

# ¿Es la deriva genética un ideal de orden natural?

VÍCTOR J. LUQUE MARTÍN

Universitat de València e Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva

Es moneda común en los libros de texto y en los escritos de la mayoría de biólogos evolutivos hablar de las *fuerzas evolutivas* que actúan sobre una población. Así Gillespie nos dice: “Population geneticists spend most of their time doing one of two things: describing the genetic structure of populations or theorizing on the evolutionary forces acting on populations” (2004, 1). Y Hartl y Clark reiteran: “there are many forces in population genetics that act in opposition to one another, and it is this tension that makes for interesting behavior at the population level” (1997, 294). Del mismo modo que podemos encontrar capítulos titulados “Interactions of Natural Selection with other evolutionary forces” (Tempelton 2006, cap. 12) o el uso de las distintas fuerzas evolutivas mediante representación vectorial (Rice 2004, cap. 5). La analogía con la mecánica newtoniana ha sido fructífera tanto en la elaboración de modelos matemáticos como en la estructuración de la teoría evolutiva. Dicha analogía fue propuesta por Elliott Sober (1984) en los siguientes términos:

All possible causes of evolution may be characterized in terms of their “biasing effects”. Selection may transform gene frequencies, but so may mutation and migration. (...) All this is merely to locate evolutionary theory in a familiar territory: it is a theory of forces (Sober, 1984, 31).

Sober plantea que la teoría evolutiva es una teoría de fuerzas porque, de la misma manera que las diferentes fuerzas de la mecánica newtoniana provocan cambios en el movimiento de los cuerpos, las fuerzas evolutivas provocan cambios en las frecuencias génicas y/o genotípicas. Así, la selección, la deriva, la mutación y la migración serían las fuerzas o causas principales de la evolución. Estaríamos ante lo que Maudlin (2004) llama ‘teorías quasi-newtonianas’. Estas se caracterizan por formarse intentando seguir la estructura de la mecánica newtoniana, en cuyo eje fundamental se encuentra la adopción de una Zero-Force Law (ZFL) la cual nos dirá cómo se comportaría el sistema si no estuviera actuando ninguna fuerza sobre él. El principal propósito de construir teorías “quasi-newtonianas” es poder identificar las causas que afectan al sistema de interés. De ahí la necesidad de poseer una ley de fuerza cero (ZFL). En la mecánica newtoniana la primera ley del movimiento realiza esta función al establecer que todo cuerpo persiste en su estado de reposo o de movimiento uniforme en línea recta, salvo si es compelido a cambiar su estado por fuerzas impresas (Newton 1846 [1687]). La teoría evolutiva suele establecer a la ley Hardy-Weinberg (H-W) (Sober, 1984, Gillespie, 2004, Templeton, 2006) como su ZFL según la cual en una población diploide e idealmente infinita, donde hay apareamiento al azar (población panmíctica) y cuyos individuos son tanto viables como fecundos, la población se mantendrá o volverá al equilibrio (es decir, las frecuencias génicas y genotípicas se mantendrán estables) si no actúa ninguna fuerza sobre ella, puesto que la herencia mendeliana por sí sola no puede cambiar las frecuencias alélicas de aquella. De este modo, tanto la ley de la inercia como la ley Hardy-Weinberg aseguran un sustrato neutral a partir del cual introducir fuerzas, diciéndonos cómo se comportaría el sistema si nada lo perturbara.

Esta imagen causal de la teoría evolutiva, denominada *dynamic* o *traditional view*, se ha visto desafiada en la última década por diferentes autores (Matthen y Ariew 2002, Walsh et al. 2002, Pigliucci y Kaplan 2006), denominada *statistical view*. Tras una década de discusión sobre la idoneidad de la *dynamic view* (Stephens, 2004 y 2010, Rosenberg y Bouchard, 2005, Reisman y Forber, 2005, Brandon, 2006 y 2010, Brandon y Ramsey, 2007, Shapiro y Sober, 2007, Filler, 2009, Millstein, 2006, Walsh, 2007, Sarkar, 2011, Hitchcock y Velasco, 2014), el debate se ha centrado en la problemática de la deriva genética como fuerza y si, en realidad, no es una fuerza más sino el estado por defecto o ZFL de los sistemas evolutivos.

### **La deriva como ley de fuerza cero**

Hay otra posibilidad para la deriva. El carácter especial de esta –siendo la única de las llamadas fuerzas evolutivas que carece de dirección y que es estocástica, mientras que el resto tienen dirección y son deterministas– puede deberse a que no estemos ante una fuerza más, sino que estemos ante el “estado por defecto” o, en términos newtonianos, la ley de fuerza cero (ZFL) de cualquier sistema evolutivo. Varios autores han explorado esta posibilidad.

