



INSTITUTO
DE ECOLOGIA
UNAM

Oikos=

27

Septiembre 2023

Genes, organismos, ambiente y sociedad:
el legado de Richard Lewontin



DIRECTORIO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Dr. Enrique Luis Graue Wiechers
Rector

Dr. Leonardo Lomelí Vanegas
Secretario General

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Secretario Administrativo

Dra. Patricia Dolores Dávila Aranda
Secretaria de Desarrollo Institucional

Mtro. Javier de la Fuente Hernández
Secretario de Atención a la Comunidad Universitaria

Dr. Hugo Alejandro Concha Cantú
Abogado General

Dr. William Lee Alardín
Coordinador de la Investigación Científica

M. en C. Néstor Enrique Martínez Cristo
Director General de Comunicación Social

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Dra. Ana Elena Escalante Hernández
Directora

Dr. Julio E. Campo Alves
Secretario Académico

Mtra. María del Carmen Aguilar Mendoza
Secretaria Administrativa

Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns
Editor

Dra. Clementina Equihua Z.
Dra. Erika Aguirre Planter
Dra. Rosalinda Tapia López
Asistentes editoriales

Dra. Rosa Jimena Rey Loaiza
Corrección de estilo

Dr. Daniel Piñero Dalmau
Dr. Julio Campo Alves
Dr. Fernando Álvarez Noguera
Consejo editorial

L. D. G. Abril Luz María Ángeles Trujillo
Diseño original

Dra. Erika Aguirre Planter
Diseño editorial y formación

OIKOS= año 8, No. 27 (septiembre 2023) es una publicación cuatrimestral, editada por la Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, C.P. 04510, Ciudad de México, a través de la Unidad de Divulgación y Difusión del Instituto de Ecología, Ciudad Universitaria, Circuito Exterior S/N, Delegación Coyoacán, C.P. 04510, México, Tel. (55)5622-9002, correo electrónico: oikos@ieciologia.unam.mx, <http://web.ecologia.unam.mx/oikos3.0/>. Editor responsable: Luis Enrique Eguiarte Fruns. Reserva de Derechos al Uso Exclusivo No. 04-2017-111710202000-102, ISSN: en trámite, ambos otorgados por el Instituto Nacional del Derecho de Autor, Certificado de Licitud de Título y Contenido: en trámite, otorgado por la Comisión Calificadora de Publicaciones y Revistas Ilustradas de la Secretaría de Gobernación.

El contenido de los artículos es responsabilidad de los autores y no refleja el punto de vista de los árbitros, del Editor o de la UNAM. Se autoriza la reproducción de los artículos (no así de las imágenes) con la condición de citar la fuente y se respeten los derechos de autor.

Distribuido por: Instituto de Ecología, Ciudad Universitaria, Circuito Exterior S/N, Delegación Coyoacán, C.P. 04510. Ejemplar gratuito.

Diseño de portada: Clementina Equihua Z. con fotografías de la Basílica de San Marcos de NOUKORAMAVIA via Flickr y de Richard Lewontin del Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard.





INSTITUTO
DE ECOLOGIA
UNAM

Septiembre 2023

CONTENIDO

DE LOS EDITORES

Genes, organismos, ambiente y sociedad: el legado de Richard Lewontin

Lev Jardón Barbolla, editor invitado, Luis E. Eguiarte y Clementina Equihua Z.5

ARTÍCULOS

Lewontin: evolución, dialéctica y pensamiento crítico

Lev Jardón Barbolla7

Recordando a Richard Lewontin (1929-2021)

Stuart Newman12

La genética de poblaciones antes y después de Lewontin

Luis E. Eguiarte y Valeria Souza14

El legado de Richard Lewontin para las ciencias biológicas es la *praxis* revolucionaria

Ana Cristina Cervantes Arriola18

Del mosaico genómico de Lewontin y Krakauer a la divergencia entre especies

Daniel Piñero22

Lewontin, pasteles, la triple hélice y cómo plantear preguntas sobre el fenotipo

Anayansi Sierralta Gutiérrez25

El análisis de Lewontin del maíz híbrido: la relación dialéctica entre la genética y la política

John Vandermeer27

Del objeto al proceso, la revolución de Richard Lewontin

Alí Yólotl Sánchez-Ramírez29

¿Cómo entender la evolución? El punto de vista de Levins y Lewontin

Pablo Siliceo Portugal.....32

HECHO EN CASA

La microdissección láser, una moderna herramienta para entender la integración de los mecanismos moleculares y celulares

Gastón Contreras Jiménez, Antal Moreno Espinosa, Berenice García Ponce de León y María Elena Álvarez-Buylla Roces35

INFOGRAFÍAS

7 razones por las cuales Richard C. Lewontin es uno de los más grandes científicos en la historia

Andrea Legorreta Rojas, Elsa Gabriela Díaz Ramírez, Santiago Gámez Monroy, Jennifer Andrea Muñoz Castellanos y Enrique Armando Pérez Espinosa39

Genes y organismos

Alejandro O. Tellez40



De los editores

Genes, organismos, ambiente y sociedad: el legado de Richard Lewontin

Lev Jardón Barbolla, editor invitado
Luis E. Eguiarte y Clementina Equihua Z.

Pocas trayectorias científicas tienen la posibilidad de rastrear sus impactos en campos tan diversos de la biología como la amplia obra de Richard C. Lewontin (1929-2021). Tal fue la relevancia científica, filosófica, histórica, cultural y política de su obra que cuando se conoció la noticia de su fallecimiento, en julio de 2021, de inmediato surgieron múltiples iniciativas y llamados de diversos grupos académicos de todo el mundo para homenajear a Lewontin y, al mismo tiempo, reflexionar acerca de su obra e impactos culturales y científicos.

Varios aspectos del programa de investigación que dio origen al Centro de Ecología de la UNAM —que luego se transformó en el Instituto de Ecología— están impregnados por las aportaciones de Lewontin. Por ejemplo, el estudio de la distribución de la diversidad genética en poblaciones provenientes de diferentes ecosistemas, así como la comprensión de los mecanismos evolutivos que la han moldeado, son temas que han desarrollado extensamente científicos y científicas del Instituto. Por su enorme influencia, investigadoras, investigadores, estudiantes y exalumnos de distintos laboratorios del Instituto de Ecología, junto con colegas de otras dependencias universitarias e instituciones de diversas partes del mundo, organizamos eventos para recordar y reflexionar sobre la obra de Lewontin y sus alcances actuales.

Así, la Academia de Evolución de la Facultad de Ciencias de la UNAM, que coordina la docencia de la materia Evolución y de las optativas afines para la licenciatura en biología, impulsó una amplia iniciativa para recordar a Lewontin involucrando a comunidades académicas de México y del extranjero. En el semestre pospandémico que transcurrió entre septiembre de 2021 y enero de 2022, este colectivo de profesoras y profesores realizó una serie de actividades, incluyendo lecturas de artículos y capítulos de libros, para reflexionar sobre la vasta obra de Richard Lewontin. Además, se estimuló a la comunidad estudiantil a escribir ensayos o hacer infografías, videos y en general todo tipo de materiales de divulgación sobre el trabajo de Lewontin, los cuales circularon a través de las redes sociales de la propia [Academia de Evolución](#).

En particular, entre octubre de 2021 y enero de 2022 se organizaron mesas redondas en las que participaron personas dedicadas a la investigación y a la docencia en diferentes universidades del país y el extranjero. Este número especial de *Oikos=* surgió justamente de esas mesas, realizadas todavía de manera virtual. A partir de las presentaciones orales, convocamos a las y los participantes a escribir textos; la mayoría pudo hacerlo, esfuerzo que agradecemos enormemente. En este número también incluimos los [tres trabajos estudiantiles](#) que la Academia de Evolución seleccionó por su originalidad y calidad.

El conjunto de las contribuciones que presentamos apenas es un atisbo a las obras e ideas de Lewontin en diferentes campos, desde la genética de poblaciones empírica y teórica y la genómica contemporánea, hasta aspectos relacionados con la evolución fenotípica o la reflexión crítica sobre el papel de las ciencias en la sociedad y sus posibilidades revolucionarias y creativas. Procuramos, a pesar de lo limitado del espacio, dar cuenta de la policromía de lecturas que se pueden hacer de su obra. En un sentido, diríamos que en el arcoíris de la obra de Lewontin hay espacio para hacer muchas preguntas y responderlas desde las perspectivas actuales.

En primer lugar, nuestro editor invitado, Lev Jardón, del Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades, de la UNAM, ubica en *Lewontin: evolución, dialéctica y pensamiento crítico* los principales aspectos científicos y filosóficos de la obra de Lewontin como parte de un todo: desde sus contribuciones a la genética y a la evolución en general, hasta su relevante crítica al reduccionismo y su aproximación dialéctica para dar cuenta de fenómenos del mundo natural.

A continuación, Stuart Newman, del *New York Medical College* en Nueva York, EE.UU., generosamente nos cedió su texto *Recordando a Richard Lewontin (1929-2021)*. Su artículo ofrece una perspectiva personal de alguien que conoció a Lewontin como estudiante en sus clases y luego como colega académico y compañero de militancia.

Las aportaciones de Lewontin son un parteaguas en el estudio de la variación genética, no solo por sus contribuciones técnicas, sino por la manera en que enseñan a interpretar los niveles de variación genética en el contexto del debate entre la escuela balanceadora y la teoría neutral. Luis Eguarte y Valeria Souza, de nuestro Instituto, explican esto en *La genética de poblaciones antes y después de Lewontin*, y ahí señalan cómo las avenidas que abrió su trabajo mostraron la complejidad de la interacción entre los procesos evolutivos que moldean la variación genética.

Como biólogo que reflexionaba sobre la naturaleza de la propia ciencia de la biología, Lewontin articuló una aproximación propia, la llamada biología dialéctica. Ana C. Cervantes, profesora de la Facultad de Ciencias, contribuye a este número con una reflexión sobre *El legado de Richard Lewontin para las ciencias biológicas es la praxis revolucionaria*. Lewontin fue un científico involucrado en la crítica del clasismo, el sexismo y el racismo dentro y desde la ciencia, como elementos que refuerzan la dominación capitalista. Ana Cristina nos brinda una reflexión esperanzadora sobre el papel político de la ciencia y sus posibilidades emancipatorias cuando se cultiva críticamente.

La complejidad de la interacción entre procesos neutrales y selectivos, estocásticos y dirigidos, en el contexto del flujo génico y de los sistemas de apareamiento, deja huellas diferenciales en distintas partes del genoma. En ese sentido, el genoma, considerado por Lewontin como unidad de selección, en realidad se encuentra estructurado en su interior. Daniel Piñero, del Instituto de Ecología, a quien debemos en gran medida el haber iniciado en México el estudio de la genética de poblaciones usando las técnicas de Lewontin, narra cómo las contribuciones teóricas y estadísticas del propio Lewontin nos permiten entender el llamado mosaico genético.

Anayansi Sierralta, de la Facultad de Ciencias y del posgrado en Ciencias Biológicas, en su contribución *Lewontin, pasteles, la triple hélice y cómo plantear preguntas sobre el fenotipo* describe las importantes críticas al reduccionismo realizadas por Lewontin. Su artículo se centra en aclarar la posible confusión entre causalidad y efectos sobre la varianza de los fenotipos, siguiendo la metáfora de construcción del fenotipo planteada por Lewontin para remplazar a la de “desarrollo”.

Una faceta poco conocida de Lewontin fue la de utilizar sus ideas en genética y economía política en problemas aplicados. Esto lo explora John Vandermeer, un distinguido investigador de la Universidad de Michigan, EE.UU., quien amablemente nos comparte *El análisis de Lewontin del maíz híbrido: la relación dialéctica entre la genética y la política*.

Por otro lado, Alí Yólotl Sánchez, de la Facultad de Ciencias, en *Del objeto al proceso, la revolución de R. Lewontin*, se inspira en las ideas del libro de Richard Levins y Richard Lewontin de 1985, *El biólogo dialéctico*, para analizar de manera breve qué nos puede aportar un análisis dialéctico, en comparación con una visión más clásica de un problema. Cercano a estas ideas, Pablo Siliceo Portugal, alumno de la misma Facultad, nos presenta *¿Cómo entender a la evolución? El punto de vista de Levins y Lewontin*, también inspirado en el libro de 1985.

Este número especial concluye con dos infografías elaboradas por los entusiastas alumnos de licenciatura de la Facultad de Ciencias: *7 razones por las cuales Richard C. Lewontin es uno de los más grandes científicos de la historia*, por Andrea Legorreta, Elsa G. Díaz, Santiago Gamez, Jennifer A. Muñoz y Enrique A. Pérez Espinosa, y *Metáforas: genes y organismos*, por Alejandro O. Tellez. Ambas infografías son el resultado de la creatividad de los estudiantes de la materia de Evolución en la producción de materiales de divulgación con el fin de ayudar a socializar el conocimiento y al personaje Richard Lewontin más allá de las aulas.

En nuestra sección *Hecho en Casa*, Gastón Contreras, Antal Moreno Espinosa, Berenice García Ponce de León y Elena Álvarez-Buylla del Instituto de Ecología, nos hablan de la microdissección láser como una herramienta para entender los mecanismos moleculares y celulares.

Por último, los editores de este número especial y los de *Oikos=* queremos enfatizar la importancia de las sinergias entre los Institutos y Centros de nuestra universidad —donde el trabajo de investigación se centra, a veces abstracta o primordialmente, en preguntas del tiempo profundo y aparentemente distante de los problemas actuales— y las Facultades, donde no solo se imparten las clases de licenciatura, sino también se expresan de forma más clara los problemas científicos aplicados y de la sociedad que desde la realidad local los jóvenes estudiantes traen a la mesa constantemente.

El monumental legado de la obra de Richard Lewontin nos muestra que la docencia, investigación y difusión de la cultura se encuentran tan entrelazados como los genes, los organismos, el ambiente y la sociedad. ¡Esta sinergia nos ayuda a cumplir mejor los diferentes mandatos que tenemos en nuestra Universidad y por ningún motivo debemos descuidarla!



Lewontin: evolución, dialéctica y pensamiento crítico

Lev Jardón Barbolla

La obra de Richard Lewontin (1929-2022) entretiene trabajos y contribuciones en campos muy diversos de la biología y la reflexión crítica sobre la actividad científica. Desde mi punto de vista, esas contribuciones forman parte de un esfuerzo por comprender los procesos del mundo vivo y la disciplina que los estudia desde una visión integral de la realidad y de nuestras teorías para entenderla, en lo que el marxismo clásico llamó la totalidad (Lukács, 1985).

Lewontin fue uno de los más claros críticos del determinismo genético y al mismo tiempo un genetista que se mantuvo hasta el final haciendo contribuciones muy importantes en el uso de datos genéticos para inferir procesos evolutivos, como el estudio de la historia demográfica de las poblaciones (véase, por ejemplo, Shpak *et al.*, 2010) y el análisis de las huellas de procesos selectivos y neutrales (véase Garrigan *et al.*, 2010). En su obra es posible ver que las preguntas que se planteó y las herramientas que usó para contestarlas surgen de poner atención en las relaciones entre los componentes de los sistemas biológicos.

El desequilibrio de ligamiento, huella de los procesos evolutivos

El desequilibrio de ligamiento consiste en la asociación no azarosa o aleatoria de los alelos en dos loci dentro de las gametas. A partir de la segunda ley de Mendel, se esperaría que las diferentes combinaciones de los alelos de dos loci se formarían de manera proporcional a las frecuencias de cada uno de los alelos (véase también Eguiarte y Souza, en esta colección). Sin embargo, en muchos casos esto no sucede, en primera instancia porque los loci (que pueden ser genes o secuencias no codificantes) pueden estar ligados físicamente y son heredados juntos en un mismo cromosoma. A esto hay que añadir que diferentes procesos evolutivos, como la deriva génica, la endogamia o la selección natural, pueden provocar que ciertos haplotipos en las gametas se presenten en frecuencias mayores o menores que las esperadas por azar.

A Lewontin le interesaba mucho estudiar este fenómeno. En 1960 propuso junto con Kojima una herramienta estadística, que llamó *D*, para medir el grado de desequilibrio de ligamiento, es decir, el grado en que los alelos en dos o más loci aparecen asociados con mayor (o menor) frecuencia de lo esperado por azar dadas sus frecuencias individuales. Esta herramienta fue modificada primero por el propio Lewontin en 1964, y luego por Hill y Robertson en 1968, pero la concepción original de Lewontin y

Locus (plural loci): lugar dentro de un genoma. Hace referencia al sitio donde se localiza una secuencia de ADN, por ejemplo en un cromosoma. Esa secuencia puede ser codificante o no, puede dar origen a una proteína o no. La secuencia de ADN en un locus determinado puede variar de una copia a otra o de un individuo a otro; en esos casos hablamos de que ese locus tiene más de un alelo (versión de la secuencia), por tanto, es un locus polimórfico (literalmente, con muchas formas). El trabajo de Lewontin ayudó a comprender los niveles de variación (polimorfismo) en diferentes loci del genoma.

Kojima —consistente en mirar, desde la perspectiva de los alelos que la compongan, las frecuencias de los tipos de gametas que se forman en una población— sigue siendo la base de lo que conocemos sobre el desequilibrio de ligamiento.

Conocer los niveles de desequilibrio de ligamiento es importante porque nos permite inferir su efecto en procesos evolutivos del pasado. Por ejemplo, procesos como la consanguinidad o la selección natural pueden manifestarse de manera diferente en la cantidad de desequilibrio de ligamiento que observamos en una población u otra. En cambio, el tamaño de los bloques de desequilibrio de ligamiento (los grupos de pares de bases que se heredan como paquetes, con nula o muy rara recombinación) ocasionados por la deriva génica está más relacionado con el tamaño poblacional. En el caso de la selección natural, ese tamaño depende, entre otras cosas, de la fuerza de la selección y la tasa de recombinación presente en una especie (*r*), la cual también altera la forma en como actúan los diferentes procesos evolutivos. Así, el desequilibrio de ligamiento es a la vez causa y efecto de diferentes procesos microevolutivos, de tal forma que abre otra “ventana hacia el pasado”, es decir, es una herramienta para inferir procesos evolutivos que sucedieron en el pasado.

De esta manera, en la obra de Lewontin la relevancia de estudiar la variación genética (véase Eguiarte y Souza en este número) no estriba en pensar que los genes son agentes causales o los elementos más importantes ontológicamente hablando. Más que causas, los genes son un registro del pasado, y contar con registros del pasado es sumamente importante para una ciencia histórica como la biología.

En esto coinciden —entre otras cosas— Lewontin y Stephen Jay Gould (1941-2002). Este último, en una colección de textos editada en 2002 (Singh, Krimbas, Paul y Beatty (eds.) 2002, *Thinking about evolution*, Cambridge University Press) para honrar a Lewontin, usó la metáfora del genoma como un “libro de registro” en el que quedan asentados diferentes procesos evolutivos —entre los cuales la selección natural es uno más— que operan en diferentes niveles de organización de la materia (organismos, poblaciones, comunidades, etc.) y que dejan sus huellas en el genoma. Los biólogos, entonces, estudiamos los genes como unidad de registro porque en ellos se mantiene una especie de bitácora de cambios derivados de los otros niveles de organización (Gould, 2003).

Los datos genómicos con los que contamos actualmente han permitido evaluar la forma en que actúan diferentes fuerzas evolutivas y cómo se relacionan con el desequilibrio de ligamiento a lo largo de genomas completos. Por ejemplo, muchas de las razas modernas de perros generadas por los criadores muestran a lo largo de su genoma niveles de desequilibrio mucho más altos que las poblaciones de perros callejeros y de lobos silvestres, sus parientes más cercanos (Boyko, 2011; véase Figura 1). Si bien los perros callejeros tienen mucha variación genética, sus niveles de desequilibrio de ligamiento son un poco mayores que los de los lobos porque los perros callejeros provienen de poblaciones

más endógamas y son herederos de la historia evolutiva de la domesticación. Las medidas más usadas actualmente para valorar el desequilibrio de ligamiento son la D^2 o bien la R^2 , basada en la D^2 de Lewontin. Para él, el problema del ligamiento era importante por sus implicaciones para la evolución de los genomas como unidades evolutivas completas :

Un tercer problema teórico es que el tratamiento habitual del genoma como una colección de loci individuales ignora tanto la interacción fisiológica como el hecho de que los genes están organizados en los cromosomas y por tanto no se segregan de manera independiente. Si diferentes loci están correlacionados en cuanto a sus frecuencias alélicas, entonces el número de dimensiones del sistema dinámico es mucho mayor que el número de loci y es una exponente del número de loci (Lewontin, 1974: 271; traducción de Lev Jardón).

