



FILO:UBA
Facultad de Filosofía y Letras
Universidad de Buenos Aires

G

La teoría de la selección natural darwiniana

Autor:

Ginnobili, Santiago

Tutor:

Lorenzano, Pablo

2005

Tesis presentada con el fin de cumplimentar con los requisitos finales para la obtención del título Licenciatura de la Facultad de Filosofía y Letras de la Universidad de Buenos Aires en Filosofía

Grado



FILO:UBA
Facultad de Filosofía y Letras

FILODIGITAL
Repositorio Institucional de la Facultad
de Filosofía y Letras, UBA

La teoría de la selección natural darwiniana

Tesis de licenciatura en Filosofía

Defundió su tesis
el 21/03/06


Santiago Ginnobili
santi75@gmail.com
L.U. 24.829.784

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS
Dirección de Bibliotecas

“There cannot be design without a designer; contrivance without a contriver; order without choice”.

William Paley, *Natural Theology*

Agradecimientos:

Inevitablemente, por ser este un trabajo de cierre de toda la licenciatura no puedo evitar que los agradecimientos sean extensos. Quisiera comenzar agradeciendo a los integrantes de los distintos proyectos de investigación dirigidos por Diana Pérez, Rodolfo Gaeta, Pablo Lorenzano y Gregorio Klimovsky en cuyo marco he venido desarrollando mis investigaciones. En particular, porque su temática se relaciona con el tema de esta tesis, del grupo dirigido por Gregorio Klimovsky, que trata actualmente sobre modelos, quisiera agradecer a Alejandro Cassini, a Cristina Gonzalez y a Adriana Sphers quienes han sido profesores guía a lo largo de mi carrera y de los cuales sigo recibiendo su apoyo incondicional, y del grupo dirigido por Pablo Lorenzano, que versa sobre cuestiones estructuralistas, quisiera mencionar a todos sus integrantes con los cuales he venido discutiendo exhaustivamente estas cuestiones a lo largo de muchos años: Cristián Carman, Ana Donolo, Marcelo Etchegoyen, Lucía Lado, Mariano Lastiri, Eugenia Onaha y muy particularmente a Daniel Blanco quien ha leído y comentado de manera detallada gran parte de esta tesis haciéndome sugerencias valiosas.

Quisiera agradecer también a todos los profesores que he tenido, a algunos ya los he nombrado, durante toda mi formación. Por su gran número, opto por señalarlos de manera colectiva. La educación que he recibido en la Universidad de Buenos Aires rara vez se encuentra por debajo de la excelencia. Entre ellos, quisiera destacar a Gregorio Klimovsky a quien he tenido el honor de escuchar y tengo el honor de seguir escuchando.

Martín Ahualli, Rodrigo Moro y Luciano Piazza han sido compañeros de carrera, pero fundamentalmente amigos, y las influencias de ellos sobre esta tesis no pueden señalarse de manera particular, pero son tan extensas como la influencia positiva, que han tenido sobre mí.

Finalmente quisiera agradecer a mis padres, por su apoyo a lo largo de la carrera, y siempre, y a Melisa García quien me ha soportado durante la redacción de la tesis y ayudado en algunos casos en las traducciones de las citas.

Por supuesto, debo dar un agradecimiento muy especial al director de la tesis, Pablo Lorenzano. Las pocas veces que lo cito no son representativas de su presencia a lo largo de la tesis. No sólo por la lectura minuciosa que ha realizado de ella, sino porque el enfoque con el que planteo las cosas es el suyo. Lo considero no sólo un director de tesis, sino más bien un maestro y, por sobre todo, un amigo.

Índice:

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES:.....	6
INTRODUCCIÓN:	7
CLARIDAD.....	12
ADECUACIÓN	13
Selección natural como mecanismo que produce adecuaciones	13
Adecuación y adaptación	16
“Adecuación” como un concepto t-no teórico	18
Aplicación del concepto de adecuación	20
Conclusión	26
LA SELECCIÓN NATURAL COMO CONJUNTO DE HECHOS E INFERENCIAS	27
El argumento de Darwin	27
Selección natural como un conjunto de hechos e inferencias	29
La inadecuación de la reconstrucción de la teoría de la selección natural como hechos e inferencias	32
DOMINIO DE APLICACIÓN	39
El dominio de la selección natural no es universal	39
El dominio de la selección natural darwiniana, menos	43
Comentarios sobre el dominio de aplicación en la reconstrucción de Mary Williams	47
ESTRUCTURA	51
Recapitulación de resultados obtenidos en capítulos anteriores	52
Explicación darwiniana.....	53
La ley fundamental de la selección natural.....	57
Adecuación	61
Éxito reproductivo	62
Aptitud	63
Variación y herencia de las variaciones.....	66
Unidad de selección	68
Examen de otras reconstrucciones	70
DISTINCIÓN.....	76
SELECCIÓN ARTIFICIAL	77
Rol heurístico y retórico de la selección artificial.....	78
Analogía.....	80
Selección artificial como caso de la natural.....	81
La selección artificial como experimento de la selección natural.....	85
Experiencias falsadoras.....	88
Conclusión	89
SELECCIÓN SEXUAL.....	90
Selección natural amplia y restringida en Darwin	90
Grado de generalidad de la selección natural.....	93
Conclusiones:.....	95
ESPECIALIZACIONES	97
Selección sexual.....	98

Selección no sexual o restringida.....	99
Selección artificial como especialización	102
Principio de divergencia	104
<u>CONTROVERSIAS</u>	108
¿ES VACUA?	109
Otras acusaciones de irrefutabilidad en otras disciplinas.....	110
Segundo principio de la mecánica clásica como principio guía	112
SMA como principio guía.....	113
Enfoques alternativos compatibles.....	115
Vacuidad	116
Conclusión	119
¿EXPLICA?	121
Modelo de explicación unificacionista	122
Explicación como subsunción modeloteórica ampliativa	125
Explica	127
CONCLUSIÓN.....	129
BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	132

Índice de ilustraciones:

Fig. 1 – Argumento tal como figura en el Origen de las especies de Darwin	28
Fig. 2 – Selección natural según Julian Huxley.....	30
Fig. 3 – Selección natural según Mayr.	30
Fig. 4 – Común denominador de todas las reconstrucciones analizadas.....	31
Fig. 5 – Patrón de explicación de la adecuación darwiniano (EXP).	56
Fig. 6 – Caso concreto de SMA.....	60
Fig. 7 – Red teórica de la teoría de la selección natural en base a distintas especificaciones de aptitud	104
Fig. 8 – Modos de selección.....	107
Fig. 9 – Aproximación a una órbita cuadrada con 10 epiciclos.	118

Introducción:

El *Origen de las especies* (*Origen* en adelante) es un libro apasionante. Está escrito por uno de los científicos y filósofos más geniales de todos los tiempos. La cantidad de ideas, conceptos y propuestas explicativas novedosas que se pueden encontrar en él, dejan sin aliento al lector atento. La gran mayoría de las discusiones actuales en Biología evolutiva están planteadas en el *Origen* de manera clara, convincente y bella. Charles Darwin, además, era un gran escritor.

En el *Origen* aparece la teoría, probablemente, más fácil de entender de toda la ciencia contemporánea. La selección natural tiene un funcionamiento tan simple como la erosión que el viento causa sobre una montaña. Su funcionamiento es tan transparente como el de ésta, tan transparente que resulta invisible. En los dos casos las consecuencias son inimaginables. La erosión provoca llanuras, la selección natural, los sistemas más complejos que conocemos. Sólo hace falta tiempo. Las consecuencias a largo plazo de la selección natural son tan abrumadoras como las consecuencias que, a corto plazo, la idea de la selección natural tuvo en el pensamiento contemporáneo. La ola provocada por las pocas palabras que conforman el *Origen* todavía no rompió.

Paradójicamente, una de las teorías más simples de todos los tiempos, se resiste a ser elucidada. Quiero dejar en claro que mi punto de vista a lo largo de este trabajo consistirá en responsabilizar de este hecho a dificultades en las herramientas metateóricas y no dificultades intrínsecas a la teoría. Este será mi enfoque, y no argumentaré a favor de él. La razón, personal y, por lo tanto, de ningún modo convincente para terceros, consiste en que ningún escrito metateórico me ha causado ni de cerca la convicción que me han producido los escritos de Darwin. Por este motivo frente a una inconsistencia entre el enfoque metateórico y las prácticas darwinianas que pretendo analizar con éste, pagaré el precio infinitamente menor de buscar un nuevo enfoque metateórico. Cualquier dificultad conceptual que encuentre en el *Origen* será considerada una anomalía del enfoque metateórico con el que estoy trabajando y apelaré a las herramientas indicadas de modo que la anomalía se disuelva. La opción de los que, por prejuicios metateóricos, consideran a la teoría de la selección natural vacua o no explicativa, me resulta tan insensata como la de quien se pierde de viajar por miedo a volar.

Estas primeras palabras me sirven para introducir el propósito principal y primario de este trabajo: la elucidación de la teoría de la selección natural tal como es planteada y utilizada en el *Origen*. Si camino a tal meta brindo argumentos a favor de alguna metateoría, esto puede ser considerado un subproducto de la elucidación. El objetivo a largo plazo dentro del cual se enmarca este trabajo es la comprensión de la teoría de la selección natural utilizada actualmente en la Biología evolutiva. Frente a la disparidad enorme en las discusiones actuales acerca del lugar de la selección natural en la Biología evolutiva, y sobre su naturaleza, creo que puede ser útil elucidar tal teoría en su origen. Además, sospecho que la selección natural fue descubierta por Darwin y que la estructura de la selección natural darwiniana no difiere en lo fundamental de la actual. Este objetivo general, y la sospecha anexa, exceden en sobremanera al espacio disponible para este trabajo. Aquí sólo me dedicaré a entender mejor la teoría de la selección natural darwiniana. Sin embargo, la explicación del objetivo a largo plazo permite comprender mejor el carácter de mi método. Esta tesis no es histórica. Mi preocupación es intrínsecamente una preocupación de Filosofía de las ciencias. No dudaré en utilizar conceptos o distinciones no presentes en la obra de Darwin, sino introducidas en el discurso científico posterior, en la medida en que contribuyan a la elucidación de los conceptos propios de Darwin. Así mismo, haré uso de conceptos meta-teóricos no disponibles hasta mucho tiempo después de la publicación del *Origen*. Las reflexiones metateóricas de Darwin (si bien son sorprendentemente sutiles) son inevitablemente ingenuas. No siempre acordaré con lo que el mismo Darwin afirma acerca de la selección natural. Tomaré como 'base empírica' de mi elucidación, la práctica darwiniana tal como aparece reflejada en el *Origen*. Utilizaré indistintamente la primera edición como la sexta del *Origen*, pues no creo que haya diferencias importantes con respecto a la naturaleza de la selección natural y en algunos casos apelaré a otros de sus escritos en caso de que encuentre alguna utilidad en ello. De todos modos, durante toda la tesis intentaré mostrar que mis afirmaciones no son ajenas a lo que el mismo Darwin pensaba.

Creo que hay que tener en cuenta, también, que Darwin, como todo el que presenta un nuevo enfoque, se ve obligado a utilizar el lenguaje de marcos anteriores para poder comunicar sus ideas a sus contemporáneos. Estrictamente, el problema no sólo es de comunicación, necesita de los conceptos de los marcos anteriores para poder pensar los nuevos conceptos. Esto obliga a Darwin a utilizar metáforas y analogías en las cuales hay que estar atento para

no quedar enredado. Esto se vuelve más grave cuanto más pronunciado sea el quiebre entre los enfoques anteriores y el novedoso, y como es bien sabido, pocos quiebres en historia de la ciencia han sido tan pronunciados.

Como suele ocurrir con estos libros fundacionales, hay que ser cuidadosos, puesto que es posible encontrar apoyo casi para cualquier idea acerca de Darwin si se toma en cuenta únicamente fragmentos de texto aislados. También es posible encontrar muchas contradicciones. De este modo, creo que los fragmentos de texto citados a lo largo del trabajo, si bien brindan algún tipo de apoyo, no proporcionan el argumento principal para aceptar mi presentación de la selección natural. Son tres las fuentes de evaluación de mi enfoque acerca de la selección natural darwiniana. La primera consiste en determinar si proporciona una reconstrucción coherente de las prácticas darwinianas tal como éstas están reflejadas a lo largo del *Origen*. El sistema Darwiniano es coherente y considero que cualquier enfoque que no rescate tal coherencia no es adecuado. La segunda, si permite la resolución de ciertas problemáticas filosóficas que se han producido alrededor de la teoría de la selección natural. La tercera, tiene que ver con la compatibilidad con lo que hemos aprendido en la elucidación de otras teorías científicas de la misma o de otras disciplinas. Sobre esto último quiero explayarme un poco.

Es conocida la distinción entre Filosofía general y especial de la ciencia. La temática de esta tesis pertenece a la filosofía de la ciencia especial que tal vez podríamos llamar, por la confluencia en las disputas de biólogos y filósofos, cuestiones de fundamentos de biología. Tales discusiones especiales tienden a darse desconectadas de la tarea realizada por otros filósofos especiales de la ciencia en otras disciplinas. Considero esto un vicio y creo que dedicarnos a problemáticas especiales no nos desliga de la cuestión de tener marcos generales conceptuales desarrollados y explícitos, y que tales marcos pueden alimentarse de lo que ocurre en diversas disciplinas. Espero que esta tesis sirva de ejemplo de la importancia de contar con metateorías generales adecuadas en la resolución de problemáticas especiales.

En general, las ideas metateóricas estructuralistas me han servido para encarar casi todas las cuestiones acerca de la estructura de la selección natural. Por ser los que más teorías de las más diversas disciplinas han reconstruido y porque toman a la práctica científica como 'base empírica' de sus reconstrucciones enriqueciendo su lenguaje cuando es necesario, creo que cuentan con un aparato conceptual más sutil que otros marcos. Antes he afirmado que

no es mi objetivo principal defender un marco metateórico particular, pero lo fructífero de este marco para encarar la elucidación de la selección natural puede ser considerado como un argumento a su favor (argumento, por cierto, muy superior a cualquier argumento meramente conceptual). Sin embargo, como mi objetivo principal es la comprensión de la selección natural darwiniana, si alguien mostrara que es posible llegar a mis conclusiones acerca de la teoría de la selección natural darwiniana desde otro marco metateórico, tal vez uno más clásico, lo consideraría una buena noticia.

Quisiera señalar que en este trabajo no realizaré una reconstrucción formal de la selección natural. Si bien las reconstrucciones formales son típicas del enfoque estructuralista, creo que la sustancia del estructuralismo, lo más atractivo de este enfoque, no es la herramienta formal que utilizan en las reconstrucciones¹, sino el arsenal de conceptos con el que cuentan para pensar las teorías científicas particulares. Estos conceptos tienen en este marco definiciones o caracterizaciones precisas, en algunos casos formales, pero pueden ser utilizados, como pretendo hacerlo en esta tesis, de manera informal. La reconstrucción formal de la teoría de la selección natural darwiniana complementaría este trabajo, pero las discusiones que llevaré a cabo son condición necesaria de una buena reconstrucción. Normalmente es posible reconstruir teorías a partir de libros de texto científicos. Pero la naturaleza altamente teórica de la selección natural, la disparidad de modos de presentación y la forma metafórica en que Darwin la presenta (por las cuestiones antes aludidas) hacen que se vuelva necesaria la discusión que llevaré adelante en los capítulos posteriores.