### **El Principio de Deriva**

McShea y Brandon (2010; Brandon, 2006, 2010), han defendido el estatus de fuerza especial o ZFL para la deriva en detrimento de la ley H-W. El razonamiento se realiza mediante una reducción al absurdo. Se presentan las siguientes definiciones de la ley H-W:

H-W1: If a population exists with two alleles, A1 and A2, with frequencies  $p$  and  $q$  respectively, then in a single generation the population will settle into genic and genotypic equilibrium with gene frequencies  $p$  and  $q$ , and genotypic frequencies of  $A1A1 = p^2$ ;  $A1A2 = 2pq$ ; and  $A2A2 = q^2$ —provided that there is no selection, mutation, migration, non-random mating, or drift.

H-W2: If an infinite population exists with two alleles, A1 and A2, with frequencies  $p$  and  $q$  respectively, then in a single generation the population will settle into genic and genotypic equilibrium with gene frequencies  $p$  and  $q$ , and genotypic frequencies of  $A1A1 = p^2$ ;  $A1A2 = 2pq$ ; and  $A2A2 = q^2$ —provided that there is no selection, mutation, migration, or non-random mating (Brandon 2006 p. 324; McShea and Brandon 2010 p. 100-101).

La única diferencia entre ellas es que en la primera formulación se considera una población finita —y por tanto con deriva— que está en equilibrio H-W, mientras que en la segunda formulación la población está en equilibrio H-W pero es infinita y, por definición, no hay deriva. En H-W<sub>1</sub>, la deriva sería una fuerza que desvía a la población del equilibrio. En H-W<sub>2</sub>, no entra en juego la deriva pero se enfrenta al problema de la no existencia de poblaciones infinitas. En la H-W<sub>1</sub> la deriva es tomada como una fuerza pero McShea y Brandon postulan, como hemos visto en los apartados anteriores, que difícilmente puede considerarse una fuerza al carecer de direccionalidad. En cambio, estos autores defienden que la deriva, lejos de ser una fuerza especial que se introduce en la población, es el estado por defecto de las poblaciones y por tanto una ZFL, de la misma manera que la inercia es el estado por defecto de los cuerpos en la mecánica newtoniana. El proceso de muestreo al que son sometidas las poblaciones finitas es un elemento constitutivo de las mismas, no algo que pueda añadirseles después. Entonces, la H-W, tanto en su forma H-W<sub>1</sub> como en H-W<sub>2</sub>, no puede ser la ZFL porque confunde elementos constitutivos (la deriva) con elementos que se introducen —selección, mutación, migración, sistema de apareamiento, etc.— (H-W<sub>1</sub>), y cuando no lo hace (H-W<sub>2</sub>) su formulación es falsa al no existir poblaciones infinitas. Este estatus especial lo denominan “The Principle of Drift” (PD) y se formula de la siguiente manera en dos apartados:

A population at equilibrium will tend to drift from that equilibrium unless acted on by an evolutionary force. (A population at rest will tend to start moving unless acted on by an external force).

A population on evolutionary trajectory  $t$ , caused by some net evolutionary force  $F$ , will tend to depart from the extrapolated path predicted based on  $F$  alone (in either direction or magnitude or both) even in no other evolutionary force intervenes, unless  $F$  continues to act. (A population in motion will tend to stay in motion, but change its trajectory, unless continually acted on by an external force) (Brandon 2006, p. 328).

La deriva, como la inercia en mecánica newtoniana, es el estado por defecto o ZFL de las poblaciones pero, al mismo tiempo, es un modelo no-newtoniano de la evolución. Ello se debe a que el principio de inercia establece la estasis o falta de cambio como la posición natural de los cuerpos. El PD en cambio, como se observa en la cláusula (B), se asemeja al principio aristotélico del movimiento porque requiere de la acción constante de una fuerza para mantener a la población en el mismo estado de movimiento. Hay que resaltar que la concepción causal de Brandon (en la línea del modelo de explicación mecánico-causal de Salmon) requiere ver a la inercia y a la deriva como causas porque son parte fundamental de la estructura causal de nuestro mundo. Una de las utilidades del PD frente a la H-W sería su universalidad, no dependiendo de la necesidad de organismos sexuales y diploides, y por tanto aplicable a cualquier forma de vida que pudiera encontrarse. De este modo, la biología

evolutiva contaría con dos leyes de carácter universal: el PD y el Principio de Selección Natural.