Construcción de nicho

Para Lewontin era muy importante entender las relaciones entre los elementos de un sistema por el papel que juegan para constituir al propio sistema. Por eso su trabajo también incluyó el análisis de las relaciones entre genes, ambiente y organismo (Figura 2) desde una perspectiva histórica. Lewontin, un biólogo dialéctico, encontraba en la metáfora del “desarrollo” una versión moderna del preformismo de los siglos XVI-XVII en tanto suponía la existencia de un plan preconcebido que simplemente se desplegaba

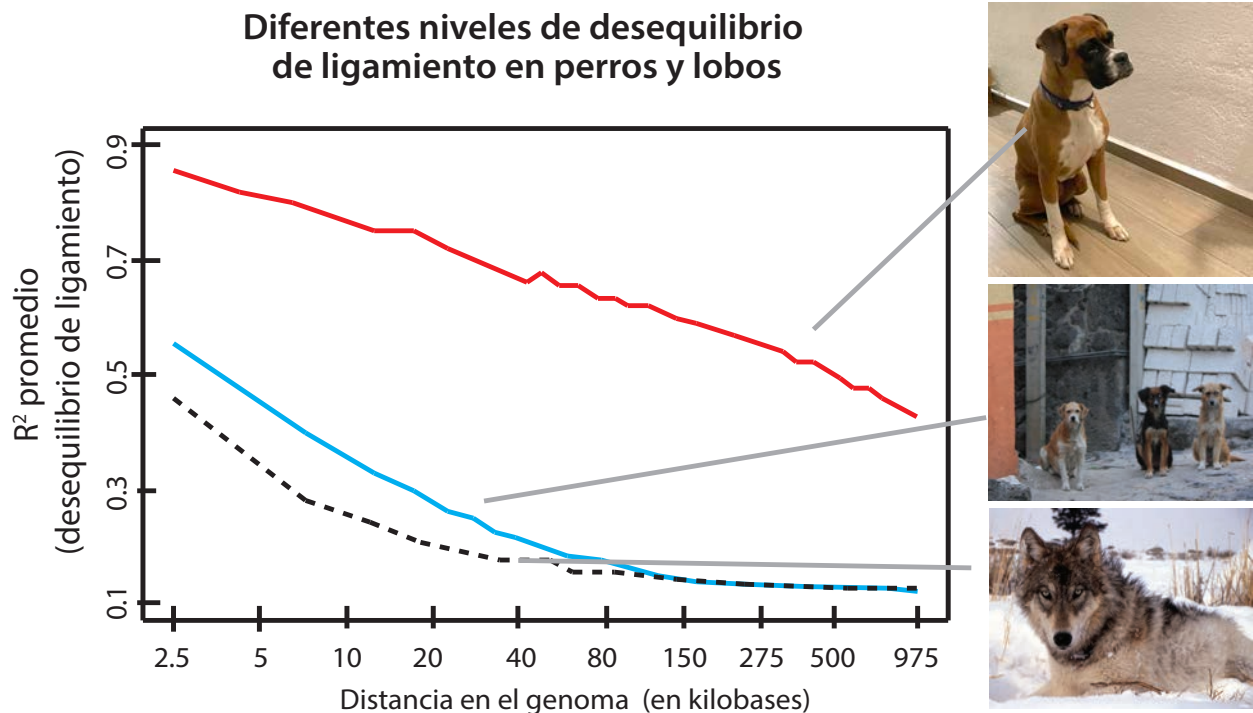


Figura 1. Patrón de desequilibrio de ligamiento en poblaciones de perros del linaje bóxer (línea roja), perros callejeros (línea azul) y lobos silvestres (línea punteada). En las variedades de reciente formación, como el bóxer, hay mucho desequilibrio de ligamiento, en buena medida debido a la endogamia. Las poblaciones de perros callejeros tienen un patrón de desequilibrio que se asemeja más al de las poblaciones de lobos silvestres, porque sus apareamientos son más aleatorios que los de los tipos modernos (como el bóxer), donde además las poblaciones suelen ser más pequeñas (modificado a partir de Boyko, 2011). Imagen: Lev Jardón Barbolla con fotografías de C. Equihua, David Cabrera y USFWS Midwest Region via Flickr.

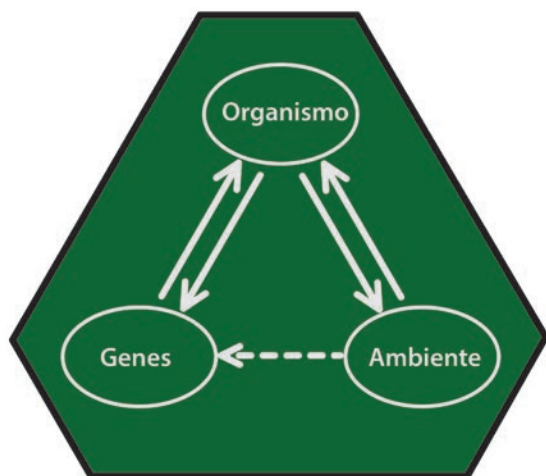


Figura 2. Relaciones de causalidad entre los genes, el organismo y el ambiente de acuerdo a la metáfora de la “triple hélice” de Richard Lewontin. Imagen: Lev Jardón Barbollla.

en la formación del organismo. Por eso, frente a la metáfora del desarrollo propuso la de la “construcción” (véanse los artículos de Cervantes Arrioya y Sánchez Ramírez en este número): el fenotipo no es simplemente la expresión del genotipo, sino el resultado de una compleja interacción entre el genotipo (que a su vez no implica solo un gen, sino varias relaciones complejas) y el ambiente, en la que la plasticidad fenotípica, estudiada inicialmente por el biólogo soviético Iván Schmalhausen (1884-1963), cuya obra estudiaron juntos Levins (1930-2016) y Lewontin, es una manifestación de esa interacción (véase el texto de Sierralta en este número).

Quiénes estudiamos biología tendemos a pensar en el ambiente como una especie de “escenografía cambiante”, independiente de los organismos, que solamente criba la variación inadecuada al contexto ambiental en un momento histórico determinado, proceso que conocemos como selección natural. Incluso, tradicionalmente en la ecología se llega a hablar de la “ocupación de nichos” ecológicos, como si el nicho fuese un conjunto de variables esperando ser ocupadas por las especies. De acuerdo con Lewontin, los nichos ecológicos son construidos por los organismos de al menos tres maneras o sentidos, como veremos a continuación.

En una, la construcción del nicho se puede ejemplificar con dos árboles de pino que reciben una incidencia de luz similar en un momento del día en un bosque de pinos de la Sierra Norte de Oaxaca. A uno de ellos, de la especie *Pinus ayacahuite*, esa cantidad de luz le permite absorber apenas la misma cantidad de CO₂ que la propia planta emite como resultado de su respiración. El otro árbol, a escasos metros de distancia, es de la especie *Pinus chiapensis* pero responde a la misma intensidad lumínica fijando mucho más dióxido de carbono del que emite al respirar (véase Figura 3). Este ejemplo demuestra que cada especie está integrando de manera diferente las señales y recursos ambientales, incluso siendo especies emparentadas cercanamente. Este es

el primer sentido en el que las especies construyen su nicho, cada especie integra las señales ambientales de manera diferente. Otra forma en que las especies definen activamente su nicho se puede ilustrar con colonias de bacterias que habitan sobre los líquenes que cubren la corteza de estos mismos pinos; los factores ambientales relevantes para cada manchón de líquen serán muy distintos, por ejemplo, por la manera en que escurre el agua sobre el tronco o por su exposición al viento, y así, por ejemplo, cambia la acidez de la corteza de un centímetro a otro. Las bacterias que poseen cierta motilidad buscan activamente un espacio ambiental con condiciones específicas. En este sentido, Levins y Lewontin insistieron en que los organismos no son sujetos pasivos viviendo el ambiente que les tocó vivir, sino que, hasta cierto punto, su propia actividad los lleva a definir las condiciones ambientales que experimentan.

Un segundo sentido en el que los organismos construyen el nicho (ambiente) en el que viven es alterando las condiciones ecológicas que los rodean. Por ejemplo, la presencia de lactobacilos en un vaso de leche modifica el pH del medio circundante como resultado de su propio metabolismo, lo que transforma la leche en yogur, y los tepozanes de una zona pedregosa de la Ciudad de México alteran la incidencia de luz sobre el suelo, lo que favorece el proceso de sucesión ecológica que incrementa la sobrevivencia de plántulas de encinos y otras especies de árboles.

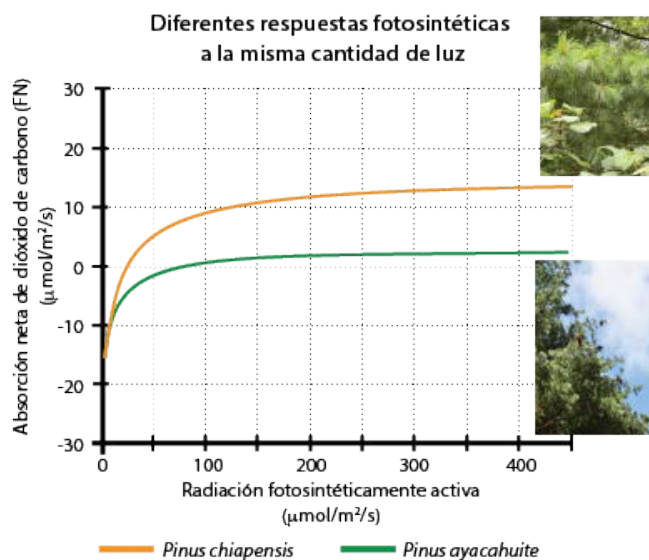


Figura 3. Los organismos construyen su nicho porque integran y responden de diferente manera a las características (variables) del medio físico. En este caso, *Pinus chiapensis* fija dióxido de carbono aun con intensidades lumínicas muy bajas, mientras que a la misma intensidad de luz *P. ayacahuite* emite más dióxido de carbono del que absorbe y rebasa el llamado “punto de compensación” cuando la luz es más intensa, momento a partir del cual empieza a absorber más CO₂ del que emite (datos: Lev Jardón Barbollla; fotos: cortesía de Alejandra Moreno Letelier).

Es decir, el ambiente no es un “fondo fijo”, sino, en todo caso, un producto de la acción de los organismos.

La posibilidad de que estos cambios incidan no solo ecológica (de corto plazo) sino evolutivamente (a lo largo de generaciones) es el tercer sentido en el que se puede hablar de construcción de nicho. Las consecuencias de la construcción de nicho no son solo cambios en las presiones de selección natural, sino también modificaciones del ambiente (para los tamaños efectivos de las poblaciones en distintas generaciones) o cambios en las posibilidades de dispersión (de los organismos), y con ello variación en los patrones de flujo génico para las generaciones subsiguientes (Jardón Barbolla, 2021).

En dicha escala transgeneracional, es decir, la de la construcción de nicho en el tercer sentido, el evolutivo, los efectos son muy variados. El gran evento de oxidación que liberó el oxígeno que respiramos a la atmósfera (véase *La lenta marcha del oxígeno en la Tierra*, en *Oikos*= 16) es quizá el evento más relevante de construcción de nicho en toda la historia evolutiva de la Tierra, pues la actividad metabólica de las bacterias modificó el ambiente para millones de generaciones del resto de los organismos, incluidos los organismos aerobios que dependemos directamente de esa atmósfera para vivir.

Otro ejemplo del tercer sentido es cómo la abundancia y distribución de las poblaciones de chile silvestre o chiltepín (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) en matorrales secos de Sonora y Arizona afecta las poblaciones de *Mimus polyglottos*, una de las aves que se alimentan de sus frutos. Las preferencias de estas aves por arbustos de la especie *Celtis pallida* (Cannabaceae) para perchar hace más factible que las semillas de los chiltepinos sean defecadas en las cercanías de estos arbustos (Carlo y Teuksbury, 2014). De esta manera, la distribución de uno de los alimentos del ave termina asociándose a la de uno de los arbustos en los que prefiere perchar. Es decir, el ambiente en que vive una generación de aves es resultado (en parte) de la acción de las generaciones previas. En palabras de Lewontin, el organismo es sujeto y no solo objeto del proceso evolutivo.

Pensamiento crítico: El filósofo Bolívar Echeverría definía así el carácter crítico del discurso de Marx: “el discurso teórico propio del comunismo científico sólo puede ser un discurso crítico como el de Marx en *El capital*: capaz de apropiarse del saber formado a partir de la objetividad capitalista, de someterlo a la acción des-estructuradora de las significaciones espontáneas del proletariado y de recomponerlo de manera tal que los vacíos dejados por el discurso burgués que lo produjo se vuelvan evidentes como sistema y constituyan, así, el saber necesario para la revolución.” (Bolívar Echeverría. (2017). *El discurso crítico de Marx*, Fondo de Cultura Económica. p.74.).

La importancia del pensamiento crítico en la ciencia

Lewontin era consciente de que, así como el ambiente juega un papel clave en la conformación del fenotipo de los organismos como entes biológicos, las investigaciones científicas son en gran medida el resultado del entorno social en el que las llevamos a cabo. Esto ocurre, por ejemplo, desde la perspectiva ideológica que reproduce la visión de la clase dominante en un momento determinado de la historia. Así, al pensar que la competencia es el factor dominante en las relaciones ecológicas entre los organismos y en la evolución de las especies, se está en realidad proyectando sobre el mundo natural un orden social, el capitalista, que convierte a los individuos en competidores. Esto puede llevar a la justificación ideológica de injusticias a través de su naturalización (véase el artículo de Cervantes Arrijoja en este número), pero sobre todo nos impide como científicos ver más allá del discurso dominante. De ahí la necesidad de pensar críticamente a las ciencias.

El entorno social de la ciencia también incide en el sentido de que el desarrollo tecnológico —pensemos en lo que implicó la secuenciación masiva de ADN— genera sesgos en las preguntas, provocando que dejemos de lado otros problemas igualmente interesantes y trascendentales. Es decir, corremos el riesgo de dejar de plantear preguntas y de atacar problemas por el solo hecho de que esas preguntas o esos problemas no caen dentro de la aproximación metodológica propia de la moda académica en una época determinada. Por eso Lewontin (1991a) jugaba con las palabras al advertir que su propia contribución para el estudio de la variación genética a nivel molecular podía convertirse en una “piedra de molino” más que en una “piedra de toque” si no se reflexiona críticamente sobre lo que se quiere conocer y la teoría usada para explicar el mundo. Con estas reflexiones, Lewontin llamó la atención sobre la dialéctica entre el método y los problemas que aborda la ciencia. Construir este análisis desde y como parte de las luchas emancipatorias, como hizo Lewontin, es un ejemplo de cómo ejercer el pensamiento crítico.

Para Lewontin, no se trataba de proponer una nueva gran teoría que remplazara el curso de la investigación en evolución, o de buscar nuevas leyes de la naturaleza, sino de ser conscientes activamente de lo que ya sabemos acerca de los seres vivos y así reinterpretar los problemas y reintegrar nuestro conocimiento para enriquecer nuestra visión de la evolución. Esto implica una transformación profunda de las personas y del conocimiento, sobre todo en el contexto del capitalismo, que ha promovido su fragmentación. Esta transformación es posible porque, a diferencia de los cambios que los organismos ocasionan sobre su ambiente, la construcción humana de su propio nicho social puede ser organizada y dirigida hacia fines de manera colectiva. Decía Lewontin en *Biology as ideology* (1991, p. 15):

El problema es construir una tercera visión, una que no vea el mundo ni como un todo indisoluble ni como la igualmente incorrecta, pero actualmente dominante, perspectiva en la cual cada nivel del mundo está hecho de elementos y piezas que pueden aislarse y que tienen propiedades que pueden estudiarse de

forma aislada. Ambas ideologías, una que refleja el mundo social premoderno y feudal y otra que refleja el mundo actual individualista y empresarial, nos impiden ver la riqueza completa de las interacciones en la naturaleza. Al final, nos impiden llegar a un entendimiento pleno de la naturaleza y resolver los problemas a los que supuestamente se debe aplicar la ciencia (traducción de Lev Jardón).

De eso se trató la travesía vital de Lewontin, biólogo dialéctico, de estudiar la evolución, pensando críticamente la disciplina que la estudia, para desde ahí transformar su propia actividad y la realidad social de la que la ciencia forma parte. Lejos de partir del inmediatismo, su visión era entrelazar la comprensión del mundo y la lucha contra el capitalismo cultivando el quehacer científico. Tal es la *praxis*.

Agradecimientos

Este texto es producto del homenaje a Richard C. Lewontin organizado por la Academia de Evolución de la Facultad de Ciencias (octubre 2021-enero 2022). Agradezco a Alejandra Valero, Alejandra Vázquez-Lobo, Enrique Scheinvar, Guadalupe Andraca y Luis Eguiarte, con quienes he podido compartir en la docencia algunas de las ideas de Lewontin en torno a la genética y la evolución, así como a l@s student@s de la Facultad de Ciencias, quienes son la razón de ser del homenaje a Lewontin y de nuestra labor en la universidad en general. Agradezco a León Martínez Castilla, quien hace 27 años me regaló unas fotocopias de *El Biólogo dialéctico* y así me presentó al tal Lewontin.

Lev Jardón Barbolla es jardinero. Estudió Biología en la Facultad de Ciencias de la UNAM y luego el Doctorado en Ciencias en el Instituto de Ecología, también de la UNAM. Sus intereses de investigación incluyen evolución y genética de poblaciones en plantas. Actualmente estudia el proceso de domesticación y diversificación de las plantas cultivadas desde un punto de vista evolutivo y genético y su relación con la dimensión política del valor de uso como elemento central en la formación de cultura. En torno a este tema colabora en diversos proyectos de investigación con científicos del Instituto de Ecología. Es investigador Asociado C de Tiempo completo en el Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades de la UNAM.

Para saber más

- Boyko, A.R. (2011). The domestic dog: man's best friend in the genomic era. *Genome Biology* 12: 216. <https://link.springer.com/article/10.1186/gb-2011-12-2-216>
- Carlo, T.A y J. Teuksbury. (2014). Directness and tempo of avian seed dispersal increases emergence of wild chiltepins in desert grasslands. *Journal of Ecology* 102: 248-255.
- Garrigan D., R.C. Lewontin y J. Wakeley. (2010). Measuring the sensitivity of single-locus "neutrality tests" using a direct perturbation approach. *Molecular Biology and Evolution* 27: 73-89.
- Gould, S.J. (2003). The evolutionary definition of selective agency, validation of the theory of hierarchical selection and the phallacy of the selfish gene. En R.S. Singh, C.B. Krimbas, Paul, D.B. y J. Beatty. *Thinking about evolution: historical, philosophical and political perspectives*. Cambridge University Press.
- Jardón Barbolla, L. (2021). Construcción de nicho y causalidad: algunas implicaciones en el estudio de la agrobiodiversidad desde la praxis. En: A. Barahona, M. Casanueva y F. Vergara-Silva. *Biofilosofías para el Antropoceno. La construcción de nicho desde la filosofía de la biología*. Programa Universitario de Bioética (UNAM) - Fondo de Cultura Económica.
- Lewontin R.C. y K. Kojima. (1960). The Evolutionary Dynamics of Complex Polymorphisms. *Evolution* 14: 458-472.
- Lewontin R.C. (1964). The interaction between selection and linkage I. General considerations; heterotic models. *Genetics* 49: 49-57.
- Lewontin, R.C. (1974). *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia University Press.
- Lewontin, R. C. (1991) *Biology as ideology: The doctrine of DNA*. USA: Harper Perennial. 128 pp.
- Lewontin, R.C. (1991a). Twenty-five years ago in Genetics: electrophoresis in the development of evolutionary genetics: A milestone or a millstone? *Genetics* 128: 657-662.
- Lewontin, R.C. (1991b). *Biology as ideology: The doctrine of DNA*. Harper Perennial. 128 pp.
- Lewontin R.C. (2001). *The triple helix: gene organism and environment*. Harvard University Press.
- Lukacs G. (1985). *Historia y conciencia de clase (Volumen 1)*. Editorial Sarpe. 102 pp.
- Schpack, M., J. Wakeley, D. Garrigan y R.C. Lewontin. (2010). A structured coalescent process for seasonally fluctuating populations. *Evolution* 64: 1395-1409.

Recordando a Richard Lewontin (1929-2021)

Stuart Newman

Traducción: Nydia Dennise Rodríguez de León



Dick and Mary Jane Lewontin, Canterbury, 1971, Reino Unido.
Imagen: Stuart Newman

Conocí al genetista evolutivo Richard Lewontin a mis 15 años (él tenía 31) cuando tuve la suerte de inscribirme en el curso sabbatino que impartía a estudiantes de preparatoria interesados en la ciencia en la Universidad de Columbia en la ciudad de Nueva York, EE.UU. Él había estudiado la licenciatura ahí, pero para ese entonces ya era profesor de la Universidad de Rochester, lo que significaba que debía tomar el tren a Nueva York el viernes por la noche, viajar siete horas para llegar a Columbia y hacer lo mismo al día siguiente. Su estilo de dar clase era un rápido ir y venir entre ideas mientras fumaba un cigarro tras otro. Hacía que las ideas complejas que presentaba fueran fáciles de entender utilizando analogías atractivas y diagramas divertidos. Me inspiró a ser ese tipo de científico.

La siguiente vez que lo vi (por fortuna ya no fumaba) fue cinco años después durante mis primeros días como estudiante de Química en la Universidad de Chicago, su nueva residencia académica y donde permaneció hasta 1973. El reencuentro ocurrió en una conferencia pública donde Dick (como lo conocían sus amigos y colegas) habló del Darwinismo no como una teoría legítima sobre el cambio biológico, sino como un producto social, una manifestación ideológica de triunfo de la burguesía victoriana. Esto era parte de su creciente escrutinio sobre la ciencia, perspectiva que profundizó durante la siguiente década y culminó con su propuesta de ver la biología “como un arma social”. Frecuente-

mente afirmaba esto en sus ensayos y conferencias, incluso en su obra maestra *The dialectical biologist*, escrita con su amigo y colega, el vanguardista ecólogo y marxista Richard Levins (1930-2016).

Dick dejó su marca en la biología evolutiva con su trabajo empírico, en el que demostró un inesperadamente alto nivel de variación genética en poblaciones naturales. Sus hallazgos representaron una afrenta indirecta al adaptacionismo darwinista, la doctrina que propone que todos los caracteres de un organismo se pueden atribuir a la selección natural. Su respuesta fue alejarse del dogma genocentrista: el papel de los genes se complementa con factores extradarwinianos, tal como la invención de nuevas formas de vida que presentan los organismos, ahora considerados como agentes activos en lugar de productos pasivos de ciclos de selección. El subcampo emergente de estudio de la biología evolutiva llamado “construcción de nicho” tiene a Lewontin como su teórico fundador.