Espero brindar un enfoque que permita pensar mejor la teoría de la selección natural darwiniana y el pensamiento general de Darwin o, al menos, que permita esto en la explicitación de sus errores. Temo en este afán haber malinterpretado enfoques de otros autores, que seguramente superan por largo mi conocimiento y capacidad interpretativa. Sobre todo teniendo en cuenta que lo que yo quiero elucidar es la selección natural darwiniana, y la mayoría de los autores con los que discutiré están hablando de la teoría de la selección natural actual. Me veo obligado a esto por la carencia de exposiciones críticas y sistemáticas de la selección natural darwiniana.

¹ De hecho no siempre utilizan, aunque si lo hacen usualmente, teoría intuitiva de conjuntos. Pueden usar teoría axiomatizada de conjuntos, teoría de estructuras, grafos, etc.

He dividido la tesis en tres partes. En la primera, que he llamado “claridad”, trataré la cuestión de la estructura de la teoría de la selección natural. En el capítulo 1 presentaré el objetivo perseguido por Darwin con la selección natural: explicar las adecuaciones de los organismos al ambiente en el que se encuentran. Sobre esta base defenderé que el concepto de adecuación debe formar parte de la teoría de la selección natural. En el capítulo 2 criticaré la reconstrucción enunciativista de la teoría de la selección natural en base al argumento dado por Darwin en el *Origen*. En el capítulo 3 defenderé que la teoría de la selección natural no tiene dominio universal y que esto puede ser visto como una razón para optar en la reconstrucción de esta teoría por herramientas semanticistas. En el capítulo 4, que puede ser considerado el capítulo central de la tesis, presento mi propuesta de reconstrucción de la ley fundamental de selección natural. En la segunda parte de la tesis, que he llamado “distinción”, trataré la relación de la selección natural con la selección artificial y la sexual; En los capítulos 5 y 6 respectivamente, doy razones para considerar a la selección artificial y a la sexual como casos de la natural. Este tratamiento me permitirá esbozar la red teórica de la teoría de la selección natural en el capítulo 7. En la tercer parte de la tesis, que he llamado “controversias”, mostraré cómo esta versión de la teoría de la selección natural permite resolver ciertas disputas filosóficas que se han planteado a su alrededor. En particular, la disputa sobre la presunta tautologocidad de la selección natural, en el capítulo 8 y sobre su carácter explicativo en el capítulo 9.

Primera parte

Claridad

Capítulo 1

Adecuación

“Creo que he descubierto (¡esto es presunción!) la simple forma por medio de la cual las especies devienen exquisitamente adaptadas a varios fines.”

Fragmento de carta de Darwin a Hooker del 11 de enero de 1844
(Burkhardt 1996, p. 81)

El tema de este capítulo es el de la función de la selección natural, encarada desde su campo de aplicación. En la parte I de este capítulo mostraré que la función de la selección natural darwiniana es la de proporcionar una explicación histórica de la presencia en las poblaciones de ciertos rasgos de los organismos que llamaré “adecuaciones” y no simplemente la de proporcionar un mecanismo evolutivo. En la parte II distinguiré los conceptos de “adaptación” y de “adecuación” que se encuentran confundidos en gran parte de la literatura evolutiva actual y en el *Origen*. En la parte III caracterizaré al concepto de adecuación como un concepto no teórico en la selección natural, utilizando herramientas de la metateoría estructuralista. Esto permitirá presentar mejor las dos tesis principales de este capítulo. Primero, que el concepto de adecuación forma parte de los términos no lógicos de la teoría de la selección natural. Segundo que se trata de un concepto no teórico en esa teoría, aunque no necesariamente se trate de un término primitivo. Como los conceptos no teóricos para una teoría pueden ser aplicados en prescindencia de esta teoría, en la parte IV, discutiré de qué modo podría caracterizarse “adecuación” de manera independiente de la selección natural. No daré una respuesta acabada a esta cuestión, más bien, argumentaré que una de las formas en las que muchas veces se caracteriza es inadecuada y señalaré un camino que podría seguir dicha caracterización.

I

Selección natural como mecanismo que produce adecuaciones

Probablemente la primera pregunta que debe hacerse respecto de una teoría sea acerca de su dominio de aplicación. No me estoy refiriendo a la cuestión de la extensión del dominio de aplicación, que trataré más adelante, en el capítulo 3, sino al tipo de fenómenos que se quie-

ren explicar. Así, la mecánica clásica permite explicar los cambios o su ausencia en los movimientos de ciertos objetos, la genética clásica permite construir explicaciones de la forma que se heredan ciertos rasgos en organismos de reproducción sexual, la teoría ptolemaica permite construir explicaciones de los movimientos de los planetas alrededor de la Tierra, la ley de caída libre de los cuerpos de Galileo permite explicar la forma en la que ciertos cuerpos caen a la Tierra cuando son arrojados desde ciertas alturas. Parece que si quisiéramos contarle a alguien alguna de estas teorías, el primer paso sería establecer su propósito principal: explicar cierto tipo de fenómenos.

Por este motivo, y porque comenzar con la respuesta a esta pregunta nos permitirá establecer cierto vocabulario que nos permita distinguir con claridad el lenguaje introducido por la teoría y el lenguaje que describe el fenómeno a explicar, distinción, como veremos, esencial en la elucidación de una teoría, comenzaré por intentar responder a esta cuestión.

¿Qué es lo que pretendía explicar Darwin con la selección natural? Suele decirse que la función de la teoría de la selección natural es la de ofrecer un mecanismo evolutivo. Por cuestiones relativas a la biogeografía, durante el viaje en el Beagle o bien a pocos meses de su regreso, Darwin habría estado convencido de la inestabilidad de las especies, aunque todavía no tuviera ni pista acerca del mecanismo evolutivo que sería descubierto recién en octubre de 1838 con la lectura del texto de Malthus² (Ghiselin 1969, pp. 32-77). En este contexto la selección natural es presentada a veces como el mecanismo evolutivo principal. Esta presentación, equivocada o no, es, a mi juicio, incompleta. Darwin disponía de numerosos posibles mecanismos evolutivos, como el efecto de las condiciones ambientales o el uso y desuso que en conjunción con la herencia de los caracteres adquiridos podían causar la modificación de las especies. Si sólo nos enfocamos en la capacidad de la teoría de la selección natural para explicar la transmutación de las especies, no es posible entender la importancia que ocupa tal teoría en el pensamiento de Darwin y en el *Origen* en particular. Veamos algunos fragmentos de texto del mismo Darwin a favor de esta idea, entre las que podemos incluir la del epígrafe a este capítulo. El texto más claro al respecto puede encontrarse en el prólogo del *Origen*:

² Este trabajo no es de naturaleza histórica y no pretendo reflejar todas las discusiones existentes acerca del descubrimiento de la selección natural, fechas, antecedentes, y ese tipo de cuestiones. Sólo son mencionadas, a riesgo de parecer ingenuas al historiador, con fines sistemáticos.

Al considerar el origen de las especies es completamente concebible que un naturalista reflexionando en las afinidades mutuas de los seres vivos, en sus relaciones embriológicas, en su distribución geográfica, en las sujeciones geológicas y otros hechos de este tipo, llegara a la conclusión de que cada especie no ha sido independientemente creada sino que ha descendido, como las variedades, de otras especies. Sin embargo, esta conclusión, aunque bien fundada es insatisfactoria en tanto no se pueda mostrar cómo las innumerables especies que habitan este mundo han sido modificadas hasta adquirir la perfección de estructura y coadaptación que justificadamente tanto excita nuestra admiración (Darwin 1859, p. 3).

Lo que se necesita, como se puede ver, no es un mero mecanismo evolutivo sino un mecanismo que explique 'la perfección de estructura y la coadaptación' de los seres vivos.

Los naturalistas continuamente aluden a condiciones exteriores tales como el clima, el alimento, etc., como la sola causa posible de variación³. En un sentido muy limitado, como veremos después, esto puede ser cierto, pero es ridículo atribuir a causas puramente externas la estructura, por ejemplo, del pájaro carpintero con sus patas, cola, pico y lengua tan admirablemente adaptados para capturar insectos bajo la corteza de los árboles. En el caso del muérdago, que saca sus alimentos de ciertos árboles, que tienen semillas que necesitan ser transportadas por ciertas aves y que tienen flores con sexos separados que requieren absolutamente la mediación de ciertos insectos para llevar el polen de una flor a la otra, es igualmente absurdo explicar la estructura de este parásito y sus relaciones con varios seres orgánicos distintos, por efecto de las condiciones externas, del hábito o de la voluntad de la planta misma (Darwin 1859, p. 3).

Darwin y otros naturalistas conocían diversos mecanismos evolutivos. Sin embargo, ninguno tenía la capacidad de explicar la amplitud de las adecuaciones de los organismos al ambiente. El uso y desuso, como se verá en el capítulo 3, puede explicar ciertas adecuaciones, pero no todas. La referencia a la inutilidad del hábito para explicar las adecuaciones del muérdago con otros seres vivos es justamente una muestra de los límites del uso y desuso en conjunción con la herencia de caracteres adquiridos para explicar todas las adecuaciones. El hábito de usar ciertos órganos o el dejar de usarlos es la fuente del incremento o la especialización, o el detrimento o simplificación de los órganos modificados mediante este mecanismo lamarckiano.

La selección natural se vuelve el mecanismo principal evolutivo sólo por la extensión del fenómeno de la adecuación en el ámbito de la naturaleza:

³ Es importante para la comprensión de los textos de Darwin notar que con el termino "variación" Darwin se refiere tanto a las diferencias intrapoblacionales consideradas sincrónicamente, como a la variación de una especie a lo largo del tiempo, que nosotros llamaríamos 'evolución', palabra que Darwin no utiliza por sus connotaciones teleológicas (Gould 2002a, pp. 309-330). La identificación tiene que ver con que para Darwin la variación sincrónica es una de las causas de la variación diacrónica. Es necesario referirse al contexto para determinar a cuál de los dos sentidos se refiere. Muchas veces, como en este caso, como el que haya variación en la población es condición necesaria de que haya evolución por selección natural, el término puede ser interpretado en los dos sentidos a la vez. Con el término "variación" yo me referiré, en consonancia con los usos actuales en la Biología evolutiva, únicamente a las diferencias sincrónicas en una población, y no a la evolución.

¿Cómo se han perfeccionado todas esas exquisitas adaptaciones de una parte de la organización a otra o a las condiciones de vida, o de un ser orgánico a otro? Vemos estas adaptaciones de un modo más evidente en el pájaro carpintero o en el muérdago, y de un modo sólo un poco menos evidente en el más humilde parásito que se adhiere a los pelos de un cuadrúpedo o a las plumas de un ave, en la estructura de un coleóptero que bucea en el agua, o en la simiente plumosa, a la que transporta la más suave brisa; en una palabra, vemos hermosas adaptaciones dondequiera y en cada una de las partes del mundo orgánico (Darwin 1859, pp. 60-1).

Dada, de este modo, la limitación del uso y desuso en conjunción con la herencia de caracteres adquiridos en la explicación de las adecuaciones, se vuelve necesario un mecanismo que explique la adecuación. Éste es el rol de la selección natural. Aunque uno esté convencido de la evolución, es necesario disponer de un mecanismo que pueda explicar cómo los organismos vivos parecen diseñados para subsistir en su ambiente. Especialmente cuando la ausencia de tal mecanismo podría constituir y ha constituido un argumento para rechazar que la evolución haya ocurrido. Este es justamente el papel de la selección natural y su importancia tanto científica como filosófica. Hasta que fue postulada como mecanismo evolutivo, no había forma de explicar por qué ciertos rasgos de los organismos vivos parecen diseñados para cumplir ciertas funciones, sin acudir a un diseñador consciente de algún tipo.

II

Adecuación y adaptación

Quisiera señalar la ambigüedad con la que la palabra “adaptación” es utilizada en la literatura acerca de la evolución. Por ejemplo, Lewontin sostiene que “...*la afirmación de que [determinado rasgo] es una adaptación implica un argumento histórico en favor de la selección natural como la causa de su origen*” (1978, p. 145) y que “*La teoría de evolución por selección natural estaba destinada a resolver...el problema del origen de la adaptación*”, en un mismo texto (1978, p. 139). Es decir, a veces se utiliza la palabra “adaptación” para referirse a los rasgos cuya presencia en una población se debe a la selección natural, como en la primera de las citas, y a veces a la adecuación de los organismos a su ambiente, que es lo que se quiere explicar con la selección natural, como en la segunda de las citas. Propongo retener la palabra “adaptación” para los rasgos cuya presencia en una población se debe a la selección natural y “adecuación” para lo que se pretende explicar con la selec-

ción natural. Es decir, una adecuación es un rasgo ajustado de algún modo al ambiente. Decir que ese rasgo es una adaptación, implica que ese rasgo se ha desarrollado por selección natural. Puede que ambos conceptos tengan la misma extensión, es decir, que toda adecuación al ambiente sea una adaptación, tal como sostienen algunos (Dawkins 1983), pero que estas palabras tengan la misma extensión no implica que expresen el mismo concepto. De hecho, como vimos, si bien la selección natural era considerada por Darwin como el mecanismo más importante para explicar la adecuación de los organismos al ambiente, también aceptaba otros mecanismos como el uso y desuso en conjunción con la herencia de los caracteres adquiridos. Es decir, en desacuerdo con Dawkins, no toda adecuación constituía una adaptación. Esta ambigüedad también se encuentra en Darwin. Generalmente con “adaptación” Darwin está hablando de lo que aquí llamamos “adecuación”. Esto es así, por ejemplo, en los fragmentos ya citados. Sin embargo, obsérvese la cita siguiente:

Se han señalado las suturas del cráneo de los mamíferos jóvenes como una hermosa adaptación para facilitar el parto, e indudablemente lo facilitan o pueden ser indispensables en este acto; pero como las suturas se presentan en los cráneos de las aves y reptiles jóvenes, que no tienen más que salir del huevo roto, hemos de inferir que esta estructura se ha originado en virtud de las leyes de crecimiento y se ha sacado provecho de ella en el parto de los animales superiores (Darwin 1859, p. 197).

Darwin parece oponer las “adaptaciones” a los rasgos con funciones claras, pero que tienen origen en otros mecanismos. Es decir, parece usar, a veces, “adaptación” como rasgos que surgen por selección natural.