Un concepto relacionado con el PD es la llamada “Zero-Force Evolutionary Law” (ZFEL) que postula que “In any evolutionary system in which there is variation and heredity, there is a tendency for diversity and complexity to increase” (McShea y Brandon, 2010, 4). La ZFEL se presenta como el estado por defecto de los sistemas evolutivos, los cuales tenderán hacia la diversidad y la complejidad (complejidad es usada en sentido de complejidad no funcional o pure complexity) sin necesidad de que ninguna fuerza, especialmente la selección natural, esté presente. Aunque su alcance y valor empírico es cuestionable (Bromham, 2011), vemos un posible problema estructural en la posición de Brandon y McShea. Las teorías estructuradas al estilo newtoniano o teorías quasi-newtonianas disponen de un estado por defecto único que es el que permite dilucidar cómo se comportará el sistema. Sin embargo, en la posición de Brandon y McShea encontramos dos ZFL: el PD y el ZFEL. La ZFEL, al igual que la PD, es análoga a la ley de la inercia y, al mismo tiempo, es de carácter no newtoniano al seguir el mismo slogan: If no force, then change (McShea/Brandon 2010, p. 6). Más todavía, el Principio de Deriva es la mayor parte de las veces lo que subyace al ZFEL (McShea/Brandon, 2010, 95). Aunque los autores plantean su distinción apelando a que las dos leyes aplican a dos fenómenos distintos, ambas podrían no ser más que dos formas de un principio común (Ramsey, 2012).

### Asunciones constitutivas y facultativas

En una línea de argumentación similar, Sarkar (2011) va a situar a la deriva como ZFL pero con connotaciones diferentes a las defendidas por McShea y Brandon. Sarkar elabora un modelo haploide con una población cerrada (no tiene migración) y que sigue las leyes mendelianas, en el que solo se van a tener en cuenta la selección, la mutación y la deriva. Se asume igual probabilidad de reproducción –la cual se produce a la vez y en el mismo estado de tiempo– y todas las diferencias en fitness entre los dos tipos (types) – $A$  y  $a$ – se deben a diferencias en viabilidad, permaneciendo dichas probabilidades constantes a través del tiempo. El tamaño poblacional, cuando es finito, está fijado debido a restricción de recursos (han llegado a la capacidad de carga máxima del ambiente). Acto seguido, Sarkar calcula cómo se comportaría la población cuando hay selección y cuando no (igual fitness) si la población fuera finita o infinita. En el caso de la población finita, la probabilidad de fijación de uno de los tipos en ausencia de selección será igual a su número inicial dividido por el tamaño poblacional. Cuando se asume una población infinita, si no hay selección el resultado es el mismo que antes; la diferencia se encuentra cuando se introduce la selección. En este caso, la probabilidad de que el tipo con mayor fitness se fije será igual a 1, independientemente de las frecuencias iniciales, a diferencia de lo que ocurría en el modelo anterior de población finita donde el resultado de la selección depende de las frecuencias iniciales. Sarkar llama la atención sobre que en ningún momento se ha mencionado la deriva en el modelo y, sin embargo, aparece en el mismo modelado a través del tamaño poblacional cuando éste es finito. El tamaño poblacional muestra ser una *asunción constitutiva* del sistema. Las asunciones constitutivas son aquellas condiciones que establecen la identidad de un sistema, aquellas condiciones privilegiadas que no pueden cambiarse sin cambiar la identidad del sistema. Las asunciones facultativas, en cambio, serían aquellas que pueden variar sin cambiar la identidad del sistema. Serían, por tanto, las causas relevantes que operan contra las condiciones de fondo estipuladas por las asunciones constitutivas. De este modo, la

selección y la mutación expresadas en el modelo serían causas del cambio evolutivo. La deriva, en cambio, no sería una causa del cambio evolutivo sino una parte constitutiva del sistema. Nada causa que haya cambio donde se da un proceso de muestreo constante en las poblaciones finitas, es su estado por defecto y a la que se debe el carácter estocástico de los modelos en poblaciones finitas. Estamos ante un modelo dinámico estocástico de la evolución.

A pesar de la similitud en las posiciones de McShea/Brandon y de Sarkar, vemos que hay una discrepancia crucial entre ambas: los primeros consideran la deriva –y su concepto relacionado, la ZFEL– una causa a pesar de ser la ZFL, mientras que para Sarkar la deriva no es una causa precisamente porque es la ZFL.

### Ideales de orden natural

El debate entre causalistas y no-causalistas empezó cuestionándose la idoneidad de la analogía de la TE con la MN. Aclarados ciertos aspectos de la validez y abarcamiento de la analogía (cf. Stephens, 2004 y especialmente Hitchcock y Velasco, 2014) el debate ha derivado en cuál debe ser el estado por defecto de las poblaciones, donde algunos defensores de la posición dinámica han aceptado –aunque no de forma explícita– la propuesta de la visión estadística de que las poblaciones en realidad siempre están en deriva y la invalidez de la ley H-W. En definitiva, estamos ante lo que Toulmin (1961) llamó *ideales de orden natural*.