Novedades en el fenotipo, como el cuerpo segmentado de los gusanos, insectos y vertebrados, la barbilla humana, posiblemente hasta el lenguaje humano, ya no se considerarían producto de una selección gradual sobre mejoras en la función, sino efectos secundarios incidentales de otros procesos de desarrollo o evolutivos llamados *spandrels* (enjutas) en el famoso artículo publicado junto a su colega Stephen Jay Gould. A lo largo de su trayectoria, Lewontin publicó varios artículos que con bases teóricas rigurosas cuestionaron las presuntas diferencias genéticas del coeficiente intelectual entre grupos demográficos como las socialmente definidas razas humanas.

Aunque nuestros primeros encuentros fueron a cierta distancia, Dick y yo terminamos en el mismo departamento de la Universidad de Chicago, cuando como estudiante de posgrado transité del campo de la química a la biología teórica y me sentí atraído por el campo emergente de la biología de sistemas complejos que Dick estaba ayudando a fundar. También colaboramos para organizar el grupo Ciencia para la Gente de la misma Universidad, al que se unieron los anatomistas Michael Goldberger, Marion Murray y Len Radinsky, además del matemático Mel Rotherberg.

Nos encontramos nuevamente, y casi por pura coincidencia, en el mismo departamento en el mismo año en la Universidad de Sussex, Reino Unido, Dick como investigador en sabático y yo como investigador invitado. Ahí, como estadounidenses en el



Richard Lewontin en 1946. Lewontin fue uno de los finalistas del Science Talent Search de la Society for Science, Washington D.C. Imagen: Society for Science via Flickr.

extranjero junto con nuestras familias, nos volvimos amigos cercanos. A pesar de nuestras diferencias en edad y éxitos, Dick me consideró un colega y camarada. Como científico y activista, se convirtió en un modelo al que sigo aspirando. Su muerte el 4 de julio de 2021, apenas tres días después de la muerte de su esposa Mary Jane durante 73 años, es una pérdida personal y un enorme vacío en el mundo de la ciencia.

Stuart Newman es profesor de biología celular y anatomía de la New York Medical College. Escribe acerca de los aspectos sociales y culturales de la investigación de la biología y la biotecnología. Es miembro fundador del *Council for Responsible Genetics* y es autor, junto a Tina Stevens, de *Biotech Jugger-naut: Hope, Hype, and Hidden Agendas of Entrepreneurial BioScience*.

Para saber más

- Newman, S. (2021). *Remembering Richard Lewontin (1929-2021)*. Publicado originalmente en inglés en Center for Genetics and Society el 6 de julio de 2021: <https://bit.ly/414HV84>.
- Gould, S.J. y R.C. Lewontin. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 205: 581-598. <https://www.jstor.org/stable/77447>. Traducción al español: Gould, S.J. y Lewontin, R.C. 2015. Las enjutas de San Marcos y el paradigma panglossiano: una crítica del programa adaptacionista. *Investigación Ambiental: Ciencia y Política Pública* 7. <https://bit.ly/3YBbc9g>
- Levins, R. y R.C. Lewontin. (2015). *El biólogo dialéctico*. RyR. Buenos Aires. ISBN 9789871421947.

La genética de poblaciones antes y después de Lewontin

Luis E. Eguiarte y Valeria Souza

Sin lugar a duda, Richard C. Lewontin (1929-2021) es una figura central en la biología moderna, como se describe en detalle en los diferentes artículos de esta colección. Aquí nos vamos a centrar en sus contribuciones a la llamada genética de poblaciones.

La genética de poblaciones es la espina dorsal de la biología evolutiva y explica cómo cambia la composición genética de las poblaciones (y de las especies que conforman estas poblaciones) debido a los efectos de las llamadas “fuerzas evolutivas”, donde la selección natural juega un papel central. Usando la genética de poblaciones como herramienta de investigación, Lewontin se dedicó a tratar de comprender cómo la selección natural determina la cantidad de variación genética que hay dentro y entre estas poblaciones. Así se dio cuenta de que para realmente alcanzar esta meta, primero necesitaba desarrollar herramientas —tanto teóricas como experimentales— para acercarse de manera más realista y adecuada a las complejidades de los genomas. Ya con estos nuevos datos, se podría por fin analizar de manera adecuada los efectos y el papel de la selección natural.

Antes de Lewontin, los genetistas de poblaciones tenían una idea muy vaga o inexistente de lo que son los genomas. Los fundadores de la disciplina, Ronald A. Fisher (1890-1962), J.B.S. Haldane (1892-1964) y Sewall Wright (1889-1982), desarrollaron la teoría de la genética de poblaciones considerando un solo gen (que a veces llamamos locus) con solo dos formas o alelos, aunque en algunos análisis consideraban más. Sus modelos, a veces denominados de “genética de bolsa de frijoles” (*bean-bag genetics*), fueron criticados por diferentes evolucionistas de su época. Uno de esos críticos fue el ornitólogo, especialista en sistemática, Ernst Mayr (1904-2005), quien consideraba que estos modelos eran poco representativos de la evolución real. El nombre de *bean-bag genetics* viene de las simulaciones didácticas que usan frijoles (u objetos equivalentes) para enseñar los fundamentos de la genética de poblaciones. Por ejemplo, en la Facultad de Ciencias de la UNAM, ahora en vez de frijoles usamos botones para entender cómo funciona la deriva génica y la selección natural. Seguro varios de los lectores hicieron estas prácticas en sus estudios.

Pero los genomas en la realidad tienen miles de genes y muchos de estos genes están ligados, lo que quiere decir que a veces están cercanos en los cromosomas; en otras palabras, los genes no segregan (no se distribuyen en la progenie) independientemente (como pasaría si no hay ligamiento). Por esto, para investigadores como E. Mayr quedaba la duda de si se podía extrapolar, sin más

cambios, el comportamiento y evolución de un solo gen a todo un genoma completo.

Lewontin y la complejidad genómica

Lewontin fue una de las primeras personas en ver con claridad el problema de la complejidad genómica. Desde el principio de la genética moderna se sabía que los genes se encuentran juntos en los cromosomas, interactuando entre sí en formas complejas. Por ejemplo, alelos particulares de diferentes genes pueden ser complementarios entre sí, de tal forma que ciertas combinaciones de alelos pueden generar un fenotipo (recordemos que el fenotipo es la expresión de los genes, es lo que vemos) que funcione mejor.

Pero adicionalmente, si la selección favorece a un alelo en otro locus cercano en el mismo cromosoma, esa selección puede afectar las frecuencias alélicas de los genes ligados, es decir de dos alelos, cada uno en diferentes genes pero que estén juntos en el cromosoma: uno seleccionado a favor y otro gen donde no hay selección. Los alelos en los locus ligados pueden aumentar de frecuencia en los dos genes, aunque solo un alelo en uno de los genes es el seleccionado a favor. En otras palabras, cuando las frecuencias de un alelo en un gen cambian por selección, ese alelo es cada vez más común, pero también aumentan las frecuencias de los alelos de los otros genes que están ligados a ese mismo gen. Este proceso es conocido por los genetistas de poblaciones como “viajar de aventón” (*hitchhiking*).

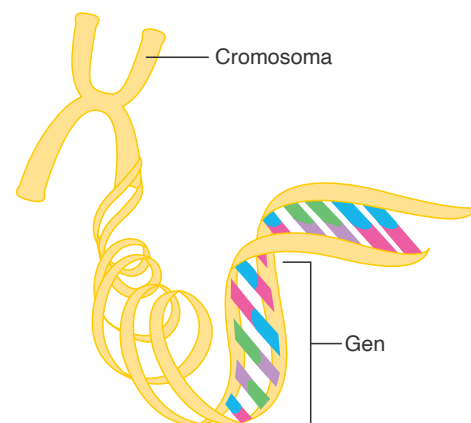


Figura 1. Gen en un cromosoma.
Imagen: *Cancer Research* RU, vía Wikimedia Commons.

Por ejemplo, en el cromosoma Y en mamíferos no hay recombinación y todos sus genes están altamente ligados, por lo que cada vez que opera la selección en algún gen del cromosoma, cambia no solo ese gen, sino todos los del cromosoma, lo cual ocasiona que se pierda la variación genética en ese cromosoma en todos sus genes.

La complejidad genómica se debe a la existencia de decenas de miles de genes en una especie, cada uno con muchas versiones o alelos, junto con diferencias en las cantidades de variación genética a lo largo y entre cromosomas, así como a las posibles interacciones complejas entre genes —donde la expresión de un gen puede ser afectada por la presencia de otro. Esta complejidad hace que la evolución de los genomas reales sea más compleja que lo que sugerían los análisis clásicos que consideraban solo un locus con dos alelos.

Los diferentes estudios de genomas de plantas y animales en los que hemos participado demuestran la diversidad y complejidad de los genomas. Por ejemplo, nuestros análisis con los genomas y la domesticación de calabazas mexicanas —que mencionamos abajo en la sección “Para saber más”—muestran que el genoma de la calabaza pipiana silvestre, *Cucurbita argyrosperma* subsp. *sororia*, tiene un total 254 millones de pares de bases, 9.3% más grande que en la subespecie domesticada, *C. argyrosperma* subsp. *argyrosperma*. En la pipiana silvestre encontramos 30,592 genes que codifican para proteínas, distribuidos en sus 20 cromosomas, así que en promedio tendríamos más de 1,500 genes en cada cromosoma, o sea, de genes ligados (en menor o mayor grado), y la selección en uno de ellos afectaría a los genes ligados (para más detalles, vean Barrera-Redondo *et al.* 2021).

Transitar de la genética de la “bolsa de frijoles” a los genomas reales

A Lewontin le preocupaban varios puntos, con una claridad sorprendente para su época. Lewontin buscaba entender cómo pasar de la genética de un solo gene con dos alelos a modelos más realistas y satisfactorios que permitieran entender y, de ser posible, predecir los procesos evolutivos. También le interesaba conocer cuánta variación genética hay en los genomas, qué procesos o fuerzas evolutivas mantienen esa variación y cómo actúan los diferentes tipos de selección cuando los genes están ligados.

El primer reto para Lewontin fue el de evaluar la cantidad real de variación genética. Su contribución central fue identificar que las nuevas herramientas bioquímicas y moleculares existentes cuando comenzó su labor como investigador se prestaban de manera idónea para estimar esa variación. Antes de Lewontin no teníamos ni idea de si había mucha o poca variación dentro de las poblaciones. Su maestro, Theodosius Dobzhansky (1900-1975), había propuesto que las poblaciones eran muy ricas en variación genética. Sus ideas estaban inspiradas en complicados experimentos cruzando moscas de la fruta (*Drosophila* spp.) para obtener individuos endógamos (resultado de cruza entre parientes) y homocigos (con el mismo alelo en las dos copias de cada gen), para que se expresara la variación genética recesiva oculta (variabilidad que, por ser recesiva, solo se

expresa en individuos homocigos, que se producen por cruza endógamas), pero los resultados eran ambiguos.

Otros genetistas, como Hermann J. Muller (1890-1967), que también trabajaba con drosófilas, concluyó, a partir de experimentos similares y a veces de los mismos datos, que las poblaciones eran fundamentalmente homocigas, con muy poca variación, y que esta variación se debía a que surgían nuevos mutantes, que usualmente funcionaban mal y eran eliminados por la selección natural.

Lewontin buscó la colaboración de un amigo bioquímico, John Lee Hubby (1932-1996), de la Universidad de Chicago, y juntos montaron y utilizaron en 1966 un método experimental sencillo, que vamos a llamar de isoenzimas, que consistía en dos pasos (*Genetics* 54: 577-594). En el primero se separan las proteínas por electroforesis, una técnica ya estándar en estudios bioquímicos de esa época que utiliza un campo eléctrico aplicado a un gel, en donde se coloca la muestra para separar las proteínas según su carga eléctrica y su tamaño. En el segundo paso se emplean métodos también ya previamente conocidos por los bioquímicos, para teñir las enzimas en el gel. Por ejemplo, para la alcohol deshidrogenasa se usa el sustrato que metaboliza la enzima (alcohol) y se incluyen otros compuestos que ayudan a la enzima a realizar su actividad (en este caso la deshidrogenación). Como resultado de esa reacción se producen tinciones que se ven como bandas en el gel de almidón, una si los organismos son homocigos para el gen que codifica a dicha enzima y dos si son heterocigos. Así, en los geles se puede distinguir fácilmente a los individuos homocigos de los heterocigos y estimar las frecuencias en las poblaciones de cada uno de los alelos en un gen dado, usando para esto la teoría básica propuesta por los fundadores de la genética de poblaciones.

Este método de isoenzimas para analizar la variación genética de las poblaciones naturales de Lewontin y Hubby funciona perfectamente en todo tipo de organismos, desde drosófilas y animales vertebrados hasta plantas y bacterias. Por ejemplo, en el laboratorio —cuando éramos alumnos del Dr. Daniel Piñero— comenzamos nuestros estudios evolutivos con este método en frijoles, árboles tropicales y bacterias fijadoras de nitrógeno (específicamente en *Rhizobium*). El resultado fue espectacularmente claro: ¡todas (o casi todas) las especies tienen elevados valores de variación genética en sus poblaciones!

Este es un resultado muy importante para la evolución. Si hay variación, sobre ésta puede operar la selección natural, gracias a la cual los organismos se adaptan a un ambiente cambiante. Cuando hay mayor variación, las poblaciones pueden cambiar más rápido y adaptarse por selección natural, como sabíamos desde que Fisher, Haldane y Wright describieron el proceso en términos de la genética de poblaciones.

La preocupación de Lewontin sobre la elevada variación

Pero, paradójicamente, esta amplia variación genética preocupó a Lewontin desde que la encontró. Para entender su angustia, debemos pensar con cuidado: si hay selección, se va eliminando la variación genética porque la variación es un tipo de “combustible” para

el cambio evolutivo: conforme se va “utilizando”, se va reduciendo. Para mantener altos valores de variación genética, Dobzhansky había propuesto un tipo particular de selección: la selección balanceadora, donde los heterocigos tienen la ventaja. Para entenderla, lo más fácil es referirnos al famoso caso de la anemia falciforme: a las personas homocigas para la hemoglobina común les da malaria, y en muchos casos no sobreviven a la edad reproductiva (o sea, su “adecuación” —*fitness* en inglés— es baja), pero los homocigos para la hemoglobina de la anemia falciforme viven anémicos porque las células defectuosas no cumplen sus ciclos de vida y una gran proporción de la gente que la padece se muere antes de llegar a la edad adulta. Sin embargo, los heterocigos viven muy bien, no les da ni malaria ni anemia.

Pero desde su artículo original, Lewontin y Hubby (*Genetics* 54: 595-609) se dieron cuenta de que para mantener estos niveles de variación genética, el “costo” o carga genética de acuerdo a los modelos clásicos de selección serían impresionantes, como ya antes había descrito el mismo Haldane. Para darnos una idea, con estos modelos se estima que solo para mantener polimórfico al locus de la anemia falciforme, se debería de morir por malaria o por anemia algo así como 10% de la población. Por ejemplo, con solo 10 o más loci similares mantenidos por selección balanceadora con ventaja del heterocigo, se perderían (eliminarían) todos los individuos (100%) de la población. Según cálculos como los que hicieron Lewontin y Hubby, si hubiera unos mil loci polimórficos en una población (lo que se desprende de las estimaciones originales de su estudio), se tendrían que morir algo así como 25 mil hijos para que sobreviviera solo uno, aun con muy pequeñas diferencias en la adecuación (o sea, considerando una ventaja del heterocigo sobre los dos homocigos en algo así como 2%).

Para resolver la paradoja de Lewontin hay dos opciones. Una es que, gracias al ligamiento entre los genes, el costo no sea tan alto: un individuo heterocigo para un gen podría ser también heterocigo para muchos otros genes ligados, y así el costo total (los individuos que son eliminados por selección natural) se reduciría al costo de mantener un solo polimorfismo por selección balanceadora (o ventaja del heterocigo, como es el caso de la anemia falciforme visto arriba). De hecho, para toda una región amplia del genoma, en los casos donde haya fuerte selección balanceadora se puede mantener el ligamiento gracias a inversiones cromosómicas que evitan la recombinación y hacen que se herede todo el juego de genes como un “paquete” sin cambios, cosa que Dobzhansky y colaboradores habían visto en sus estudios con *Drosophila*.

La otra opción era “aterradora” para Lewontin y Dobzhansky y para la mayoría de los biólogos evolutivos de esa época: que toda (o mucha) esa variación molecular recientemente descrita fuera irrelevante para la evolución, que fuera “neutra”, como explicaremos en un momento.

Lewontin pone manos a la obra para resolver sus preocupaciones
Lewontin se dio entonces a dos tareas. Por un lado, se puso a desarrollar índices que describieran de manera cuantitativa y compara-

tiva qué tan ligados están los genes. Estos índices se pueden estimar de los datos experimentales obtenidos de estudios con isoenzimas y con otros métodos moleculares; y se pueden comparar con lo que se espera que suceda en análisis matemáticos y en simulaciones en computadoras. Esta medida es la D , que Lewontin describió desde 1960 (Lewontin y Kojima, *Evolution* 14: 458-472.) y luego hace más sofisticada en otro artículo de 1964 (Lewontin, 1964, *Genetics* 49: 49-67). Esta medida D indica qué tanto desequilibrio de ligamiento hay entre los genes y va de 0, si segregan independientemente (por ejemplo, que están en cromosomas diferentes), a 1 en el caso de la D' (que es una D estandarizada para facilitar su comparación), si siempre están juntos ciertos alelos (y que en teoría se deberían encontrar muy cerca en los cromosomas).

La otra tarea en la que se embarcó Lewontin fue la de analizar, de manera teórica —con estudios matemáticos y con simulaciones en computadoras pioneras—, si era posible que se formaran esos “juegos” de alelos “óptimos” de diferentes genes bajo selección balanceadora. Concluyó que sí, que en ciertas condiciones podrían llegar a formarse genomas que llamó “cristalizados”, con cromosomas complementarios con diferentes alelos, de tal manera que si se forma un individuo con estos cromosomas complementarios, automáticamente es heterocigo para muchos genes y así tiene una alta adecuación (funciona muy bien). Así la selección no necesitaba eliminar a tantos individuos para mantener el polimorfismo (Franklin y Lewontin, 1970, *Genetics* 65: 707-734).

La paradoja de Lewontin: ¿selección balanceadora o Teoría Neutra?

Pero existe otra posibilidad más para explicar este polimorfismo, la posibilidad que tanto preocupaba a Lewontin y a Dobzhansky, tal como mencionamos arriba. Esta posibilidad fue formalizada en 1968 por Motoo Kimura (1924–1994) en una publicación de *Nature* (217: 624–626) y se conoce como la Teoría Neutra. En pocas palabras, la idea es que la gran diversidad genética que detectamos en la mayor parte de las poblaciones naturales no es mantenida por selección balanceadora, sino que es el resultado de la mutación —que produce la nueva variación—, y el tiempo que le lleva a la deriva génica para que se fije o se pierda esta variación genética.

Estas dos posibilidades para resolver lo que vamos a llamar “la paradoja de Lewontin” —que si bien hay mucha variación genética, es posible que no sea mantenida por selección balanceadora (junto con el ligamiento), sino que se deba y se mantenga por puros procesos aleatorios— le preocuparon tanto que pocos años después, en 1974, publicó su obra magna *The Genetic Basis of Evolutionary Change* (ISBN 978-0231083188) para tratar de entenderlas y explorarlas. Ese libro es un excelente resumen tanto de lo que se sabía y esperaba del comportamiento de la variación genética según la teoría de la genética de poblaciones, como una revisión de todos los datos existentes sobre ella en esa época.

Además, en ese libro Lewontin critica las ideas de Kimura de diferentes formas, sobre todo considerando que según los modelos neutros básicos, muchas de las poblaciones naturales debían presentar nula (o muy poca) variación genética, o sea, H , la proporción



de individuos heterocigos en una población para un gen debería ser cercana a cero; mientras que otras poblaciones deberían tener niveles de variación genética cercanos al máximo $H = 1$, donde cada alelo analizado es diferente, y en otras poblaciones deberíamos encontrar todo tipo de valores intermedios en la H . Se ha demostrado que estos patrones no suceden: casi todas las poblaciones tienen variación en un intervalo relativamente pequeño, con H entre 0.03 y 0.15. Lewontin concluye que para resolver la paradoja (o sea, decidir si es selección o procesos neutros) faltaría tanto teoría como datos empíricos, y en particular, conocer la variación genética no por medio de isoenzimas —que son proteínas y no revelan toda la variación— sino estudiando directamente las secuencias de ADN.

A partir de estas ideas, sus alumnos, en particular Martin Kreitman, se abocaron a conocer los niveles reales de variación en el genoma y la fuerzas que la mantenían, pero eso tomó muchos años, ya que no se habían desarrollado las técnicas que actualmente se utilizan para amplificar y secuenciar el ADN.

Lewontin: un revolucionario en la genética de poblaciones

Las herramientas que concibió y desarrolló Lewontin desencadenaron dos revoluciones científicas en la genética de poblaciones. Primero, motivaron a que se hicieran miles de estudios con isoenzimas en todo tipo de organismos, permitiendo por primera vez a cualquier biólogo estudiar la genética de poblaciones de su organismo favorito, desde bacterias hasta al humano. Posteriormente dieron origen a los primeros estudios de genética de poblaciones con secuencias de ADN, que han florecido en la actual genómica de poblaciones, estudios que utilizan como una herramienta fundamental la estimación de la D que propuso Lewontin, junto con pruebas de selección que él también desarrolló.

Actualmente sabemos que los genomas son muy complejos, más de lo que Lewontin o Kimura se imaginaron. Y ya sabemos que los genomas representan complicados mosaicos evolutivos que incluyen tanto claras señales de selección direccional y adaptación —regiones donde se ha perdido la variación genética— como regiones con altos niveles de variación genética, dominadas por la selección balanceadora —como es el famoso sistema MHC (iniciales en inglés del *Major Histocompatibility Complex*) en animales—, y que, al mismo tiempo, hay grandes regiones del genoma (la mayor parte) regidas por la teoría neutra.