Otros autores han notado esta dificultad y propuesto, en consecuencia, soluciones estipulativas alternativas a la mía. Por ejemplo Gould y Vrba proponen el concepto de “aptación” para el uso descriptivo independiente de su origen histórico (Gould 2002b, p. 1233; Gould & Vrba 1982). Aunque se alejan de mi propuesta al caracterizar a la aptación como un rasgo que hoy trae ventajas al individuo en la reproducción diferencial (más adelante en este mismo capítulo explicaré por qué ésta no es una buena caracterización del concepto de *adecuación*). West-Eberhard también describe esta ambigüedad. Ella propone utilizar el concepto de adaptación del mismo modo que se utiliza aquí, como un rasgo cuya forma resulta de la selección en un contexto particular (Keller & Lloyd 1992, p. 13). Leigh también señala la necesidad de distinguir entre ‘lo apropiado’ de un rasgo de un organismo al ambiente de la causa histórica de ese rasgo (Leigh Jr. 1999). Pero, inversamente a mi propuesta, pro-

pone conservar la palabra “adaptación” para lo que yo llamo “adecuación”. Yo opto por la opción inversa, a pesar de que Darwin suele llamar “adaptación” a lo que yo llamo “adecuación”, para ajustarme a los usos más establecidos actualmente creyendo que de este modo causaré menos molestias a mis lectores. Los ejemplos seguramente podrían multiplicarse, pues muchos han notado esta polisemia. Sin embargo no se ofrecen criterios claros para elucidar estas distinciones intuitivamente aceptables.

Pretendo montar la distinción entre “adaptación” y “adecuación” sobre una distinción meta-teórica sumamente fructífera y que permitirá entender mejor la estructura de la selección natural.

III

“Adecuación” como un concepto t-no teórico

Frente a los innumerables problemas acarreados por la distinción clásica entre términos teóricos y observacionales, y para conservar alguna de las funciones de dicha distinción, son varios los autores que han ofrecido distinciones alternativas, que parecen instanciar la misma intuición. Esta intuición, también presente en la distinción teórico observacional clásica, consiste en que los términos no lógicos que aparecen en las teorías pueden dividirse en dos grandes grupos, aquellos que describen el fenómeno que se quiere explicar y aquellos que explicarían dicho fenómeno. Tal intuición se encuentra en la concepción clásica, salvo que, en la concepción más tradicional, los términos que describen el fenómeno a explicar forman parte de la base empírica de esa teoría, es decir, describen entidades observables o directamente observables, salvo en concepciones más sofisticadas al respecto como la de Popper. Al enfrentarnos con las teorías científicas, sin embargo, rápidamente notamos que los términos que describen el fenómeno a explicar no necesariamente son observacionales en ningún sentido. Podemos conservar la expresión “base empírica” de una teoría pero únicamente para referirnos a los términos que describen aquello que es explicado por la teoría. Así Sellars señala que el vocabulario no teórico que aparece en las reglas de correspondencia puede ser teórico para otras teorías (Sellars 1961). De este modo, la distinción teórico / no teórico se vuelve relativa a una teoría y la distinción teórico y no teórico, y observable y no observable se vuelven distintas y no necesariamente coextensivas (Putnam

1962). Sin embargo, al desacoplar estas distinciones, se pierde el único criterio que permitía determinar la distinción en el enfoque clásico: la observabilidad. ¿Sobre qué bases distinguiremos entre términos teóricos y no teóricos en una teoría? Hempel caracteriza a los términos teóricos para una teoría como términos introducidos por esa teoría y a los no teóricos para una teoría como términos disponibles con anterioridad (Hempel 1966; 1970). Esta forma de encarar la distinción, no parece satisfactoria. No parece que lo esencial a un término no teórico para una teoría sea el haber estado disponible con anterioridad. De hecho, parece posible, aunque tal vez improbable, que un científico proponga una teoría con todos sus términos no lógicos nuevos. Si previamente a Newton nadie hubiera propuesto el concepto de aceleración, de todos modos en la mecánica clásica se podría seguir clasificando tal concepto como no teórico, como aquello que es explicado, y a los conceptos de fuerza y masa como teóricos, como explicativos de las aceleraciones⁴. Por este motivo utilizaré la forma en que en el estructuralismo se elucida esta distinción de manera más sistemática.

En el estructuralismo se rechaza la distinción tradicional teórico / observacional. Esta distinción encerraría en realidad dos distinciones distintas: teórico y no teórico, y observacional y no observacional. De las dos distinciones sólo conserva la primera, pero, como veíamos, relativizada a una teoría dada⁵. Como explica Moulines en *Pluralidad y recursión* (1991, pp. 186-199), frente al *operacionalismo*, que hace equivaler el significado de un término teórico a los procesos físicos que pueden asociarse a él, y frente al *holismo semántico radical*, que sostiene que el significado de un término teórico viene determinado por toda teoría en la que aparezca dicho término, se sostiene un *holismo moderado*. Habría términos que dependen semánticamente de una teoría dada T , los términos T -teóricos, y otros que no dependerían semánticamente de T , que podrían depender semánticamente de otra teoría y que servirían para contrastar T , los términos T -no teóricos. Que un término dependa semánticamente de una teoría dada T quiere decir que para la determinación del concepto que expresa siempre es necesario suponer la validez de las leyes de T , en cuyo caso estaríamos frente a un término T -teórico. Un término T -no teórico sería aquel que expresa un

⁴ Puede ser que un ejemplo real de esta situación sea la genética mendeliana. Se puede pensar que la 'base empírica' de la genética mendeliana fue propuesta por el mismo Mendel, porque su tratamiento de la forma en que se heredan los rasgos es matemáticamente novedoso (Lorenzano 1995).

⁵ Las razones por las que se rechaza la distinción teórico / observacional por inadecuada para la tarea de reconstruir las teorías científicas y sus bases empíricas se pueden encontrar, por ejemplo, en (Balzer, Moulines & Sneed 1987, p. 48).

concepto para cuya determinación no siempre es necesario presuponer las leyes de *T*. Determinar un concepto, en caso de que sea cualitativo, es determinar si se aplica a un objeto particular dado, y en el caso de que sea cuantitativo, determinar el valor de la magnitud para el objeto (Díez & Moulines 1997, pp. 354-356). Así, la razón por la cual el concepto aceleración en la mecánica clásica es no teórico, no es porque estuviera disponible con anterioridad, sino porque para aplicarlo no es necesario utilizar las leyes de la mecánica clásica, mientras que los conceptos de fuerza y masa es imposible aplicarlos sin presuponer las leyes de la mecánica clásica.

Pues bien, la introducción de toda esta herramienta metateórica me permite afirmar que el concepto de adecuación, en la teoría de la selección natural, aunque diste de ser directamente observable, cumplirá el papel de un concepto no teórico. Esta perspectiva, además, cumplirá un rol fundamental en los capítulos subsiguientes.

Todavía no he dicho nada acerca de cuáles sean los términos teóricos de la teoría de la selección natural darwiniana, sólo he afirmado que “adecuación” forma parte del vocabulario no lógico de la selección natural y que se trata de un término no teórico para la teoría de la selección natural. El argumento que he esgrimido a favor de estas dos afirmaciones consistió en señalar que las adecuaciones era lo que Darwin quería explicar con la teoría. No considero que tal argumento sea suficiente. La aceptación de tales afirmaciones dependerá, principalmente, de lo fructífero de la elucidación general de la teoría de la selección natural que presentaré a lo largo de los siguientes capítulos.

IV

Aplicación del concepto de adecuación

¿Cómo se determina la extensión del concepto de adecuación, dado que el hecho de que sea no teórico en la selección natural implica que puede ser determinado en su ausencia? Esta cuestión es importante y nada clara ni en la literatura evolutiva actual ni en el mismo Darwin.

Una opción que se puede encontrar en varios autores que intentan establecer alguna distinción similar a la que yo propongo entre adaptaciones y adecuaciones, es caracterizar o definir “adecuación” como un rasgo que beneficia actualmente a su portador en la reproducción

diferencial, pero del cual no se conoce su origen histórico. Vimos que en esto están pensando Gould y Vrba (1982). Si bien esta propuesta es cercana a la mía porque permite utilizar el término “aptación”, que es el que ellos proponen, para referirse a los fenómenos a ser explicados por la selección natural, creo que esta no es la forma adecuada de caracterizar la forma en que Darwin considera a las adecuaciones por tres razones⁶.

La primera consiste en señalar que es posible imaginar rasgos que perjudiquen actualmente a sus portadores y que hayan sido originados por selección natural. Es posible encontrar historias selectivas para adecuaciones que hoy perjudican a sus poseedores. Puedo explicar con la teoría de la selección natural la presencia de pelo en el último de los acalorados *mamuts* luego del fin del período glaciario, aunque ese pelo pudiera ser una de las razones de la extinción de la especie. Si es así, y si la función de la selección natural consiste, como yo creo, en encontrar historias adaptativas a las adecuaciones, tengo que poder caracterizar ese rasgo perjudicial como una adecuación. Por supuesto, estoy obligado a dar esta respuesta por la forma en que estoy caracterizando a la teoría de la selección natural.

La segunda razón refuerza la primera, pues, creo que si nos preguntamos cuáles eran los rasgos que excitaban tanto la admiración de Darwin por la perfección de estructura y por su coadaptación, la respuesta “los que benefician actualmente a sus portadores en la reproducción diferencial” es insatisfactoria. Pues el enorme tamaño de un fruto de un árbol en el Amazonas, que alguna vez permitió que los grandes mamíferos ahora extinguidos esparcieran sus semillas, y que hoy podría implicar un gasto de energía innecesario y por lo tanto perjudicar al árbol en la reproducción diferencial, no excita menos la admiración del biólogo atento de lo que lo hubiera hecho en el pasado, cuando incrementaba su éxito en la reproducción diferencial. La perfección de estructura y la coadaptación de las que habla Darwin parecen independientes conceptualmente del éxito actual en la reproducción diferencial aunque se encuentre relacionada fácticamente en muchos casos.

⁶ Esto no debe ser considerado como un error de Gould y Vrba. Su intención difiere de la mía. Ellos están intentando distinguir las adaptaciones de las exaptaciones, rasgos hoy funcionalmente útiles que emergen como un epifenómeno de estructuras originalmente no adaptativas o adaptativas pero con una función diferente a la actual. Así “aptación” refiere a un rasgo que proporciona ventaja reproductiva a sus portadores, y que si fue seleccionado por su función actual, puede ser llamado “adaptación”, si su origen, en cambio, se debe a la selección por otra función, o en su origen no tuvo nada que ver con la selección natural, se trata de una exaptación. No relacionaré esta distinción con la mía de manera exhaustiva, sino que simplemente señalaré la necesidad que encuentran los autores de postular un concepto más descriptivo, y uno que toma en cuenta el origen histórico. En esto solamente se parecen ambas distinciones.

Hasta aquí las objeciones no son inevitables, pues se podría mejorar la caracterización de adecuación del siguiente modo. Como una adecuación sólo incrementa el éxito reproductivo en un ambiente particular –en otro ambiente podría ser perjudicial– basta con aclarar que el ambiente en el que se incrementa el éxito reproductivo podría ser pasado. Eso permitiría llamar adecuaciones tanto al pelo de los mamuts como a los enormes frutos de los árboles mencionados. La siguiente objeción, sin embargo, muestra que este camino tampoco es adecuado.

La tercera razón tiene que ver con la forma en que el mismo Darwin pensaba las adecuaciones y se relaciona con un tema de suma importancia como la refutabilidad de la teoría, cuestión que se tratará extensamente en el capítulo 8. En varios casos Darwin señala que de comprobarse ciertos hechos la teoría que propone se vería refutada. Como Darwin no es demasiado claro a la hora de presentar sus teorías, muchas veces lo refutado no es la selección natural, sino, por ejemplo, la tesis de que todos los organismos vivos tienen un origen común, o el gradualismo, independientes conceptualmente de la selección natural (Mayr 1991) aunque relacionadas e imprescindibles en el enfoque general darwiniano y en su argumento general. Sin embargo, un caso en el que se señala una posible refutación de la selección natural nos interesa para la cuestión presente.

Si se pudiese probar que una parte cualquiera del organismo de una especie ha sido formada para ventaja exclusiva de otra especie, esto destruiría mi teoría, pues esta parte no podría haber sido producida por selección natural (Darwin 1872, p. 148).

Un ejemplo de esto lo constituiría la idea de que la belleza en los seres vivos ha sido creada para nuestro disfrute estético:

Con respecto a la creencia de que todo ser orgánico ha sido creado bello para el deleite del hombre, creencia que, como se ha dicho, es subversiva para toda mi teoría...(Darwin 1872, p. 147).

Como veremos más adelante, los únicos mecanismos que producen adecuación, según Darwin, son la selección natural y el uso y desuso en conjunción con la herencia de caracteres adquiridos. Ninguno de estos mecanismos puede explicar una adecuación que beneficie exclusivamente a otra especie. Darwin dedicó mucho espacio a lo largo de sus publicaciones a reducir toda adecuación a estos dos mecanismos. Ahora bien, si es así, es bastante

obvio que no podemos caracterizar a las adecuaciones como aquellas que benefician a su portador en la reproducción diferencial. Tienen que ser posibles conceptualmente adecuaciones que benefician, en todo caso, a otras especies (aunque, en el caso de la belleza, ni siquiera parece mejorar el éxito en la reproducción diferencial de otra especie). Si toda adecuación se definiera a priori como rasgos que benefician a sus portadores actualmente en la reproducción diferencial, independientemente de su origen histórico, este posible caso refutatorio sería inviable. Hay que encontrar, por lo tanto, otra manera de caracterizar a las adecuaciones.

No pretendo tratar aquí este tema en toda su complejidad, pero puedo sugerir basado en la lectura del *Origen* cuáles podrían ser las condiciones de un rasgo para que pueda ser considerado una adecuación.

...cómo las innumerables especies que habitan este mundo han sido modificadas hasta adquirir la perfección de estructura y co-adaptación que justificadamente tanto excita nuestra admiración (Darwin 1859, p. 3).

¿Cómo todas esas exquisitas adaptaciones de una parte de la organización a la otra o a las condiciones de vida, o de un ser orgánico al otro han sido perfeccionadas? (Darwin 1859, p. 60)

Podemos, al menos, seguramente concluir que esas influencias [cambio de condiciones de vida] no pueden producir las muchas sorprendentes y complejas co-adaptaciones de estructura entre diferentes seres orgánicos que vemos por toda la naturaleza. (Darwin 1859, p. 132)

En estas citas, en las que Darwin pretende mostrar la necesidad de la selección natural dada la insuficiencia de otros mecanismos evolutivos, aparecen varias características de las adecuaciones, algunas de las cuales son metafóricas: perfección de estructura, complejidad y, lo que más repite, co-adaptación, que incluye co-adaptaciones entre distintos organismos vivos, entre distintas partes del organismo vivo y entre el organismo vivo y las condiciones de vida. Todas estas expresiones son ilustradas con la minuciosidad propia de un naturalista avezado con ejemplos de la monstruosa complejidad de las relaciones interdependientes entre diversos organismos vivos.