Los ideales de orden natural son aquellos supuestos que no necesitan explicación sino que son la base para poder explicar lo inesperado, la desviación de lo esperado. Son aquello que no es explicación de nada porque es lo esperable, pero por ello necesarios para reconocer lo que debe ser explicado. Un ejemplo paradigmático de ideal de orden natural para Toulmin, es la ley de la inercia de Newton. Esta nos dice que cuando nada pasa en un sistema, el cuerpo seguirá con una velocidad constante, sin cambios. Resulta difícil vislumbrar la revolución conceptual que supuso una ley que aparenta no ser más que una trivialidad y que, peor aún, ataca el sentido común y la experiencia cotidiana. Esta experiencia cotidiana era la que había captado Aristóteles (2002) y a la que se enfrenta la ley de la inercia. Aristóteles había establecido de forma narrativa –puesto que carecía de las herramientas y notaciones matemáticas necesarias– que la fuerza constante aplicada sobre un objeto era igual a la velocidad del objeto por su masa, por lo que dos caballos mueven un carro con el doble de velocidad que uno sólo. Lo que capta Aristóteles es que los cuerpos están sujetos siempre a una resistencia –en tanto que Aristóteles niega la existencia del vacío– por lo que siempre se requerirá la acción de una fuerza para que un cuerpo siga en movimiento. Es decir, para Aristóteles ‘cambio’ en sentido físico significa desplazamiento, ‘cambio de lugar’. La Revolución Científica de los siglos XVI y XVII supuso un giro radical de esta visión. El principio de inercia, formulado de manera restringida por Galileo (movimiento circular uniforme) y con toda su generalidad por Descartes y Newton (Barbour, 2001, Sklar, 2013), postula que ‘cambio’ significa ‘cambio de velocidad’ y no de lugar. Así, lo que nos dice es que lo que debe ser explicado es la salida de ese estado natural, el cual es debido a fuerzas que debemos buscar y que se computarán mediante la segunda ley del movimiento. Lo normal, lo natural, es que un cuerpo siga con su velocidad constante (en reposo o en movimiento) y lo que merece ser explicado es la alteración de su estado natural. Su supuesta futilidad hizo pensar a muchos que tenía un mero carácter superfluo, argumentando que podía deducirse a partir de la segunda ley del movimiento: si no existe ninguna fuerza impresa, la aceleración es cero y por tanto la velocidad es constante (uniforme y rectilínea o nula; joróbate Flanders). No

obstante, su existencia se muestra necesaria porque funciona como ideal de orden natural –nos dice lo que debe ser explicado– e históricamente se ha mostrado necesaria su separación ya que la mecánica relativista desechó por completo la segunda ley –de la que para algunos era dependiente el principio de inercia– pero conservándose la primera ley tanto en la teoría relativista especial (la ley de la inercia es invariante bajo las transformaciones de Lorentz) como la general (donde, geoméricamente, la cosmolínea de una partícula libre es una geodésica).

### **Un ideal de orden natural en biología: la permanencia de la forma ancestral**

La importancia de los ideales de orden natural se muestra con mayor claridad cuando se contraponen dos de ellos de la misma manera que hemos hecho en el punto anterior con Aristóteles y Newton. Por ello los defendidos por los autores pre-darwinianos –especialmente Cuvier– y por Darwin (1859), por antagónicos, son iluminadores. Para Cuvier el estado normal de la naturaleza es el de su exuberancia, el surgimiento del mayor número posible de variedades en las formas vivas. Dentro de los cuatro tipos fisiológicos cuvierianos (verbrata, molusca, articulata y radiata) que marcan los límites posibles de los seres vivos, Cuvier postula a la naturaleza una propensión espontánea de generar variedad. Busca explicar la permanencia de regularidades en la forma –la organización del ser vivo–, sus límites porque lo que no necesita ser explicado es la creación de variación ya que “manteniéndose siempre dentro de los límites que las condiciones necesarias de existencia prescribían, la naturaleza se abandona a toda su fecundidad en aquello en lo que tales condiciones no la limitan” (Cuvier, 1805, 58). Estas no necesitan explicación, lo que debe ser explicado es la permanencia de algunas regularidades en los seres vivos y no su cambio (Caponi, 2004). Para Darwin, contrariamente, el estado natural de los organismos es la permanencia de la forma ancestral y lo que necesita explicación, por tanto, es la salida de ese estado natural, es decir la diversificación de las formas. Este *modus Darwin* (Sober, 1999) contrasta con el mundo cuvieriano en el que la coordinación de las partes, su integridad y armonía son esenciales para producir un ser vivo funcional, donde sus conocidas *condiciones de existencia* son vistas, lejos de la noción ecológica darwiniana, desde una perspectiva fisiológica (Grene, 2001). En el mundo darwiniano, en cambio, lo que adquiere importancia es la lucha por la existencia que se produce entre los individuos y el ambiente –las condiciones ecológicas (Collins 1986)– la cual puede llevar al cambio de la forma ancestral, siendo así la selección natural la explicación de dicho cambio.