Como conclusión podemos decir una vez más que la realidad biológica nos demuestra que la vida es (muy) complicada, que no es de ninguna forma tan sencilla y emocionante como hubieran querido Lewontin y su maestro Dobzansky —o sea, evolutivamente dominada por la selección balanceadora— ni tan simple (pero aburrida) como se la imaginaban Kimura o Muller —evolutivamente dominada por la mutación y deriva—, sino mucho más rica y compleja.

Agradecimientos

Este artículo se escribió en Punta Arenas, Chile, en el Centro de Estudios del Cuaternario Fuego-Patagonia Antártica (CEQUA), donde agradecemos el apoyo de la Dra. Paola Acuña y todo el personal del Centro, y al proyecto R20F0009 ANID-Chile que financió nuestra visita. También agradecemos al proyecto PAPIIT IG200122, UNAM, que apoya nuestra investigación sobre diversidad genética. A Lev Jardón y a todo el comité de la academia de Evolución de la Facultad de Ciencias, UNAM, por su invitación al evento sobre Lewontin.

Luis Eguiarte es investigador del Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental del Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM. Estudia la ecología y evolución de las plantas, bacterias y animales de México, usando marcadores genéticos. Es editor de *Oikos=*.

Valeria Souza es investigadora del Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental del Departamento de Ecología Evolutiva del Instituto de Ecología, UNAM. Estudia la ecología evolutiva de los microorganismos. Su trabajo ha sido reconocido con diversos premios nacionales e internacionales.

Para saber más

- Barrera-Redondo, J., G. Sánchez-de la Vega, J.A. Aguirre-Liguori, G. Castellanos-Morales, Y. T. Gutiérrez-Guerrero, X. Aguirre-Dugua, S. Montes-Hernández, E. Aguirre-Planter, M. Tenaillon, R. Lira-Saade y L.E. Eguiarte. (2021). The domestication of *Cucurbita argyrosperma* as revealed by the genome of its wild relative. *Horticulture Research* 8: 109. 14 páginas. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00544-9>. Estudio actualizado que muestra las complejidades de los genomas, los niveles de variación y los patrones de selección en el genoma de una especie mexicana.
- Eguiarte, L.E. (1986). Una guía para principiantes en la genética de poblaciones. *Revista Ciencias* Número especial 1: 30-39. <https://bit.ly/46yXwD>. Introducción sencilla a la genética de poblaciones y la disputa por conocer los niveles de variación genética.
- Eguiarte, L.E., J.A. Aguirre-Liguori, L. Jardón-Barbolla, E. Aguirre-Planter y V. Souza. (2013). Genómica de poblaciones: nada en evolución va a tener sentido si no es a la luz de la genómica, y nada en genómica tendrá sentido si no es a la luz de la evolución. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* 16(1): 42-56. <https://bit.ly/44cnoPA>. Revisión de los nuevos métodos y datos para analizar la diversidad genética y sus patrones.
- Piñero, D. *et al.* (2008). La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudio en especies mexicanas (pp. 437-494). En J. Soberón, G. Halffter y J. Llorente-Bousquets (comps.). *Capital Natural de México. 1: Conocimiento actual desde la biodiversidad*. CONABIO, México, D.F. <https://bit.ly/3JJAhbQ>. Revisión de todo lo que se sabía hasta hace unos años sobre la diversidad de las especies mexicanas.

El legado de Richard Lewontin para las ciencias biológicas es la *praxis* revolucionaria

Ana Cristina Cervantes Arrijo

Como bióloga, filósofa y docente universitaria, ante la noticia del fallecimiento del profesor Lewontin el mes de julio del 2021, no puedo más que sentir consternación por la pérdida irreparable que representa su deceso para la biología contemporánea. En las siguientes líneas presentaré lo que considero los aportes más significativos de este autor para las y los científicos del mundo.

Para empezar, y siendo congruentes con el pensamiento marxista que Lewontin siempre defendió, me parece que el carácter más profundo de sus aportes no es sólo teórico, sino que se extiende ampliamente a lo teórico-práctico (*praxis*). Son muy citadas sus contribuciones a la genética de poblaciones (véase Eguiarte y Souza, en esta colección) y a la teoría evolutiva (o biología molecular), tanto a nivel teórico como experimental. Ejemplos de ello son su análisis poblacional considerando dos loci simultáneamente, la acuñación del término “desequilibrio de ligamiento” y la introducción de las técnicas de electroforesis de proteínas, fundamental para los estudios genético-poblacionales.

Los estudios de Lewontin junto con John Hubby, en la década de 1960, proporcionaron una primera imagen sobre variabilidad genética en las secuencias de proteínas dentro de las poblaciones y revelaron que muchos genes tenían niveles sorprendentemente altos de diversidad (Charlesworth *et al.*, 2016). Del mismo modo, son muy conocidas las paradigmáticas críticas que en trabajos colaborativos y colectivos hizo del pan-adaptacionismo y de las polémicas afirmaciones sobre la naturaleza humana, conductas sociales y comportamientos sexuales que a partir de la década de 1970 enarbolaban disciplinas como la sociobiología o la psicología evolucionista.

Estas ideas y críticas se cristalizaron en la aportación de lo que ahora conocemos como la biología dialéctica. Richard Lewontin no solo sería un fundador de la biología dialéctica, sino su incansable promotor. Desde la década de 1980, Lewontin constituyó una voz a contracorriente de las expresiones reduccionistas dominantes en el evolucionismo contemporáneo y una contrapostura de las explicaciones de las conductas humanas centradas en los genes y adheridas a vías esencialistas y adaptacionistas. Este tipo de explicaciones en particular eran comunes dentro de disciplinas como la sociobiología o la psicología evolutiva, que a lo largo de la segunda mitad del siglo XX sostuvieron que las diferentes conductas sociales y sexuales humanas (como el egoísmo, la monogamia, los celos o la violencia) podrían explicarse

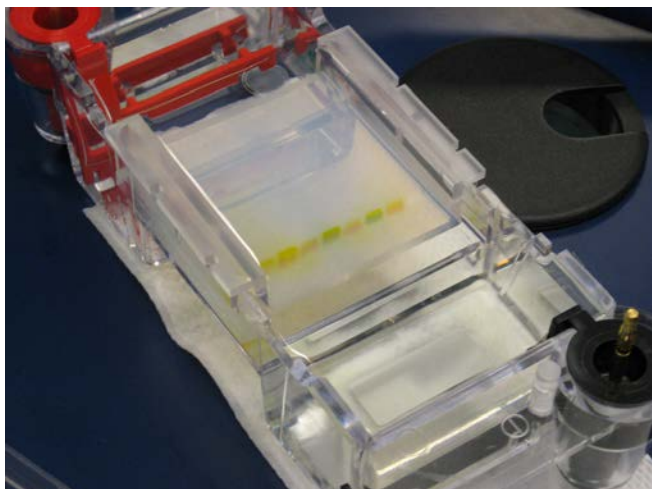
suponiendo que eran un conjunto de rasgos humanos invariables, innatos y universales de carácter adaptativo, asumiendo que eran el resultado de la acción de la selección natural.

La biología dialéctica recoge varias y fértiles intuiciones de inspiración marxista, como considerar a los seres vivos como totalmente vivos, unidades o conjuntos de unidades, concretas, actuantes e interrelacionados, para así dar cuenta de sus historias de vida, o concebirlos como productores de sus propios ambientes y entenderlos como constructores de sus propias trayectorias evolutivas. En otras palabras, Lewontin proponía comprender la vida como la responsable de su propia evolución.

Al mismo tiempo, la biología dialéctica se interesa por los organismos no de manera abstracta e individual, por lo que se aleja de interpretaciones individualistas sobre la conducta animal y la evolución, una visión bastante común en los trabajos biológicos de la década de los sesenta y setenta del siglo pasado. Por el contrario, para la perspectiva dialéctica la unidad evolutiva serán las colectividades de organismos concretos interrelacionados. Además, la biología dialéctica se enfoca en los conjuntos de organismos en sus contextos específicos y en su interrelación con otras colectividades (es decir, conjuntos de organismos en sus entornos). Esta perspectiva entiende los organismos como productores de sus propios medios de vida y constructores (en parte) de sus posibilidades de existencia y extinción, de tal forma que sus trayectorias evolutivas se definen al diversificar sus conductas y transformar durante su existencia tanto los entornos naturales como a sí mismos y a otros grupos de organismos.

Lo anterior constituye lo que a mi parecer es uno de los principales aportes de la biología dialéctica promovida por Lewontin: la idea de que la manifestación natural de los organismos en-

La **electroforesis** comprende un grupo de técnicas empleadas para separar biomoléculas (como ácidos nucleicos o proteínas) de acuerdo con su movilidad, tamaño o naturaleza eléctrica. Actualmente esta técnica se utiliza para depurar moléculas antes de la realización de otros procedimientos, como las pruebas de PCR, los procedimientos de clonación o la secuenciación de algún fragmento de ADN (Navarro y Flores, 2019).



Electroforesis en gel de agarosa.
 Imagen Jacopo Werther via Wikimedia Commons.

gendra e implica una naturaleza social de los mismos. Con ello la biología dialéctica propone romper una de las dicotomías sobre la que se erigen las sociedades modernas: la escisión de lo individual y lo social. Al enfatizar el papel activo de las colectividades de organismos como sujetos de la evolución, es decir, al considerar que los organismos son coproductores de sus medios de vida y coconstructores de sus posibilidades de existencia y extinción, la biología dialéctica ofrece una alternativa importante a las visiones individualistas y reduccionistas que son las dominantes en la biología moderna. Particularmente para el estudio de la evolución, esta perspectiva brinda una mirada que refrenda la centralidad de las relaciones de mutua dependencia entre los organismos. Usando la fuerza de una imagen metafórica, diríamos que donde el neodarwinista observa árboles individuales y estáticos en un paisaje, la biología dialéctica observará bosques de paisajes dinámicos poblados de colectividades que se relacionan entre sí.

La importancia de lo anterior radica en por lo menos dos aspectos que me gustaría señalar. En primer lugar, a lo largo de toda su obra este autor ofreció respuestas teóricas a problemas fundamentales para la investigación biológica. No obstante, su trabajo siempre estuvo conjugado con prácticas experimentales y con el desarrollo-aplicación innovadora de técnicas de laboratorio y análisis de datos que se discutían apasionadamente en reflexiones y foros científico-académicos pero también en espacios extra-académicos. Para este autor, la labor de investigación fue siempre entendida como una unidad teórico-práctica. El trabajo de Lewontin no se agota en un entendimiento disciplinar sobre la evolución de los organismos como unidades complejas o la variabilidad genética, ni en una crítica academicista de la ciencia normal en biología y su metodología reduccionista (según la cual la explicación de los organismos empieza por sus partes). Sin duda todo eso es una parte invaluable de su legado, pero hablar del trabajo de Lewontin implica traer al primer plano una dimensión adicional: a toda su obra subyace la crítica profunda de la ciencia y el quehacer científico modernos como ejes que fundamentan sus reflexiones y movilizan

su análisis. Del mismo modo, su legado pasa por la manera en que mostró a distintas generaciones de científicas y científicos que las actividades de investigación y producción de conocimiento en la ciencia interactúan con las sociedades y los contextos socioculturales que les dan origen, es decir, que no podemos separar a la ciencia de la matriz social en la que está inserta (Lewontin, Rose y Kamin, 1987, p. 48).

Es por ello que a lo largo de la obra de este autor surgen temas tan diversos. Encontraremos que Lewontin habla del papel de las colectividades sobre los individuos y el papel activo de esas colectividades de organismos como sujetos de la evolución, al mismo tiempo que construye su crítica al pan-adaptacionismo y a la sociobiología, y simultáneamente hará uso de sus investigaciones sobre la variabilidad genética en poblaciones humanas para confrontar las aseveraciones más crudas de la sociobiología sobre la determinación genética de la inteligencia de las mujeres y las personas afrodescendientes.

Creo que los aportes más significativos de Lewontin para las nuevas generaciones de biólogas y biólogos estuvieron impulsados siempre por críticas constantes al carácter reduccionista, individualista, clasista, racista y sexista de las ciencias modernas en el marco del capitalismo (véase Lev Jardón Barbolla, en esta colección). Su perspectiva de estudio conllevaba una crítica a nivel filosófico profundo que buscaba visibilizar y cuestionar las dicotomías sobre las que surgieron las sociedades modernas: naturaleza/sociedad, ciencia/sociedad, sujeto/objeto o femenino/masculino, por mencionar algunas. Lewontin expondrá en múltiples ocasiones la manera en que muchas de esas dicotomías se expresan en forma de desigualdades y jerarquías en las sociedades modernas, y cómo éstas pueden filtrarse a las ciencias y comunidades científicas a través de los contextos socioculturales en donde tienen lugar, de modo que la ciencia puede reforzar los ordenamientos desiguales haciéndolos pasar como naturales. La ciencia, de acuerdo con este autor, debe ser analizada como una actividad que no es neutral a los contextos sociohistóricos.

De ahí que en sus reflexiones este autor nos invite frecuentemente a la historización de las conductas y comportamientos, pero también de los conceptos y categorías del pensamiento mismo, incluido el pensamiento biológico. El punto de partida recurrente en la obra de Lewontin es la desnaturalización de las dicotomías, es decir, pasar de largo de los argumentos sobre la inevitabilidad biológica de distintas instancias de desigualdad que se proclaman como resultado de la historia evolutiva (como en los argumentos sobre la existencia de supuestas bases genéticas que explican la violencia masculina contra las mujeres, la subordinación de las mujeres o la inferioridad en inteligencia de niñas y niños de clase obrera y de las clases más desfavorecidas).

Como filósofa de la ciencia, pienso que el motor de las reflexiones más perdurables y de aquellas que potencian cambios significativos, dentro y fuera de la ciencia, recae en la construcción de alternativas y desafíos para los sistemas filosóficos y las estructuras económicas, políticas y sexistas que nutren y sustentan a la ciencia moderna. En esas reflexiones, ni la ciencia como institución ni las

Neodarwinismo. La versión del evolucionismo actual recibe el nombre de Teoría Sintética Moderna, aunque algunas veces suele denominarse a este consenso también como neodarwinismo, refiriéndose a la síntesis de las ideas de Darwin y la selección natural con la genética mendeliana en la biología moderna. Sin embargo, el término “neodarwinismo” fue acuñado por George John Romanes para referirse irónicamente al trabajo de Auguste Weissmann y al profundo rechazo que muchos autores de la síntesis moderna expresaron hacia los mecanismos de corte lamarckiano, como la herencia de caracteres adquiridos (Pigliucci, 2007, p. 2744). Adicionalmente, y de acuerdo con diversos autores, el neodarwinismo impulsó una perspectiva individualista-genética del proceso evolutivo al colocar a la selección natural como el principal mecanismo de la evolución, de manera que casi cualquier biólogo evolutivo a partir de los 60's pensaba que la selección natural (basada en la competencia entre individuos) constituía el proceso más poderoso en el diseño de los atributos de las especies (Alcock, 2001, p. 30), entendiendo además el proceso evolutivo como el cambio genético en las poblaciones.

comunidades científicas pueden quedar intactas. Como científica, estoy consciente de que hoy más que nunca es necesario repensar las concepciones, prácticas y valores que se mantienen dentro de las comunidades científicas, pues el desarrollo de las tecnociencias no acaece en el vacío. La biología dialéctica reconoce el carácter histórico de la ciencia en general, de nuestro conocimiento y observaciones de lo biológico, de lo que se considera experimental, de nuestras interpretaciones, nuestros métodos, las preguntas que formulamos y, por supuesto, las respuestas que damos. Pero también debemos entender que la proliferación de los discursos anticencia es particularmente alarmante en nuestros días. El reconocimiento de la naturaleza social de las prácticas tecnocientíficas no debe ir en detrimento de la naturaleza epistémica ni de la capacidad explicativa y predictiva de las mismas. Esto debe ser un llamado para permanecer alertas a los sesgos de las y los científicos en los procesos de construcción y estabilización del conocimiento que debe llevarnos a pensar en nuevas formas colectivas interdisciplinarias de discusión, apertura y comunicación en y entre las comunidades científicas.

El compromiso político de Lewontin y demás fundadores de la biología dialéctica reconoce una doble dimensión de la actividad científica actual: como fuente liberadora y como fuente de crítica para evidenciar los vicios, sesgos y relaciones de poder que pueden cristalizarse en sus prácticas, afirmaciones, teorías, hipótesis o modelos, para corregirlos una vez que han sido develados. En el contexto de Latinoamérica y México esto se relaciona con el reconocimiento de las diferentes caras del clasismo en la ciencia, como lo señalado por Ramírez-Gallegos (2018, p. 27) sobre ciertas regiones donde se impulsan investigaciones alejadas de las

necesidades reales de la población que agudizan las relaciones de dependencia material, tecnológica y cognitiva de los países menos industrializados respecto de los más industrializados, o a través de los actuales procesos de mercantilización de los bienes y productos tecnocientíficos, como ocurre para el sector farmacéutico (donde hay una casi nula independencia frente a sectores empresariales). El reconocimiento de la dimensión sociopolítica de la ciencia también se relaciona con la tarea de develar los múltiples rostros que el sexismo toma en innumerables argumentos y que deben ser descubiertos como falsedades manifiestas, invisibilizaciones y ocultaciones más o menos intencionadas, o invenciones sobre la naturaleza y el comportamiento, comúnmente de las mujeres (Dauder y Sedeño, 2017). Este es el caso de los modelos que explican la sexualidad y el comportamiento sexual de hombres y mujeres con base en algún dato biológico, comúnmente las hormonas, genes o gametos, como sucede en la actual psicología evolutiva. También es el caso del racismo interiorizado en las explicaciones clásicas sobre la inteligencia y las pruebas del llamado “coeficiente intelectual” de los grupos eugenetistas galtonianos, que postulaban la existencia de diferencias en una aptitud intrínseca (inteligencia), resultado de diferencias genéticas que son fijas e invariables y que pueden ser rastreadas a diferencias entre las razas y entre las clases sociales, como fue el caso de los trabajos de los psicólogos norteamericanos eugenetistas Lewis Terman, Henry Goddard y del psicólogo inglés Cyril Burt, quienes introdujeron las pruebas de CI durante la primera mitad del siglo xx como parte de las evaluaciones en los sistemas educativos de sus respectivos países (Lewontin, Rose y Kamin, 1987, p. 108).

Estas consideraciones descubren, además, el cuestionamiento profundo que Lewontin y las y los biólogos dialécticos —así como los seguidores de su escuela— se hacen sobre otra dicotomía moderna, la que existe entre ciencia y sociedad, y nos llevan a rescatar seriamente la afirmación de que la ciencia es una actividad humana en la que no deben existir las inequidades que se han manifestado a lo largo de la historia de la humanidad.

Casi nadie se atrevería a negar una afirmación tan simple como la de que la ciencia es una actividad realizada por seres humanos. Sin embargo, entender la ciencia como una actividad humana engendrada al interior de sociedades concretas puede ser una enseñanza de Lewontin solo aparentemente simple, porque su observación va más allá de reconocer que la ciencia es de naturaleza compleja o de aceptar su carácter histórico y social. Más bien, se trata de entender y asumir el papel de la ciencia como un espacio potencial de legitimación de instancias de poder y del papel que como científicas o científicos podemos jugar, pero considerando también la responsabilidad de subsanar esa situación con nuestras investigaciones y actividades científicas, esto es, atendiendo a la naturaleza liberadora que la ciencia también posee.

Sin duda, Richard Lewontin fue un docente, biólogo, genetista e investigador extraordinario y original, además de comprometido con la transformación de su realidad y la sociedad. Pienso que su enseñanza más entrañable es exhortarnos a la *praxis* revolucionaria científica. Su legado nos inspira a seguir sus enseñanzas. En

esta apremiante tarea será necesario honrar su memoria orientando nuestras investigaciones y docencia hacia una *praxis* revolucionaria que transforme la ciencia actual por una más incluyente y justa.

Ana Cristina Cervantes Arriola. Es bióloga, maestra y doctorante en Filosofía de la Ciencia por la UNAM. Profesora de asignatura de la Facultad de Ciencias y de la Escuela Nacional de Ciencias de la Tierra. Sus líneas de investigación son los Estudios Filosóficos y Sociales sobre Ciencia y Tecnología, los Estudios sobre Ciencia, Género y Tecnología y las Epistemologías feministas.

Para saber más

- Alcock, J. (2001). *The Triumph of Sociobiology*. New York: Oxford University Press.
- Charlesworth, B., D. Charlesworth, J.A. Coyne y C.H. Langley. (2016). Hubby and Lewontin on protein variation in natural populations: when molecular genetics came to the rescue of population genetics. *Genética* 203: 1497-1503. DOI: [10.1534/genetics.115.185975](https://doi.org/10.1534/genetics.115.185975).
- Dauder, S.G., y E.P. Sedeño. (2017). *Las "mentiras" científicas sobre las mujeres*. Catarata.
- Lewontin, R.C. (2000). *La triple hélice: genes, organismo y ambiente*. Harvard University Press.
- Lewontin, R.C., S. Rose y L.J. Kamin (1987). *No está en los genes*. Crítica.
- Navarro, C.A.M. y M.A.L. Flores (2019). Electroforesis: fundamentos, avances y aplicaciones. *Epistemos* 13: 48-54.
- Pigliucci, M. (2007). Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution* 61: 2743-2749.
- René, R.G. (2017). Hacia un cambio en la matriz cognitiva en el sistema de ciencia, tecnología e innovación de América Latina y el Caribe. *Revista Educación Superior y Sociedad* 27: 17-50.