No es difícil ver la influencia de los teólogos naturales sobre los argumentos darwinianos acerca de la necesidad de la selección natural,

Al examinar la estructura del reloj hallo en él que las partes de que se compone han sido hechas unas para otras y con determinado objeto; que ese objeto es el movimiento; y que ese movimiento se dirige a señalar las horas... Veo que está proporcionado el calibre de estas ruedas a que en tiempo determinado se muevan las manecillas con perfecta regularidad sobre la carátula; que las ruedas son de un metal que no oxida, y los muelles de un material muy elásti-

co...Forzoso es que esta máquina sea obra de uno o de muchos artífices, que estos artífices existiesen antes de fabricarla; y que al fabricarla se propusiesen el resultado de ella que estoy observando (Paley 1802, pp.1-3) .

Este es el argumento del diseño, casi tan viejo como la filosofía, que indicaba la existencia de un creador de los organismos vivos de manera bastante convincente hasta que Darwin y Wallace propusieron un mecanismo evolutivo que explicaba la existencia de rasgos que exhibían ciertas funciones y cuya función no había sido buscada por ninguna voluntad inteligente. El argumento de Paley y el de Darwin tienen en común el señalamiento de que existe un fenómeno en la naturaleza que requiere explicación, la existencia de adecuaciones, aunque difieren en la explicación brindada. La forma en que caracterizan este fenómeno es casi idéntica. Se pueden encontrar en los organismos vivos muchos de los rasgos que encontramos en un reloj.

¿Cuáles son las características del fenómeno a explicar? Se puede sostener que lo que caracteriza a las adecuaciones es exhibir una función. Esto no queda claro en los fragmentos de texto de Darwin que he venido citando, pero sí en los ejemplos que los ilustran, y está presente de manera clara en los textos de Paley. A describir las funciones de los rasgos los naturalistas se habían dedicado desde mucho antes que Darwin e independientemente de sus creencias creacionistas, fijistas o evolucionistas. Esto nos daría la independencia de la selección natural que buscábamos. Aunque, como dijimos antes, hay ciertas funciones de rasgos de ciertas especies, como las que benefician a los humanos sin nada a cambio, que un creacionista está dispuesto a conceder y que un evolucionista no, con lo cual entre los darwinistas y los teólogos naturales habría cierta inconmensurabilidad empírica. Algunos, entre ellos Darwin y Paley, agregan a la característica anterior la complejidad. Sería astronómicamente improbable que estos rasgos tan complejos surgieran por las causas naturales conocidas (descontando la acción del uso y desuso y de la selección natural, por supuesto). El viento podría moldear las rocas cordobesas hasta que se asemejen desde ciertas perspectivas a un rostro humano, pero no podrían moldear las caras de los cuatro presidentes norteamericanos en el monte Rushmore, y mucho menos, el más simple de los seres vivos que conocemos (Dawkins 1996). Más adelante definiré “adecuación” como un rasgo que cumple de manera suficientemente efectiva determinada función, sin referencia alguna a la complejidad.

Esto es simplemente una ilustración de la independencia semántica de la adecuación con respecto a la selección natural, de que Darwin aceptaría tal independencia y de cómo esta independencia permitiría explicar mejor las relaciones entre Darwin y la teología natural, pero de ningún modo pretende ser un análisis exhaustivo de la cuestión. Basta para seguir adelante lo que alcanza para Darwin: es claro para cualquiera, y de manera preteórica, que ciertos rasgos de los organismos vivos asombran y requieren de una explicación especial, que cumplen ciertas funciones, y que lo hacen de manera más o menos efectiva. La determinación de cuáles sean esos rasgos es, consecuentemente, independiente de la selección natural, al menos en algunos casos. Por supuesto, puede despertar sospechas esta utilización del concepto de función, tan discutido en filosofía. Insisto que no es tema de este trabajo elucidar esta cuestión. Los biólogos pueden determinar fácticamente que el pico de cierta especie de pinzones tiene la función de romper la cáscara de ciertos frutos. Existen formas de contrastar esta hipótesis y supondré en este trabajo que de hecho se llevan delante de manera exitosa estas identificaciones.

Hago, de todos modos, un breve comentario acerca del concepto de función. Muchos han intentado definir tal concepto por medio de la selección natural, con la intención de sacárselo de encima. La selección natural constituiría una explicación mecanicista que permitiría definir el concepto de función de manera mecanicista. La biología de este modo, podría utilizar el concepto de función sin que se la acuse de pregalileana. Como es bien sabido, un término definido es eliminable del lenguaje en el que se lleva a cabo la definición.

Un ejemplo de esta posición es la propuesta por Wright (1976) quien caracteriza a la función del siguiente modo: decir que un órgano tiene cierta función, consistiría en afirmar algo acerca de su origen. Decir que x es la función de Z es decir que X está ahí por Z o que hacer Z es la razón de que X esté ahí. En muchos casos, la causa de que determinado órgano esté ahí, es la selección natural. Así, si decimos el pico del pinzón tiene la función de romper la cáscara de cierto fruto, lo que estaríamos diciendo (nótese que se elimina el concepto de función) es que los pinzones tienen ese pico porque en el pasado los pinzones que lo tenían y que podían romper la cáscara de esos frutos tuvieron éxito en la reproducción diferencial.

Pero si tengo razón, lo que se pierde bajo este enfoque es que la teoría de la selección natural se propuso para explicar las adecuaciones, y por eso, las adecuaciones (los rasgos que

cumplen una función efectivamente) deben poder determinarse con independencia de ella. De hecho, las funciones se determinan desde mucho antes de que la teoría de la selección natural fuese propuesta (Sober 2000, p. 87). Puede ser que el enfoque de Wright sea útil con ciertos fines, pero no sirve para determinar el concepto de función utilizado para caracterizar la 'base empírica' de la teoría de la selección natural. Es necesario algún enfoque alternativo, como el de Cummins (1975), que caracterice la función en prescindencia de dicha teoría.

V

Conclusión

He tratado de sostener que el concepto de adecuación es un término no lógico de la selección natural darwiniana, y que además es no teórico para esa teoría. He dejado indeterminado si se trata de un término primitivo o definido en esa teoría. El argumento más importante que he esgrimido a favor de esta posición es que son las adecuaciones lo que Darwin pretendía explicar con la selección natural. Muchos autores coinciden con el punto de vista de que la selección natural, en cualquiera de sus versiones, tiene como meta explicar las adecuaciones (p. e. Dawkins 1983; Maynard Smith 1969). No puedo más que acordar con Maynard Smith en su comentario acerca del concepto de adecuación que él caracteriza como complejidad adaptativa:

Puede parecer irregular...el que comencemos la formulación de una teoría evolutiva introduciendo un término que no podemos definir de un modo completo. No veo, sin embargo, posibilidad de evitar esta situación. Si los organismos no fuesen a la vez complicados y adaptados, la materia viviente no diferiría de la materia inerte, y la teoría evolutiva quedaría entonces sin un contenido que explicar (Maynard Smith 1969, p. 296).

Capítulo 2

La selección natural como conjunto de hechos e inferencias

El objetivo principal de este capítulo consiste en mostrar que la reconstrucción realizada por varios autores basada en el argumento presentado en los primeros capítulos de *El Origen* no es adecuada. En la primera parte del capítulo presento el argumento de Darwin. En la segunda presento la reconstrucción de la selección natural basada en tal argumento. En la tercera presento las razones por las cuales considero que tal reconstrucción no es adecuada.

I

El argumento de Darwin

Darwin presenta la Selección natural en el capítulo IV del *Origen* del siguiente modo⁷,

Hágase una idea del inagotable número de peculiaridades extrañas en las que varían nuestras producciones domésticas y, en menor grado, aquellas de la naturaleza; y de cuán fuerte es la tendencia hereditaria. Bajo domesticación, puede decirse verdaderamente que la organización entera se vuelve plástica en cierto grado. Hágase una idea de lo infinitamente complejas y lo ceñidas que son las relaciones mutuas de todos los seres orgánicos entre ellos y con sus condiciones físicas de vida. ¿Podría, entonces, considerarse improbable, en vista de las variaciones útiles al hombre que han indudablemente ocurrido, que otras variaciones útiles de alguna manera a cada ser en la gran y compleja pelea por la vida hayan ocurrido en el curso de miles de generaciones? Si esto ocurre, ¿podemos dudar (teniendo en cuenta que nacen muchos más individuos de los que pueden sobrevivir) que los individuos que tengan cierta ventaja, aunque sea leve, sobre los otros, tendrán la mayor probabilidad de sobrevivir y de procrear su clase? Por el contrario, podemos sentirnos seguros de que cualquier variación en el más mínimo grado perjudicial será rigurosamente destruida. A esta preservación de variaciones favorables y el rechazo de las perjudiciales la llamo Selección natural (Darwin 1859, pp. 80-81).

Es decir, dado que se producen variaciones, que éstas son generalmente heredables y lo intrincadas y ajustadas de las relaciones de los organismos con su medio, la más mínima variación en un organismo, si es útil en la lucha por la existencia producto de que nacen más organismos de los que pueden sobrevivir, mejorará la probabilidad de supervivencia y de procreación del organismo, o, lo que es lo mismo, el organismo se verá favorecido por la selección natural, que provocará la propagación del rasgo (ver fig. 1).

⁷ He elegido esta cita en el que aparece el argumento darwiniano por ser bastante completa, pero no es la primera vez que aparece en el *Origen*. La primer aparición del argumento se puede encontrar en (Darwin 1859, pp. 4-5)

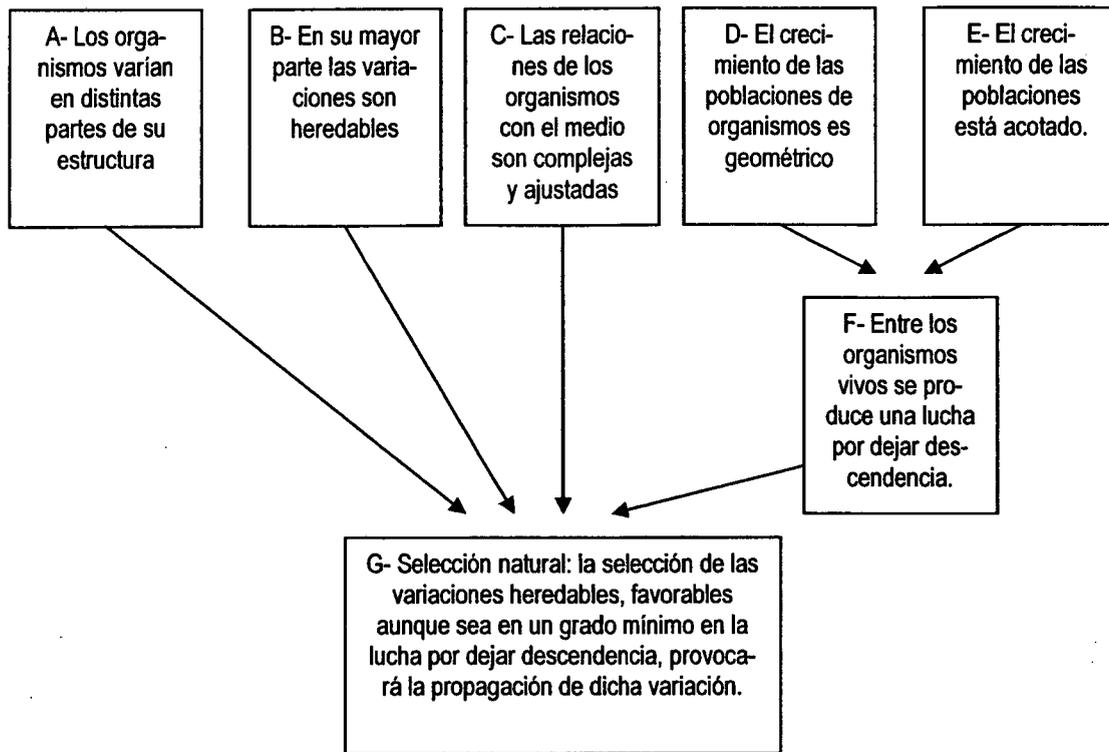


Fig. 1 – Argumento tal como figura en el Origen de las especies de Darwin

Darwin consideraba a este conjunto de inferencias un argumento que incrementaba, junto con la analogía con la selección artificial, la probabilidad de que la selección natural ocurriera (Gayon 1998, p. 23).

El principio de selección natural puede ser visto como una mera hipótesis, pero se vuelve probable en algún grado por lo que positivamente sabemos acerca de la variabilidad de los seres orgánicos en estado de naturaleza, por lo que positivamente sabemos acerca de la lucha por la existencia y la consecuente casi inevitable preservación de las variaciones favorables, y por las formación analógica de razas domésticas (Darwin 1883, v. I p. 9).

Conocer la verdad de los enunciados de los que la selección se infiere en el argumento en cuestión, incrementaría la probabilidad de la hipótesis de la selección natural, es decir, las inferencias no serían deductivas. Sin embargo, tal vez bajo la influencia del enfoque de la concepción enunciativista de las teorías científicas característico de la concepción heredada de acuerdo con la cual las teorías científicas son conjunto de enunciados deductivamente relacionados, muchos autores han presentado este argumento más o menos modificado co-

mo la estructura de la teoría de la selección natural considerando, en consecuencia, a las inferencias en cuestión como deductivas.

II

Selección natural como un conjunto de hechos e inferencias

Un ejemplo de reconstrucción de la selección natural en base al argumento darwiniano mencionado es el modo en que Julian Huxley presenta a la selección natural como un conjunto de hechos observables en la naturaleza e inferencias deductivas a partir de ellos (Huxley 1942, pp. 13-18) (ver Fig. 2). Al principio presenta a estos hechos como aquellos sobre los cuales se basa la selección natural, con lo cual, salvo porque sostiene que las inferencias son de carácter deductivo, se asemejaría a la interpretación de Darwin de este conjunto de inferencias como un *argumento a favor* de la selección natural, pero luego explícitamente se refiere a ese conjunto de inferencias como una *formulación* de la teoría de la selección natural (Huxley 1942, p. 16).

En su reconstrucción de la teoría de la selección natural, Huxley elimina la premisa C (fig. 1). Tal premisa no aparece en ninguna de las reconstrucciones que examinaremos. Además distingue entre la selección natural en sentido estricto, que incluye la selección de variaciones heredables, y la selección natural en sentido amplio, que consiste en la selección de cualquier tipo de variación. De las dos, sostiene Huxley, sólo la primera tendría relevancia para el cambio evolutivo.

Otra interpretación del argumento darwiniano como la estructura de la teoría de la selección natural la podemos encontrar en varios textos de Mayr (1982, pp. 479-481; 1991, p. 72; 2001, p. 116). En los distintos textos hay variaciones, pero ninguna es demasiado importante.

