



Ramón Margalef, nacido en Barcelona en 1919, es catedrático de la Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona. Es especialista en biología marina y pionero de la biología teórica. En 1981 recibió el Premio Huntman y en 1984 el Premio Ramón y Cajal para la investigación científica.

Variaciones sobre el tema de la selección natural.
Exploración, selección y decisión en sistemas
complejos de baja energía
Ramón Margalef

Repetidas veces se ha escrito que la selección natural es el único mecanismo en el mundo que puede extraer orden del caos. Yo creo que opinión tan tajante lleva consigo una considerable dosis de ingenuidad y quizá corresponde a una época ya pasada. En cualquier caso, el tema de la selección natural reitera, en otro terreno, la eterna cuestión del determinismo o indeterminismo en la naturaleza. O no sé si es lo mismo averiguar por dónde se nos cuele lo que nos atrevemos a considerar como novedad.

Veamos en qué consiste la selección natural. Puesto que el espacio ocupable es limitado, las entidades o sistemas que tienen la capacidad y la manía de autorreproducirse no pueden hacerlo de manera ilimitada. Han de esperar que otros mueran y dejen espacio libre, o morir ellos mismos, no hay sitio para todos. Es conveniente añadir, desde ahora, que los sistemas pueden reproducirse por lo que podemos llamar virtud propia, como los organismos, o bien pueden ser copiados por algún agente o sistema externo y más amplio, como son los virus, las palabras, las piezas fabricadas y los textos impresos, que dependen de otros organismos, del lenguaje, de la industria, o de la copiadora, respectivamente.

En virtud de la selección natural, el número de las réplicas que persisten por cierto tiempo es inferior al número de las réplicas que podrían generarse. Si las configuraciones o los organismos que persisten de preferencia siguen teniendo la misma forma que los que desaparecen, o si se trata de elementos de varias clases complementarias (palabras, organismos) y siguen conservando las mismas proporciones numéricas de antes, lo que hace que unos persistan y otros no se nos presenta indeterminado.

¿Quiénes son los elegidos? ¿Es una especie de lotería? Si se comprueba que existen o existieron diferencias entre los que persisten y los que se extinguen precozmente, se atribuye a características opuestas en que dichas diferencias manifiestan un valor positivo o negativo con respecto a la selección natural. A la larga, los seleccionados persisten y las características que los adornan se consideran como ventajosas, por lo menos en un asunto tan importante como es el seguir con vida. Pero, en este caso, generalmente es forzoso reconocer cierta indeterminación en lo que hace que un determinado carácter adquiera la configuración de la que depende que pase la prueba. La «mutación» aparece como indeterminada, independiente de cualquier proceso de selección que posteriormente puede ocurrir.

En los sistemas propuestos a los que se puede aplicar el concepto de selección natural, la indeterminación aparece derivada de nuestra ignorancia en relación con el funcionamiento de los sistemas de que tratamos; es un indeterminismo pragmático que hay que adoptar ante la inmensidad de un mundo que no podemos explorar adecuadamente, en el sentido y en el espíritu en que habla Popper en su «universo abierto».

Esto quiere decir que, en general, los biólogos aceptan el indeterminismo *de facto* que puede solucionar sus problemas en relación con la selección natural dentro de una visión estrictamente determinista del universo. Si la pequeña dosis de indeterminación que aceptamos en la práctica no se viera como una consecuencia de nuestras limitaciones, sino como un «derecho que se reserva la naturaleza», tendríamos una rendija por donde podría filtrarse un creacionismo, tanto a nivel de la aparición de nuevas variantes, como en las decisiones que llevan a elegir a unas o a otras de las variantes disponibles.

Renunciando a trabajar con esta última hipótesis, es preferible dirigir el esfuerzo a examinar críticamente la teoría ortodoxa de la selección natural, y mejorarla si es posible. Prueba de que no está exenta de dificultades es lo mucho que se ha escrito sobre aquélla y éstas. Por supuesto, que sólo pienso ocuparme de aquellas dificultades y de aquellos aspectos que escojo aquí y ahora. Fundamentalmente se trata de examinar si los procesos de decisión que definen quién sobrevivirá y quién va a morir son realmente uniformes. Existe la sospecha que los propios organismos, en función de su grado de organización, pueden modificar, complicándolos en el curso de la evolución, procesos de decisión

que antaño eran más simples. De esta manera habría una evolución de las formas de selección natural y, por tanto, una evolución de la evolución, lo cual es muy coherente con la sorprendente capacidad que muestra la información para replegarse o envolverse sobre sí misma. O, para decirlo de otra manera, pasar de funciones en que los parámetros son importantes, a otras funciones en que la estructura de las funciones es lo que más cuenta.

Se ha dicho que la formulación de la selección natural y de la *fitness*, o adecuación de los individuos a superarla, es una tautología, por muchas vueltas que se le intenten dar. Puede ayudar a romper el razonamiento circular (7) la aceptación de algún criterio exterior, preferiblemente si viene de otra rama de la ciencia, por ejemplo de la termodinámica, y que puede tener la forma de un aserto en relación con las probabilidades de cambio. Por ejemplo, este criterio podría prescribir que un genotipo tiene una buena probabilidad de reemplazar a otro si implica un menor intercambio de energía o una menor reproducción de entropía por unidad de biomasa o de información. Esto es un ejemplo de la vía que supone intentar salir de una dificultad, pero no constituye la presentación de una hipótesis concreta, y en todo caso, antes de hacerlo, convendría examinar con más detalle la vía propuesta y otros aspectos asociados.