Del mosaico genómico de Lewontin y Krakauer a la divergencia entre especies

Daniel Piñero

El estudio de la selección natural ha revolucionado la biología desde que el mecanismo fue propuesto por Darwin hace ya más de 160 años. Después de que se conformó e institucionalizó, la teoría de Darwin ayudó a preguntarnos muchas cosas que por largo tiempo los biólogos habíamos tratado de resolver. Sin duda, la selección natural —ese fenómeno que Darwin consideró tan importante y cuya explicación se ha llevado a extremos adaptacionistas (Gould y Lewontin 1979)—ha sido elusiva y al mismo tiempo el centro de una discusión sobre la importancia relativa entre la selección y la deriva genética a nivel molecular (Kimura, 1968; Ohta, 1973; Lewontin, 1975). También por muchos años se ha discutido cómo diferentes formas de selección favorecen la existencia de variación genética (Dobzhansky, 1937; Gillespie, 2015; Cutter, 2019). Estas controversias le han dado vida a un concepto de selección natural que se ha ido modificando y clarificando de manera muy relevante.

La prueba original de selección de Richard Lewontin y Jesse Krakauer

Le debemos a Lewontin y a Krakauer (L-K) la primera interpretación de la selección en las poblaciones a escala molecular. En 1973 publicaron los resultados de un estudio en el que pusieron a prueba la hipótesis de neutralidad de polimorfismos moleculares en poblaciones humanas para dos genes o loci diferentes. El primer gen que utilizaron fue el que codifica para un tipo de sangre y lo denominaron Duffy (actualmente se ha renombrado como ACKR1). El segundo gen fue el tipo de sangre Rh. En estudios previos de ambos genes, utilizando métodos de bioquímica, se descubrieron varios alelos, y lo que hicieron L-K fue proponer un método en el que se prueba la hipótesis que permite analizar cuánto cambian las frecuencias de las variantes (heterogeneidad) en cada gen y entre diferentes poblaciones de personas poniendo a prueba si los resultados eran significativos estadísticamente. Sus resultados sugirieron en ambos casos una desviación de la neutralidad. En otras palabras, había mayores diferencias entre las frecuencias de los alelos de cada gen de lo que se esperaría por puro azar. Por esta razón, la deriva génica no podía explicar su divergencia. Además, aclararon que si no era por la deriva génica, las diferencias se debían a la selección natural, lo que implica que

Fundamentos de la prueba de neutralidad de Lewontin y Krakauer (L-K)

1. Las variantes moleculares se pueden explicar por selección natural (hipótesis seleccionista) o por deriva genética, donde la mutación y el tamaño efectivo de la población explican la frecuencia de las variantes.
2. Lo que L-K propusieron fue estudiar la divergencia (el número de diferencias de aminoácidos o nucleótidos) entre grupos diferentes de individuos bajo el supuesto de que las regiones del genoma bajo selección tendrían una mayor divergencia que las regiones que no están sujetas a selección.
3. Esta visión sugiere que existen regiones del genoma que estarán sujetas a selección con diversas intensidades y otras que no, lo que genera un mosaico adaptativo del genoma.

las poblaciones se van adaptando a las condiciones particulares de donde viven.

Esta visión de L-K se ha extendido en la actualidad para comparar diferentes regiones genómicas, en las que se buscan las regiones cuyos niveles de variación genética serían evidencia de la acción de la selección en esa región genómica.

El “mosaico genómico”

La simple pero creativa prueba de L-K se ha sofisticado para incorporar otros factores que pueden confundir el resultado, como es el caso de la interacción entre la selección y la recombinación (Cutter, 2019), que redondean una visión del genoma que debemos a L-K y que se ha llamado el “mosaico genómico” porque diferentes regiones del genoma están sujetas a distintos mecanismos evolutivos. Así, por ejemplo, en algunos lugares la selección es el proceso más importante y habrá una menor influencia de la recombinación y de la deriva genética, mientras que en otras regiones del genoma la deriva génica será el más importante. Estas diferentes causas se reflejan en patrones actuales de diversidad ge-



Deriva genética: mecanismo que cambia las frecuencias de las variantes genéticas como consecuencia del tamaño de la población.

Estructura poblacional: resultado de la divergencia entre dos poblaciones que afecta todo el genoma.

Apareamiento no aleatorio: mecanismo en donde la reproducción ocurre entre individuos iguales genotípica o fenotípicamente y que afecta todo el genoma.

Selección balanceadora: aquella que favorece los genotipos con dos variantes, es decir que son heterocigotos.

Selección positiva: aquella que favorece a los individuos con una variante mejor adaptada.

Selección negativa: aquella que favorece a los individuos con una variante menos adaptada.

nética a lo largo del genoma. Esta nueva concepción del genoma nos ha ayudado a entender qué tanto los orígenes de diferentes regiones del genoma siguen procesos distintos, como las tasas de cambio de los nucleótidos que lo forman, lo que genera una visión ecléctica de la evolución genómica sin estar adscrita a una concepción homogénea puramente seleccionista o neutralista.

Esta visión en mosaico del genoma nos ha ayudado a distinguir que entre los procesos que suceden en las poblaciones hay unos que tienen un efecto global en el genoma y otros que tienen efectos únicamente locales. De los procesos globales podemos enumerar la estructura poblacional, el apareamiento no-aleatorio y la deriva genética. Por otro lado, la recombinación y la selección natural son los procesos que tienen efectos localizados. Está claro que los casos en los que la recombinación no tiene una consecuencia genética —como cuando hay largas regiones de los cromosomas homocigotas— no están sujetos a la interacción entre la recombinación y la selección. Aún así, al estudiar la mayoría de las especies que tienen un sistema de reproducción abierto se

El espectro de frecuencia de los sitios (*Site frequency Spectrum*) es la distribución de las frecuencias alélicas de un conjunto determinado de loci en una población.

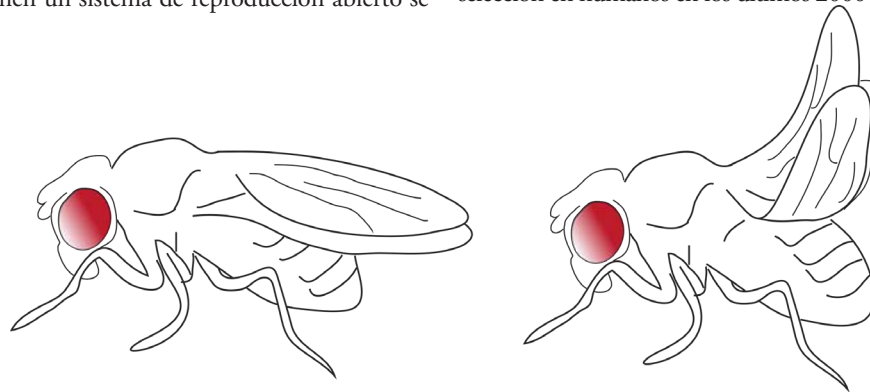
deben evaluar la selección y la recombinación de manera simultánea, sobre todo si tienen un impacto local en el genoma, como lo propusieron L-K.

La demografía histórica

En *A primer of molecular population genetics*, Cutter (2019) explica que los efectos de los procesos globales y locales en el genoma se pueden confundir, por lo tanto, es necesario incluir análisis demográficos históricos que describan cómo han cambiado los tamaños de las poblaciones de las especies estudiadas en el pasado. De esta manera, añade, se pueden separar los procesos globales de los locales y detectar las regiones que han estado sujetas a diferentes tipos de selección (ya sea balanceadora, positiva o negativa). Esta corrección, dice, elimina los efectos de la deriva genética y de la estructura poblacional que sesgan las estimaciones de selección natural. Cuando se puede llevar a cabo, en función de los recursos genómicos existentes en las distintas especies, también se puede corregir por la heterogeneidad de las tasas de mutación a lo largo del genoma, como se ha hecho en *Drosophila*, por ejemplo.

Nuevos enfoques metodológicos para estudiar la selección genómica

Se pueden llevar a cabo pruebas con mucha precisión usando varios algoritmos basados en las diferencias en las frecuencias alélicas tipo L-K, los tamaños de las regiones homocigotas que consideran la recombinación, y la forma de la distribución del llamado *Site Frequency Spectrum* (*Espectro de Frecuencia de los Sitios*, SFS por sus siglas en inglés, Rees *et al.*, 2020). De manera excepcional, se pueden detectar las regiones del genoma en las que ha habido selección en las últimas 100 generaciones, buscando un número de variantes únicas (*singletons* en inglés) en los vecindarios de los genes sujetos a selección. Estos análisis han permitido, por ejemplo, entender la fuerza de la selección en humanos en los últimos 2000 años (Fan *et al.* 2016).



Dos variaciones genéticas de moscas de la fruta: alas normales y curvas. Imagen de Sascha Meiers via Wikipedia.

Enfoques tipo L-K para entender la especiación

Es obvio en este punto que se puede abordar el proceso de especiación usando este enfoque de mosaico, debido a que por una parte esperamos que las especies difieran en la mayoría de su genoma por un proceso de divergencia por procesos neutrales (i.e., por deriva y mutación), y por otra parte esperamos que existan regiones más relacionadas con el aislamiento reproductivo, donde la divergencia sea más intensa y esté moldeada por la selección natural. Estos enfoques se han utilizado en grupos donde recientemente se ha estudiado la especiación en detalle, como en especies de peces de agua dulce del género *Xiphophorus* en México (Schumer *et al.* 2018) y en especies de homínidos o en especies del género *Thuja* de gimnospermas (Li *et al.*, 2021).

Conclusiones

El enfoque L-K inició la comprensión moderna de que el genoma es un mosaico de tasas evolutivas y ancestrías. Este enfoque nos ha ayudado a describir con mucho detalle la intensidad de selección natural y áreas geográficas donde operan los diferentes tipos de selección, ya sea balanceadora, positiva o negativa. Por último, los conceptos del genoma en mosaico y la divergencia están ayudando a entender las causas y regiones genéticas involucradas en el surgimiento de nuevas especies.

Daniel Piñero. Es investigador del Instituto de Ecología de la UNAM. Dirige proyectos sobre genética y genómica de poblaciones de distintas especies, en particular de filogeografía y estructura genética en especies mexicanas.

Para saber más

- Cutter, A.D. (2019). *A primer of molecular population genetics*. Oxford University Press. 272 pp.
- Dobzhansky, Th. (1937). *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press. 2nd Ed., 1941; 3rd Ed., 1951.
- Fan S., M.E. Hansen, Y. Lo, y S.A. Tishkoff. (2016). Going global by adapting local: A review of recent human adaptation. *Science* 354 (6308): 54-59. [DOI: 10.1126/science.aaf5098](https://doi.org/10.1126/science.aaf5098)
- Gillespie, J.H. (2004). *Population genetics: a concise guide*. John Hopkins University Press.
- Gould, S.J. y R.C. Lewontin. (1979). The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 205: 581-598.
- Kimura, M. (1968). Evolutionary Rate at the Molecular Level. *Nature* 217: 624-626. <https://doi.org/10.1038/217624a0>
- Lewontin, R. C., y J. Krakauer. (1973). Distribution of gene frequency as a test of the theory of the selective neutrality of polymorphisms. *Genetics* 74:175-195. <https://doi.org/10.1093/genetics/74.1.175>
- Li, J., Y. Zhang, M. Ruhsam, R.I. Milne, Y. Wang, D. Wu, S. Jia, T. Tao y K. Mao. (2022). Seeing through the hedge: Phylogenomics of *Thuja* (Cupressaceae) reveals prominent incomplete lineage sorting and ancient introgression for Tertiary relict flora. *Cladistics* 38: 187-203.
- Ohta, T. (1973). Slightly Deleterious Mutant Substitutions in Evolution. *Nature* 246: 96-98. <https://doi.org/10.1038/246096a0>
- Rees, J.S., S. Castellano y A.A. Andrés. (2020). The genomics of human adaptation. *Trends in Genetics* 36: 415-426. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2020.03.006>
- Schumer, M., C. Xu, D.L. Powell, A. Durvasula, L. Skov, C. Holland, J.C. Blazier, S. Sankararaman, P. Andolfatto, G.G. Rosenthal y M. Przeworski. (2018). Natural selection interacts with recombination to shape the evolution of hybrid genomes. *Science* 360: 656-660. <https://doi.org/10.1126/science.aar3684>
- Sankararaman, P. Andolfatto, G.G. Rosenthal y M. Przeworski. (2018). Natural selection interacts with recombination to shape the evolution of hybrid genomes. *Science* 360: 656-660. <https://doi.org/10.1126/science.aar3684>

Lewontin, pasteles, la triple hélice y cómo plantear preguntas sobre el fenotipo

Anayansi Sierralta Gutiérrez

Son muchos los motivos por los cuales, aunque pase el tiempo, el trabajo de Richard Lewontin mantiene su relevancia histórica y es imprescindible en la formación científica y filosófica de quienes nos desenvolvemos en estas áreas. Uno de esos motivos es su énfasis en la búsqueda de explicaciones biológicas que rebasen la fórmula reduccionista que estudia el mundo vivo enfocándose en sus partes más simples (véase *El legado de Richard Lewontin para las ciencias biológicas es la praxis revolucionaria* y *Del objeto al proceso, la revolución de Richard Lewontin* en este número). Las críticas de Lewontin al reduccionismo siempre se caracterizaron por tener un gran respaldo empírico, y esto es especialmente claro cuando aborda el tema del fenotipo y su relación con el genotipo.

Con frecuencia entendemos al fenotipo como las características que desarrollan los organismos a partir de sus genes. Estas características se presentan en varios niveles y van desde las proteínas que sintetiza un organismo hasta las conductas que median la interacción entre los seres vivos.

En su libro *La triple hélice: genes, organismo y ambiente* (2001), Lewontin cuestiona la perspectiva simplista de que los genes son la causa y el fenotipo el efecto. Quizá la forma más sencilla de sintetizar su crítica sería diciendo que los fenotipos que asociamos con ciertos genes no podrían existir sin un ambiente en el que se desarrolle el organismo. Si bien los genes son necesarios para que un fenotipo se desarrolle, no son causa suficiente, y el trato preferencial que reciben como los que controlan los caracteres de los seres vivos omite el papel del ambiente como contexto de desarrollo.

Lewontin y Levins mencionan en *El biólogo dialéctico* (1985) que cuando se habla de causas y efectos, hay dos posibles interpretaciones de lo que se está queriendo abordar. La primera es que cuando se dice un atributo es causado por los genes, puede que se esté haciendo referencia a que el componente genético de dicho atributo recae en la acción de un solo gen con dos o más alelos (versiones existentes de ese gen). Un ejemplo de esto puede ser el tipo sanguíneo en humanos, que está dado por un solo gen con tres alelos (A, B y O). Cada persona recibe dos de esos tres posibles alelos, cada uno heredado de uno de sus progenitores, que implican una contribución relativamente grande para conformar el fenotipo “tipo sanguíneo”.

Sin embargo, existe la posibilidad de que un atributo (como la estatura) se deba a la acción simultánea de varios genes

y que distintas combinaciones genéticas resulten en un mismo fenotipo. La forma de acercarse a estudiar un fenotipo que es afectado por varios genes con varios alelos —cuyo aporte relativo será menor— tiene que ser diferente de lo que sería si la característica de interés surge de la presencia de un solo gen con dos alelos.

Esto se conecta con la segunda interpretación posible cuando se habla de causa y efecto: cuando se dice que los genes causan un fenotipo, sucede que hay variación genética entre organismos y ésta corresponde con variación entre sus fenotipos, es decir, la varianza genética se refleja en la varianza fenotípica. Cabe remarcar que hay una diferencia sutil pero importante entre hablar de los genes como causantes de un fenotipo y de los genes como causantes de diferencias entre fenotipos.

Supongamos un ejemplo como el de la Figura 1, en el que el patrón de color de los pétalos de ciertas flores involucra cuatro genes (a, b, c y d) y cada uno tiene tres alelos posibles (negritas, itálicas y subrayadas). En la población 1, donde no hay mucha varianza entre los genotipos, tampoco la hay entre los fenotipos. En la población 2, donde la varianza genética es mayor, también lo es

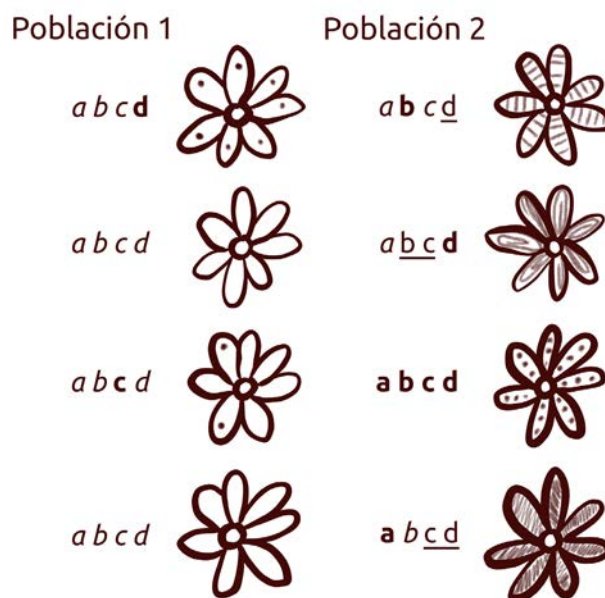


Figura 1. Ejemplo de diferencias en la varianza genética y fenotípica de dos poblaciones. Imagen Anayansi Sierralta Gutiérrez.

la varianza fenotípica. Decir que los genes causan diferencias entre los fenotipos en vez de decir que los genes causan a los fenotipos nos recuerda que estamos estudiando características que solo tienen sentido a nivel poblacional (no existe la varianza de un individuo).

Todos los seres vivos tienen genes y están inmersos en un ambiente. Si lo que se quiere saber es cómo distintas variables producen un fenotipo, de entrada se tienen que considerar como causas al genotipo (el conjunto de todos sus genes), al ambiente y a las interacciones entre ellos. La pregunta de si un atributo se puede explicar por los genes o por el ambiente lleva un problema de planteamiento similar a preguntarnos si la consistencia de un pastel depende de la mezcla de sus ingredientes o de la temperatura del horno. Para existir, el pastel requiere tanto de sus ingredientes como de haber sido horneado a una temperatura determinada. El atributo “consistencia del pastel” no existe hasta que los ingredientes son horneados, y no tiene mucho sentido preguntarnos en qué porcentaje la mezcla o la temperatura contribuyen al resultado.

Quizá las preguntas que deberíamos hacernos serían, más bien, qué pasaría si al preparar un pastel se cambian algunas características de la mezcla o se cambia la temperatura. Siguiendo este ejemplo de la repostería, en la biología una pregunta pertinente es qué pasa cuando organismos con un mismo genotipo se desarrollan en distintos ambientes, o qué pasa cuando organismos con distintos genotipos se desarrollan en el mismo ambiente.

Cuando organismos que comparten genes presentan diferencias en sus atributos según el ambiente en el cual se desarrollaron, se habla de que presentan plasticidad fenotípica. Esta variación fenotípica inducida por el ambiente puede expresarse en diferentes características y puede variar en la magnitud y el patrón de su respuesta.

Si se toma como objeto de estudio el conjunto que forman genotipo, ambiente y fenotipo, la relación entre estos tres elementos está representada en lo que se denomina la norma de

reacción. La norma de reacción se puede entender como el repertorio de respuestas al ambiente que un genotipo puede producir (Sultan, 2000). La norma de reacción de un genotipo se muestra en la Figura 2 como una línea en una gráfica con los ambientes en el eje de las X y los valores fenotípicos (por ejemplo, la altura de una planta) en el eje de las Y. Así, en el ambiente A, una planta con el genotipo 3 (el azul) sería la más alta, pero sería bastante baja en el ambiente C. Cada genotipo tiene asociado un fenotipo diferente en distintos ambientes.

La distribución de los fenotipos en distintos ambientes representada gráficamente nos permite ver que difícilmente habrá genes que siempre resulten en “el mejor fenotipo”. Suponiendo que un valor fenotípico sea ventajoso, los genotipos producirán fenotipos que se acerquen o se alejen de ese valor dependiendo del ambiente. No sólo eso, la frecuencia en la que existen los ambientes afectará la frecuencia en la que se observan los fenotipos. Aunque un genotipo pueda dar lugar a un fenotipo favorecido en un ambiente determinado, su éxito dependerá de qué tan frecuentemente exista ese ambiente. Siguiendo el ejemplo de la altura de las plantas, imaginemos que el fenotipo con mayor ventaja es el de las plantas más altas. El genotipo 1 (el rojo) produce las plantas más altas en el ambiente C y las más bajas en el ambiente A. Si el ambiente más abundante es el C, el genotipo 1 sería el más ventajoso, sin embargo, si el ambiente más frecuente es el A, el genotipo 1 se vería desfavorecido.

Estos son sólo algunos de los ejemplos de cómo las relaciones entre genotipo, ambiente y fenotipo tienen muchas dimensiones que vale la pena explorar conceptual y experimentalmente. Quizá una forma de honrar la vida y la obra de Richard Lewontin sea manteniendo a la mano las diferentes herramientas que desarrolló, como las normas de reacción, las cuales a su vez nos recuerdan que, para observar la expresión de los genes, no existe algo como un ambiente estándar. No hay un escenario ambiental estático y neutro en el que todos los genotipos se pueden comparar, así que cuando hablemos del efecto de un gen, hay que tener presente que ese efecto ocurrió en un ambiente determinado.