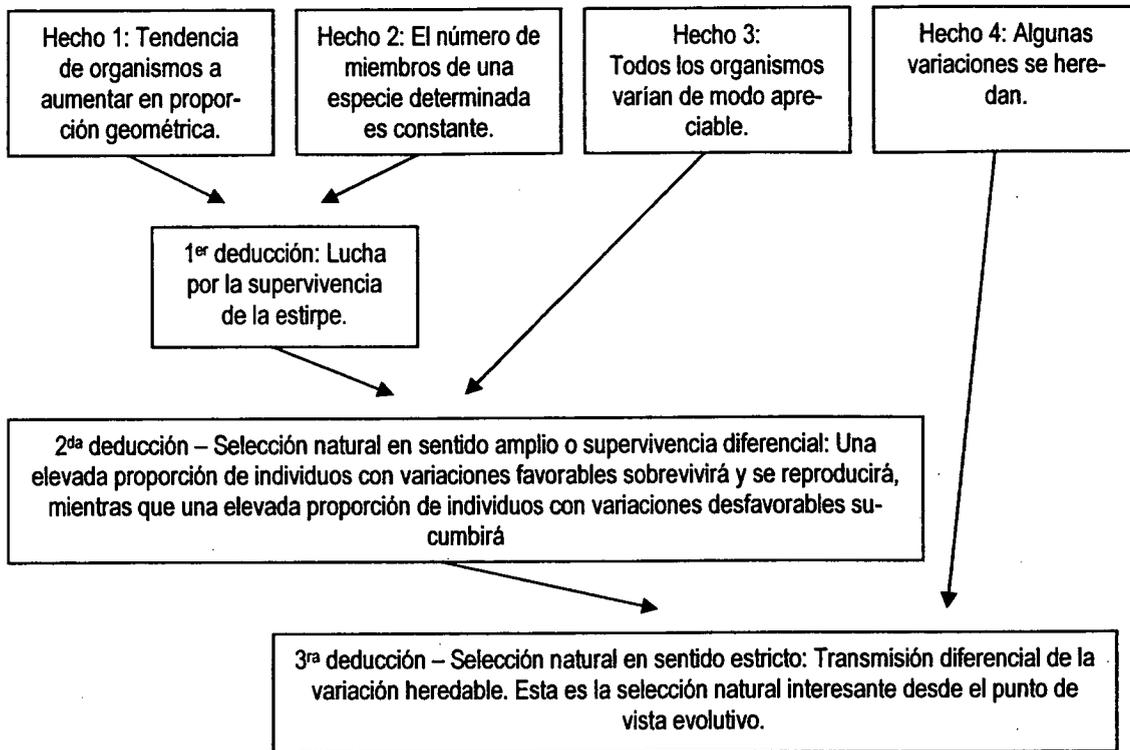


Fig. 2 – Selección natural según Julian Huxley.

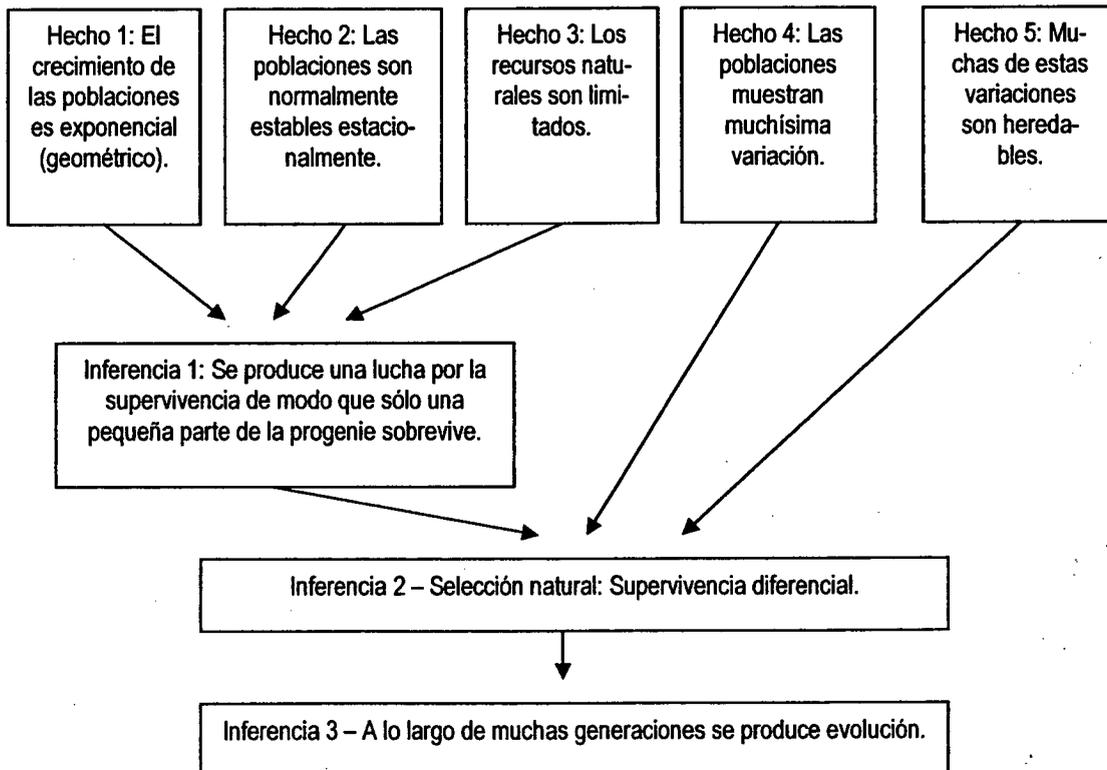


Fig. 3 – Selección natural según Mayr.

A veces Mayr es igual de ambiguo que Huxley acerca de si este conjunto de inferencias deductivas constituyen o no la estructura de la selección natural. En *One Long Argument* (1991, p. 479) y en *What Evolution Is* (2001, p. 116) las presenta como “El modelo explicativo de Darwin” pero en *The Growth of Biological Thought* se refiere a tal estructura como “La lógica de la teoría de la selección natural” (1982, p. 72). Si bien hay diferencias con la reconstrucción de Huxley, no son esenciales (ver Fig. 3).

Existen innumerables ejemplos adicionales de reconstrucciones semejantes de la teoría de la selección natural⁸. Buscando el común denominador entre todas las distintas presentaciones podemos esbozar una posible reconstrucción de la teoría de la selección natural de manera enunciativa como una teoría con 4 hipótesis fundamentales (ver fig. 4).

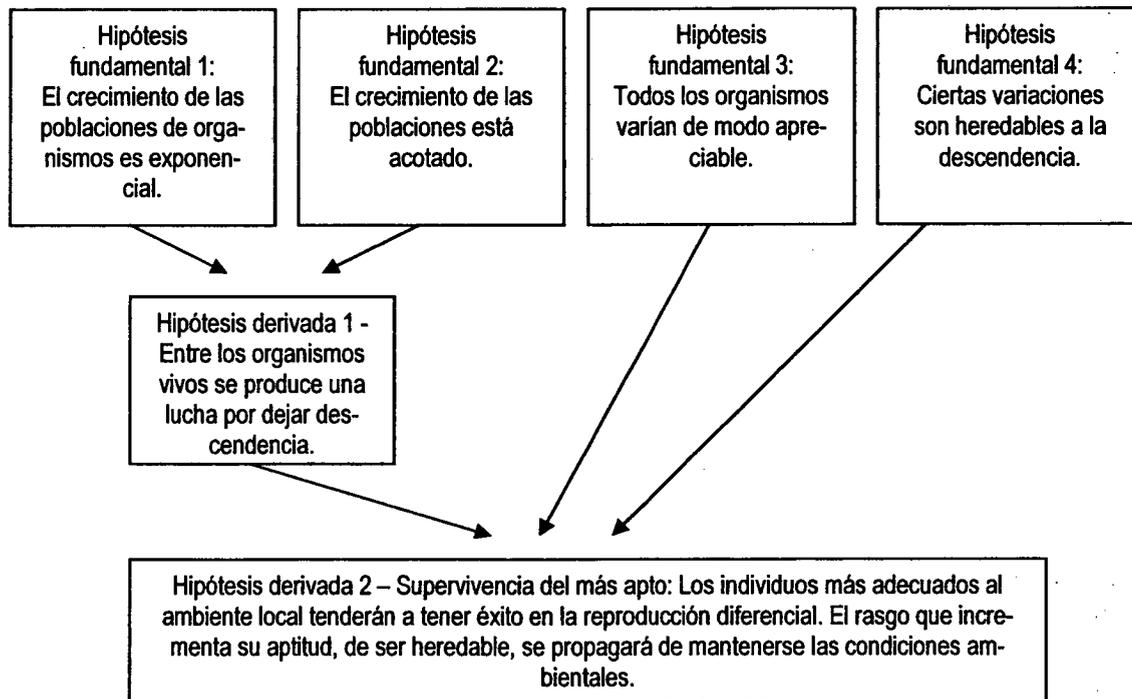


Fig. 4 – Común denominador de todas las reconstrucciones analizadas.

He introducido algunas modificaciones sobre las versiones analizadas. En particular llamaré a la hipótesis derivada 2 con la expresión spenceriana de “supervivencia del más apto” en lugar de “selección natural” para evitar la desprolijidad de que en la estructura de la se-

⁸ Ghiselin (1969), Klimosvky (1994), Lewontin (1978), Ospovat (1981), Ruse (1979), entre otros.

lección natural la selección natural sea una hipótesis derivada. Prefiero conservar el nombre “selección natural” para referirme al mecanismo que opera en la naturaleza. Darwin consideraba a estas dos expresiones “supervivencia del más apto” y “selección natural” sinónimas, pero Darwin no cometía esta desprolijidad puesto que, como expliqué al comienzo, no consideraba que ésta fuese la estructura de la teoría de la selección natural. Que la selección natural sea inferida, como se puede ver en la figura 1, es una pista de que no se trata de la estructura de la teoría de la selección natural sino de un argumento a favor de que este mecanismo opera efectivamente en la naturaleza. Eliminé la estabilidad de las poblaciones de Mayr puesto que la considero innecesaria para la ocurrencia de la lucha por la existencia. Es más bien un argumento utilizado por el mismo Darwin para convencernos de que la lucha por la existencia ocurre en la naturaleza. También he quitado de la estructura al enunciado que aparece como C en la reconstrucción del argumento de Darwin en la figura 1. Tiene que ver más, creo, con el carácter convincente del argumento (hasta la más leve variación puede desequilibrar la balanza en la reproducción diferencial) que con un aspecto esencial de la teoría de Darwin. También podría estar relacionado con el carácter gradualista de la evolución según Darwin, hipótesis que se puede, en el orden del análisis, entender como independiente, tal como sostiene Mayr (1991, pp. 35-38). En adelante daré diversas razones por las cuales considero que esta reconstrucción de la selección natural no es adecuada. Llamaré a la esta reconstrucción “teoría de la selección natural como hechos e inferencias”.

III

La inadecuación de la reconstrucción de la teoría de la selección natural como hechos e inferencias

Se puede considerar todo el primer capítulo de esta tesis un argumento en contra de esta formulación de la teoría de la selección natural. Pues, como se puede ver, el concepto de adecuación no aparece de ningún modo entre las hipótesis fundamentales, y no se ve modo alguno de definirlo a partir de los conceptos que aparecen en dichas hipótesis. También se pueden esgrimir críticas a la concepción heredada supuesta en la reconstrucción. Mi estrategia consistirá en presentar críticas internas a esta reconstrucción.

La primera razón por la que creo que la reconstrucción como hechos e inferencias es inadecuada es por la forma en que se caracteriza y se obtiene la hipótesis derivada 1 (ver fig. 4), normalmente conocida como “lucha por la existencia”. Inmediatamente después de presentar la lucha por la existencia Darwin aclara que utiliza la expresión “lucha por la existencia” de un modo metafórico (Darwin 1859, pp. 62-63). Debe incluir, principalmente, el éxito por dejar descendencia y además, se debe aplicar, por ejemplo, a la lucha entre las diversas plantas frutales por atraer a los pájaros para que diseminen sus semillas. Es decir, Darwin ofrece un ejemplo, el de la lucha por la supervivencia entre organismos vivos en un estado de falta de recursos, y luego nos pide que abstraigamos para acceder a lo que él quiere llamar “lucha por la existencia” metafóricamente. Que los científicos no siempre formulan explícitamente las leyes y teorías que utilizan no es novedad. La forma en que se incorporan las teorías científicas, como bien sostenía Kuhn, es a través de ejemplares paradigmáticos (Kuhn 1962, cap. 5). Lo que ofrece Darwin es un ejemplar, un caso (formulado de manera general) en el que funcionaría la selección natural. La pregunta que cabe hacerse es ¿hasta dónde hay que llevar tal abstracción? ¿Es necesaria para el funcionamiento de la selección natural la escasez de recursos? Creo que si se considera al éxito en la lucha por la existencia provocada por la escasez de recursos sólo como una de las diferentes formas en las que puede funcionar la selección natural se permite explicar de un modo más claro las relaciones que hay, por ejemplo, entre la selección natural y la sexual. Como se verá en el capítulo 6, hay buenas razones para considerar a la selección sexual un caso de la natural. Si es así, la reconstrucción de la teoría de la selección natural como hechos e inferencias presentada sería una reconstrucción de un caso de selección natural, tal vez de una ley especial, y no de la teoría de la selección natural más general, y por lo tanto sería inadecuada. De todos modos, la crítica no es devastadora, pues parece posible reformular esta reconstrucción de modo de atrapar a la formulación más general de la selección natural.

Kitcher propone una crítica contra esta reconstrucción basada en la historia de la ciencia, en la cual me basaré para esgrimir una segunda crítica, que considero más fuerte (Kitcher 1993, pp. 34-37). Según él, de manera legítima y más o menos tácita, historiadores y filósofos de la ciencia aceptan el supuesto de que los principios de una nueva teoría son enuncia-

dos introducidos por esa teoría y su aceptación es más difícil que sus consecuencias⁹. Una parte central de la defensa de dichos principios consiste en señalar que de ellos se deducen enunciados aceptados por la comunidad científica que son los que se quiere explicar con tales principios. En la reconstrucción de la teoría de la selección natural como hechos e inferencias la situación se invierte. Las hipótesis fundamentales eran aceptadas por casi cualquiera mientras que la hipótesis derivada 2, no¹⁰. Por supuesto, bien sería posible desestimar el argumento histórico atribuyendo a la necedad de los científicos de la época la causa de que no aceptaran un enunciado que se deducía de sus propias creencias. Es mi intención mostrar que es posible aceptar los supuestos principios sin aceptar la supervivencia del más apto, la supuesta hipótesis derivada 2. Pretendo replantear el argumento sugerido por Kitcher de un modo más sistemático.

Asumamos por mor del argumento una distinción teórico-observacional ingenua e intuitiva que nos permita diferenciar entre generalizaciones empíricas –enunciados generales sin términos teóricos– y enunciados teóricos –enunciados en los que aparecen términos teóricos–. Si la reconstrucción de la teoría de la selección natural como hechos e inferencias fuese correcta, la teoría de la selección natural sería una teoría en la que no se propondría ningún término teórico¹¹, pues sus hipótesis fundamentales son generalizaciones empíricas y, como es bien sabido, la deducción no es ampliativa, no puede introducir nuevos términos; de enunciados empíricos no se puede deducir un enunciado teórico¹². ¿Puede considerarse al principio de supervivencia del más apto una generalización empírica? Intentaré mostrar que no.