Otra dificultad surge al tratar de relacionar la probabilidad de supervivencia con caracteres que parecen intrascendentes y con posibilidad casi infinita de variar. La naturaleza nos parece variadísima y rica en detalles, que vemos como caprichosos. La selección de los organismos, cuyas características perdurarán, puede, en ocasiones, ser más semejante a una lotería que a un concurso de méritos. No resulta muy convincente argüir que tal apariencia es resultado de nuestra ignorancia, ya que no sabemos el significado de una característica cualquiera, incluso la que es aparentemente más nimia, en la red fantásticamente complicada de relaciones en las que se encuentran implicados todos los organismos. Este es un argumento que postula una «perfección» del mundo, pero no demuestra nada.

Mayor actualidad tiene el preguntarse por el nivel al que es efectiva la selección natural. Mi respuesta es: a todos, y pienso que es lo primero que se le ocurre a cualquier naturalista sin prejuicios. Pero el tema se ha complicado, y hasta creo que confundido, a través del desarrollo detallado de modelos cuantitativos relativos a la genética de poblaciones. Darwin aplica básica-

mente su concepto de selección al individuo, pero en relación con los insectos sociales con individuos estériles dice: «Esta dificultad, aunque aparentemente insuperable, disminuye o, a mi parecer, desaparece, si se recuerda que la selección es aplicable tanto a la familia como al individuo, y de esta forma puede alcanzar el fin deseado». En el sentido opuesto, en dirección hacia los menores componentes de los organismos, W. Roux habla del principio de la *Kampfes der Teile*, un siglo antes que R. Dawkins nos entretuviera con su *Selfish gene*, dos denominaciones efectistas para una manera semejante de ver las cosas, en el sentido de que la selección natural debe extenderse también a los componentes más pequeños en el encadenamiento de sistemas dentro de sistemas que se reconocen en la biosfera. La selección a nivel de grupo, la que se llama *inclusive fitness* (4) (5) (10) (11), ha sido reivindicada y divulgada ahora con consideraciones sobre el significado del altruismo, cuando es aplicable a animales superiores. Pero son pocos los que se atreven a hablar abiertamente de la selección a nivel de ecosistemas (15), aunque creo que tienen razón. El que algunos cosmólogos llaman el principio antrópico sería el límite último de esta forma de selección: sólo tienen existencia los universos que han desarrollado organismos capaces de interpretarlos a su medida. (Este aserto está aviesamente presentado, para estimular la reflexión.)

Retomando el hilo del tema principal, es oportuno señalar que los tres aspectos críticos señalados en relación con la selección natural: 1) implícita tautología que requiere otro criterio externo; 2) aparente indiferencia de las vías de evolución e inoperatividad de la selección en dominios de alta complejidad y poca energía; y 3) organización de la naturaleza —sistemas dentro de sistemas— que permite que la selección ocurra a muchos niveles con resultados muy complejos, armonizan plenamente dentro de la visión global de la naturaleza que, creo yo, ha inspirado la organización de esta reunión.

Antes de volver al tema de la selección natural, en el sentido de Darwin, conviene que haga mi profesión de fe, es decir, presentar mi concepción de la naturaleza dentro de la que, así lo espero, algunas de las dificultades que suscita el concepto de selección pueden llegar a desvanecerse.

En primer lugar, conviene recordar la noción de sistema, formado por un conjunto de componentes y de interacciones. Un átomo, el sistema solar, un ecosistema, la sociedad humana, son sistemas. La red de interacciones entre los componentes del sistema no es uniforme y generalmente es muy parcial. Si todas las interacciones o conexiones fueran semejantes e intensas, el sistema sería una cosa rígida, a la que llamaríamos, probablemente, un objeto. Comparar un tren con un grupo de automóviles en una carretera ayuda a precisar aquella noción. Los vagones están unidos unos a otros de manera relativamente rígida, mientras que los automóviles se relacionan unos con otros a través de un mecanismo más elástico, que pasa por los correspondientes conductores y los circuitos de *feed-back* en que están implicados. Este sistema constituido por vehículos da a cada conductor la sensación de conservar el control —y lo tiene para producir algún accidente— y hace al conjunto flexible, con ciertas propiedades quizá no esenciales, pero sí interesantes, como es la de generar ondas de tráfico. Además, sólo el *feed-back* representa aceptar un nivel de referencia de manera que, en otro género, podemos establecer relaciones con las ideologías o con la moral.

La flexibilidad del sistema depende de que no todas las conexiones son iguales. En sistemas o circuitos mecánicos o electrónicos, la cosa es obvia. En la naturaleza viva, a pesar de lo que dicen los ecologistas con indudable buena intención, no es cierto que todo esté igualmente unido a todo y que el quitar una florecita o una mariposa arriesge la supervivencia de todo el sistema. No se puede construir un sistema estacionario con todos sus elementos igualmente conectados. Las discusiones, en relación con los ecosistemas, se han prolongado *ad nauseam*, y han conducido a averiguar —lo cual es un resultado no despreciable— que la naturaleza tiende hacia ciertos valores medios de conectividad; siempre es posible ir complicando un ecosistema sin alterar demasiado su aspecto general, a condición de conectar con prudencia, es decir, muy parcialmente, las nuevas especies que se añaden. Es obvio que tal restricción se ha de manifestar en la forma de operar la selección natural, que puede ser diferente en los sistemas de distinto grado de complicación. Recordemos que la selección natural consiste en una secuencia de procesos de decisión dependientes de configuraciones externas aplicadas, filtradas por los propios organismos de manera no siempre uniforme.

