

---

RICHARD LEWONTIN  
Y LA RECIPROCIDAD  
ORGANISMO-AMBIENTE  
EN LA HISTORIA DE LA BIOLOGÍA

GUIDO I. PRIETO  
ALEJANDRO FÁBREGAS-TEJEDA

El biólogo estadounidense Richard Lewontin es meritoriamente reconocido por sus aportaciones empíricas y conceptuales en la genética de poblaciones (v.gr., al introducir la electroforesis de proteínas como medida de variación alélica); por sus críticas contra el genocentrismo y el determinismo en las ciencias biológicas; por señalar el suelo lúbil sobre el que descansan las clasificaciones genéticas de poblaciones racializadas, y por proponer, junto con su colega Richard Levins, un renovado ejercicio de biología dialéctica en la segunda mitad del siglo XX, entre otros muchos ejemplos que podrían mencionarse. Asimismo, algunos filósofos y biólogos han destacado recientemente las contribuciones que Lewontin realizó en el ámbito de la teorización sobre la relación organismo-ambiente. Por ejemplo, se le señala como precursor señero de la teoría de construcción de nicho (sensu Odling-Smee, et al., 2003) y de elaboraciones posteriores como la idea de ‘construcción de nicho experiencial’ (véase Chiu, 2019) <sup>1</sup>.

En este texto proponemos situar las contribuciones teóricas de Lewontin sobre el binomio organismo-ambiente en un arco historiográfico más amplio que permita visibilizar la larga e intrincada historia de las conceptualizaciones en torno a la reciprocidad de estos *relata*. De este modo, puede articularse con mayor claridad el papel que Lewontin desempeñó como una voz central en la reconstitución de la reciprocidad entre organismos y ambientes como tema de investigación y teorización en la biología evolutiva, tras haber sido eclipsado en la segunda mitad del siglo XX. Contra autores como Svensson (2018), que aseveran que la idea de reciprocidad entre organismo y ambiente tiene una historia relativamente reciente en la ecología y la biología evolutiva (y señalan a Levins & Lewontin, 1985

---

Institut für Philosophie I, Ruhr-Universität Bochum, Bochum, Alemania. / ORCID ID: 0000-0002-0072-8304. / Guido.Prieto@rub.de

Institut für Philosophie I, Ruhr-Universität Bochum, Bochum, Alemania. / ORCID ID: 0000-0002-1797-5467. / Alejandro.FabregasTejeda@rub.de

Los autores contribuyeron de manera equitativa en este trabajo.

como su origen), nosotros argumentamos que esta noción goza de algunos precedentes.

Por ejemplo, en su influyente *Crítica de la facultad de juzgar*, Kant describió a la ‘reciprocidad’ como el patrón organizacional distintivo de los organismos, cuyas partes son causa y efecto de su forma (KdU § 65). Esta visión sobre el organismo fue un tema en discordia en la articulación de la biología *qua* ciencia (Zammito 2017). Aun así, en los albores del siglo XX, diversas perspectivas centradas en el ‘organismo’ surgieron en distintos puntos del globo <sup>2</sup> y, dentro de éstas, la noción kantiana de reciprocidad se extrapó a otros niveles de organización (p.ej., véase Wheeler, 1911), incluyendo a las relaciones que los organismos trenzan con sus ambientes. En ese tenor, Whitehead (1925: 214) adujo que “[l]a relación de la parte con el todo tiene la reciprocidad especial asociada con la noción de organismo [...] pero esta relación reina en toda la naturaleza”.

En general, durante las primeras décadas del siglo XX, la reciprocidad entre organismo y ambiente se teorizó de diversas maneras: (i) como tesis de co-constitución ontológica (p.ej., John Scott Haldane y Jakob von Uexküll); (ii) como ajuste estructural mutuo (p.ej., Lawrence J. Henderson y su propuesta de la ‘adecuación del ambiente’); (iii) como relación de causalidad recíproca entre estos *relata* y herramienta epistémica de explicaciones causales en el desarrollo y la evolución (p.ej., Conrad Hal Waddington), y (iv) como reacción concomitante en cualquier interacción organismo-ambiente (p.ej., en el sentido postulado por las ‘leyes de coexistencia’ de John Stuart Mill). Después de su auge relativo dentro de las posturas organicistas, las teorías de reciprocidad enfrentaron algunos problemas, como la disolución de la frontera organismo-ambiente, la difícil traslación a la práctica biológica y la falta de integración de visiones ‘físicas’ y ‘experienciales’ del ambiente, que contribuyeron a su marginalización tras la consolidación de la genética de poblaciones y la óptica ‘externalista’ y asimétrica en las explicaciones de la biología evolutiva (para un análisis detallado, véase Baedke, et al., 2021).