En el mundo pre-darwiniano, en el que viven Cuvier o Lamarck, el cambio no necesita explicación. “Contrariamente al mundo de Lamarck, el mundo darwiniano no es *natural* o *espontáneamente* propenso al cambio” (Caponi, 2004, 10, cursiva en el original).

### **La deriva como ideal de orden natural**

La pregunta central es entonces: ¿es la deriva un buen ideal de orden natural? McShea y Brandon por un lado, y Sarkar por el otro, plantean que la deriva debe ser lo que hemos denominado un ideal de orden natural porque es el estado por defecto (McShea y Brandon) de todas las poblaciones reales, un elemento o asunción constitutivo del sistema (Sarkar). Efectivamente, los ideales de orden natural sitúan el estado por defecto del sistema y la deriva puede parecer que realiza dicha función –e incluso para algunos puede resultar hasta obvio porque no existen poblaciones infinitas. No obstante, hay veces que lo que parece obvio no lo

es tanto. La universalidad de la deriva es uno de los puntos fuertes en el que se apoya la defensa de su estatus como ZFL, pero la universalidad no es una condición suficiente para la elevación a tal estatus. Pensemos en la fuerza de la gravedad. Newton la formuló con carácter universal, y esta actúa en cualquier parte del Universo donde se encuentren cuerpos que interactúen. Se podría decir que es una parte constitutiva del Universo, su estado por defecto y por tanto, debería considerarse una ZFL. Es decir, siguiendo el razonamiento de los autores citados al principio de este apartado, Newton se equivocó al colocar la ley de la inercia como ZFL, ya que la gravedad, debido a su carácter universal, sería el verdadero estado por defecto del sistema (Pence, 2012, Stephens, 2010). Sin embargo, podemos formular situaciones, aunque no puedan darse en los sistemas reales, donde es posible eliminar del sistema tanto la gravedad como la deriva. Como defiende Pence (2012) la gravedad podría ser eliminada del sistema si postuláramos que la constante gravitacional,  $G$ , tuviera valor 0; o imaginando el comportamiento de una masa que hubiera sido enviada a una distancia infinita de cualquier otra masa. De la misma manera, se puede modelar un sistema donde no aparezca la deriva postulando una población de tamaño infinito y donde solo actuaran la selección y la mutación (como hace Sarkar). Ninguna de las dos situaciones, Universo sin gravedad ni población sin deriva, parece plausible en el mundo que vivimos pero el carácter constitutivo de ambas tampoco.

Otro problema y seguramente el principal, que surge al considerar la deriva como un ideal de orden natural, es que tiene un carácter central en la explicación de un gran número de fenómenos evolutivos. Por centrarnos en el que sería uno de los más importantes, Lynch (2007a, 2007b) ha planteado que el aumento del tamaño del genoma sufrido en el paso desde los organismos procariotas –unas pocas kilobases en virus– a los organismos eucariotas –megabases en el caso de plantas, mamíferos, etc.– ha sido debido a que la deriva genética fue fijando en los genomas, a lo largo de los linajes, elementos con poca o nula ventaja, e incluso ligeramente deletéreos, como: intrones, elementos transponibles, DNA no codificante, sustituciones aminoacídicas, etc. La deriva habría sido el factor determinante porque el tamaño poblacional (efectivo) de los eucariotas es muy pequeño comparado con el de los procariotas. De este modo, especies bacterianas cuentan con un tamaño poblacional efectivo tan grande que la selección fija rápidamente cualquier mutación beneficiosa y su capacidad para eliminar las deletéreas es enorme. En las especies eucariotas, por el contrario, el tamaño poblacional efectivo es mucho menor por lo que la selección natural no es tan efectiva eliminando aquellos elementos. Así, la deriva se muestra como un factor crucial para explicar el aumento de complejidad en los organismos. Esto parece dar la razón a McShea y Brandon de que la deriva y en la línea de su ZFEL, es capaz de crear diversidad y complejidad. Sin embargo, es este importante papel explicativo y causal de la deriva, lo que la hace incompatible como ideal de orden natural. Los ideales de orden natural no son causa de nada ni explicación de nada, sino que son la condición de posibilidad para saber qué debe ser explicado y qué es una causa en el sistema. La inercia no explica por qué un cuerpo se mantiene en reposo o en movimiento rectilíneo uniforme. El estado por defecto, lo natural, de los cuerpos es estar en una velocidad constante. La inercia, como asunción constitutiva, no puede ser la causa del estado por defecto de los cuerpos. Por ello Sarkar postulaba, muy acertadamente, que si la deriva era una asunción constitutiva del sistema no podía ser una causa del mismo. Pero la deriva parece jugar un papel tanto causal como explicativo, como en el caso del aumento del tamaño del genoma, tan crucial que no parece poder relegarse a un elemento constitutivo a-causal. Por esta razón, McShea y Brandon (cf. Brandon 2006) se ven obligados a dotar tanto a la deriva como a la inercia de poder causal. Pero como dice Maudlin