A escala cósmica, la falta de rigidez de los sistemas se ha de relacionar con la limitación de la velocidad de propagación de las ondas electromagnéticas y con la propensión general en la naturaleza a la cuantificación. En realidad, el universo no está ocupado por un «gas» uniforme, sino que está altamente estructurado. Esta misma flexibilidad interna de los sistemas hace que marquen un tiempo. La discontinuidad muy marcada de los componentes es una característica de la biosfera de la tierra, pero no sabemos si también lo ha de ser de cualquier biosfera posible o pensante. Un tema de reflexión que acostumbro ofrecer a mis alumnos es invitarles a pensar sobre si sería posible concebir la vida en forma de lámina o película continua extendida uniformemente sobre el planeta, y si encuentran razones para justificar que haya prevalecido la discontinuidad de los seres vivos, tal como los conocemos.

A medida que creemos avanzar en la comprensión de la naturaleza, nos vamos convenciendo de que existen muy pocas leyes, y que quizá la mayor parte de ellas se expresa declarando imposibles algunas cosas, de manera que la constructividad del mundo se basa en unos pocos letreros de «prohibido el paso». Los más notables son los que han reconocido la termodinámica; por ejemplo: una misma energía no puede emplearse dos veces seguidas de la misma forma. Las sucesivas utilidades de la energía y la degradación o pérdida de calidad que experimenta con las sucesivas transacciones, dejan huella en la historia. A la imagen de la complejidad creciente: los pasos de la historia. A la imagen de la degradación energética que conduciría a un universo de temperatura uniforme, a la muerte térmica, se superpone la imagen de la complejización creciente de la materia que podría llegar a un «desván cósmico» en el que se conservarían todas las «obras de arte» del pasado, toda clase de estructuras que ya no sirven, que no son actuales y que ya es imposible modificar, porque ya no queda energía capaz de hacerlo. Esperar a que no estemos o estén condenados ni a uno ni a otro final —que vemos como equivalentes— es para mí tan importante como decidir acerca del aparente determinismo o indeterminismo del mundo. Supongo que es la misma cuestión. Yo tendería a asociar la visión del mundo en un dominio fluctuante, entre el todo energía y el todo materia congelada, con una visión de indeterminismo práctico, porque personalmente pienso que los límites del universo son indecisos y no figurables en absoluto desde nuestra posición.

La misma concepción sería válida a todos los niveles de los

sistemas, es decir, siempre tendríamos una gradual degradación local de la calidad de la energía, apareada a un aumento de la estructura, expresable también en términos de información. Esto ocurre en el tiempo y, en realidad, puede servir para medir un tiempo (por ejemplo un tiempo biológico), pero no puede considerarse uniforme. Al principio, vemos un proceso energético en el que se puede reconocer cierta dirección, o, por lo menos, se ve bien determinado al permitir percibir de manera inconfundible las dependencias de causa efecto. Hacia el final, la situación se complica, parecen multiplicarse indefinidamente las rutas posibles e indiferentes, pero sólo se pueden realizar unas pocas, o una sola de las configuraciones que *a priori* se adivinaban como posibles. (Este es, por supuesto, un dominio donde puede operar la selección.) Pero, por otra parte, es evidente que todos estos detalles, o muchos de ellos, persisten porque no hay energía suficiente para borrarlos o suplantarlos. En el cambio de los sistemas naturales, sea la estabilización después de una mezcla vertical en las aguas de un lago, sea el desarrollo de un organismo, sea la sucesión de un ecosistema que ocupa un área nueva, reconocemos siempre esta misma asimetría fundamental que, de manera muy abreviada, pero expresiva, se puede caracterizar diciendo que pasa de un proceso a un *pattern* o configuración de gran complejidad y aparente indeterminación en el detalle. Los dos extremos, que pueden verse también como aspectos de un mismo sistema, según el punto de vista elegido, y reconocerse en grado diferente en lugares distintos, reflejan una asimetría fundamental en la forma en que nos aparece la naturaleza. Quizá la doble lista siguiente sugiera otros aspectos o contribuya a la comunicación de lo que quiero decir: puede verse como una paradoja que lo aparentemente indeterminado se genera a partir de un proceso que analizamos como estrictamente determinado:

proceso	<i>pattern</i>
determinismo	indeterminismo
predecible	impredecible
orden	desorden, caos
finitud	infinitud
Newton, Laplace	Bernoulli, Kolmogorov
Palladio	Gaudí
ley física que elimina el tiempo	descripción no abreviable

simplicidad	complejidad
astronomía	predicción del tiempo atmosférico
genotipo, preformación	epigénesis, fenotipo
inicio de una sucesión	clímax
crear un servicio	desarrollo de una burocracia

La naturaleza está hecha de sistemas dentro de sistemas de manera indefinida. Con referencia a un determinado sistema, cualquier perturbación que venga de fuera, o no sea «predecible» desde dentro del sistema de referencia, representa una entrada de energía que destruye más o menos parcialmente un *pattern* existente y vuelve a poner en marcha un proceso que sigue ciertas vías y acaba, a su vez, al perder energía disponible, atascado en el dominio de complicación creciente. Todo esto ocurre a muchos niveles y existen perturbaciones de todas las intensidades a nivel de los ecosistemas, desde las colisiones de la tierra con planetoides hasta las heladas de cada invierno. Lo que debemos retener en este punto es la asimetría en los cambios: la entrada de energía, la perturbación y el volver a poner el sistema en una situación «inicial», donde despertar o recomenzar el proceso, es rápida; pero la «evolución» normal y gradual que conduce a las etapas de gran complejidad puede prolongarse indefinidamente. De hecho, las etapas finales, de gran complicación, no se ven cambiar sustancialmente, probablemente, entre otras razones, porque ni se comprenden las diferencias de significado entre situaciones de gran complejidad, aunque se vea que no son idénticas ni se puedan medir.