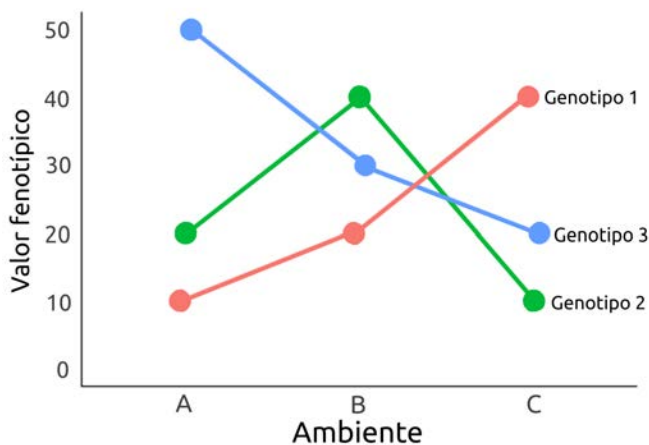


Figura 2. Ejemplo de norma de reacción. Los genotipos 1, 2 y 3 muestran distintos valores fenotípicos en el ambiente A, B y C. Imagen Anayansi Sierralta Gutiérrez.

Anayansi Sierralta Gutiérrez. Estudió Biología en la Facultad de Ciencias de la UNAM y cursó la maestría como parte del Posgrado en Ciencias Biológicas. Sus principales áreas de interés son la evolución de las plantas domesticadas, la plasticidad fenotípica y la síntesis evolutiva extendida.

Para saber más

- Gupta, A.P. y R.C. Lewontin. (1982). A study of reaction norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* 36: 934-948.
- Lewontin, R.C. (1985). The analysis of variance and the analysis of causes. En: Levins, R., y Lewontin, R. *The dialectical biologist*. Harvard University Press.
- Lewontin, R.C. (2001). *The triple helix: Gene, organism, and environment*. Harvard University Press.
- Sultan, S.E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science* 5: 537-542.

El análisis de Lewontin del maíz híbrido: la relación dialéctica entre la genética y la política

John Vandermeer
Traducción: Lev Jardón Barbolla

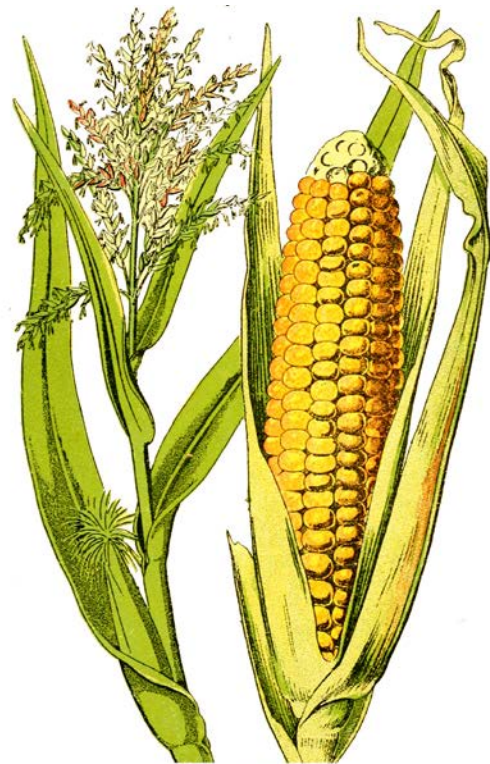
La efusión de afecto y aprecio por Richard Lewontin ha enfatizado la influencia de su trabajo en genética y reconocido su radicalismo político. Mis interacciones con él se dieron en un contexto diferente, en el campo de la agricultura. Su evaluación dialéctica de la penetración del capitalismo en la agricultura sigue siendo uno de los análisis políticos más perceptivos que tenemos acerca del surgimiento del sistema agrícola industrial. En colaboración con Jean Paul Berlan (Lewontin y Berlan, 1986), analizó la economía política del maíz híbrido, ubicando sus raíces históricas en la insaciable necesidad del capital de penetrar en todas las esquinas de la economía, enfrentándose a la naturaleza que se resiste a ser empaquetada y puesta dentro de una fábrica.

El desarrollo del maíz híbrido, y de los cultivos híbridos en general, fue un instrumento ideal para convertir a la semilla en otra mercancía capitalista, pero cancelando efectivamente la capacidad del campesino de guardar semillas de una temporada para la siguiente. Lewontin y Berlan nos dieron un análisis profundo de la historia de esa tecnología en particular, desmintiendo la afirmación de que el incremento en las cosechas para beneficiar a los agricultores era el principal motor de los cultivos híbridos.

Su análisis perceptivo sobre la tecnología de las líneas endógamas/ híbridas llevó a Lewontin a una crítica más general de la agricultura moderna, culminando, quizás, en su picante comentario: “Trabajar el campo es cultivar cacahuates. Hacer agricultura es convertir el petróleo en mantequilla de cacahuete” (Lewontin, 1982: 12). Su influyente artículo del *Monthly Review* (Lewontin, 1998) dejó en claro los problemas que enfrentaba el capitalismo para penetrar en la actividad agrícola, en el sentido de que los medios básicos de producción, vistos desde la perspectiva de un analista del siglo XIX, no podían trasladarse hacia una fábrica centralizada. En términos más generales, las máquinas se pueden fabricar para cubrir requerimientos de salida en unidades de tiempo arbitrarias y específicas, pero las plantas tardan meses en crecer, los animales a veces tardan años, y un campo de cultivo no se puede llevar fácilmente hacia dentro de una fábrica en el sentido literal del término.

Pero Lewontin fue más allá y reconoció que las empresas agrícolas no se ocupan de los cacahuates, sino de la mantequilla de cacahuete y el petróleo. Él desmenuzó, principalmente para el sistema industrializado del Norte Global, cómo los agricultores se convirtieron en el elemento que construyó la demanda de pro-

ductos producidos fabrilmente en otros lugares, desde las máquinas cosechadoras hasta los químicos masivamente introducidos después de la Segunda Guerra Mundial. Lewontin también reconoció simultáneamente el otro lado de la ecuación, es decir, que en lugar de producir comida para que sea comida, el agricultor comenzó a producir materias primas para que estas sean procesadas después. Así, el agricultor usa petróleo (p. ej., pesticidas, combustible para sus tractores) para producir materias primas (p. ej., cacahuates), que serán convertidas en “sustancia parecida a un alimento” de producción masiva (p. ej., mantequilla de cacahuete). Así, la agricultura ha sido parcialmente penetrada por el capital,



Maïs cultivé.
Blé de Turquie.

Maíz cultivado. Imagen del *Atlas de poche des plantes des champs, des prairies et des bois Paris* (Atlas de bolsillo de plantas de campos, prados y bosques de París, p. 115). *Biodiversity Heritage Library.*

pero no de la misma manera que la producción fabril clásica. De hecho, la operación agrícola en sí misma siguió siendo el principal espacio de aceptación de riesgos del sistema —el granjero pagó precios excesivamente altos por los insumos agrícolas debido a la monopolización efectiva que ejercen los proveedores de dichos insumos, y recibió pagos excesivamente bajos por su producción de nuevo debido al monopolio efectivo ejercido por los compradores de “materias primas”.

La tendencia hacia la verticalización fue la última fase de la penetración del capital, y ha sido una característica continuamente importante de algunos sectores de la agricultura por algún tiempo. Lewontin primero resaltó el papel económico político de la biotecnología en la aceleración de ese proceso. Enfocándose en el eslabón central de toda la operación (los cultivos o animales producidos en la granja), la biotecnología fue capaz de capturar gran parte de los insumos y de la producción agrícola. En esa transformación el agricultor se convierte efectivamente en un proletario en el proceso, completando la penetración completa del capital en la agricultura.

Si bien este análisis general se ha convertido en la actualidad en un lugar común en las culturas de quienes analizan la agricultura capitalista, fue Lewontin quien lo elaboró por primera vez y nos dotó con la síntesis general dialéctica que incluye la propia historia, las tendencias tecnológicas y la estructura de clase de esa agricultura. En un contexto completamente diferente, la reflexión de Lewontin acerca de cómo la disciplina científica de la biología se organiza generalmente no en torno a leyes, como la física, sino mediante metáforas generalizadoras organizadas (Lewontin, 1991), puede modificarse de forma que resulta útil para reflejar su metodología intelectual subyacente en disciplinas alejadas de la biología, incluyendo la descripción general de la penetración del capital en la agricultura. Ofrezco aquí una versión completamente adulterada de esa tesis en una cita, sustituyendo “biología” donde ha correspondido:

“...cambiamos las metáforas organizadoras cuando es ideológicamente importante y conveniente hacerlo. Cuando la noción de que la *naturaleza plantea problemas y nuestro trabajo es resolverlos* deja de ser un imperativo político y social, y la cuestión ya no es encontrar una solución de bala mágica a cada problema, sino organizar el mundo de manera en que esos problemas ya no sucedan en primer lugar, entonces cambiaremos nuestras metáforas acostumbradas de la *solución de problemas a la prevención de problemas*, esto último requiere un conjunto mucho más complejo de metáforas organizadoras asociadas. O te tomas en serio la onceava tesis sobre Feuerbach o no te la tomas en serio. Existen sin duda razones además de las visiones políticas y sociales del mundo para cambiar de metáforas. Yo propongo que, como tema de investigación en la historia intelectual, no nos preguntemos ‘¿cómo rechazamos hipótesis universales?’, sino ‘¿cuáles son las causas del cambio en las metáforas generales mediante las cuales una *disciplina intelectual* es organizada?’ (Lewontin, 1991: 5097; las itálicas son frases añadidas o modificadas por John Vandermeer de la cita original).

John Vandermeer es profesor distinguido *Asa Gray* de Ecología y Biología Evolutiva y profesor *Arthur F. Thurnau* del Departamento de Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Michigan, EE.UU. Su investigación se centra en la ecología de agroecosistemas de café en México.

Para saber más

- Berlan, J.P. y R. Lewontin. (1986). The political economy of hybrid corn. *Monthly Review* 38: 35-48.
- Berlan, J.P. y Lewontin, R. (1995). *December. Inside the black box: hybrid corn as a "genetic software" copy protection device*. In 11. *World congress IEA: Microeconomics of invention and innovation* (pp. 21-p)
- Lewontin, R.C (1982). Agricultural research and the penetration of capital. *Science for the People* 14 : 12-17.
- Lewontin, R. (1993). Facts and fictitious in the Natural Sciences. En: J. Chandler, A.I. Davidson y H.D. Harootonian (eds.). *Questions of Evidence: Proof, Practice, and Persuasion Across the Disciplines*. Chicago University Press, pp. 478-509.
- Lewontin, R.C. (1998). The maturing of capitalist agriculture: farmer as proletarian. *Monthly Review*, 50: July-Aug.
- Lewontin, R.C. y Berlan, J.P., 1986. Technology, research, and the penetration of capital: the case of US agriculture. *Monthly Review*, 38: 21-35.

Del objeto al proceso, la revolución de Richard Lewontin

Alí Yólotl Sánchez-Ramírez

A Richard Lewontin, que se equivocó muchas veces, pero acertó donde más importaba.

Me encontraba absorto mirando las primeras páginas de *El Biólogo dialéctico* publicado en 1985. Mi nombre está escrito con pluma en la parte superior derecha, debajo está mi firma... Me di cuenta que nunca se iba a materializar mi sueño de que Richard Levins y Richard Lewontin firmaran mi ejemplar. Levins falleció en el 2016, poco después de haber estado en México. En ese entonces no tenía el libro físico, era difícil de conseguir para un estudiante de origen proletario. Y, en el 2021, Lewontin murió.

Me sentía abatido y decepcionado, como si se tratasen de estrellas de rock o de cine, que como buen fan me hubiera encantado preservar la materialidad de su tinta en mi libro. No quisiera que esta anécdota se leyera bajo una óptica fetichista sobre los libros físicos y los autógrafos, sino más bien como una metáfora de la marca que la tinta de la dupla de biólogos dialécticos de Harvard dejaría en mi vida, y en la de muchos colegas.

Richard Lewontin es sin duda uno de los personajes más importantes para la biología en la segunda mitad del siglo pasado. Su trabajo incidió en muy diversas áreas, desde lo ínfimo de la genética hasta lo colosal de las problemáticas sociales y políticas de la ciencia. En este ensayo doy inicio con una breve dedicatoria muy similar, o casi idéntica, a la que se incluye en *El Biólogo Dialéctico* (1985); con la diferencia de que esta va dirigida a Frederick Engels (Engels y Haldane, 1940). Este autor —muchas veces situado a la sombra de Marx— es recuperado por Lewontin y su colega Richard Levins como una inspiración para el desarrollo de un modo de pensamiento aplicado a la biología.

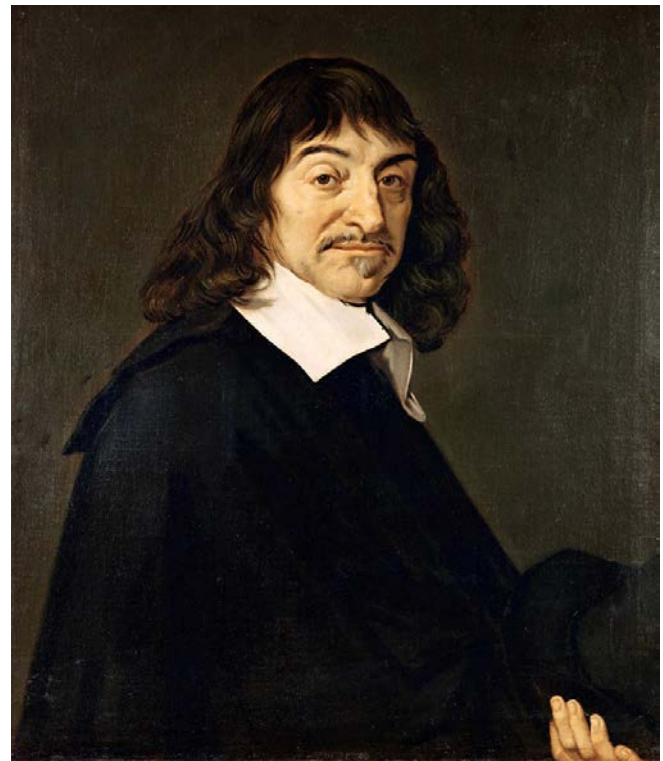
El orientar el pensamiento dialéctico hacia problemas en la biología fue una labor destacable en la obra de Lewontin. Con dicha herramienta filosófica fue capaz de estudiar un sinfín de problemas inmersos en la teoría evolutiva, como el panadaptacionismo panglossiano —junto a Stephen Jay Gould (1979)— y el genocentrismo (Lewontin, Kamin y Rose, 2009), entre otros. Pero ¿qué cambios cualitativos nos proporciona un análisis dialéctico, en comparación a una concepción clásica, inspirada en la filosofía de sustancias del filósofo francés René Descartes (1596-1650); eso lo descubriremos a continuación.

Cosas y procesos

A partir del siglo XVI la “etapa moderna” del pensamiento científico toma a la filosofía de Descartes, también denominada cartesiana, como base para desarrollar un abanico de teorías, técnicas

y tecnologías que durante al menos cuatro siglos han provisto a la humanidad de innovaciones, descubrimientos e inventos para modificar nuestro entendimiento de la naturaleza, el mundo y a la realidad misma. Sin embargo, desde esas fechas también se han generado, construido y aumentado las inequidades sociales, así como han surgido nuevos problemas derivados de viejas soluciones. Un par de ejemplos de ello son: 1. el cambio climático, derivado de maximizar modos de producción industrial en el siglo XX impulsada por el capitalismo y 2. el origen de epidemias globales, a partir, en parte, de una deficiente regulación en el tráfico de especies exóticas, la destrucción de hábitats naturales y la ganadería intensiva (véase Oliva Marín, 2020).

Lewontin señaló cómo el modelo filosófico cartesiano, entendido como la metáfora de “la naturaleza y los seres vivos



Retrato de René Descartes por Frans Hals
via Wikimedia Commons.

Concepto	Definición	Se pregunta por	Ejemplo
Ontología	Rama de la filosofía que estudia el ser, lo que hay en el mundo y los supuestos que tenemos sobre ello.	La materia, los procesos, las sustancias.	La ontología de sustancias cartesianas, asume que hay dos sustancias que conforman el mundo la <i>res extensa</i> y la <i>res cogitans</i> .
Epistemología	Rama de la filosofía que estudia cómo estudiamos el mundo.	Las actividades científicas, procesos cognitivos y formas de interpretar el mundo.	Analizar cómo hemos estudiado la evolución biológica de forma práctica y teórica en el siglo XXI.
Sustancia (filosofía)	El ser o la esencia de las cosas, aquello que subyace las cualidades de algo.	Características que definen un ente, propiedades inherentes a objetos y sujetos.	La <i>res extensa</i> conforma todo el mundo material, el cuerpo de los seres vivos. Mientras, la <i>res cogitans</i> conforma la mente y las ideas.
Dialéctica	Corriente filosófica que asume el cambio como único elemento constante del mundo. Asume que todo son procesos.	Cómo podemos estudiar y transformar el mundo.	La biología dialéctica de Lewontin y Levins, dedicada a estudiar diversas áreas bajo esta perspectiva.
Procesual	Fenómeno continuo con transformaciones a través del tiempo.	Las transformaciones que tiene la materia y su flujo.	El proceso de respiración, inhalar oxígeno para procesarlo y liberarlo en forma de dióxido de carbono.

que la conforman son como una máquina” (para una discusión sobre dicha metáfora, véase Nicholson, 2012 y 2013; Kampourakis y Uller, 2020) fue usada inicialmente para entender el mundo, y terminó por “convertirse en el mundo” para los científicos (Lewontin, 1985, p. 2). Con el paso del tiempo la distinción sutil entre la metáfora y la realidad se fue haciendo cada vez más tenue al grado de que ya no se podían separar. Los biólogos comenzamos a estudiar a los organismos como si fuesen similares a máquinas, para luego estudiarlos como si fuesen máquinas, analizando sus partes separadas y aisladas, desde la estructura molecular del ADN hasta los ecosistemas completos (Levins y Lewontin, 2007). Nos dedicamos por décadas a construir un rompecabezas en el que las partes del todo eran objetos, meras cosas, “partes de la máquina”. Dicha conceptualización de la realidad conlleva muchos problemas al momento de querer entender fenómenos biológicos que no se amoldan o no caben dentro de esa abstracción, es decir, todo aquello que no es cualitativamente idéntico a una máquina.

La ontología de sustancias cartesianas asume que la naturaleza está constituida por átomos discretos o sustancias con propiedades distintas. Mientras la ontología procesual dialéctica sostiene que todas las entidades de la naturaleza son una serie de procesos interconectados, es decir, una serie de eventos que confluyen a través del tiempo.

Bajo una concepción dialéctica, también denominada la ontología procesual, las células, organismos, ecosistemas y genes

no son entidades discretas bien delimitadas, sino que son procesos en constante cambio (por ejemplo, para un análisis sobre el gen como proceso véase Keller, 2000). La ontología procesual se centra en el devenir (*becoming*) de las entidades más que en su ser (*being*). Por lo tanto, la visión dialéctica analiza cómo las entidades biológicas emergen, son estabilizadas y se autopreservan a través de procesos interconectados a lo largo de su historia.

La tradición de la ontología de las sustancias ha dominado el pensamiento filosófico desde hace varios siglos. Las críticas a la ontología de sustancias han sido numerosas, especialmente en la filosofía de la biología de finales del siglo XX y principios del siglo XXI (Levins y Lewontin, 1985 y 2007; Dupré, 2012; Jablonka y Lamb, 2014). Un efecto de tales críticas ha sido un giro dentro de la comunidad científica, como las investigaciones de Sonia Sultan en el cambio de expresión del fenotipo en diversas plantas como *Nicotiana attenuata* en presencia de insectos herbívoros bajo una concepción mucho más plástica del organismo que responde a su ambiente al estar completamente ligado a él (Sultan, 2015, p. 65).

Lewontin dio argumentos en favor de integrar la perspectiva de procesos en el estudio de las entidades vivas y sus complejas dinámicas, por ejemplo cuando criticó la metáfora computacional de la mente, su concepción simplificada, preformista y determinista en favor de una visión mucho más compleja, interrelacional y social de la mente (véase Lewontin y Levins, 2007, pp.53-58). Lewontin dice que el pensamiento procesual nos puede ayudar a

conceptualizar más fácilmente aquellos elementos difusos que encontramos en las fronteras de los sistemas abiertos. Efectivamente, los sistemas vivos raramente muestran una clara y determinada delimitación entre sus partes y las totalidades que éstas conforman (para una discusión sobre lo multinivel, véase Baedke y Mc Manus, 2018).

Los fenómenos que estudiamos los biólogos tienen una cualidad que los distingue de muchas otras áreas de la ciencia, porque las entidades que estudiamos se encuentran en constante transformación gracias al proceso evolutivo. Es decir, no trabajamos con entidades estáticas, ni inmutables, sino todo lo contrario. El proceso evolutivo permea a todos los seres vivos y dentro de ese flujo de información cambiante es donde nos movemos. Las herramientas epistemológicas que necesitamos para estudiar el proceso evolutivo requieren de otros supuestos (ontológicos y metafísicos) sobre cómo es el mundo. No pueden descansar sobre el sueño y la ilusión cartesiana que constantemente nos está diciendo que estudiamos cosas, objetos y esencias. Es contradictorio con un pensamiento evolutivo concebir a los seres vivos como entidades inmutables o que poseen alguna esencia que no varía a lo largo del tiempo.

Sin embargo, la concepción cartesiana ha sido muy exitosa al simplificar la práctica científica durante siglos, interconectarse con la revolución burguesa, la construcción de las leyes del mercado y la idea liberal de concebir al individuo como ontológicamente previo a lo social. Trabajos como el *Discurso del método* (1637) de Descartes y el *Leviatán* (1651) de T. Hobbes jugaron un papel central en estructurar la sociedad moderna y la interpretación del mundo natural, junto con su reflejo en la cultura.

La concepción cartesiana llega hasta la teoría misma de la evolución con el trabajo de Darwin y sigue estando vigente de forma práctica en muchos laboratorios a lo largo del mundo.