A partir de la década de los cuarenta del siglo pasado, numerosos tipos de interacciones recíprocas entre genes y ambientes (con la abstracción cuasi-cabal del organismo como interfase ontogenética de mediación entre éstos) comenzaron a considerarse en la genética de poblaciones y la genética cuantitativa (p.ej., Lerner, 1950; Falconer, 1952). En términos generales, es posible constatar un aumento creciente de modelos de interacción recíproca entre genes-poblaciones y genes-entornos con el paso de las décadas (p.ej., Kirkpatrick, 1982). En lo anterior se incluyen, entre otros, los modelos de selección dependientes de frecuencia (p.ej., Fisher, 1930; Charlesworth, 1971; Kirkpatrick, 1982), modelos poblaciones de regulación por retroalimentación (p.ej., Pimentel, 1968), y modelos de dinámicas eco-evolutivas (p.ej., Thompson, 1998). El estudio de la reciprocidad

organismo-ambiente, por tanto, fue suplantado (y no complementado) por los modelos de reciprocidad gen-ambiente y gen-población en la segunda mitad del siglo XX.

En ese contexto, Richard Lewontin constituyó una voz principal para re-centrar el estudio de la reciprocidad en la relación organismo-ambiente. En una serie de charlas y artículos publicados a partir de la década de los ochenta (Lewontin, 1978, 1982, 1983a,b, 2000; Levins & Lewontin, 1980, 1985; Lewontin & Levins, 1997), Lewontin disectó los supuestos centrales de la teoría sintética de la evolución, acorde con la cual la evolución se funda en el fenómeno de selección natural que resulta de la interacción entre los procesos internos del organismo que generan variabilidad y las presiones impuestas por el ambiente externo. Ambos tipos de ‘fuerzas’, internas y externas, son regidas por sus propias causas, a la vez independientes entre sí e independientes del organismo como un todo. De esta suerte, el organismo actúa apenas como un nexo a través del cual el sistema genético responsable del desarrollo y de la generación de variabilidad interactúa con el ambiente externo. En otras palabras, el organismo es *objeto* tanto de los motores de su desarrollo como del ambiente. Bajo esta perspectiva, prosigue Lewontin, el proceso de adaptación ocurre de la siguiente manera: “el ambiente ‘plantea el problema’; los organismos postulan ‘soluciones’ de entre las cuales la mejor es finalmente ‘elegida’. El organismo propone; el ambiente dispone” (Lewontin, 1983b: 276). Así, los organismos se adaptan a un nicho ambiental preexistente por conducto de la selección natural “al igual que una llave se moldea y encaja en una cerradura” (Lewontin, 1983a: 74).

Las consecuencias de esta particular forma de conceptualizar al organismo y a la relación organismo-ambiente son profundas y harto conocidas: a partir de mediados del siglo XX, los genes ocuparon un rol causal y explicativo central como unidades últimas de selección y, por ello, la evolución fue reducida, en gran medida, a proceso de supervivencia diferencial de alelos en respuesta al ambiente externo. Esta visión devino ortodoxia y, con ella, el organismo en su totalidad se tornó poco menos que irrelevante para la biología evolutiva.

A la visión del organismo como objeto, Lewontin opuso la del organismo como *sujeto*: “El organismo no puede ser considerado simplemente como objeto pasivo de fuerzas internas y externas autónomas; es también el sujeto de su propia evolución” (Lewontin, 1983a: 68). El organismo no es el resultado de la actualización de un programa interno codificado en los genes, sino el resultado de un proceso de desarrollo en el cual, “en todo momento, participan gen, ambiente, azar y el organismo como un todo” (Lewontin, 1983a: 68). Cabe ir más lejos. Hoy sabemos, merced al auge de la epigenética y la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo), que el desarrollo de los organismos impone restricciones y sesgos a las posibles

trayectorias evolutivas, a la vez que su plasticidad inherente posibilita la aparición y posterior fijación de fenotipos diversos sin cambios significativos en la matriz genética. Eso quiere decir que los procesos ontogenéticos y los diversos mecanismos de herencia no genética en parte restringen, facilitan y dirigen la evolución (Laland, et al., 2015).