Este tema se relaciona directamente con el de la sucesión ecológica y, a través de ella, con la evolución. Ha sido muy instructivo para mí personalmente considerar atentamente lo que ocurre con las poblaciones del fitoplancton. Resulta cómodo colocar el comienzo de un análisis en coincidencia con alguna perturbación profunda, por ejemplo después de una mezcla o renovación de las aguas, que destruye una estructura preexistente. Existe una gran variedad de organismos unicelulares que pueden servir de semilla. El desarrollo de las poblaciones, en este momento, se relaciona con la disponibilidad de nutrimento y de luz, y los movimientos del agua, a través de expresiones analíticas, que son malas, aunque uno tiene el convencimiento de que siempre pueden mejorarse. Pero pronto los distintos volúmenes o paquetes de agua se van aislando, es decir la mezcla, por lo

menos la vertical, ya no es tan intensa, y las poblaciones de organismos se diferencian localmente, hasta que su conjunto contiene estructuras de una gran riqueza, ante las cuales es forzoso renunciar a la pretensión de seguir en detalle cadenas de causación, y debemos pasar a un estudio estadístico. Nunca sabremos si las diferentes trayectorias son infinitas y aparentemente equivalentes o indiferentes en su probabilidad de ser seleccionadas; ¿por qué se encuentran unas y no otras? Por supuesto, no hay espacio para todas. Pero la teoría científica que conduce a desarrollar fórmulas para dar razón de la dinámica del ecosistema se encalla en un terreno de baja energía, donde aparecen posibilidades infinitas, cuyo examen requiere otro enfoque.

Hay que aceptar que un ecosistema es una máquina que «no puede dar dos vueltas permaneciendo idéntica a sí misma», un principio que puede introducirse en modelos matemáticos nuevos que sean más fieles a la realidad que los corrientes (8). La aplicación de los modelos ecológicos más al uso encierra una contradicción fundamental. Modelos que funcionan como un mecanismo de relojería se suponen aplicables a especies o bloques de especies, y se escogen unos coeficientes de interacción apropiados para mantener estacionario el sistema. Esto es hacer trampa, porque los verdaderos coeficientes de interacción, en la medida en que existen y son medibles han de conducir a una evolución gradual del sistema, evolución o sucesión que suele ser interrumpida por pequeños respingos o regresiones que conducen al sistema a un estado comparable a otro que se había superado con anterioridad, aunque jamás idéntico.

Tal vez pueda encontrarse una equivalencia entre la cantidad total de energía disipada y la cantidad total de información que aparece acumulada al final, por ejemplo, y para concretar ideas, del desarrollo de un organismo o de una sucesión ecológica. Pero hay una desigualdad en el tiempo. El centro de gravedad de la disipación de energía ocurre antes que el centro de gravedad en la acumulación de información. En parte porque la primera información cuesta más de adquirir, y un sistema ya rico procesa y asimila más fácilmente nueva información. En las etapas avanzadas o posteriores, en los sistemas orgánicos que cambian (líneas filéticas, ecosistemas) suelen encontrarse individuos mayores. Una computadora o un cerebro de dimensión doble contiene y procesa más información que dos cerebros o computadoras de dimensión sencilla. Entidades unificadas más amplias, de vida

más larga y tasa de renovación más lenta, que pueden manipular más información, añadiendo la cultural a la energética, al parecer, a medida que pase el tiempo, adquieren preeminencia. Tal sería también la «superioridad» manifiesta en lo que se ha llamado sinergismo, la integración de sistemas parciales en sistemas superiores. Todo esto es también selección, aunque no suele entrar en la ortodoxia del momento. Como escribía en la cubierta de un libro de 1980 (9): «Para los más, el éxito del individuo que ha pasado ciertos genes propios a la generación siguiente basta como explicación, y *huelga hacerse más preguntas*. Para otros, propiedades comunes a todos los sistemas físicos impusieron la discretización de la vida en individuos y establecen condiciones de coexistencia y coevolución. Estas anticipan, en buena medida, quién superará la selección y explican otras regularidades en la organización de la biosfera». La mayor fracción de la energía se degrada a nivel de los productores primarios; pero la información aumenta más en los mamíferos. La falta de coincidencia, en el tiempo y en el espacio, entre dónde y cuándo se degrada la energía y dónde aparece la información que puede ser equivalente, es un fenómeno general y preocupante. Tal falta de coincidencia puede relacionarse con la asimetría de las relaciones más elementales. Un ejemplo aparentemente muy sencillo, quizás al alcance de cualquiera, pero válido como otro cualquiera, puede ser el de las relaciones entre insectos y aves. Las interacciones entre los individuos de una población de insectos y los de una población coexistente de aves forman un colectivo único en cualquier ejemplo concreto que se estudie; pero la distribución de las interacciones tiene un carácter diferente para las aves o para los insectos. Para un insecto, una interacción es probablemente el fin de la vida individual. Para un pájaro, la interacción es un episodio que se repite con frecuencia.

Puesto que se trata de elementos reproducibles en los dos casos, en este caso de especies formadas por individuos, todos están sometidos a la selección. En el insecto, la selección natural ha de llevar a nuevos caracteres de manifestación inmediata y defensiva, por ejemplo, en relación con el color, como puede ser la expansión de formas melánicas en mariposas. Pero, en el pájaro, las características seleccionadas en esta fase de la evolución serán más bien las que configuren su capacidad de aprender —una capacidad para manipular y aumentar información— y no las que tienen expresión química o morfológica inmediata. Po-

dríamos decir que, en el insecto, ha de evolucionar más el *hardware* y en el pájaro la *software* (lo que pide una mayor capacidad del *hardware* para manejarla). La vida no reconoce distinción precisa entre *hard* y *software*; todo es memoria y procesador a la vez, por lo que podemos ver en la llamada «inteligencia artificial». Así, en el pequeño sistema binario formado por el insecto y el pájaro, como especies, la energía entra a través del insecto y allí ha de ocurrir una mayor degradación y disipación; mientras que es al otro lado, en la población del pájaro, donde la información aumenta más. Podría decirse que, en cualquier relación de intercambio, la información aumenta más del lado donde había ya más información desde antes. Esta asimetría encuentra una expresión apropiada en una frase de los Evangelios, si se me permite emplearla en un sentido ciertamente diferente del prístino: «Porque al que tiene se le dará y el que no tiene será privado aun de aquello que tiene».