(2004, 430), “If a body is at rest at one time, and nothing acts on it (i.e., no force acts on it), then it sounds odd to ask what causes it to remain at rest. It sounds odd to say that the body’s own inertial mass causes it to remain at rest, since there is no force that the mass is resisting, and the inertial mass is just a measure of a body’s resistance to force. And it sounds odd to say that the law of inertia itself causes the body to remain at rest”. Sin embargo no hay nada de extraño en apelar a la deriva como causa de algún cambio en las poblaciones. De hecho los biólogos lo hacen todo el tiempo. Por tanto, si la deriva es considerada una ZFL no podría ser una causa de nada. Sin embargo, los estudios muestran que la deriva ha sido un factor determinante en el incremento de la complejidad. De este modo, si se acepta que la deriva es un ideal de orden natural tendríamos que la complejidad carece de explicación y de causa. Simplemente, la complejidad se daría (como se apela en la ZFEL). No parece esta una posición aceptable. La complejidad es la consecuencia de la interacción de las partes de un sistema. La complejidad debe explicarse, no solo constatarse.

La ZFEL afronta los mismos problemas que el PD. Su papel causal en la formación de complejidad la anula como posible ideal de orden natural. Además, la semejanza entre la tendencia al aumento de la complejidad y la diversidad de la ZFEL y la postura pre-darwiniana es patente. En ambas, “la naturaleza se abandona a toda su fecundidad en aquello en lo que tales condiciones lo limitan” (Cuvier, 1805, 58), donde si no fuera por las constricciones y otras fuerzas la complejidad surgiría sin más. La complejidad no requeriría explicación ni estaría causada por nada. Por ello, McShea/Brandon apelan a la capacidad causal de la ZFEL, pero al hacerlo la invalidan como ideal de orden natural. La complejidad, insistimos, requiere explicación.

### **El Principio de Estasis**

Recapitulando, la deriva no puede ser un ideal de orden natural porque no es más constitutiva para las poblaciones de lo que lo es la gravedad para el sistema newtoniano. Además, su capacidad causal y explicativa supera a las que demandaría un ideal de orden natural. Entonces, si la deriva no es un buen ideal de orden natural, se nos plantea cuál es un buen ideal de orden natural para la biología evolutiva. La ley H-W ha ejercido tradicionalmente este rol. Los críticos, sin embargo, han apuntado su carácter restringido al aplicarse solo a organismos sexuales diploides y su falta nomológica por ser una consecuencia de la evolución. Otro problema al que se enfrenta la ley H-W es que permite dos formulaciones, una para frecuencias génicas y otra para frecuencias genotípicas. El mismo Sober (1984, 36) admite esta doble manera de formular la H-W como una ZFL porque, efectivamente, en una población diploide de reproducción sexual puede haber cambios en las frecuencias genotípicas y no en las génicas. Por esta razón, hay veces que se introduce entre las causas evolutivas al sistema de apareamiento porque puede cambiar las frecuencias genotípicas pero no las génicas. A favor de la H-W, en cambio, es que nos permite saber cómo se comporta una población sexual diploide si se ve perturbada por algún factor externo, una característica esencial de un ideal de orden natural. La población, sin fuerzas que actúen sobre ella, se mantendrá en equilibrio; su estado por defecto será seguir sin cambios. En este caso, el poder explicativo de la H-W, dentro de la dinámica poblacional es mínimo o nulo. Además la H-W tiene un valor heurístico del que carecería la deriva si fuera considerada una ZFL, en tanto que nos permite saber con seguridad cuándo una o varias fuerzas están actuando sobre una población (Stephens, 2010). La pérdida del equilibrio de H-W es una condición suficiente para detectar alguna fuerza actuando, no así el PD o ZFEL de McShea y Brandon.



