicada<sup>25</sup>. Se puede distinguir entre la individualidad en general (qué es lo que hace de algo un individuo) y la individualidad biológica (qué es lo que hace de algo un individuo *biológico* y no de otro tipo, por ejemplo químico o sociológico): esta es la individualidad que interesa en el discurso sobre selección natural. Wilson y Barker (Wilson, Barker 2014: 6) sugieren que un individuo biológico se caracteriza por tener unas fronteras espaciales tridimensionales, una duración en el tiempo, estar constituido por materia, poseer unas propiedades y por participar en unos procesos; además, y sobre todo, por tener agencia, es decir, ser un lugar de causación. Sin embargo, con esta explicación se hace depender el concepto de individuo del de agencia, a su vez abierto a interpretaciones. Wilson y Barker (2014: 8-9) proponen sustituir la identificación de individuo y organismo por un ‘enfoque centrado en el organismo’ (*organism-centred view*): los individuos biológicos incluyen organismos, partes de organismos y grupos de organismos. De esta forma, todos los organismos son individuos biológicos, pero no todos los individuos biológicos son organismos. Como se ve, las polémicas sobre unidad de selección que se han ilustrado en el apartado 4.4 se bifurcan si se cuestiona el concepto de individualidad, luego Grafen debería aclarar qué entiende por ello.

De este breve bosquejo es evidente que el proyecto de Grafen, con independencia de que su intuición sea o no correcta, es interesante porque obliga a reflexionar de forma sistemática, y tal vez más allá de lo que Grafen mismo hace, sobre muchos aspectos de la filosofía de la biología: y no extraña que sea así, si se considera el papel central que en ella juega la teoría de la selección natural. Además, el modelo captura la idea que la teoría de la selección natural nos habla de algo más que la evolución de la vida sobre la tierra, que nos desvela algo sobre la

---

<sup>25</sup> En los años 1990s, el descubrimiento de una colonia de hongos *Armillari bulbosa* genéticamente idénticos abrió un debate sobre si se podría considerar un único individuo de masa superior a diez toneladas y de edad superior a 1500 años (Wilson, Barker 2014: 2-3)

ontología del universo. A este respecto, terminamos citando la propuesta de Gardner (Gardner 2014a: 212-213), quien aplica la ecuación de Price al campo no biológico de la cosmología. La física del universo se basa sobre una treintena de constantes que garantizan su estabilidad. La armonía entre ellas replantea a escala macroscópica el problema del diseño en la Tierra: es decir, sugiere la actuación de una inteligencia superior. Sin embargo, existen alternativas: Smolin (Gardner 2014a: 213) ha postulado una ‘selección natural cosmológica’, bajo la hipótesis de multi-universos; Gardner ha modelizado esta hipótesis aplicando el modelo de Grafen y suponiendo que la función a maximizar sea la creación de agujeros negros.

Grafen arranca su proyecto de la consideración que, contrariamente a lo ocurrido con la física en el siglo XVIII gracias a Galileo y Newton, la teoría de Darwin sobre la explicación del diseño en el mundo biológico no cuenta todavía, ciento y cincuenta años después de su formulación, con una base formal. Siguiendo con su comparación, al igual que la filosofía ha contribuido grandemente a la comprensión y a la interpretación de la nueva física, la filosofía de la biología parece tener mucho que decir sobre la propuesta de Grafen, que se presenta como un terreno muy fértil para la reflexión filosófica.



## Bibliografía

- Allen, C. (2003), “Teleological Notions in Biology”, *Stanford encyclopedia of Philosophy*
- Allen Orr, H. (2009), “Fitness and its role in evolutionary genetics”, *Nat Rev Genet.*, 10(8): 531-539
- Ariew, A., Lewontin, R. C. (2004), “The confusion of fitness”, *Brit. J. Phil. Sci.* 55: 347-363
- Bethell, T. (1989), “Darwin’s mistake”, en Ruse, M., (ed.) (1989), *Philosophy of Biology*, MacMillan Publishing Company: 85-92
- Birch, J. (2014), “Has Grafen formalized Darwin?”, *Biol Philos*, 29: 175-180
- Bourke, A. F. G. (2014), “The gene’s-eye view, major transitions and the formal Darwinism project”, *Biol Philos*, 29: 241-248
- Bouchard, F., Rosenberg, A. (2010), “Fitness”, *Stanford encyclopedia of Philosophy*
- Brandon, R. (2014), “Natural Selection”, *Stanford encyclopedia of Philosophy*
- Brooker, R. J. (1999), *Genetics. Analysis and Principles*. Benjamins/Cummings
- Darwin, C. (2002), *El Origen de las Especies*, RBA
- Dupré, J. (2006), *El legado de Darwin. Qué significa hoy la evolución*. Katz
- Ewens, W. J. (2014), “Grafen, the Price equations, fitness maximization, optimization and the fundamental theorem of natural selection”, *Biol Philos*, 29: 197-205
- Fisher, R. A. (1930), *The genetic theory of natural selection*, Oxford: Clarendon Press
- Frank, S. A. (1995), “George Price’s Contribution to Evolutionary Genetics”, *J. Theor. Biol.* 175, 373-388
- , (2011), “Wright’s adaptive landscape versus Fisher’s fundamental theorem”, en Svennson, E., Calsbeek, R. (eds.), *The Adaptive Landscape in Evolutionary Biology*, Oxford University Press
- Gardner, A. (2008), “The Price equation”, *Current Biology*, Vol. 18 No 5, 198-202