El misterio, si quiere considerarse como tal, es que la equivalencia entre la energía (imprecisión de lugar) y la información (indiferencia con respecto al tiempo) se dan en puntos diferentes del marco espacio-temporal. Hoy aumenta la entropía y mañana nos damos cuenta de que la información ha aumentado. Un aumento de entropía en un lugar se corresponde con un aumento de información en otro lugar. Todo esto se relaciona con las diversas formas de interacción entre insectos y flores, entre insectos y pájaros, entre personas, etc. La gran variedad del mundo depende de que esta equivalencia se manifiesta, en forma de transferencia, a velocidades muy diferentes según los distintos lugares.

Si estas ideas generales resultan aceptables, es posible generalizar el estudio de las interacciones entre sistemas distintos por su posición en una escala de proceso-*pattern*, o de energía o entropía/información. El sistema más «maduro» (creo que es innecesaria una definición) «explota» al menos maduro, al que está más cerca del proceso y que produce relativamente más entropía, y puede llegar a asimilarlo completamente. Un excelente ejemplo biológico es la asimilación de las zooxantelas, algas unicelulares, por parte de la organización de los corales constructores de arrecifes, pero la relación, en general, es de las más obvias en toda la ecología. Me doy cuenta de que estoy moviéndome despreocupadamente de unos dominios científicos a otros, de manera que ciertas palabras pueden pasar a cubrir analogías o metáforas potencialmente arriesgadas. La información, por ejemplo,

puede considerarse sinónima de forma, de organización, una interpretación que yo favorecería; pero también puede recibir un significado que depende de una información otra o anterior. En todo caso, un rasgo común a las distintas acepciones es que hace fácilmente de puente a través del tiempo. Y quizás baste esto.

Estamos acostumbrados a que cada ciencia trate de sus sistemas, a su nivel: la física, los átomos; la química, las moléculas; la ecología, los ecosistemas, etc... Quizá debiéramos tratar de salir de estas limitaciones útiles o convenientes: en realidad, el universo sería un solo sistema, aunque dentro de él pueden reconocerse sistemas de menor categoría, y los veremos tradicionalmente a unos encajados dentro de otros, en una especie de jerarquía indefinida. Lo que podemos llamar tendencia a la discontinuidad, a la cuantificación, facilita el reconocimiento de los distintos niveles de sistemas: galaxias, sistemas solares, átomos, individuos, etc.. Por otra parte, la flexibilidad interna de los sistemas, el que las relaciones no sean igualmente intensas entre todos y cada uno de sus elementos, facilita desarrollar las nociones de jerarquía. Sabemos que, en la sociedad humana, cortar relaciones personales equivale a desarrollar una jerarquía que, aunque tiene un significado bastante diferente, implica sustancialmente los mismos principios de organización que ahora tengo en mente.

Me parece que puede ser útil llevar un poco más allá estas consideraciones; sólo para recordar la clase de sistemas que pueden considerarse compuestos de sistemas subordinados que tienen la propiedad de reproducirse, por sí mismos, o por agentes externos. Su interés es directo en ecología, puesto que los ecosistemas están constituidos por organismos de diversas especies. Los individuos nacen y mueren y sus abundancias respectivas se regulan en el marco de las restricciones impuestas por la operación del conjunto del ecosistema. La analogía más instructiva puede encontrarse en el lenguaje, hecho de componentes que son las palabras, cuyas frecuencias respectivas dependen de la naturaleza del lenguaje y del tema del discurso. He desarrollado más este tema en otro lugar (9), y una de las conclusiones a que llegaba es que, si los sistemas componentes (especies, palabras) son capaces de evolucionar, la influencia del sistema más amplio del que forman parte (el ecosistema, o el lenguaje, en estos casos) inhibe más que no estimula la evolución. El sistema amplio actúa como represivo del subsistema subordinado. En el caso de la ecología y la evolución, la relación es obvia. Ya se fijó Darwin

especialmente en los animales y en las plantas domésticos porque, al quedar desgajados de los ecosistemas naturales a que pertenecieron sus ascendientes, manifestaban sin tantas cortapisas su capacidad de cambio o evolución. Hoy sabemos, además, que la evolución a nivel de la sustitución de genes va mucho más deprisa que la evolución de los fenotipos. Se puede aceptar, por tanto, que la velocidad real de evolución se mantiene muy por debajo de la posible. El único factor a tomar en consideración es, por tanto, la organización de los ecosistemas. La evolución, la selección natural, obviamente, no operan en un vacío. Los ecosistemas son propiamente las máquinas de la evolución.