Recordemos que lo que se quiere explicar es la adecuación de ciertos rasgos de organismos vivos a su ambiente. Desde diversas posturas creacionistas se explicaba la adecuación de

⁹ En muchos casos es más fácil aceptar los axiomas de un sistema axiomático que sus teoremas, esto es claro, por ejemplo, en el caso de las geometrías euclídeas, en donde los axiomas son mucho más fáciles de entender que muchos de sus teoremas. Sin embargo aquí no me preocupa la cuestión del efecto de la dificultad de comprensión de estos principios en su aceptación, puesto que todos los principios de la selección natural son sencillos de comprender. La dificultad de comprensión del principio de supervivencia del más apto (hipótesis derivada 2 en la fig. 4) no es una explicación posible de por qué se rechazaba una hipótesis derivada de hipótesis que se aceptaban.

¹⁰ He simplificado algo el argumento de Kitcher. En realidad él cree que la hipótesis derivada 2 también es fácilmente aceptable y que en todo caso lo que se ponía en duda era su significación, que parece tener que ver, más bien, con su alcance, o poder explicativo. Creo que de todos modos, la idea de que la hipótesis derivada 2 es más difícil de aceptar que las hipótesis fundamentales se encuentra sugerida en el texto.

¹¹ Algunos autores que sostienen explícitamente esto son Putnam (1962) y Klimovsky (1994, pp. 185-186).

¹² Salvo por la regla lógica de la introducción de la disyunción. Pero no es el caso.

tales rasgos al ambiente postulando que habían sido diseñados por algún tipo de diseñador con determinados fines. ¿Cómo se explica la adecuación de estos rasgos con la selección natural? Sosteniendo que son adaptaciones, es decir, que estos rasgos se han esparcido en la población a la que sus poseedores pertenecían por haber incrementado su éxito en la reproducción diferencial en el pasado.

Decir que un rasgo está adecuado al ambiente ya es dar una descripción teórica de la observación. Los naturalistas, desde mucho antes que Darwin, se han dedicado a describir las adecuaciones de los organismos a su ambiente. Decir que un rasgo adecuado constituye una adaptación es decir algo acerca de su origen en el tiempo, y por lo tanto, está todavía más cargado teóricamente. Describir un rasgo adecuado al ambiente como una adaptación, es como describir una depresión geológica como un cráter meteorítico. Al describir una depresión como un cráter meteorítico se dice que fue formado por el impacto de un meteorito, es decir, se está diciendo algo acerca de su origen histórico que, aunque pueda ser considerado observable, puesto que surge de procesos directamente observables en caso de que nos hubiéramos encontrado en el lugar y el tiempo del impacto, no han sido observados de hecho¹³. Los positivistas lógicos, preocupados por establecer una distinción entre enunciados observacionales y enunciados teóricos, considerarían a un enunciado como “las plumas del Archaeopteryx son verdes” como observacional (Hempel 1950). Probablemente también considerarían al concepto “cráter” como observacional. Esto se debe a que su preocupación fundamental era acerca del significado empírico de un enunciado. Si hubiéramos estado en el lugar y tiempo indicado podríamos haberlo verificado directamente. Independientemente de que esta formulación sea o no problemática, si nuestra preocupación no es acerca del significado sino de índole epistemológica, enunciados acerca de procesos que han sucedido, en algunos casos, en tiempos en los que ni siquiera existía un *Homo sapiens*, como ocurre con la formación de la gran mayoría de los cráteres de la luna y la fijación de la gran mayoría de las adaptaciones de los seres vivos, deberían ser considerados teóricos, o al menos, con más carga teórica que aquellos enunciados que son explicados por ellos, enunciados acerca de pozos en la luna y de adecuaciones en los organismos vivos. El concepto de ade-

¹³ “Galileo estudió la luna frecuentemente. Está surcada de agujeros y discontinuidades; pero decir que estos son cráteres –decir que la superficie de la luna está llena de cráteres– es insertar la astronomía teórica en las observaciones personales...Decir que una concavidad es un cráter es comprometerse con su origen, decir que su origen fue violento, rápido, explosivo...Los dibujos de la superficie de la luna serían simplemente dibujos de una esfera marcada con hoyos; pero Galileo vio cráteres” (Hanson 1958, p. 60).

cuación al ambiente, aunque difícilmente pueda considerarse directamente observable, se encuentra en la “base empírica” de la selección natural, en el sentido de que se encuentra en las descripciones con las que la teoría de la selección natural se contrasta. Si es así, el principio de supervivencia del más apto no podría surgir a partir de ninguna generalización meramente descriptiva de la experiencia así como tampoco podría llegar a una generalización en la que ocurriera el término “cráter” observando la superficie de la Luna. Uno podría haber optado por describir a la depresión geológica como una depresión tectónica (formada por movimientos tectónicos de las placas tectónicas), como un cráter volcánico (formada por la explosión de un volcán), como un cráter meteorítico (formada en el impacto de un meteorito), etc. La opción por una de estas descripciones está cargada teóricamente: sólo podemos averiguar la descripción correcta hipotéticamente, basándonos en razones empíricas indirectas. Lo mismo ocurre con un rasgo adecuado, pues podría haber surgido por otros mecanismos distintos a la selección natural, y por lo tanto, podría no tratarse de una adaptación en absoluto. Podría tratarse de una *exaptación*, por ejemplo, que incluye rasgos hoy funcionalmente útiles que emergen como un epifenómeno de estructuras originalmente no adaptativas (Gould & Vrba 1982). La hipótesis derivada 2 (fig. 4) por lo tanto, no se podría deducir de generalizaciones empíricas y la reconstrucción de la teoría de la selección natural como hechos e inferencias sería inadecuada.

Podemos plantear toda esta cuestión de un modo algo diferente. ¿Qué es lo que sí podríamos deducir de esas hipótesis fundamentales? Como se puede ver en la presentación de Mayr (fig. 3) en la inferencia 2 sólo aparece “supervivencia diferencial”. Algunos individuos dejarán más descendencia que otros y eso sería suficiente para explicar la evolución (inferencia 3). Esto no es lógicamente objetable. De los principios establecidos se puede deducir que de hecho algunos individuos dejarán más descendencia que otros. Pero lo que importa en la selección natural no es la descendencia que de hecho se ha dejado, sino la tendencia a dejar más descendencia de individuos que poseen ciertos rasgos, en virtud de la posesión de dichos rasgos. En efecto, ni para Darwin, quien sostiene que “Las variaciones que no fueran útiles ni perjudiciales no se verían afectadas por la selección natural, y serían abandonadas a un elemento fluctuante” (Darwin 1859, p. 81), ni para los biólogos actuales, es cierto que todo cambio en la reproducción diferencial se deba a la selección natural como parece sugerir la reconstrucción de Mayr. El mismo Mayr, al describir el cuadro en el

que presenta a la selección natural (semejante al de la fig. 3) dice: "...los supervivientes no son una muestra de la población recogida al azar; su supervivencia fue favorecida por la posesión de ciertos atributos que la favorecieron" (Mayr 2001, p. 117), en la terminología propuesta en este trabajo, por la posesión de *adaptaciones*. La fijación de rasgos debida únicamente al azar no es un caso de aplicación de la selección natural. Utilizando terminología de la biología evolutiva actual, la selección natural es un mecanismo evolutivo distinto de la deriva génica (la fijación de rasgos debida, por ejemplo, a errores de muestreo producidos en poblaciones muy pequeñas). Si lo que se toma en cuenta es la descendencia que de hecho se deja, todo cambio en la distribución de rasgos, incluso aquellos que no se deben a la posesión de rasgos que incrementan el éxito en la reproducción diferencial, se debería a la selección natural, que se volvería verdaderamente trivial o tautológica. Todo cambio evolutivo se debería a la selección natural, cosa que ni Darwin ni los biólogos evolutivos actuales aceptarían y, principalmente, la selección natural perdería su capacidad de explicar la adecuación de los organismos al ambiente, perdiendo con ello todo su atractivo. En el capítulo 8 me extenderé sobre el sentido en que una teoría podría ser trivial.

Puede parecer que la lectura de "aptitud" como distinta a la descendencia que de hecho se deja es anacrónica. Sin embargo Darwin tenía esto perfectamente claro:

Como nacen muchos más individuos de cada especie de los que pueden sobrevivir; y, como consecuencia, hay una lucha por la existencia frecuente y recurrente, se sigue que cualquier ser, si varía aunque sea de manera mínima de una manera beneficiosa a él mismo ... tendrá *mayor probabilidad* de sobrevivir, y, por lo tanto, de ser naturalmente seleccionado (Darwin 1859, p. 5).

Debido a esta lucha por la existencia, cualquier variación, por más ligera que sea y cualquiera sea la causa de la que provenga, si es en algún grado beneficiosa para un individuo de cualquier especie, en sus relaciones infinitamente completas con los otros seres orgánicos y con la naturaleza externa, *tenderá* a la preservación de ese individuo y *generalmente* será heredada por su descendencia (Darwin 1859, p. 61).

Pero si variaciones útiles a un organismo ocurren, con seguridad los individuos así caracterizados tendrán *mayores probabilidades* de ser preservados en la lucha por la existencia (Darwin 1859, p. 127) (las itálicas son mías).

Por supuesto, esto no es un argumento contra cualquier reconstrucción enunciativista de la selección natural. Mary B. Williams (1970; 1973b) propone una reconstrucción enunciativista de la selección natural exhaustiva y no meramente esbozada, como aparece normalmente la reconstrucción como hechos e inferencias. En su axiomatización el enunciado en

el que aparece la supervivencia del más apto (que ella llama D4) no es una hipótesis derivada sino que aparece como un axioma. El concepto de *fitness* es introducido como un primitivo, con lo cual no se le puede reprochar que aparezcan nuevos términos en hipótesis derivadas que no estaban en las hipótesis fundamentales. Si se le puede hacer a esta reconstrucción la primera de las críticas esbozadas, pues, como se puede notar en el axioma D2,

D2: Hay un límite tope para el número de organismos en cada generación de un subclan darwiniano (Williams 1970, p. 358; 1973b, p. 87),

considera esencial a la teoría la acotación del crecimiento de las poblaciones para que se produzca la lucha por la existencia. En el capítulo siguiente discutiré esta reconstrucción e intentaré mostrar que escapa de los marcos enunciativistas clásicos.

Capítulo 3

Dominio de aplicación

En este capítulo trataré la cuestión del dominio de aplicación de la teoría de la selección natural. La tesis principal es que tal dominio no es universal. Se puede dividir esta cuestión en dos alternativas. Una se refiere al dominio de aplicaciones exitosas, las aplicaciones que ya se ha mostrado que caen bajo la teoría. Otra alternativa es discutir acerca del dominio de aplicaciones pretendidas, las aplicaciones, exitosas o no, a las que se pretende aplicar la teoría. Mi tesis es la más fuerte posible, es decir, que el dominio de aplicaciones pretendido no es universal. En la parte I defenderé que el campo de aplicación de la teoría de la selección natural es restringido y expondré cómo esto me parece que invita a afrontar la tarea de reconstruirla utilizando herramientas proporcionadas por algunas de las metateorías semanticistas. También en esta parte discutiré y me diferenciaré de autores que defienden la universalidad de la teoría de la selección natural. Para discutir con éstos, y como ellos están discutiendo las versiones actuales de la teoría de la selección natural, mis argumentos no estarán restringidos, como normalmente en este trabajo, a la forma en que Darwin pensaba la selección natural, aunque también se aplican a ésta. En la parte II ofreceré razones adicionales para defender que la teoría de la selección natural darwiniana tiene dominio restringido, basadas en el pluralismo de Darwin. Trataré, sin embargo, no exagerar dicho pluralismo. Si bien Darwin es pluralista con respecto a los mecanismos evolutivos, no lo es tanto con respecto a los mecanismos evolutivos que producen adecuación. Esto también será tratado en la parte II. En la parte III examinaré la forma en que es tratada la cuestión del dominio de aplicación en la reconstrucción de Mary Williams de la teoría de la selección natural. Si bien Mary Williams caracteriza su reconstrucción como enunciativista e hipotético-deductivista, creo que el hecho de que tampoco en esta reconstrucción el dominio de aplicación sea universal, la aleja de las posiciones enunciativistas más clásicas.

I

El dominio de la selección natural no es universal

En el capítulo anterior critique la reconstrucción enunciativista de la selección natural como hechos e inferencias. Por supuesto, bien podría ocurrir que esta reconstrucción sea inade-

cuada, pero que exista la posibilidad de ofrecer una reconstrucción enunciativista alternativa adecuada. No pretendo demostrar la no existencia de tal reconstrucción, creo que tal prueba sería imposible, pero voy analizar algunas razones por las cuales considero que herramientas de las metateorías semanticistas serían más adecuadas, al menos, en el caso de la teoría de la selección natural tal como era concebida por Darwin.

Algunos autores han señalado la imposibilidad de reconstruir enunciativamente las teorías en biología por la imposibilidad de encontrar leyes universales biológicas. Por ejemplo Beatty señala que dada la contingencia de los sucesos biológicos, es imposible encontrar leyes en biología que soporten contrafácticos (1980). Beatty considera, creo que correctamente, que dada la existencia de enfoques alternativos a la concepción enunciativista, el que no podamos encontrar leyes tal como eran conceptualizadas en la concepción heredada en biología puede ser considerado, en lugar de una falencia de la biología, como una falencia de la concepción heredada. Algunos autores han señalado que esto no ocurre únicamente en Biología, sino que ocurre con casi todas las teorías científicas pertenecientes a las más diversas disciplinas (p.e. Lorenzano 1998). Quisiera proponer una razón distinta pero relacionada con ésta para optar por reconstrucciones semanticistas en el caso de la selección natural.

En la concepción enunciativista, el dominio de aplicación de las teorías es universal. Esto se refleja en la exigencia tradicional de que las leyes no hagan referencia a entidades particulares ni estén restringidas espacio-temporalmente. Aunque se rechace este tipo de caracterización de las leyes, de todos modos, las teorías, en el enfoque enunciativista, tienen un dominio de aplicación universal. La teoría de la selección natural, sin embargo, no¹⁴. Una gran cantidad de discusiones acerca de la selección natural tienen que ver con su dominio de aplicación. Algunos, como Dawkins, han defendido un darwinismo universal, como ya he mencionado, que consiste en afirmar que toda adecuación al ambiente es una adaptación (rasgos cuya presencia en una población se debe a la selección natural), y que esto es cierto de toda adecuación de todo organismo vivo que cumpla ciertas condiciones de reproducción en todo el universo (Dawkins 1983). Pero es obvio que no toda adecuación será una adaptación.