Lewontin centró su alegato en la manera en la que la relación organismo-ambiente era usualmente concebida, a saber, como una interacción unidireccional en la cual los organismos reaccionan y evolucionan en respuesta al ambiente, en tanto “el fenómeno recíproco, la reacción y evolución del ambiente en respuesta a [los organismos], es dejada de lado” (Levins & Lewontin, 1980: 49). Lewontin abunda con ejemplos para ilustrar el hecho de que los organismos, a través de su ontogenia y sus patrones comportamentales, determinan qué propiedades del medio externo les son relevantes, transforman y modulan las señales ambientales que reciben y, lo que es más importante, seleccionan y *modifican activamente* sus ambientes. Lewontin escribió: “El ambiente no es una estructura impuesta sobre los seres vivos desde el exterior, sino que, de hecho, es una creación de esos seres. [...] Así como no hay organismo sin ambiente, no hay ambiente sin organismo” (Lewontin, 1983a: 75-76). La tesis contraria, la del ambiente autónomo, a nuestro autor sencillamente se le antojaba “mala biología” (Lewontin, 2000: 48).

Lewontin propuso sustituir la metáfora de adaptación por una nueva metáfora de *construcción*, en la cual organismo y ambiente se co-construyen y se co-definen, y por ende co-evolucionan. Esta idea fue importante para la formulación de la noción de adaptación dentro de la teoría de construcción de nicho (Odling-Smee, et al. 2003; véase Fábregas-Tejeda, 2021) y fue igualmente influyente en la teoría de sistemas en desarrollo (Oyama, 2000). Lewontin, además, modeló la reciprocidad organismo-ambiente mediante un sistema de ecuaciones diferenciales apareadas que marcó un punto de partida para posteriores modelos de los efectos evolutivos de la construcción de nicho (p.ej., Laland, et al., 1996; Tanaka, et al., 2020).

La concepción de un ambiente externo autónomo que ofrece nichos preexistentes a los cuales los organismos se adaptan es remplazada en la propuesta de Lewontin por la de un ambiente que existe con relación al organismo y que es construido y modificado activamente por éste. La unidireccionalidad causal desde el ambiente al organismo (en rigor, a sus genes) es sustituida por la reciprocidad organismo-ambiente. El organismo, antes objeto de, y mero nexo entre, genes y ambiente, es restituido a su posición central como sujeto de su propio desarrollo y evolución. Aunque Lewontin no haya sido el primero en la historia de la biología en teorizar sobre la reciprocidad organismo-ambiente y sus consecuencias ontogenéticas y evolutivas, es importante señalar que las discusiones que él impulsó en las últimas décadas del siglo XX contribuyeron, en buena medida,

a resituar al organismo como agente causal *bona fide* en las explicaciones biológicas.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Siobhan Guerrero Mc Manus por la invitación a colaborar en este número especial donde se honra el legado de Richard Lewontin y a los miembros del grupo de investigación 'ROTO' (<https://rotorub.wordpress.com/team/>), en particular a Jan Baedke. Igualmente, reconocemos el apoyo financiero de la *Deutsche Forschungsgemeinschaft* (DFG; proyecto BA 5808/2-1).