Podemos considerar a la ley H-W –con sus dos formulaciones posibles: génica y genotípica– así como a la *permanencia de la forma ancestral* de Darwin, como casos especiales de un principio más general que denomino el *Principio de Estasis* (PS) que puede formularse de la siguiente manera:

PS: En un sistema evolutivo donde no actúen (no estén presentes) la selección, la deriva, la mutación ni la migración, el sistema no mostrará ningún cambio (permanecerá en estasis).

Su aplicación se extiende a los organismos asexuales (cf. Charlesworth y Charlesworth, 2010, 34) superando las limitaciones de la ley H-W, si constatamos que los modelos matemáticos de poblaciones asexuales (por ejemplo, bacterias) comienzan con modelos de crecimiento poblacional pero no por modelos de cambio en las frecuencias génicas. El por qué resulta aparentemente obvio: las poblaciones asexuales se reproducen de forma clonal por lo que las frecuencias génicas no pueden cambiar. Esta aparente obviedad o trivialidad no es más que el rasgo característico de los ideales de orden natural y las causas del cambio evolutivo en la práctica biológica –tanto en poblaciones asexuales (Elena y Lenski, 2003) como en las sexuales (Gillespie, 2004, Templeton, 2006)– se corresponde con las postuladas en el Principio de Estasis.

Al igual que la PD o la ZFEL de McShea y Brandon, mi formulación no pretende ser novedosa sino que quiere mostrar de forma clara el principio o estado por defecto que sigue el programa de investigación que viene desde Darwin hasta la moderna biología evolutiva. Este ideal de orden natural tiene un carácter universal y se mantiene en el marco iniciado por Darwin–a diferencia de los aires ortogenéticos de propuestas como la de McShea y Brandon (2010, 127)– porque, recordémoslo, “Contrariamente al mundo de Lamarck, el mundo darwiniano no es *natural* o *espontáneamente* propenso al cambio” (Caponi, 2004, 10, cursiva en el original). El ideal de orden natural adecuado es el Principio de Estasis.

## Conclusión

La estructuración de la teoría evolutiva como una teoría quasi-newtoniana implica el establecimiento de una ZFL o estado por defecto que indique cómo se comporta el sistema si ninguna fuerza interfiere en él. Algunos autores han reivindicado el carácter especial de la deriva dentro de la teoría evolutiva, postulándola como el estado por defecto o ZFL de los sistemas evolutivos. Se ha mostrado que dicha pretensión carece de argumentos razonables por no ser la deriva un buen ideal de orden natural. En su lugar, se ha propuesto un ideal de orden natural que engloba a la ley H-W y a la permanencia de la forma ancestral de Darwin, cuyo nombre es el Principio de Estasis, que postula que un sistema evolutivo, si no es influido por ninguna causa o fuerza evolutiva, se mantendrá sin cambios. Sus ventajas son que mantiene a la deriva como una causa de la evolución, se mantiene dentro del programa de investigación iniciado por Darwin englobando las diferentes formulaciones especiales del Principio de Stasis (ley H-W, permanencia de la forma ancestral), y requiere de una explicación causal del aumento de la complejidad.