¹⁴ Dejo de lado la cuestión de si todas o casi todas las teorías científicas se enfrentan con este mismo problema. El tema de este trabajo no es la concepción enunciativista, sino la selección natural.

Según Lewontin y Gould la adecuación podría ocurrir en tres niveles distintos.

1. La adecuación fisiológica debida a la plasticidad fenotípica que permite al organismo en su desarrollo ontogénico moldearse a su ambiente.
2. La adecuación cultural.
3. La adecuación con bases genéticas, que sería la que propiamente puede ser tratada como adaptación. Su origen podría deberse a la SN.

En el nivel 1 los rasgos no serían adaptaciones, aunque sí podría serlo la capacidad del organismo a adecuarse al ambiente. En el nivel 2 es discutido si funciona la selección natural. Según Lewontin y Gould, no. Una opción para retener el dominio universal de la teoría sería sostener que toda adecuación del tercer nivel, las determinadas biológicamente, son adaptaciones. Esta moción no estaría disponible para Dawkins, que es un defensor de la memética (disciplina que estudia la evolución por selección natural de los rasgos culturales, es decir, no determinados biológicamente), pero sería, de todos modos, una posición posible.

Sin embargo, el campo de aplicación de la selección natural es jerarquizado (genes, organismos, poblaciones, especies, etc.) y la polémica acerca de la unidad de selección también es una polémica acerca del dominio de aplicación de la teoría. Habría que sostener que toda adecuación determinada biológicamente a todo nivel (posición tampoco disponible para Dawkins, quien defiende que la unidad de selección es el gen) es una adaptación. Sea ésta una posición defendible o no, considero artificial, para mantener su dominio universal, enunciar la teoría de la selección natural de tal modo que todas las polémicas actuales acerca de su dominio de aplicación (ciertas polémicas surgidas en las discusiones acerca del adaptacionismo, acerca del funcionamiento de la selección natural sobre los memes, acerca de la legitimidad de la Sociobiología y acerca de la unidad de selección) se solucionaran a priori. Parece más útil restringir el dominio de aplicación de la teoría en la reconstrucción de modo que todos los participantes de estos debates estuvieran en desacuerdo sólo en la cuestión de la extensión del campo de aplicación de la misma teoría.

Por este motivo, creo, cuando Gould discute la estructura de la teoría de la selección natural no se limita a señalar los principios que la constituyen sino que señala tres componentes también esenciales a la teoría: agente (*agency*), que sería el nivel de operación de la selección natural (la unidad de selección), eficacia (*efficacy*), fuerza creativa de la selección na-

tural como mecanismo evolutivo (si es capaz de explicar el surgimiento de adecuación al ambiente o se reduce a un mecanismo negativo no creativo) y *alcance* (*scope*), si la selección natural es capaz de explicar el surgimiento de toda la diversidad y complejidad taxonómica sin necesidad de otros mecanismos alternativos (Gould 2002b, pp. 12-15). Claramente estos aspectos tienen que ver con el ámbito de aplicación. La idea de Gould, que yo considero correcta, es que al proponer una estructuración de la selección natural se deberá indicar el campo de aplicación.

Estas son razones para reconstruir la estructura de la teoría de la selección natural con metateorías semanticistas. Pues éstas coinciden en señalar que las teorías no tienen necesariamente aplicación universal, y por lo tanto es posible quitar del dominio de aplicación a un caso refutatorio (p.e. Balzer, Moulines & Sneed 1987; Cartwright 1983; Giere 1979). En las metateorías semanticistas sólo son refutables las aserciones empíricas que dicen que cierto sistema empírico perteneciendo al campo de aplicación de la teoría, constituye una aplicación exitosa de ésta. En sentido derivativo se podría considerar a una teoría refutada si todas sus aserciones empíricas resultan refutadas. En consecuencia, si no se señala el campo de aplicaciones pretendidas de una teoría, y esto comporta un inevitable elemento pragmático, la formulación de la teoría está incompleta, no podemos saber dónde se aplica. Esto es intuitivo, pues, si se descubriera que un organismo vivo en este o algún otro planeta, no adquirió determinado rasgo adecuado por selección natural sino por algún otro mecanismo, imagino que ni siquiera Dawkins la consideraría refutada. Simplemente un sistema que se creía que caía dentro del campo de aplicación de la teoría no lo hacía.

Creo que es importante, de todos modos, señalar que con la falta de universalidad en el dominio de la selección natural no me estoy refiriendo a que esté restringida espacio-temporalmente, ni nada por el estilo. Ronald Munson señala tres condiciones que debe cumplir una teoría para ser universal (Munson 1975, p. 429). La carencia de una de ellas la haría provincial. Estas características son:

- (1) No está explícitamente o implícitamente restringida en su alcance o rango de aplicaciones a cierta región espacio-temporal
- (2) No contiene nombres individuales ni constantes individuales.

(3) Se sostiene sobre evidencia de la cantidad y diversidad suficiente como para hacerla aceptable y confiable fuera de la situación en la cual fue originalmente formulada y confirmada.

Dadas estas condiciones, parece que la teoría de la selección natural no es una teoría provincial. No contiene nombres individuales ni constantes individuales, ni restricciones espacio-temporales, como veremos cuando enunciemos informalmente su estructura en el próximo capítulo. La tercera condición no la discutiré aquí, pero creo que es razonable afirmar que se cumple. De las condiciones mencionadas, la que tiene que ver con el dominio de aplicación es la primera. Muchos discuten el que la selección natural tenga o no dominio universal (lo mismo se puede decir de otras teorías de la biología) teniendo en mente únicamente la cuestión de si están restringidas a la Tierra o no (Dawkins 1983; Munson 1975). Smart, por ejemplo, considera que en biología no hay leyes porque implícitamente están restringidas en todos los casos al planeta Tierra (Smart 1963, p. 54). La afirmación que yo hago de que la selección natural no tiene un dominio universal no depende de la existencia y la forma en que evolucionan organismos extraterrestres. Simplemente afirmo, vuelvo a repetir, que de encontrarse un organismo lamarckiano, que evoluciona por una tendencia interna a la complejidad y la herencia de caracteres adquiridos, ningún biólogo consideraría a la teoría de la selección natural refutada. El alcance del campo de aplicación de la teoría de la selección natural es desconocido y es parte de lo que se quiere descubrir. De ningún modo está determinado a priori por la sintaxis y la semántica referencial de los términos que figuran en la teoría .

II

El dominio de la selección natural darwiniana, menos.

Las razones dadas en la parte I son razones para reconstruir cualquier versión de la selección natural, la de Darwin y las posteriores, con metateorías semanticistas que ofrezcan herramientas para tratar teorías que no tienen un dominio de aplicación universal¹⁵. Pero en el caso de la selección natural darwiniana, se pueden dar nuevas razones. El dominio de

¹⁵ Dichas metateorías, por supuesto, pueden tratar también teorías que tengan un dominio de aplicación pretendido universal.

aplicación de la selección natural darwiniana, además, no es universal porque no es cierto para Darwin que toda adecuación sea una adaptación. La selección natural era el mecanismo principal que producía adecuaciones, pero no el único. Algunas adecuaciones podían surgir por medio del uso y desuso y la herencia de caracteres adquiridos. Normalmente se caracteriza a Darwin como un pluralista al respecto de los mecanismos evolutivos (Gould 1979). Si bien esto es correcto, creo que hay que ser cuidadoso de no exagerar su pluralismo.

Para entender lo que Darwin pensaba acerca de la extensión del dominio de aplicación de la selección natural, es necesario recordar la distinción planteada en el primer capítulo de esta tesis entre *mecanismo evolutivo* y *mecanismo evolutivo que produce adecuaciones*. En cuanto a mecanismos evolutivos Darwin era absolutamente pluralista. A lo largo del *Origen* se pueden encontrar sugeridos casi todos los mecanismos evolutivos hoy aceptados (al menos aquellos que no dependen de los conocimientos de la genética posteriores a Darwin) sumada a estos la herencia de los caracteres adquiridos hoy no aceptada. En este sentido hay que entender la famosa frase:

Es más, estoy convencido de que la selección natural ha sido el principal pero no el exclusivo medio de modificación (Darwin 1859, p. 6).

Sin embargo, Darwin se encuentra mucho más reacio a aceptar mecanismos evolutivos que produzcan adecuación. Si bien a veces parece afirmar que ciertos mecanismos como la influencia del ambiente producen adecuaciones, como cuando sostiene que el grosor de la piel o la cantidad de pelo pueden ser causados directamente por las condiciones ambientales y acumulado a lo largo de generaciones por la herencia de caracteres adquiridos (Darwin 1859, p. 133), no cree que tales mecanismos tengan mucha importancia. En sus propias palabras:

He recapitulado los hechos y consideraciones que me han convencido completamente de que las especies han sufrido modificaciones, durante una serie larga de generaciones. Esto ha sido efecto principalmente de la selección natural de leves variaciones favorables, numerosas y sucesivas; ayudadas en una manera importante por los efectos heredados del uso y desuso de partes; y en una manera poco importante, esto es en relación con las estructuras adaptativas, tanto pre-

sentas como pasadas, por la acción directa de las condiciones externas, y las variaciones que parecen para nosotros en nuestra ignorancia, espontáneas (Darwin 1872, p. 367).

Es decir, los únicos mecanismos que producen adecuación son la selección natural y la herencia de caracteres desarrollados o disminuidos por el uso y el desuso. Raramente, aunque no dice que nunca, puede ser producida por otros mecanismos. Incluso el uso y desuso, que sí produce adecuación, tiene un ámbito poco extendido, como se puede ver en las primeras citas del capítulo uno de este trabajo, en donde Darwin afirma lo absurdo de explicar adecuaciones de plantas y parásitos apelando al hábito. El hábito de usar o no usar una parte es la que la desarrolla o disminuye por uso y desuso (Darwin 1859, pp. 61). También se puede ver el intento de Darwin en quitar importancia al uso y desuso al intentar explicar por medio de la selección natural la disminución de ciertas partes que dejaron de ser útiles a su portador, apelando a un mejoramiento del aprovechamiento energético (Darwin 1872, p. 111).

El papel de los distintos mecanismos en el *Origen* no está demasiado claro y se pueden encontrar afirmaciones algo contradictorias entre ellas. Sin embargo creo que se puede hacer una lectura consistente de esto teniendo en cuenta que muchas veces el uso y desuso y la influencia del ambiente aparecen como mecanismos evolutivos alternativos, y otras como causantes de la variación, condición necesaria de la evolución por selección natural.

Por ejemplo, en cuanto a las condiciones ambientales, en la sexta edición Darwin introduce una distinción que en la primera no hacía entre sus efectos. Los efectos de las condiciones ambientales pueden ser definidos o indefinidos (Darwin 1872, p. 101). Los efectos son definidos cuando todos los organismos sometidos a las mismas condiciones varían del mismo modo, e indefinidos cuando no. Cuando los efectos son definidos, si se mantienen las condiciones de vida, la herencia de caracteres adquiridos podía hacer que la población en cuestión resultara modificada. En este caso las condiciones ambientales actuarían como mecanismo evolutivo, aunque, difícilmente según Darwin, como un mecanismo evolutivo que produzca adecuaciones:

Hay razones para creer que en el curso del tiempo los efectos [de las condiciones ambientales] han sido mayores de los que puedan probarse por evidencia clara. Pero podemos concluir seguramente que las coadaptaciones de estructura innumerables y complejas que vemos a través de

la naturaleza entre varios seres orgánicos no pueden ser atribuidas a ellas (Darwin 1872pp. 101-102).

Pero las condiciones de vida también son citadas por Darwin como causa de variación:

Hasta aquí he hablado a veces como si las variaciones tan comunes en los seres orgánicos...fuesen debidas a la causalidad. Esto, por supuesto, es una expresión completamente incorrecta, pero sirve para confesar francamente nuestra ignorancia de las causas de cada variación particular. ...que se dé mayor cantidad de variabilidad, así como mayor frecuencia de monstruosidades, bajo domesticación o cultivo que en la naturaleza, me lleva a pensar que las desviaciones de estructura son debidas de algún modo a la naturaleza de las condiciones de vida...(Darwin 1859, p. 131)

La mayor importancia que Darwin otorga a las condiciones ambientales en la sexta edición del *Origen* tiene que ver en parte con dejar de pensar que las variaciones individuales pueden servir como fuente para la selección natural, pues éstas se perderían al mezclarse con los otros individuos de la población (Darwin 1872, pp. 70-71), y no sólo con su subestimación como mecanismo evolutivo.

Muchas de las veces que Darwin está hablando de uso y desuso y efecto de las condiciones ambientales, entonces, está pensándolos como leyes que gobiernan la forma en que los organismos varían, tan desconocida en ese momento, y condición necesaria de la selección natural.

Cualquiera que fuese la causa de cada leve diferencia entre la descendencia y sus padres – y debe existir una causa para cada una de ellas – es la acumulación constante, por la selección natural, de tales diferencias cuando benefician al individuo, la que da origen a todas las modificaciones más importantes de estructura, por las cuales los innumerables seres en la Tierra están posibilitados de luchar unos con otros, y los mejor adaptados pueden sobrevivir (Darwin 1859, p. 170).

III

Comentarios sobre el dominio de aplicación en la reconstrucción de Mary Williams

La única reconstrucción exhaustiva en términos enunciativistas de la teoría de la selección natural es la realizada por Mary Williams. Según su punto de vista, que ha expresado en varias publicaciones, la teoría de la selección natural puede ser considerada un sistema hipotético-deductivo de las mismas características que las teorías físicas (1970; 1973a; 1973b; 1980). Sin embargo cuando nos acercamos a su reconstrucción, por cierto muy interesante, teniendo en mente la cuestión del dominio de aplicación, podemos notar en qué sentido tal reconstrucción se aleja de las reconstrucciones enunciativistas tradicionales. Esto puede ser considerado un argumento a favor de las tesis de este capítulo de que el dominio de aplicación de la teoría de la selección natural no es universal.

Como se puede notar, la enunciación informal que hace del siguiente enunciado de la selección natural parece universal:

Axioma D4: Considere el subclan D_1 del clan D . Si D_1 es superior en aptitud al resto de los D por las generaciones suficientes (la cantidad de generaciones dependerá del tamaño de D_1 y de los superior en aptitud que sea) entonces la proporción de D_1 en D se incrementará durante esas generaciones (Williams 1970, p. 362).