- 1 Para una reconstrucción matizada de las contribuciones de Lewontin que traspasaron a la formulación inicial de la teoría de construcción de nicho, véase Fábregas-Tejeda (2021).
- 2 Los historiadores han comenzado a estudiarlas principalmente en tres contextos locales: (i) en la Gran Bretaña (p.ej., Nicholson & Gawne, 2014; Peterson, 2016), (ii) en los Estados Unidos de América (Esposito, 2016), y (iii) en Alemania y Austria (la tradición del 'holismo' germánico; p.ej., Baedke, 2019; Fábregas-Tejeda, et al., 2021). Para los 'organicistas', las partes de los organismos son moldeadas y constituidas en una interacción dinámica que involucra a la totalidad del organismo y su ambiente. El organismo, *qua* 'todo dinámico', se concebía como una entidad activa que se autoconstruye y que es capaz de cambiar sus forma y comportamiento de acuerdo con las circunstancias externas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Baedke, J. (2019), "O organism, where art thou? Old and new challenges for organism-centered biology", *Journal of the History of Biology*, 52(2): 293–324.
- Baedke, J., Fábregas-Tejeda, A., & Prieto, G.I. (2021), "Unknotting reciprocal causation between organism and environment", *Biology & Philosophy*, 36: 48. <https://doi.org/10.1007/s10539-021-09815-0>
- Charlesworth, B. (1971), "Selection in density-regulated populations", *Ecology*, 52(3): 469–474.
- Chiu, L. (2019), "Decoupling, commingling, and the evolutionary significance of experiential niche construction", en Uller, T., & Laland, K.N. (Eds.), *Evolutionary Causation: Biological and Philosophical Reflections* (pp. 299–322), Cambridge, MA: MIT Press.
- Espósito, M. (2016), *Romantic Biology, 1890–1945*. Londres: Routledge.
- Fábregas-Tejeda, A. (2021), "Dos debates en torno a la extensión de la ontología de la Síntesis Moderna: trazando puentes dialógicos en el evolucionismo contemporáneo con la teoría de construcción de nicho", en Barahona, A., Casanueva, M., & Vergara-Silva, F. (Eds.), *Biofilosofías para el Antropoceno: la teoría de construcción de nicho desde la filosofía de la biología y la bioética* (pp. 29–67), Ciudad de México: Heúresis, Facultad de Filosofía y Letras, UNAM.
- Fábregas-Tejeda, A., Nieves Delgado, A., & Baedke, J. (2021), "Revisiting Hans Böker's 'Species transformation through reconstruction: reconstruction through active reaction of organisms' (1935)", *Biological Theory*, 16: 63–75. <https://doi.org/10.1007/s13752-020-00370-7>
- Falconer, D.S. (1952), "The problem of environment and selection", *The American Naturalist*, 86(830): 293–298.
- Fisher, R.A. (1930), *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Kirkpatrick, M. (1982), "Sexual selection and the evolution of female choice", *Evolution*, 36(1): 1–12.
- Laland, K.N., Odling-Smee, F.J., & Feldman, M.W. (1996), "The evolutionary consequences of niche construction: a theoretical investigation using two-locus theory", *Journal of Evolutionary Biology*, 9(3): 293–316. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1996.9030293.x>
- Laland, K.N., Uller, T., Feldman, M.W., Sterelny, K., Müller, G.B., Moczek, A., Jablonka, E., & Odling-Smee, F.J. (2015), "The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions", *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282: 1019. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>
- Lerner, I.M. (1950), *Population Genetics and Animal Improvement*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Levins, R., & Lewontin, R. (1980), "Dialectics and reductionism in ecology", *Synthese*, 43: 47–78.
- Levins, R., & Lewontin, R. (1985), *The Dialectical Biologist*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Lewontin, R. (1978), "Adaptation", *Scientific American*, 239(9): 156–169.
- Lewontin, R. (1982), "Organism and environment", en: Plotkin, H.C. (Ed.), *Learning, development and culture* (pp. 151–172), New York: Wiley.
- Lewontin, R. (1983a), "The organism as the subject and object of evolution", *Scientia*, 118: 65–82.
- Lewontin, R. (1983b), "Gene, organism and environment", en: Bendall, D. S. (Ed.), *Evolution from Molecules to Men* (pp. 273–285), Cambridge: Cambridge University Press.

- Lewontin, R. (2000), *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Lewontin, R., & Levins, R. (1997), "Organism and environment", *Capitalism, Nature, Socialism*, 8(2):95–98.
- Nicholson, D.J., & Gawne, R. (2014), "Rethinking Woodger's legacy in the philosophy of biology", *Journal of the History of Biology*, 47, 243–292.
- Odling-Smee, F.J., Laland, K.N., & Feldman, M.W. (2003), *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton: Princeton University Press.
- Oyama, S. (2000), *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution*, 2ª edición. Durham: Duke University Press.
- Peterson, E.L. (2016), *The Life Organic: The Theoretical Biology Club and the Roots of Epigenetics*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press.
- Pimentel, D. (1968), "Population regulation and genetic feedback", *Science*, 159(3822): 1432–1437.
- Svensson, E.I. (2018), "On reciprocal causation in the evolutionary process", *Evolutionary Biology*, 45(1): 1–14.
- Tanaka, M.M., Godfrey-Smith, P., & Kerr, B. (2020), "The dual landscape model of adaptation and niche construction", *Philosophy of Science*, 87(3): 478–498.
- Thompson, J.N. (1998), "Rapid evolution as an ecological process", *Trends in Ecology & Evolution*, 13(8): 329–332
- Wheeler, W.M. (1911), "The ant-colony as an organism", *Journal of Morphology*, 22: 307–325.
- Whitehead, A.N. (1925), *Science and the Modern World*. New York. Macmillan Company.
- Zammito, J. (2017), *The Gestation of German Biology: Philosophy and Physiology from Stahl to Schelling*. Chicago: University of Chicago Press.