## Bibliografía

- Aristóteles (2002), *Física*, Gredos, Madrid.
- Barbour, Julian (2001), *The Discovery of Dynamics*, Oxford University Press, Oxford.
- Brandon, Robert (2006), The principle of drift: biology's first law. *Journal of Philosophy* 103 (7):319-335.
- (2010), A non-Newtonian model of evolution: the ZFEL view. *Philosophy of Science* 77(5):702-715.
- Brandon, Robert y Ramsey, Grant (2007), What's Wrong with the Emergentist Statistical Interpretation of Natural Selection and Random Drift? En: *Cambridge Companion to the Philosophy of Biology* (Hull D, Ruse M, Ed.). Cambridge University Press. pp:66- 84.
- Bromham, Lindell (2011), Wandering drunks and general lawlessness in biology: does diversity and complexity tend to increase in evolutionary systems? *Biol Philos* 26:915–933.
- Caponi, Gustavo (2004), La navaja de Darwin. *Ludus Vitalis* 12(22):9-38.
- Charlesworth, Brian y Charlesworth, Deborah (2010), *Elements of Evolutionary Genetics*, Roberts and Company Publishers, Colorado.
- Collins, James (1986), “‘Evolutionary Ecology’ and the Use of Natural Selection in Ecological Theory”, *Journal of the History of Biology*, vol. XIX (2), pp. 257-288.
- Conner, Jeffrey y Hartl, Daniel (2004), *A Primer of Ecological Genetics*, Sinauer, Sunderland.
- Corben Herbert, Stehle Philip (1994), *Classical Mechanics* (second edition), Dover Publications, New York.
- Cuvier, George (1805), *Leçons d'Anatomie Comparée*, Baudouin Volum 1, Paris.
- Darwin, Charles (1859), *On the Origin of Species*, John Murray, London.
- Elena, Santiago y Lenski, Richard (2003), Evolution experiments with microorganisms: the dynamics and genetic bases of adaptation. *Nat. Rev. Genet.* 4, 457–469.
- Futuyma, Douglas (2013), *Evolution* (third edition), Sinauer, Sunderland.
- Gillespie, John (2004), *Population Genetics: A Concise Guide* (second edition), The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Grene, Marjorie. (2001), “Darwin, Cuvier and Geoffroy: comments and questions,” *Journal of History and Philosophy of Life Science* 23: 187-211.
- Hartl Daniel y Clark, Aandrew G. (1997), *Principles of population genetics* (third edition), Sinauer, Sunderland.
- Hitchcock, Christopher y Velasco, Joel (2014), Evolutionary and Newtonian forces. *Ergo* 1(2): 39-77.
- Lynch M. 2007a. The Origins of Genome Architecture. Sinauer.
- (2007b), The Frailty of Adaptive Hypotheses for the Origins of Organismal Complexity, *PNAS* 104:8597-8604.
- Matthen, Mohan y Ariew, Andre (2002), Two ways of thinking about fitness and natural selection. *Journal of Philosophy* 99(2):55-83.
- Maudlin, Tim (2004), Causation, counterfactuals, and the third factor. En: *Causation and counterfactuals* (Collins JD, Hall N, Paul LA, Ed), The MIT Press. pp: 419-443.
- McShea, Dan y Brandon, Robert (2010), *Biology's first law: the tendency for diversity and complexity to increase in evolutionary systems*. University of Chicago Press, Chicago.
- Millstein, Roberta (2006), Natural selection as a population-level causal process. *British Journal for the Philosophy of Science* 57(4):627-653.
- Newton, Isaac (1846[1687]), *The Mathematical Principles of Natural Philosophy*, Daniel

Adee, London.

Pence, Charles (2012), It's Okay to Call Genetic Drift a "Force." Manuscript in preparation. Retrieved de [http://philsci- archive.pitt.edu/9256/](http://philsci-archive.pitt.edu/9256/)

Pigliucci, Massimo y Kaplan, Jonathan (2006), *Making sense of evolution: the conceptual foundations of evolutionary theory*, University of Chicago Press, Chicago.

Ramsey, Grant (2012), Driftability, *Synthese*, 190: 3909-3928.

Reisman, Kenneth y Forber, Patrick (2005), Manipulation and the Causes of Evolution. *Philosophy of Science* 72:1113-1123.

Rice, Sean H. (2004), *Evolutionary Theory: Mathematical and Conceptual Foundations*. Sinauer, Sunderland.

Rosenberg, Alex y Bouchard, Frédéric (2005), Matthen and Ariew's Obituary for Fitness: Reports of Its Demise Have Been Greatly Exaggerated. *Biology and Philosophy* 20:343-353.

Sarkar, Sahotra (2011), Drift and the causes of evolution. En: *Causality in the Sciences* (Mckay P, Russo F, Williamson J, Ed), Oxford University Press, Oxford.

Shapiro, Larry y Sober, Elliott (2007), Epiphenomenalism: the do's and the don'ts. En: *Thinking about causes: from Greek philosophy to modern physics* (Wolters G, Machamer P, Ed). University of Pittsburgh Press, Pittsburgh.

Sklar, Jeffrey L. (2013), *Philosophy and the Foundations of Dynamics*, Cambridge University Press, Cambridge.

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

– (1999), "Modus Darwin," *Biology and Philosophy* 14(2): 253-278.

Stephens, Christopher (2004), Selection, drift, and the "forces" of evolution. *Philosophy of Science* 71(4):550-570.

–(2010), Forces and Causes in Evolutionary Theory. *Philosophy of Science* 77(5):716-727.

Templeton, Alan (2006), *Population Genetics and Microevolutionary Theory*, Wiley, New York.

Toulmin, Stephen (1961), *Foresight and Understanding: An inquiry into the aims of science*. Huchintson & CO, London.

Walsh, Daniel (2007), 'The Pomp of Superfluous Causes', *Philosophy of Science*, 74, pp. 281–303.

Walsh, Daniel, Lewens, Tim y Ariew, Andre (2002), The trials of life: natural selection and random drift, *Philosophy of Science* 69(3):429-446.