*

Retornando ahora a la selección natural, en su sentido biológico más restringido, comprendemos que no se puede hablar de selección en el vacío, fuera del contexto en que vive la especie. Pero quizá por costumbre, o por aceptar sin dudar estos supuestos, se comenta o se anticipa el éxito de una especie o genotipo en relación con otra, a partir de su capacidad para producir un número más elevado de descendientes. La que puede multiplicarse más rápidamente es la que ganaría. En este sentido, *fitness* se hace igual a capacidad de producir descendientes. Es posible que este criterio, o el de dar preferencia a la especie que permite la circulación de un mayor flujo de energía, pueda ser válido en las primeras etapas de la ocupación del espacio, en los inicios de una sucesión. Pero el desarrollo histórico en los pequeños segmentos de sucesión —de proceso a *pattern*— no permite generalizar un criterio uniforme. En su análisis de velocidad de evolución o de cambio de especies, principalmente cuando coexisten con otras y todas ellas se hallan insertas en un sistema propicio a la evolución, Van Valen propuso su símil de la Reina Roja, sacado de un personaje de *Alicia en el país de las maravillas*, que asegura que, si uno no corre todo lo velozmente que puede, pierde fatalmente su sitio. Pero el biólogo, principalmente el ecólogo, puede dar la vuelta al argumento y decir que la tasa de multiplicación o de renovación de una población desciende hasta el límite justo que permite la persistencia. Podemos atrevernos a decir que, en las primeras etapas de la sucesión, llegan a dominar las especies que en aquellas condiciones consiguen multiplicarse más deprisa, mientras que, en las etapas más avanzadas o más próximas al

clímax, persisten aquellas especies que pueden mantener su puesto con el menor dispendio posible, con la ventaja de que, si su tiempo de generación es largo, pueden acumular y poner en juego una considerable información cultural.

Los criterios de selección, que hacen que unas especies o unos genotipos se extiendan más que otros, pueden no ser idénticos en el curso de la sucesión. Tampoco lo son en función de los niveles tróficos. Por ejemplo, son algo diferentes en las plantas, sometidas a una presión invariable de consumo, por muchos recursos defensivos que se inventen, y en los depredadores corpulentos que no tienen prácticamente enemigos de gran tamaño. Por esta razón, se habla de distintas estrategias de evolución, que fundamentalmente se basan en que los «argumentos» que deciden la supervivencia de distintas formas enfrentadas y no idénticas no son siempre los mismos. Pero están de acuerdo con el modelo proceso *pattern*, ya que se orientan primero a la ocupación más rápida del espacio, haciendo uso del trabajo realizado por una gran cantidad de energía externa disponible (lluvia, agitación del agua) y, en segundo lugar, a mantener la máxima organización o información con el mínimo cambio relativo posible de energía. Pequeñas sucesiones, como el desarrollo de una floración planctónica en un estanque, o la sucesión de una boñiga de vaca en un pasto de montaña, ofrecen ejemplos excelentes. Sus principios generales pueden analizarse experimentalmente y la formulación clásica de Volterra y Lotka puede servir para racionalizar lo que ocurre, a pesar de sus deficiencias (entre ellas, su carácter de modelos diferenciales y no cuantificados como requieren los organismos, ignorar el espacio e ignorar la termodinámica).

Creo que puede ser provechoso apurar el examen de las diferencias entre los modos de selección en los ecosistemas que se encuentran en una etapa inicial de alto dinamismo, donde se reconocen procesos de organización, y los modos de selección que operan en las etapas donde las estructuras del ecosistema divagan despacio en un campo de poca energía libre para el cambio.

Cuando uno reconoce que la selección natural opera en un mundo que, por sus propiedades *ecológicas*, no es uniforme, no tarda en darse cuenta, además, de que las mayores dificultades para una formulación clara, coherente y simple de la selección natural se encuentran en el dominio de su operación, en el área de los sistemas de dinamismo amortiguado y de exagerada complicación de detalle. En las otras situaciones, como es en el inicio

de una sucesión, son más aplicables los estereotipos de la «lucha por la vida». No es sorprendente que en las situaciones más complejas se cuele cierta aparente indeterminación; entonces, las diferencias locales parecen difíciles de explicar mediante un concepto demasiado tosco de selección natural.

Puede ayudar a esclarecer la situación el comparar los procesos de selección con procesos de decisión. Hablar de decisión supone un sujeto no puramente pasivo, que puede escoger *sus* criterios de decisión. Es decir, el concepto de selección natural es susceptible de complicarse cuando lo que garantiza la supervivencia no es una simple elevación de la tasa de multiplicación o cierta forma de respuesta directa a determinado agente o factor externo, sino que presupone una cierta capacidad de combinación de diferentes estímulos, o la capacidad de aprender. De esta forma, mientras que en las primeras etapas de la carrera, las especies competían corriendo unas al lado de otras, codo con codo, llega un momento en que algunas de ellas pueden ignorarse mutuamente, estableciendo conexiones muy complicadas que no son coincidentes. El número de ejemplos que acuden a la pluma del naturalista es ilimitado: pensemos en las complicadas relaciones de mimetismo y cómo se desplazan bajo diferentes presiones, o en los grupos de especies de insectos que viven en agallas inducidas por una de estas especies; o en aquellas especies que desarrollan distintos complejos de relaciones en diferentes momentos de su vida, como muchos insectos de larvas acuáticas, o animales marinos de larvas planctónicas, en un ciclo vital que puede calificarse de esquizoide.

Hablar de un proceso de decisión significa aceptar un complicado sistema de *feed-back*, de modo que la historia pasada de la especie tiene peso y significado. El fantasma de Lamarck es difícil de exorcisar en las discusiones sobre evolución, porque la idea fundamental, o por lo menos la idea aprovechable de Lamarck no es la herencia de los caracteres adquiridos, sino que los hábitos y las apetencias pueden guiar la evolución futura, por configurar, de una otra manera, la constelación de las características que se eligen para basar en ellas el proceso de decisión, o de selección. La configuración de decisión —fruto de la exploración por parte del organismo y del éxito que consigue— puede organizarse de manera compleja e indefinida, y puede sacarse la impresión de que el azar entra en las configuraciones y que, a pesar de todo, estos elementos son retenidos si no se prueban manifiesta-

mente nocivos, como en tantas tradiciones culturales humanas. También se puede pensar que en la estructura de decisión entran elementos que no podían ser explícitos *a priori* (¿yacerá aquí nuestra pretendida libertad individual?).