Gracias a la obra de Lewontin y muchos de sus colegas como Richard Levins, también podemos comenzar a entender que la ciencia no ha sido el resultado de un proceso natural inevitable, ajeno a la historia y la política, sino que es el resultado del desarrollo del capitalismo, y como tal es susceptible de ser modificado; en ello consiste su revolución (Lewontin, 1991 y 2001).

Alí Y. Sánchez Ramírez es biólogo por la Facultad de Ciencias y maestro en Filosofía de la Ciencia, ambos por la UNAM. Es profesor desde el 2018 en la Facultad de Ciencias donde ha impartido clases de Filosofía e Historia de la Biología, Evolución II y Taller.

Para saber más

- Baedke, J. y S.F. Mc Manus. (2018). From seconds to eons: Time scales, hierarchies, and processes in evo-devo. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 72: 38–48.
- Descartes, R. (1996) [1637]. *Discurso del Método*. Madrid: Espasa Calpe.
- Dupré, J. (2012). *Processes of Life: Essays in the Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Engels, F. y J.B.S. Haldane. (1940). *Dialectics of nature* (pp. 291-92). C. P. Dutt (Ed.). New York: International publishers.
- Gould S.J. y R. Lewontin, (1979). The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, 111 Biological Sciences*, 205: 581-598.
- Hobbes, T. (2001) [1651]. *Leviatán o La Materia Forma y Poder de una República Eclesiástica y Civil*. México, D. F. Fondo de Cultura Económica, p. 102, 196, 107.
- Jablonka, E. y M.J. Lamb. (2014). *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life* (Revised Edition). Cambridge, EE.UU.: The MIT Press.
- Kampourakis, K. y T. Uller. (2020). *Why Does it Matter That Many Biology Concepts are Metaphors?* *Philosophy of Science for Biologists*, 102-122.
- Keller, E.F. (2000). *The Century of the Gene*. Cambridge, Harvard University Press.
- Levins, R. y R. Lewontin. (1985). *The Dialectical Biologist*. Cambridge, EE.UU.: Harvard University Press.
- Lewontin R. (1991). *Biology as Ideology: The Doctrine of DNA*. HarperPerennial.
- Lewontin, R. (2001). *It ain't necessarily so: The dream of the human genome and other illusions*. New York Review of Books.
- Lewontin, R. y R. Levins. (2007). *Biology Under the Influence. Dialectical Essays on Ecology, Agriculture, and Health*. Nueva York, EE.UU.: Monthly Review Press.
- Lewontin, R., L. Kamin y S. Rose. (2009). *No Está en los Genes. Racismo, Genética e ideología*. Crítica. Barcelona, España.
- Nicholson, D.J. (2012). The Concept of Mechanism in Biology. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 43: 152–63.
- Nicholson, D.J. (2013). Organisms≠machines. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 44: 669–678.
- Oliva Marín, J. E. (2020). SARS-CoV-2: origen, estructura, replicación y patogénesis. *Alerta, Revista científica Del Instituto Nacional De Salud*, 3: 79–86. <https://doi.org/10.5377/alerta.v3i2.9619>
- Sultan, S.E. (2015). *Organism and environment: ecological development, niche construction, and adaptation*. Oxford University Press, EE.UU.

¿Cómo entender la evolución? El punto de vista de Levins y Lewontin

Pablo Siliceo Portugal

Es común que al hablar de ciencia uno tienda a dar por sentado que todos los conceptos que a través de ella se han definido son conceptos puramente objetivos, decisivos, estáticos y que simplemente son como son; pocas veces nos cuestionamos el origen del concepto de célula o la influencia ideológica que han tenido varios términos en la física moderna. Sin embargo, el quehacer científico es un quehacer humano, y como todo, está sujeto a las capacidades, interpretaciones e incluso ideologías dentro de las cuales está inmersa la ciencia.

Es así como Richard Lewontin y Richard Levins, renombrados biólogos evolucionistas y filósofos de la ciencia, discuten en su famoso libro, *The Dialectical Biologist*, la influencia ideológica que ha tenido uno de los conceptos más utilizados en la epistemología científica y social: la evolución.

Si analizamos a la evolución, no como teoría *per se* sino como una ideología (evolucionismo) con un desarrollo histórico particular, podemos reflexionar sobre la construcción y origen de un concepto que hoy en día se utiliza sin cuestionarse y, aún más importante, sin entenderse. Según Levins y Lewontin, la evolución

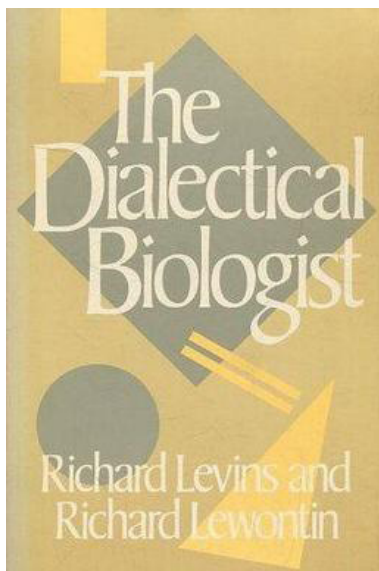
es uno de los conceptos que se ha intentado entender, sesgadamente, a través de la ideología cartesiana reduccionista; en donde el todo se entiende como la suma de sus partes. Si bien, éste método de aprendizaje ha contribuido extensamente en la física, química y biología, no debemos olvidar que el cartesianismo, más que otra cosa, es una perspectiva a través de la cual intentamos comprender nuestra existencia. Un dispositivo que utilizamos para aprender, pero que no necesariamente representa como es nuestra realidad. Podríamos pensar en cómo intentamos medir la temperatura de un cuerpo de manera indirecta al medir la dilatación del mercurio dentro de un termómetro.

No obstante, comprometerse a entender el mundo a través de sus partes, de acuerdo con los autores, en realidad nos impide considerar el todo como una nueva cualidad de las partes y una nueva parte a su vez. Es por esto que Levins y Lewontin, a través de un enfoque mucho más dialéctico, cuestionaron las limitantes y sesgos ideológicos que estuvieron detrás del desarrollo del pensamiento evolucionista, buscando entender la realidad biológica a través de un nuevo modelo de pensamiento que funja como un espacio para concentrar preguntas, llevar a cabo análisis y generar conocimiento. Un modelo en donde la parte y el todo no sean elementos aislados, sino contingentes.

The dialectical biologist nos acerca, a través de la dialéctica, a algo parecido a una prueba de polígrafo para cuestionar el modelo ideológico de evolución que reside en nuestras mentes y que ha existido en la de muchos otros a lo largo de diferentes épocas. Así, con este ensayo me interesa compartir con la y el lector cómo es que Levins y Lewontin me llevaron a poner en tela de juicio las nociones que tenía sobre la evolución biológica como concepto y la importancia detrás de lo que significa y ha significado.

Irónicamente, en su obra, publicada por primera vez en 1985, Levins y Lewontin comienzan definiendo y a la vez cuestionando cinco conceptos (o partes) a través de los cuales se construyeron la mayoría de las teorías evolucionistas. Estos conceptos son: cambio, orden, dirección, progreso y perfectibilidad.

En aras de contextualizar el inicio de una ideología evolucionista, los autores consideran las revoluciones sociales del siglo XIX como un periodo apropiado para datar el cambio como un concepto que se estableció dentro del imaginario colectivo, hasta entonces bastante estático. En este periodo no solo comienza a cuestionarse la estabilidad de la pirámide social, sino que se per-



Portada de la edición de 1985 de *El biólogo dialéctico*. Harvard University Press. Imagen vía Wikipedia.

cibe el cambio social como la regla y no la excepción, algo que inherentemente llevó a razonar que el orden natural no estaba exento de este principio. En este contexto, los autores, sin embargo, explican que el cambio por sí mismo no es suficiente para definir un proceso evolutivo. Éste debe ser un cambio que tienda hacia un nuevo orden que pueda ser descrito en una nueva escala dimensional. De manera un poco más simple, imaginemos que se revuelven (cambian) aleatoriamente las letras dentro de la palabra ROMA. Ninguna de las consecuentes combinaciones aleatorias tendrá un significado cualitativo en español hasta que lleguemos a la combinación que produzca la palabra RAMO o AMOR. Es hasta entonces que se dejan de ver las letras como unidades discretas dentro de un estado nuevo y se logra distinguir un nuevo orden con una cualidad dimensional diferente: el significado de la palabra (el todo) en nuestras mentes y no la secuencia de sus letras (cualidades individuales de sus partes). No obstante, esta manera de percibir un cambio que tiende hacia un nuevo orden no escapa a la subjetividad que existe al definir la dimensión respecto a la cual los nuevos estados son ordenados. En el caso de nuestro ejemplo, nuestro sesgo sería la manera en la que identificamos el nuevo orden de las letras por su significado en español y no por su significado en otro idioma. Esto nos lleva a preguntarnos: Para quienes no hablan español, ¿el cambio percibido existe?, ¿es enteramente subjetivo?, ¿ocurre lo mismo con la evolución?

Si consideramos que no se puede hablar de una escala ordenada sin antes haber sentido la direccionalidad de los estados en cuestión, podemos preguntarnos, ¿cuál es la dirección de la evolución? Esta es una pregunta que difícilmente puede ser contestada con certeza. Sin embargo, los esfuerzos por hacerlo han sido exhaustivos. A lo largo de la historia se ha propuesto que los cambios evolutivos se encaminan a una mayor complejidad y diversidad, llevando a una estabilidad creciente. Ahora bien, estos parámetros son controversiales porque, una vez más, su definición es subjetiva e incluso redundante. Primero, es redundante porque, por lo general, el grado de complejidad arrastra un sesgo temporal ya que el concepto se define *a priori* al considerar formas más actuales como más complejas. Segundo, pensar en el aumento en la estabilidad de un sistema es subjetivo, pues apela a una visión renovada en donde, después de las revoluciones burguesas, se comenzó a percibir el mundo como un sistema en constante equilibrio.

Finalmente, Levins y Lewontin (1985) discuten el progreso como tendencia local y la perfectibilidad como tendencia global en la evolución. Al conceptualizar el progreso, el problema es inmediato, su definición conlleva una carga moral y una teoría del valor de lo que progresa y lo que no, siendo susceptible a convertirse en una visión antropomórfica. En cuanto a la perfectibilidad, a pesar de que la adecuación al ambiente puede, en ciertos casos, considerarse como una progresiva optimización de las características de los organismos hacia un objetivo en particular, no hay que olvidar que nuestra percepción de ella es relativa. Mientras el ambiente continúe cambiando constantemente, a pesar de que parezca que la evolución biológica ha alcanzado el nuevo

óptimo local, este óptimo cambia; como en la [paradoja de Zenón](#), la tortuga siempre estará por delante de Aquiles. Asimismo, percibir cualquier cambio evolutivo como una adaptación nos lleva a plantear explicaciones de su existencia sesgadas por la utilidad que queremos verle. Si todo lo que tenemos es un martillo, todo parece clavos; es decir, todo parece la mejor solución adaptativa posible frente al problema evolutivo en cuestión. Sin embargo, lo contrario también puede suceder. La evolución no exclusivamente determinada por selección natural permite la existencia de rasgos cuya función adaptativa es adquirida y no seleccionada, rasgos sin ningún valor adaptativo aparente e incluso algunos que aparentan ser desventajosos ninguno de los cuales empata con una visión de progreso hacia una meta final: la perfección.

A modo de conclusión, no espero que al final de este ensayo se demeriten los dispositivos epistémicos y conceptuales a través de los cuales se ha intentado comprender un proceso tan complejo como el de la evolución biológica. No obstante, es importante tomar en cuenta que cuestionamientos y discusiones como ésta permiten evaluar las limitaciones de seguir estudiando la evolución como se hizo en el siglo XIX y reconocer la influencia que han tenido ideologías socioculturales en la ciencia, así como el papel de la ciencia en la sociedad. A final de cuentas, la evolución como teoría no es más que el conjunto de ideas con las cuales intentamos entender los mecanismos de la evolución como hecho. Complejo, histórico, contingente, pero, sobre todo, un hecho del cual seguimos aprendiendo.

Paradoja de Zenón: Aquiles y la tortuga

Zenón de Elea (circa 490 a.C. – 430 a.C.) fue un filósofo griego reconocido por haber planteado una serie de paradojas o problemas lógicos donde, con ellas, intentó plantear la inexistencia de elementos discontinuos en el espacio. El razonamiento de Zenon fue la pauta para el desarrollo del pensamiento infinitesimal posteriormente desarrollado por Newton y Leibniz. Una de sus para-

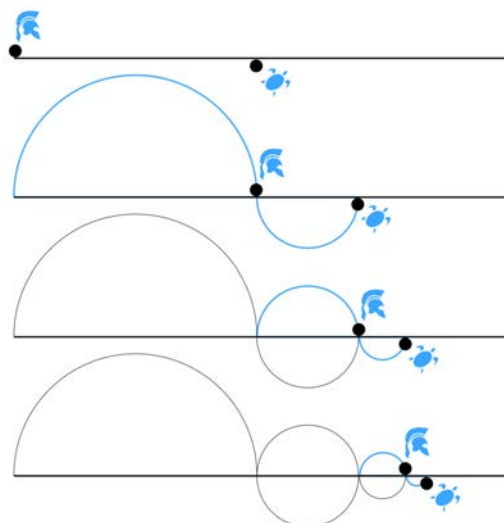


Imagen de Martin Grandjean via Wikimedia Commons

dojas más famosas, Aquiles y la tortuga, nos plantea la idea de que el movimiento solamente es una sensación ilusoria.

La paradoja comienza con una hipotética carrera entre Aquiles, el más rápido de los guerreros aqueos, y una simple tortuga. Aquiles, reconociendo su condición e inminente victoria, decide darle una ventaja de 100 metros a la tortuga. Sin embargo, al comenzar la carrera, cuando Aquiles llega al punto de partida de la tortuga, durante ese tiempo la tortuga avanzó una cantidad de metros más corta debido a su lentitud, unos 10 metros. Ahora, cuando Aquiles llega a este nuevo punto, la tortuga vuelve a avanzar una distancia aún más corta, 1 metro. Uno podría pensar que no faltaría mucho para que Aquiles alcance a la tortuga y termine la carrera. De hecho, en la práctica todos hemos ganado o perdido una carrera, independientemente de tener una ventaja de 100 metros o no. No obstante, lo que plantea Zenón aquí es que la distancia entre Aquiles y la tortuga se acortará cada vez menos un número infinito de veces, llevando a que Aquiles corra detrás de la tortuga hasta el infinito. Debido a que en la matemática griega de la época no era concebible la suma de términos infinitos, dentro del razonamiento de Zenón no existía un resultado finito en donde la distancia entre Aquiles y la tortuga fuera 0. Sin embargo, casi dos mil años después, el desarrollo del cálculo infinitesimal, con James Gregory y Gottfried Leibniz, fue lo que, a través de las series convergentes, puso fin a la carrera entre Aquiles y la tortuga, demostrando que la suma de una serie de términos infinitos puede dar un resultado finito.

Pablo Siliceo Portugal es biólogo por la Facultad de Ciencias, UNAM. Actualmente trabaja en el laboratorio de Falla Medular y Carcinogénesis de la sede periférica del Instituto de Investigaciones Biomédicas en la torre de investigación del Instituto Nacional de Pediatría. Utiliza herramientas matemáticas y computacionales para el estudio de síndromes hereditarios de falla medular y el desarrollo de cáncer.

Para saber más

- Levins R. y R. Lewontin. (1985). *The Dialectical Biologist*, Capítulo 1: *Evolution as a Theory and Ideology*. Harvard University Press. Cambridge, Mass. EE.UU.

Hecho en Casa

La microdissección láser, una moderna herramienta para entender la integración de los mecanismos moleculares y celulares

Gastón Contreras Jiménez, Antal Moreno Espinosa, Berenice García Ponce de León y María Elena Álvarez-Buylla Rocas

En la década de 1960 se construyeron los primeros dispositivos LASER (de *Light Amplification by Stimulated Emission of Radiation*). Por sus características físicas, estos dispositivos permiten que la luz sea dirigida a un punto muy pequeño y pueden ser usados en diferentes aplicaciones médicas e industriales. La microdissección láser es una de esas técnicas modernas. Utiliza un haz láser para realizar cortes tan finos como el tamaño de una célula y nos permite procesar muestras sólidas para aislar, de manera muy selectiva, una región de un tejido. Por ejemplo, podemos delimitar una población de glóbulos blancos a partir de un [frotis sanguíneo](#) o delimitar una célula individual a partir de una mezcla de células diversas, todo ello sin intervenir directamente la muestra y manteniendo su integridad al máximo.

El tejido aislado es procesado posteriormente para realizar estudios específicos que pueden ser genómicos (análisis del ADN), transcriptómicos (análisis de transcritos de ARN para identificar los genes que se expresan diferencialmente en el tiempo y/o en el espacio), proteómicos (análisis de proteínas de una muestra en un estado de desarrollo específico o inducido), metabólicos (análisis de metabolitos o sustancias traza en la muestra, presencia de toxinas, hormonas, vitaminas, minerales) y más.

Existen diferentes tecnologías de microdissección láser dependiendo de cómo se trate la muestra. Por ejemplo, en la [microdissección láser](#) y catapulte por presión se corta el tejido y éste se proyecta con presión hacia un tubo colector. En cambio, en la [microdissección láser por gravedad](#) el tejido cortado cae por gravedad hacia un tubo colector; en la [microdissección por captura láser](#) (LCM, siglas en inglés de *Laser Capture Microdissection*), desarrollada por Emmert-Buck y colaboradores en 1996, el tejido es extraído mediante la adhesión térmica a un tapón que luego se transfiere a un tubo colector. En comparación con las primeras tecnologías, y en nuestra experiencia, la LCM permite una extracción más fiable de tejido después del corte.

¿Cómo funciona la microdissección por captura láser?

La operación de la LCM consiste en activar térmicamente una película delgada de polímero (conocida también como película termoplástica) que, a su vez, está adherida a un tapón de plástico transparente. Con ayuda de un brazo robot, este tapón se coloca encima del tejido y luego se pasa un haz láser sobre el polímero,

lo que provoca que se derrita. Al enfriarse el polímero el tejido de interés se adhiere; si fuera necesario, se usa la acción de un segundo haz láser para cortar de manera selectiva la región del tejido seleccionada.

En la Figura 1 mostramos cómo se lleva a cabo la microdissección por captura láser paso a paso. El paso final es cuando el tejido de interés ya está adherido al tapón. Después se levanta y trata

El desarrollo del [LASER](#) se remonta a 1917, cuando Albert Einstein predijo el fenómeno de la "emisión estimulada", un proceso de emisión de luz de un átomo excitado ocasionado por el estímulo de un fotón. En 1957 a Gordon Gould se le ocurrió amplificar la luz por la emisión estimulada de la radiación. A Charles Townes se le ocurrió lo mismo, pero él y su amigo Arthur Schlow diseñaron el prototipo con el que aquello fue posible. Posteriormente, en 1960, Theodore Maiman hizo realidad la primera máquina de rayos láser utilizando una piedra de rubí, la cual producía un haz de luz de color rojo. Por esto, es difícil nombrar a un único inventor del láser, de hecho, uno de los conflictos de patentes más grandes de la historia ha sido la batalla de la "patente del láser", que duró alrededor de 30 años.

En 1976, G. Isenberg construyó el primer dispositivo capaz de cortar con láser tejidos a escala micrométrica (un micrómetro es la millonésima parte de un metro, su símbolo es μm). Como en esos tiempos no había desarrollos en el procesamiento de extracciones tan diminutas, la microdissección láser no tuvo gran auge en el análisis químico, aunque fue el punto de partida del desarrollo de la microcirugía por láser, perfeccionada por los oftalmólogos Stephen Trockel y R. Srinivasan a principios de 1980.

Tras el avance en técnicas como la [reacción en cadena de la polimerasa](#), de la [secuenciación de siguiente generación](#) y de la [secuenciación de células individuales](#) (<https://bit.ly/41Feny4>), las técnicas de microdissección láser han renovado el interés de la comunidad científica en los últimos 10 años.