- , (2014a), “Life, the universe and everything”, *Biol Philos*, 29: 207-215
- , (2014b), “Adaptation of individuals and groups”, en Bouchard, F, Huneman, P. (eds.), *From Groups to Individuals*, The MIT Press: 99-116
- Ginnobili, S. (2013), “Fitness ecológico”, *Contrastes. Revista Internacional de Filosofía: Suplemento* 18, 83-97
- Gillespie, J. H. (1998), *Population Genetics. A concise guide*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London
- Gould, J. G., (1989a), “Darwin’s Untimely Burial”, en Ruse, M., (ed.) (1989), *Philosophy of Biology*, MacMillan Publishing Company: 93-98
- , (1989b), “Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory”, en Ruse, M., (ed.) (1989), *Philosophy of Biology*, MacMillan Publishing Company: 100-117
- Grafen, A. (1985) “Geometric view of relatedness”, *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 2: 28-90
- , (1999) “Formal Darwinism, the individual-as-maximizing-agent and bet-eding”, *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266, 799-803
- , (2000) “Development of the Price equation and natural selection under uncertainty” *Proc. R. Soc. Lond. B* , 267, 1223-1227
- , (2002) “A first formal link between the Price equation and an optimization program”, *J. theor. Biol.* 217, 75-91
- , (2003), “Fisher the evolutionary biologist”, *The Statistician*, 52, Part 3, 319-32
- , (2006a) “Optimization of inclusive fitness” *J. theor. Biol.* 238, 541-563
- , (2006b) “A theory of Fisher reproductive value” *J. Math. Biol.* 53, 15-60
- , (2007) “The Formal Darwinism project: a mid-term report”, *J. Evol. Biol.*, 1243-1254
- , (2008) “The simplest formal argument for fitness optimization” *Journal of Genetics*, Vol. 87 No. 4

- , (2009) “Formalizing Darwinism and inclusive fitness theory”, *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 3135-3141
- , (2014a) “The formal Darwinism project in outline”, *Biol Philos*, 29: 155-174
- , (2014b) “The formal Darwinism project in outline: response to commentaries”, *Biol Philos*, 29: 281-292
- Haig, D. (2014), “Genetic dissent and individual compromise”, *Biol Philos*, 29: 233-239
- Hamilton, W. D. (1964), “The genetic evolution of social behavior. I & II”, *J. theoret. Biol* 7: 1-16 & 17-52
- Huneman, P. (2014), “Formal Darwinism as a tool for understanding the status of organism in evolutionary biology”, *Biol Philos*, 29: 271-279
- Krimbas, C.B., (2004), “On fitness”, *Biology and Philosophy*, 19: 185-203
- Lewontin, R. C. (1970), “The units of selection”, *Annual Review of Ecology and systematics*, 1: 1-18
- Lehmann, L., Rousset F. (2014), “Fitness, inclusive fitness, and optimization”, *Biol Philos*, 29: 181-195
- Maynard-Smith, J. (1998), *Evolutionary Genetics*, Oxford University Press
- Monod, J. (1981), *El azar y la necesidad*, Tusquets Editores
- Orzack, S. H. (2014), “A commentary on the ‘Formal Darwinism Project’: there is no grandeur in this view of life”, *Biol Philos*, 29: 259-270
- Orzack, S. H., Sober, E. (2001), *Adaptationism and optimality*, Cambridge University Press
- Okasha, S., Paternotte. C. (2014), “Adaptation, fitness and the selection-optimality links”, *Biol Philos*, 29: 225-232
- Paley, W. (1892), *Teología Natural*, Casa de publicaciones de la Iglesia Metodista Episcopal del Sur
- Pence, C. H., Ramsey, G. (2013), “Fitness, Philosophical Problems”, eLS
- Price, G. R. (1970), “Selection and covariance” *Nature*, Vol. 227: 520-521

- , (1972a), “Fisher’s ‘fundamental theorem’ made clear” *Ann. Hum. gent.*, Lond., 36: 129-140
- , (1972b), “Extention of covariance selection mathematics” *Ann. Hum. gent.*, Lond., 35: 485-490
- Ruse, M., (ed.) (1989), *Philosophy of Biology*, MacMillan Publishing Company
- Santo Tomás de Aquino (2003), “Suma de Teología”, vol. I, RBA
- Sarkar, S. (2014), “Formal Darwinism”, *Biol Philos*, 29: 249-257
- Shelton, D. E., Michod R.E. (2014), “Levels of selection and the formal Darwinism project”, *Biol Philos*, 29: 217-224
- Sinervo, B. (1997), *Optimal Foraging Theory*, [bio.research.ucsc.edu](http://bio.research.ucsc.edu)
- Sober, E. (1996), *Filosofía de la biología*, Alianza Editorial
- van Veelen, M. (2005), “On the use of the Price equation”, *Journal of Theoretical Biology*, 237: 412-426
- Wilson, R. A., Barker M. (2014), “The Biological Notion of Individual”, *Stanford encyclopedia of Philosophy*