Se puede pensar que la supervivencia —o el despertar cierta actividad, en su caso— puede decidirse en función de la correspondencia o falta de correspondencia entre un esquema interno muy complejo, y otro esquema, también complicado, de percepciones sensoriales, en el que más importante que un estímulo determinado es un conjunto aproximadamente equivalente de ellos. Sabemos que la migración de los animales depende de percepciones complejas en las que entran, alternativamente y según las circunstancias del momento, el reconocimiento de la configuración geográfica, de la polarización de la luz del cielo, del cielo estrellado, del magnetismo, sin olvidar el viento, o estímulos químicos como los olores. Se trata de conseguir un *pattern matching* entre una representación interna y la complejidad del mundo externo, apreciada más o menos parcialmente. Evidentemente, semejantes disquisiciones pueden hacerse en relación con el reconocimiento de individuos de otro sexo, o con el reconocimiento de la pareja, o con el reconocimiento de la jerarquía social del individuo con que uno se encuentra o, en su caso, con el reconocimiento de la madre, o con la percepción de una obra de arte como tal. Y los organismos reflexivos podemos hacer trampa, decir a nuestros semejantes que respondemos a cierta configuración de estímulos que no son aquéllos en lo que realmente basamos una decisión, y que creemos inconfesables. A este nivel de selección, la decisión se caracteriza porque el número de alternativas viables es mucho menor que el número de configuraciones posibles sobre las que debe basarse el proceso de decisión. Y es probablemente por lo que se dice que la selección natural puede extraer «orden» del «caos».

Evidentemente, la abstracción en una respuesta simple de las sensaciones, que produce una configuración complicada, tiene mucho en común con la percepción y la comunicabilidad artística. ¿Hay naturalistas que se interesen por la expresión del arte humano y sean incapaces de valorar —también como obras de arte— las producciones naturales?

Cuando nos fijamos en organismos capaces de una cultura, principalmente en el hombre, si la supervivencia está asegurada por otro lado, lo que perdura es el proceso de decisión. Pierde

importancia su relación con la eficiencia y la selección entendida al modo clásico. Entonces, podemos recurrir a las suposiciones, a todas las formas de adivinación o, simplemente, a echar una moneda a cara o cruz. No es de extrañarse que la democracia se preocupe más en complicar las estructuras de decisión que en aumentar realmente las alternativas de acción posibles. A mí me parece lamentable.

Los ritmos endógenos pueden garantizar la supervivencia de una especie cuando permiten anticiparse a acontecimientos futuros, como en el caso de las migraciones verticales de algunas algas y animalitos que viven en el sedimento de las playas fangosas sometidas a mareas. La sincronización en la buena disposición para la reproducción de todos los individuos de una población puede ser necesaria a su supervivencia, y la selección conduce a la sincronía a través de ritmos internos o a la dependencia de marcadores de ritmo externo —como la luna— que no tienen una influencia más directa. Variadas creencias y utopías tienen el significado de referencias en relación con las cuales poner en marcha mecanismos de *feed-back* en la sociedad humana. Lo mismo ocurre con la elección de la pareja, y no sólo en el hombre. Generalmente, no se trata sólo de que el primero que se encuentra sea el primero servido; por razones históricas, culturales y aun de otro tipo, se ha podido crear cierto ideal sobre el que opera el mismo principio del *pattern matching*, es decir, voluntaria o inconscientemente, se da más peso a unas características que a otras, y esto puede guiar la evolución. Por lo menos se puede pensar que la supervivencia se asocia pronto con el *pattern* elegido como ideal. O, si no, la especie se extingue. La evolución afecta también a todas las configuraciones con referencia a las cuales se toman las decisiones, y esto parece obvio en los ejemplos más complicados de coevolución, especialmente cuando afectan, como miembros del consorcio que evoluciona, a especies capaces de aprender y desarrollar lo que, con permiso de los humanistas, puede llamarse una cultura. Forma parte de las atribuciones de ésta el dar sentido a configuraciones que no lo tenían.

En resumen, tenemos una degradación continua de formas de selección, desde una selección brutal en sistemas de mucha energía, con procesos de organización que se pueden describir hasta un nivel avanzado de un modo científico sencillo, hasta esas formas tan complicadas de decisión en las que la supervivencia se

asocia a ciertas formas de comportamiento. Creemos que todo es resultado de la selección natural; pero es difícil de reconocerla entre el follaje, los arabescos y los angelitos del cuadro. Sin embargo, en todos los casos, hay que reconocer la continua conversión de energía en información, y la imposibilidad de congelar una misma combinación de relaciones de forma que dure para muchos ciclos sucesivos del ecosistema. Personalmente, creo que el concepto de estrategia evolutivamente estable (10) ha sido útil en el análisis de las complicadas interacciones entre especies e individuos, pero no lo acepto de manera absoluta, y veo en él una contradicción de términos, algo así como el nombre del Partido Revolucionario Institucionalizado.

Tampoco pueden ser estacionarios los sistemas económicos, porque sus transacciones se realizan por individuos que cambian su comportamiento al ser más experimentados, o al envejecer. Todo esto es tan general que uno llega a preguntarse si es posible una lógica, porque, por descarnados que sean los símbolos que se utilicen al principio, van adquiriendo o alterando su significado con las manipulaciones, como hacemos todos nosotros al seguir empleando las mismas palabras o al revivir lo que creemos son memorias de antiguas creencias. Recuérdese que nos movemos aquí en un dominio de poca energía, donde se puede pensar que se trabaja con información pura, lo cual, por otra parte, es imposible. En otras palabras, el espectro asociado al funcionamiento de los sistemas biológicos se extiende entre un predominio de procesos altamente energéticos y un terreno de menos energía donde predomina la acumulación de información hasta el límite de la disgregación. Hay que repetir que se trata de un dominio continuo, con muchas características comunes, y no de demarcaciones distintas. Se puede entender, por tanto, que la irreversibilidad que se atribuye a veces a la evolución no es simple cuestión de la poca probabilidad de recorrer en sentido inverso un camino complicado, sino que es algo más profundo que ir asociado, de paso, al terreno de poca energía.