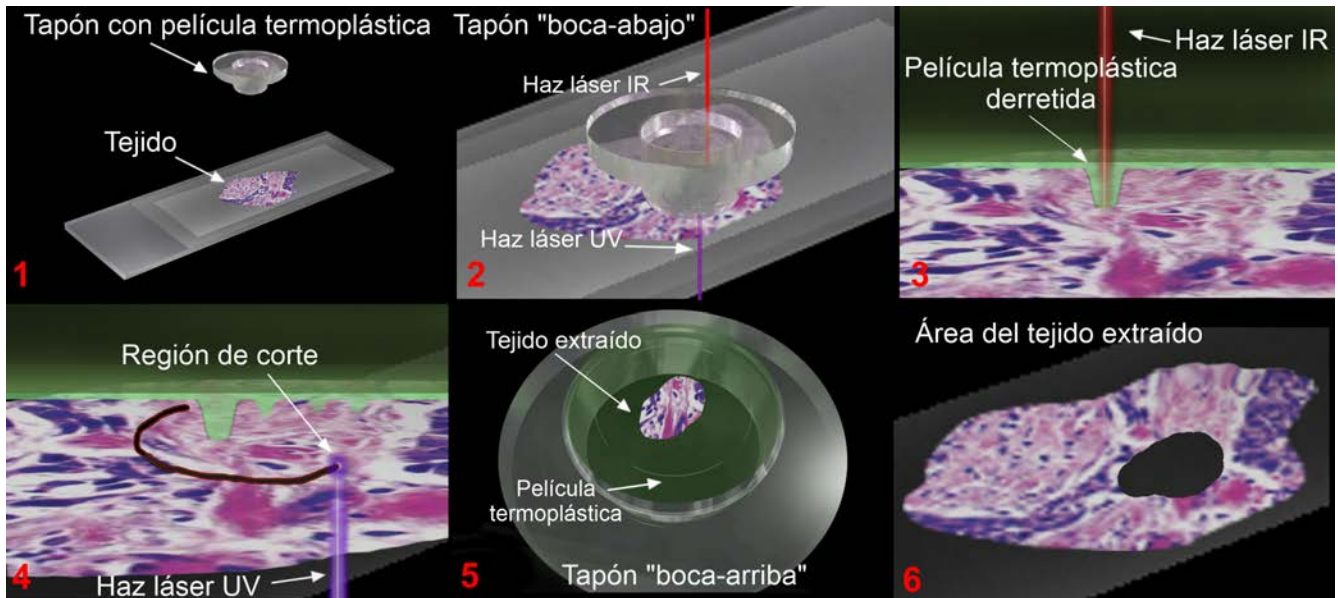


Figura 1. Proceso de extracción y corte de una muestra mediante microdissección y captura láser. 1) La muestra se coloca en un portaobjetos. 2) El tapón entra en contacto directo con la muestra a extraer. 3) El haz láser IR provoca que se derrita la película termoplástica del tapón, que se adhiere a la muestra. 4) El haz láser UV corta o disecciona alrededor de la muestra previamente adherida al tapón, separando así la región deseada del resto de la muestra. 5) La región o tejido extraído se queda adherida en el tapón. 6) Se muestra el tejido que se queda en el portaobjetos con el hueco que deja la fracción extraída. Imagen: Gastón Contreras Jiménez.

químicamente para extraer las biomoléculas que estén contenidas en el tejido que se separó con microdissección y así continuar con un análisis molecular específico. La captura láser se acompaña de la microdissección láser para cortar parte del tejido que es difícil extraer únicamente usando la captura láser. Ambos procesos dependen de diferentes tipos de luz (infrarroja y ultravioleta), con longitud de onda IR de ~ 800 nm y UV de ~ 350 nm; estos haces son prácticamente invisibles al ojo humano.

Una ventaja de la captura láser es que permite realizar extracciones de tejidos utilizando el haz láser IR, que es de baja energía, lo que significa que el tejido extraído prácticamente no se daña, sobre todo cuando se trata de tejidos blandos. La gran variedad de *kits* de extracción, purificación y amplificación de ácidos nucleicos que existen hoy en día facilita el análisis de muestras procesadas con el sistema LCM.

A diferencia de otras técnicas de aislamiento celular, como la [citometría de flujo](#) y la [micromanipulación asistida](#), la microdissección láser se destaca por ser una técnica que no interfiere con la morfología de las células, ni las separa en protoplastos, lo que pudiera alterar los componentes celulares o incluso provocar la degradación molecular. Aunque, sin importar la técnica, ciertamente mientras se procesa un tejido con los agentes fijadores correctos se disminuye la probabilidad de dañar y modificar la muestra de interés.

Uno de los inconvenientes de la microdissección láser es que el corte se realiza desde un eje, es decir, el corte es siempre perpendicular a la muestra. Entonces, para llevar a cabo aislamientos celulares específicos, es recomendable realizar primero secciones histológicas de los tejidos con el espesor adecuado para delimitar

una sola capa celular, de lo contrario, se corre el riesgo de extraer más de un tipo celular. Esto quiere decir que para la microdissección láser es imperativo un pretratamiento de muestras mediante técnicas de histología e histoquímica (seccionamiento con microtomos y tinciones de tejidos, respectivamente).

Aplicaciones de la microdissección por captura láser

La LCM se puede usar en cualquier tejido biológico (animal, vegetal, bacterias, hongos, etcétera), ya sea fijado con algún compuesto químico o vivo. Si el propósito es propagar un linaje celular específico, es posible aislar células vivas individuales con LCM a partir de cultivos celulares heterogéneos que estén en cajas Petri.

Una aplicación de la LCM en el campo médico es el estudio de cánceres mediante el análisis de tejidos tumorales y para analizar los componentes moleculares que podrían estar asociados a distintos tipos de comportamientos celulares anómalos en comparación con las células sanas circundantes. Esta tecnología también sirve para identificar genes activos en etapas previas, durante y posteriores a la formación de tumores. Incluso se han realizado estudios transcripcionales comparativos en células estromales y epiteliales en muestras humanas para dar seguimiento al potencial metastático en el cáncer de próstata.

Cuando se necesitan estudios moleculares, la LCM es útil para extraer ARN de tejidos de cerebro de ratón, con el propósito de estudiar el perfil de la expresión genética de poblaciones celulares discretas. En plantas se ha usado para estudiar la respuesta a la infección por patógenos como nemátodos y hongos.



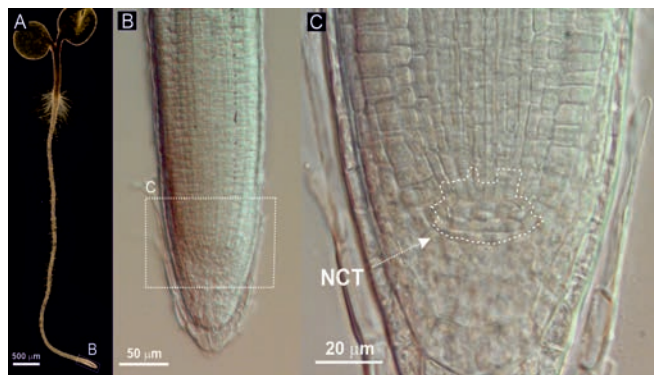


Figura 2. Imagen de una raíz de *Arabidopsis* vista al microscopio. A es una imagen en campo oscuro con un aumento de 20x. B es una imagen en Nomarski con un aumento de 100x y en C se puede ver una imagen Nomarski con un aumento de 600x. Fotografía: Gastón Contreras Jiménez.

La microdissección por captura láser para estudiar el desarrollo en plantas

Las llamadas células troncales o **células madre** son las células que dan origen a los demás tipos celulares en un organismo. Pueden surgir muchas preguntas sobre esas células que ayudarían a entender el desarrollo y evolución de las plantas, como por ejemplo, ¿cómo es que solo las células madre tienen la capacidad de producir otros tipos de células en un organismo?, ¿qué mecanismos moleculares, genéticos, fisiológicos subyacen en la regulación de la proliferación celular? En ocasiones surgen células cancerosas en las plantas, ¿entonces qué provoca la desregulación de los procesos biológicos de las células troncales que conlleva al surgimiento de un cáncer? En el Laboratorio de Genética Molecular, Epigenética, Desarrollo y Evolución de Plantas (LabGMEDEP) del Instituto de Ecología, UNAM, hemos enfocado parte de nuestros esfuerzos para contestar algunas de esas preguntas utilizando la pequeña planta *Arabidopsis thaliana*. *Arabidopsis* es un buen organismo modelo experimental para analizar las células madre; sus ventajas son múltiples porque es una planta de ciclo de vida corto (6-8 semanas), produce muchas semillas por autofertilización, es pequeña (20-30 cm) y, gracias a que ha sido ampliamente estudiada, se conoce bien su genética molecular y fisiología. En particular, la raíz de *A. thaliana* es un sistema ideal para estudios celulares y de desarrollo,



Figura 3. Sistema de microdissección por captura láser Arcturus XT - Nikon Eclipse Ti del Laboratorio de Microscopía y Microdissección Láser del Instituto de Ecología, UNAM. Fotografía: Gastón Contreras Jiménez.

pues es casi transparente, puede observarse con relativa facilidad y la organización de sus células sigue un patrón que permite rastrear el origen de los tejidos desde las células iniciales o el llamado “nicho de células troncales” (NCT), que se muestran en la Figura 2.

En el LabGMEDEP estudiamos los patrones genéticos y moleculares del ciclo celular en el desarrollo temprano de la raíz de *Arabidopsis*, en particular en el NCT, una región bien definida que abarca las células iniciales de todos los tipos celulares de la raíz y al llamado “centro quiescente” (CQ). En el NCT, y en particular en el CQ, se regula el desarrollo celular de la raíz, lo que implica una regulación en las fases del ciclo celular. Si se compara con los de otros organismos, el NCT de *Arabidopsis* tiene una arquitectura celular simple, lo que facilita su estudio y creemos nos permitirá encontrar patrones generales que ayuden a entender los NCT de muchas especies vegetales más.

El Instituto de Ecología cuenta con el sistema de microdissección por captura láser modelo *Arcturus XT* (*Applied Biosystems*, ahora *Thermo Fisher Scientific*), que por el momento es el único equipo de este tipo en toda la UNAM. El *Arcturus XT* está acoplado a un microscopio *Nikon Eclipse Ti* y está en el [Laboratorio de Microscopía y Microdissección Láser](#) (LabMicroLas, vease la figura 3). El LabMicroLas fue fundado en 2015 y da servicio a diversas investigaciones que se llevan a cabo en nuestro Instituto. El microscopio *Nikon Eclipse Ti* posee un lente objetivo capaz de alcanzar aumentos de hasta 1,500x, con el que es posible observar glóbulos rojos que parecerían tan grandes como el tamaño de un limón.

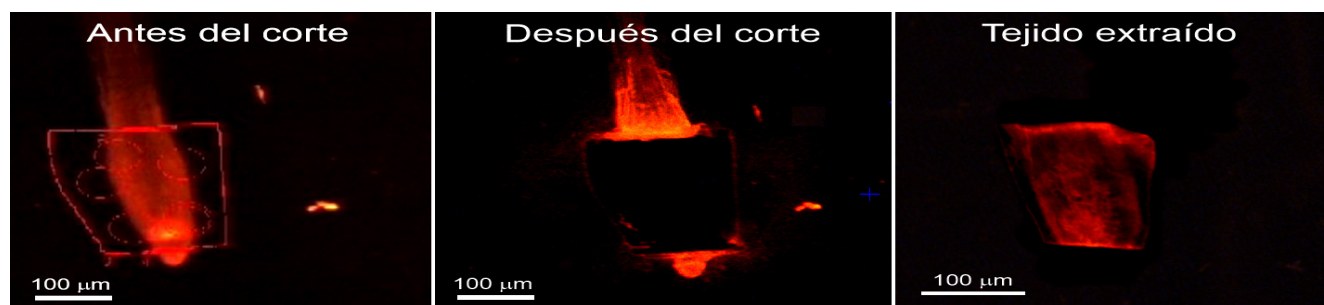


Figura 4. Microdissección y captura láser de una sección de una raíz de *Arabidopsis*. Se utilizó microscopía de fluorescencia y solo se puede observar lo que fluoresce en rojo. El tejido extraído de esta fotografía se quedó adherido en el Tapón transparente y se sometió a un tratamiento para extraer los ácidos nucleicos. Fotografía: Gastón Contreras Jiménez.

Hemos utilizado la microdissección por captura láser para microdisseccionar regiones de tejido de la raíz de *Arabidopsis* y posteriormente extraer ácidos nucleicos (ADN y ARN). Una vez que diseccionamos el tejido realizamos detallados análisis genómicos y/o transcriptómicos específicos. Estos estudios sirven para entender los cambios en la expresión de los genes durante distintas fases en el proceso de elongación y diferenciación de las células conforme salen o se alejan del NCT.

En la Figura 4 se puede observar un corte del meristemo —zona en la que se encuentra el NCT de *Arabidopsis*— antes y después de la microdissección. El grosor de la raíz de *Arabidopsis* es similar al de un cabello humano y los cortes que se hicieron con LCM fueron de 300 micrómetros de longitud, menos de la tercera parte de un milímetro. Es imposible realizar este tipo de cortes a mano. Se puede observar la microdissección por captura láser en dos videos: uno muestra la acción en [microscopía de campo claro](#) y el otro en [microscopía de fluorescencia](#).

Creemos que estudiar los patrones del nicho de células troncales en plantas y en otros organismos podría ayudar a encontrar también patrones en procesos complicados en animales, por ejemplo, los que intervienen en la aparición de cánceres, que en el límite se tratan de una proliferación celular descontrolada.

Además del estudio de la raíz de *Arabidopsis*, en el Lab-MicroLas se está trabajando con plantas acumuladoras de metales pesados y en la identificación de estos metales en tejidos específicos; también se están procesando muestras de tejido de ratón para la extracción de proteínas.

Perspectivas del uso de microdissección por captura láser

La microdissección láser posee ventajas sobre otras técnicas de micromanipulación, por ejemplo, su gran precisión y el procesamiento de la muestra sin alterar la morfología celular a nivel estructural. Es una técnica rápida y robusta para el corte y aislamiento de tejidos, siempre y cuando la muestra haya sido preparada en las condiciones adecuadas para mantener su integridad física y química al máximo.

Los métodos de microdissección por captura láser son útiles para procesar muestras de animales o plantas y cúmulos de bacterias. También sirven para estudiar diferentes tejidos y sus regiones infectadas por hongos o nemátodos. La infraestructura del [LabMicroLas](#) está a disposición de la comunidad académica del Instituto de Ecología y de otras dependencias de la UNAM, así como para el público general. Para solicitar el servicio del LabMicroLas, será necesario someter las actividades de investigación a una evaluación académica.

Gastón Contreras Jiménez es Técnico Académico Titular B y responsable del Laboratorio de Microscopía y Microdissección Láser del Instituto de Ecología, UNAM (IEUNAM). Es químico de formación, por la Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Tiene gran pasión por la microscopía y por las metodologías de bio-detección. Obtuvo su doctorado en Química, Analítica/Electroquímica, en la Universidad de Quebec en Montreal, Canadá.

Antal Moreno Espinosa es tesista de la licenciatura en Biología con el Dr. Contreras Jiménez en el Laboratorio de Microscopía y Microdissección Láser (LabMicroLAS) en el IEUNAM.

Berenice García Ponce de León es investigadora titular en el IEUNAM del Departamento de Ecología Funcional desde el 2008. Es bióloga de la Facultad de Ciencias de la UNAM, realizó el Doctorado en Biotecnología en el Instituto del mismo nombre (UNAM) y después un posdoctorado en el Centro Nacional de Biotecnología (CSIC), en Madrid, España.

María Elena Álvarez-Buylla Rocas es investigadora del IEUNAM en el Laboratorio de Genética Molecular, Epigenética, Desarrollo y Evolución de Plantas. Tiene interés en la ecología evolutiva del desarrollo, así como la importancia de éste en la evolución de los organismos vivos.

Para saber más

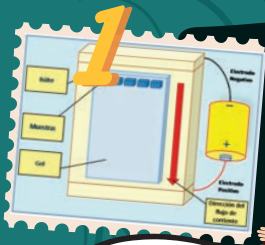
- Emmert-Buck, M.R. *et al.* (1996). Laser capture microdissection. *Science* 8; 274: 998-1001. <https://doi.org/10.1126/science.274.5289.998>.
- Graeme I, Murray (2011). *Laser Capture Microdissection: Methods and Protocols*. 2nd Ed, Humana Press. <https://doi.org/10.1007/978-1-61779-163-5>.
- Raffaella, B. *et al.* (2009). Application of Laser Microdissection to plant pathogenic and symbiotic interactions. *Journal of Plant Interactions* 4: 81-92. <https://doi.org/10.1080/17429140902770396>.
- Tyekucheva, S. *et al.* (2017). Stromal and epithelial transcriptional map of initiation progression and metastatic potential of human prostate cancer. *Nature Communications* 8: 420. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00460-4>.
- Wang, W.Z. *et al.* (2009). High quality RNA from multiple brain regions simultaneously acquired by laser capture microdissection. *BMC Molecular Biology* 10: 69. <https://doi.org/10.1186/1471-2199-10-69>.



Homenaje a Richard C. Lewontin
 Academia de Evolución, Facultad de Ciencias, UNAM
 Andrea Legorreta Rojas, Elsa Gabriela Díaz Ramírez, Santiago Gámez Monroy, Jennifer Andrea Muñoz Castellanos y Enrique Armando Pérez Espinosa



7 RAZONES POR LAS CUALES Richard C. Lewontin ES UNO DE LOS MÁS GRANDES CIENTÍFICOS EN LA HISTORIA



1 Pionero de la Evolución molecular

Junto con L. Hubby, innovaron usando la electroforesis, un método para examinar la diversidad genética a nivel molecular. En 1966 revelaron la existencia de una asombrosa cantidad de variación genética en *Drosophila* (mosca de la fruta).



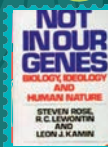
2 Luchó contra el racismo

“La clasificación de las razas humanas no tiene valor social y es potencialmente destructiva de las relaciones sociales y humanas.”

En 1972, postuló que el 85% de la variación genética en el ser humano ocurre entre individuos de la misma población y que, en su defecto, solo el 15% restante se debe a las diferencias entre grupos étnicos.

3 Autor de varios libros influyentes en Genética y Evolución

- “The Genetic Basis of Evolutionary Change” (1974)
- “Not In Our Genes” (1984)
- “It Ain’t Necessarily So: The Dream of the Human Genome and Other Illusions” (2000).



4 Crítica al programa adaptacionista

En 1979 Lewontin y Stephen Jay Gould publicaron su artículo enormemente influyente “The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme”, en donde cuestionan la tendencia a explicar la selección natural como la causa principal o única de las características de todo lo vivo, cuando en realidad hay varias fuerzas que dan lugar a éstas.



5 Ganador de numerosos premios y honores

- El Premio Sewall Wright en 1994.
- La membresía honoraria vitalicia en la Sociedad Estadounidense de Naturalistas.
- El Premio Crafoord en Biociencias 2015.
- La Medalla Thomas Hunt Morgan 2017 de la Sociedad de Genética de América.



6 Ciencia para la gente

- En 1971, Lewontin explicó, en la revista *Science for People*, que había renunciado a la Academia Nacional de Ciencias, debido a los contratos de confidencialidad en las investigaciones militares.
- Convoca a los ciudadanos a asumir su responsabilidad social e involucrarse en la actividad científica.



Referencias

- Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnologías. Richard Lewontin: antirreduccionismo y ciencia para la gente. (2021) CONHACYT. <https://bit.ly/3rhJTZI>
- Guelpa F (2021). Richard C. Lewontin, a pioneer in molecular genetics, dies at 92. World Socialist Web Site. <https://bit.ly/3O23dOH>
- Mäki, A. Toro, M.A., y R. Frankham. (2021) Obituary: Richard C. Lewontin 1929-2021. Journal of Animal Breeding and Genetics 139: 125-126 <https://bit.ly/43gFeZv>
- Siliezar, J. (2021.). Dick Lewontin remembered as loyal mentor and friend. Harvard Gazette. <https://bit.ly/44czFu>

7 Profesor comprometido con sus estudiantes

Lewontin tuvo un gran impacto como mentor de científicos jóvenes. Sus estudiantes y postdoctorantes tuvieron carreras exitosas, muchos de ellos se han convertido en líderes en los campos de la genética evolutiva, la genómica y campos aplicados.

Alejandro O. Tellez



Sobre metáforas...

Genes y organismos

Con base en: Lewontin, R. C. (2001). Gene and organism. En *The triple helix: Gene, organism, and environment* (pp. 1-38). Harvard University Press.

Las metáforas

La ciencia moderna es un intento de explicar los fenómenos que los seres humanos no pueden experimentar directamente. Si bien las explicaciones científicas tienen su lenguaje académico inventado...

no se pueden separar del uso de lenguaje metafórico.



Ver a los organismos como máquinas para facilitar su estudio es una metáfora que se tomó muy en serio.

Similitudes y diferencias entre los organismos

Es uno de los problemas principales en Biología.

Muchos organismos comienzan como una célula fertilizada que pasa por una serie de cambios, por lo que se usa el término "desarrollo", que también es una metáfora.

En la visión preformacionista el organismo adulto está ya desarrollado, pero en miniatura, dentro del espermatozoide. Para la teoría de la epigénesis el organismo aún no se forma en el óvulo fertilizado, surge en el curso de la embriogénesis.



Dibujo del siglo diecisiete de un pequeño homúnculo empaquetado en una célula espermática.

La metáfora del desarrollo implica una predeterminación interna rígida del organismo por sus genes, y la autosuficiencia interna del ADN.

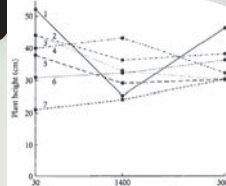


Los genes homeóticos fueron una sensación en el estudio de la evolución del desarrollo.



Al proyecto para caracterizar la secuencia completa del genoma de los seres humanos se le llamó "La búsqueda del Grial".

Los cambios en el desarrollo del organismo causados por el ambiente nos dan las *normas de reacción*:

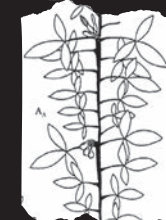


De: *An Introduction to Genetic Analysis* (Susuki et al., 1996), por W.H. Freeman et al.

Las *normas de reacción* describen la manera en que cada genotipo responde a diferentes ambientes.

Y aunque por mucho tiempo la mayoría de los biólogos eran deterministas,

la evidencia mostró que el organismo no está especificado por sus genes, también es el resultado de un proceso ontogenético que depende de su entorno.



Syngonium, planta que presenta cambios en su morfología

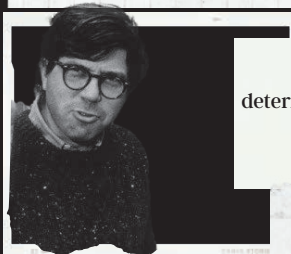
Además, en algunos organismos, como los insectos, hay variaciones que no pueden ser explicadas por causas genéticas o ambientales; son consecuencia de eventos aleatorios dentro de las células a nivel de interacciones moleculares.



Por lo tanto:

existe evidencia que demuestra que los organismos no están determinados ni por sus genes, ni por los ambientes externos, ni siquiera por los eventos aleatorios moleculares.

Pensar que los genes "computan" al organismo es otra forma de ver la metáfora de la máquina de Descartes.



Es la interacción genes-organismo-ambiente lo que conforma el fenotipo. No debemos separar las partes.