Hace muchos años que la noción de sistema ha estado vigente en ecología y ha servido de estímulo a muchos ejercicios de simulación que, algunas veces, han contribuido a clarificar las ideas. Creo que esta simulación puede reemprenderse a un nivel superior, que incluya ciertas formas de evolución de los propios sistemas. Estas apenas serían programables con precisión, porque, en sus líneas generales, dependerían de características termodinámicas

de las situaciones alcanzadas que, de una manera específica, reflejarían posibilidades de reacción que vemos como inesperadas. Veo aquí una conexión muy estrecha con los problemas de la «inteligencia artificial» que merecería la pena explorar de más cerca. Nos hace falta una «conversión», en el sentido de renovar nuestra ciencia, seleccionando paso a paso configuraciones nuevas de los infinitos estímulos que nos vienen del exterior, distintas de las que han estado de moda estos últimos años.

Referencias

1. Darwin, Ch., 1897, *The origin of species by means of natural selection*, 7ª ed., John Murray, Londres, 432 págs.
2. Dawkins, R., 1978, *The selfish gene*, Oxford University Press, Nueva York y Oxford, 224 págs.
3. Dunbar, M.J., 1972, «The Ecosystem as a Unit of Natural Selection», *Trans Conn. Acad. Arts. Cienc.* 44, págs. 114-130.
4. Hamilton, W.D., 1964, «The Genetical Evolution of Social Behaviour», *J. theoret. Biol.* 7, págs. 1-32.
5. Hamilton, W.D., 1967 «Extraordinary Sex Ratios», «*Science*» 156, págs. 477-488.
6. Lamarck, J.-B. Monet de, 1809, *Philosophie zoologique*.
7. Margalef R., 1980, *La biosfera entre la termodinámica y el juego*, Ediciones Omega, Barcelona, 236 págs.
8. Margalef R., 1985, «From Hydrodynamic Processes to Structure (Information) and from Information to Process», *Can. Bull. Fish. Acust. Sci.* 213, págs. 200-220.
9. Margalef R., (en prensa), *Segundo Congreso de Teoría y Metodología de las ciencias*, Sociedad Asturiana de Filosofía, Oviedo.
10. Maynard-Smith, J. & Prince, G.R., 1973, «The logic of Animal conflicts», «*Nature*» 246, págs. 15-18.
11. Maynard-Smith, J., 1974, «The Theory of Games and the Evolution of Animal Conflicts», *J. Theoret. Biol.* 47, págs. 209-221.
12. Popper, K.R. 1982, *The open Universe. An Argument for Indeterminism*, Hutchinson, Londres, etc., 185 págs.
13. Van Valen, L., 1973, «A new Evolutionary Law», *Evol. Theory*, 1, págs. 1-30.

14. Weisman, A., 1913, *Vorträge über Deszendenztheorie*, 3ª ed. Gustav Fischer, Jena, 342 + 354 págs.
15. Wilson, D.S., 1980, *The Natural Selection of Populations and Communities*, The Benjamin Cummings Publ. Co., Menlo Park, Cal., 186 págs.

COLOQUIO

Jorge Wagensberg: Sé muy bien que un acuerdo no es tan fértil como un desacuerdo a la hora de estimular el diálogo, pero quiero dejar constancia de mi simpatía por dos ideas insinuadas por el profesor Margalef. En primer lugar: una ley natural es más una prohibición a cierto conjunto de sucesos que la obligación determinante de uno de ellos. Firmo con fuerza esta idea. En el lenguaje utilizado ayer por el profesor Thom, yo diría que una ley de la naturaleza es la expresión de que cierto dominio de las trayectorias virtuales no se proyecten en el espacio de la realidad. Con esta idea, el sentido de la evolución no es menos reconfortante para mí: evolucionar es recorrer un laberinto respetando ciertas señales de prohibido el paso. Las leyes ni se obedecen ni se violan; en todo caso, se burlan. Me siento a gusto con esta visión del mundo y hay que destacar lo bien que esta concepción de la ley se generaliza incluso para otras formas o áreas de conocimiento. No hablemos, pues, de la física (donde la célebre segunda ley de la termodinámica, por ejemplo, es también perfectamente formulable como un principio de imposibilidad), sino de ética o de derecho. En tales disciplinas se recomienda lo que no debe hacerse, no lo que debe hacerse. Lo imprescindible para jugar al ajedrez es conocer los movimientos prohibidos, jugar bien es ya cuestión de elegir entre los permitidos. Ley y libertad son así perfectamente compatibles. Otra cuestión sobre la que había reflexionado largamente y que me ha alegrado oír mencionar es la concepción del arte como una forma de conocimiento basada en lo que el Dr. Margalef ha llamado el *pattern matching* y que prefiero nombrar como «el principio de comunicabilidad de las complejidades inteligibles».

Rolf Tarrach: Permítame hacer la pregunta en una forma especial. Consideremos el día en que el Dr. Wagensberg fue a proponerle venir a esta reunión. En aquel momento, su cerebro estaba en un estado bien definido (que podemos imaginar descrito con la máxima precisión de nuestra ciencia actual). La propuesta le llegó en forma de onda electromagnética y su respuesta fue afirmativa. Mi pregunta es la siguiente: dado el estado de su