El axioma D4 es una versión de lo que consideraré en el capítulo siguiente la ley fundamental de la selección natural y que llamaré “Principio de supervivencia del más apto” (SMA). La enunciación aparentemente universal de este principio parece incompatible con las creencias normales acerca de la selección natural. No siempre que un grupo de individuos es superior en aptitud al resto, dejará más descendencia, pues puede haber otras fuerzas evolutivas en juego, puede ser que los efectos de la selección natural se vean contrarrestados por la deriva génica, por el flujo génico de otras poblaciones, etc. Sin embargo Mary Williams no es tan ingenua al respecto. Su axiomatización parte de términos primitivos cuyo significado está únicamente delimitado por los axiomas (lo que algunos caracterizarían como “definidos implícitamente”). Esto, por supuesto, delimita en cierta medida sus posibles interpretaciones. La axiomatización presenta los axiomas de manera abstracta y

para poder hacer predicciones, sostiene Mary Williams, es necesario interpretar estos términos primitivos de modo que se transformen en enunciados acerca del 'mundo real' (Williams 1970, p. 372). El dominio de aplicación de la teoría únicamente quedaría fijo si se ofreciera las posibles interpretaciones de los términos primitivos, cosa que no ofrece. Únicamente propone lo que dentro del programa estructuralista son llamados axiomas de interpretación (Moulines 1991). Enunciados que no sirven para determinar el campo de aplicación de la teoría, sino para que la persona que está leyendo la estructura tenga una idea del significado de los conceptos introducidos de manera formal. Tales axiomas no forman parte de la teoría. La primer parte de la axiomatización de Williams pretende caracterizar el concepto de biocosmos a partir de los términos primitivos "entidad biológica" y la relación "es padre de". A partir de éstos, más adelante define rigurosamente "clan" que aparece en el axioma D4 citado. Si tuviéramos preestablecidas las posibles interpretaciones de estos conceptos primitivos, y de otros que más adelante se introducen, tendríamos establecido semánticamente el dominio de aplicación de la teoría. Pero Mary Williams no hace eso. Sólo dice que el concepto de entidad biológica puede ser interpretado como gen en algunos casos, como organismo en otros, etc. Pero no dice más que eso y estas afirmaciones, como decía, no son parte de la teoría. Si tenemos en cuenta únicamente lo que Mary Williams propone como la teoría de la selección natural, habrá innumerables interpretaciones que harán a los axiomas verdaderos por fuera de la biología, por lo cual tal axiomatización no sólo no especifica el dominio de aplicación de la teoría, sino que ni siquiera permite vislumbrar su especificidad como teoría biológica (Flematti Alcalde 1984, p. 75).

La teoría de la selección natural sólo se vuelve refutable si se establece cuál es su dominio de aplicación. Tal establecimiento, dado que el dominio de aplicación de las teorías ni siquiera pretende ser universal, como veíamos en los párrafos anteriores, sólo puede hacerse de manera pragmática. Curiosamente, para alguien que pretende estar realizando una reconstrucción enunciativista clásica, Mary Williams parece tener esto en cuenta cuando como ejemplo de predicciones a partir de la teoría evolutiva de la selección natural propone la experiencia crucial entre los dos mecanismos de especiación: la especiación alopátrica y la simpátrica. En el capítulo 7 veremos que ambos mecanismos se encuentran enunciados en el *Origen* y las razones por las cuales no creo que deban ser tratados como leyes especiales de la teoría de la selección natural. En los dos casos de especiación se produce una di-

vergencia en el interior de la población por presiones selectivas diferentes, que se incrementa con el paso de las generaciones hasta dividir la población en especies distintas. Lo que los diferencia es que en el caso de la especiación alopátrica durante el proceso de especiación completo un miembro de la población nunca se topa con otro miembro de la población con el que podría tener descendencia, normalmente esto ocurre por la separación de la población por la acción de barreras geográficas. Las dos predicciones que permiten decidirnos entre los dos tipos de especiación son, según Mary Williams, las siguientes:

Predicción A: Si la especiación alopátrica es el modo prevaleciente, entonces la mayoría de los pares de especies incipientes en la actualidad no se solaparán en sus rangos de dispersión.

Predicción B: Si la especiación simpátrica es la prevaleciente, entonces menos de la mitad de los pares de especies incipientes en la actualidad no se solaparán en su rango de dispersión (Williams 1973a, p. 521).

Como se puede ver, la única forma de realizar una experiencia crucial es determinando el campo de aplicación de ambos mecanismos (dicho sea de paso, la forma en que se delimitan en las predicciones mencionadas parece bastante artificial y arbitraria). Evidentemente estos modelos de especiación no son universales, sino que se supone que ambos tienen un funcionamiento en la naturaleza. La disputa es acerca del alcance de ese funcionamiento. Lo mismo ocurre con la selección natural. Mary Williams no se da cuenta de que con estas enunciaciones se está saliendo de los cánones establecidos de la concepción enunciativista tradicional. Si quisiera tratar de explicitar el dominio de aplicación de estas teorías, considero que le sería más útil optar por herramientas semanticistas que toman en cuenta dicha problemática.

Puede resultar ilustrativa la discusión que Mary Williams y Rosenberg (quien defiende esta axiomatización) han mantenido con Sober acerca del axioma D5 (Sober 1984, p. 381; Williams & Rosenberg 1985, pp. 747-748):

D5: En cada generación m de un subclan darwiniano que no está al borde de la extinción, hay un subclan D_1 tal que: D_1 es superior al resto de los D lo suficiente como para asegurar que D_1 crecerá relativamente a D ; y en tanto D contenga entidades biológicas que no están en D_1 , D_1 re-

tendrá suficiente superioridad como para asegurar el crecimiento posterior relativos a D (Williams 1970, p. 367).

Este axioma, que a primera vista puede parecer algo oscuro, señala que tiene que haber suficientes diferencias hereditarias en la aptitud (fitness) para que funcione la selección natural, es decir, señala la necesidad de variación.

Sober, en el mismo espíritu de lo que yo ya afirmé del axioma D4, señala que el axioma D5 es demasiado fuerte. Tal como está enunciado, sostiene Sober, parece estar afirmándose esto de cada generación de cada población que no está al borde de la extinción, lo cual constituye, ciertamente, una falsedad. Williams y Rosenberg dan dos respuestas a esta crítica. La primera, un tanto esquiva, señala que el axioma no se refiere a toda población sino sólo a poblaciones que son partes de clanes darwinianos, cosa no demasiado aclaratoria puesto que consideran "clan darwiniano" un primitivo para el cual no dan condiciones operacionales de aplicación de ningún tipo. La segunda respuesta resulta más interesante para mi propósito, y puede servir para entender la respuesta anterior:

No es cierto que Williams "asuma que debe haber variación en cada generación". Ella cree con Darwin, que debe haber variación en cada generación en la cual la evolución por selección natural ocurre (Williams & Rosenberg 1985, p. 747).

Evidentemente el axioma D5 no es universal. ¿Por qué es planteado como si lo fuera? Considero que la interpretación más caritativa de lo que Williams tiene en mente, de otro modo con Sober simplemente habría que rechazar la axiomatización como una buena reconstrucción de la selección natural, es que tales axiomas, el D4 y el D5, son verdaderos, en todo caso, en todos sus modelos, es decir, esta axiomatización permitiría atrapar una familia de modelos de los cuales algunos podrían ser aplicados a sistemas empíricos. Otra vez, parece que esta concepción se aleja de las metateorías enunciativistas más clásicas.

Nótese que no estoy diciendo que la reconstrucción sea incorrecta, sino que Mary Williams se equivoca al tildar a su reconstrucción como enunciativista o hipotético-deductiva. En este párrafo sólo me interesaba mostrar como ni siquiera en la reconstrucción enunciativista (o que se pretende enunciativista) por lejos más acabada de la teoría de la selección natural no se encontró el modo de plantear la teoría como teniendo un dominio universal.

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS
Dirección de Bibliotecas

Capítulo 4

Estructura

En este capítulo discutiré de manera informal la estructura de la teoría de la selección natural. La estrategia que utilizaré será discutir los componentes de la ley fundamental de dicha teoría. Como en las leyes fundamentales suelen aparecer todos los conceptos de la teoría en cuestión relacionados, elucidar la estructura de la ley fundamental de la teoría de la selección natural constituye un paso enorme hacia su elucidación. En los capítulos anteriores he obtenido resultados parciales acerca de dicha estructura. Estos serán listados en la primera parte del capítulo. Como mi intención es elucidar la teoría de la selección natural tal como es utilizada en el *Origen* y Darwin utilizaba principalmente a la teoría de la selección natural para dar explicaciones históricas de la fijación de un rasgo adecuado en una población, presentaré de manera abstracta, en la segunda parte, este patrón explicativo. Algunos han pensado que la estructura de la teoría de la selección natural es la estructura de este patrón explicativo. Defenderé, en base a que puede haber aplicaciones de la teoría de la selección natural ahistóricas, que es necesario distinguir estas dos cosas. En la tercera parte discutiré los componentes de la ley fundamental de la selección natural. Defenderé, aunque normalmente sólo se presentan dos, que tales componentes son tres: adecuación, éxito reproductivo y aptitud. De los tres componentes, el único concepto teórico en la teoría de la selección natural es el de aptitud. La presencia de tal concepto hace que SMA, la ley fundamental de la teoría de la selección natural, no sea una mera generalización probabilística. En las tres partes siguientes del capítulo comentaré brevemente algunas cuestiones acerca de los tres componentes de SMA. Para que la presentación de la estructura de SMA, fundamental en esta tesis, no sea contundente, postergaré la comparación de mi versión de SMA con las ofrecidas por otros autores hasta el último capítulo, salvo cuando mencionar posiciones alternativas me permita traer claridad a mi presentación. Allí, mostraré algunas posiciones alternativas mostrando que no son tan alejadas de la mía, pero tratando de señalar en donde radica la originalidad de mi enfoque. Sin embargo he de señalar que las reconstrucciones más exhaustivas de la teoría de la selección natural no pretenden serlo de la selección natural darwiniana, como la mía. Pero acudiré a ellas como si lo fueran, por la falta de existencia de tales reconstrucciones.

Recapitulación de resultados obtenidos en capítulos anteriores

De las discusiones llevadas a cabo hasta ahora podemos sacar algunas conclusiones acerca de la estructura de la selección natural:

- 1- Por lo dicho en el capítulo 1, sabemos que tendrá que incluir entre sus términos no lógicos como primitivo no teórico en esta teoría el término “adecuación” o bien un conjunto de términos primitivos no teóricos en esa teoría a partir de los cuales “adecuación” se defina. Esto implica que tendrá que ser posible determinar que un rasgo constituye una adecuación en prescindencia de la teoría.
- 2- También definimos “adaptación” como un rasgo cuya presencia en una población determinada se debe a la selección natural. Éste no será un término de la teoría de la selección natural. Una expresión parecida sería la de “partícula clásica”, si entendemos que esta expresión refiere a una partícula cuyos movimientos pueden ser tratados exitosamente con la mecánica clásica. El término “partícula” es primitivo en la mecánica clásica del mismo modo que “rasgo” será primitivo en la selección natural. Pero “adaptación” y “partícula clásica” son expresiones que sirven para referirse a casos que caen en el dominio de aplicaciones exitosas de las teorías. Pero tales expresiones no forman parte de las teorías. En la práctica científica es útil contar con ellas porque permiten afirmar en frases breves, tales como “los fotones no son partículas clásicas” o “el rechazo por el incesto no constituye una adaptación”, que ciertos casos caen o no bajo el dominio de aplicación de la teoría en cuestión.
- 3- En el capítulo 2, si bien de carácter negativo, defendí que la escasez de recursos no es necesaria para el funcionamiento de la selección natural, por lo cual, ésta no incluirá, en su enunciación más general, una lucha por la existencia malthusiana, en la que haya una eliminación continua de organismos producto de que nacen más de los que pueden sobrevivir. De este modo lo que se debe incluir es, más bien, una lucha por dejar descendencia. En la segunda parte de la tesis, que nombré “distinción”, daré argumentos alternativos e independientes para mantener a la selección natural en el grado de generalidad suficiente como para incluir como sus casos a la selección artificial y a la sexual. Estos también brindan fundamento, por si lo dicho hasta aquí no bastara, para

defender la necesidad de caracterizar a la lucha por la existencia como lucha por dejar descendencia.

- 4- Vimos que la relación entre las hipótesis fundamentales de lo que llamamos “reconstrucción de la selección natural como hechos e inferencias” no es deductiva. Si las condiciones de herencia y variación no son hipótesis fundamentales, ¿qué son?
- 5- También vimos, en ese capítulo, la necesidad de distinguir entre el éxito reproductivo real y la tendencia a dejar descendencia por la posesión de un rasgo. Sin esta distinción no se podría distinguir entre la selección natural y la deriva génica, distinción que ya podemos encontrar en el espíritu de los escritos de Darwin.
- 6- En el capítulo 3, por otro lado, argumenté a favor de que las leyes de la selección natural no tienen dominio universal, por lo que no intentaré, consecuentemente, encontrar las condiciones que permitan enunciar la selección natural como si su dominio fuera universal.
- 7- Finalmente, he dado argumentos que inclinan la balanza hacia la opción por herramientas semanticistas. Entre las diferentes metateorías semanticistas utilizaré conceptos de la metateoría estructuralista, aunque de manera informal, es decir, sin utilizar las herramientas formales de la teoría de conjuntos.

II

Explicación darwiniana

La tarea que me impongo es abstraer la teoría de la selección natural a partir de las explicaciones en las que Darwin la utiliza. Pero antes que eso, es necesario abstraer la estructura de tales explicaciones. Hoy se puede utilizar la selección natural de manera ahistórica, para explicar porqué la distribución de rasgos fenotípicos en una población de cierto tipo no es la esperada. Esto se puede hacer gracias a los principios de la genética de poblaciones. Pero Darwin no tenía forma de determinar la frecuencia con la que un rasgo debería presentarse en una población. Todas las explicaciones dadas por Darwin tienen un carácter histórico. El primer paso será encontrar una buena enunciación de lo que se quiere explicar. Como los conceptos que aparezcan en el explanandum aparecerán en la teoría, esta tarea es fundamental.

La pregunta que Darwin busca contestar con la selección natural, como veíamos en el capítulo 1, es:

P₁: ¿Cómo han adquirido los organismos de la población P el rasgo particular r adecuado al ambiente a?

Descompondré la expresión “adecuación al ambiente” en términos más primitivos. Lo caracterizaré como un rasgo que en un ambiente cumple una función de manera suficientemente eficiente. Además explicitaré el factor temporal a través de las generaciones de organismos. La pregunta quedaría, entonces, formulada del siguiente modo:

P₂: ¿Cómo se ha adquirido en una generación particular de una población de organismos dada, rasgos de un mismo tipo que cumplen una función con un grado de efectividad en un rango elevado en el ambiente en que se encuentran?

Un ejemplo del mismo Darwin es el siguiente:

Los insectos se parecen a menudo para su protección a diferentes objetos, tales como hojas verdes o secas, ramitas muertas, pedazos de liquen, flores, espinas... Las orugas, que se mantienen inmóviles, sobresaliendo como ramitas muertas en las ramas de las que se alimentan ofrecen un excelente ejemplo de esta clase (Darwin 1872, p. 164).

¿Cómo estas orugas adquirieron tal adecuación?, o dando contenido al esquema de pregunta planteado más arriba en P₂: ¿cómo se ha adquirido en la población de orugas actuales en cuestión, formas parecidas a las ramas en las que comen que permiten mimetizarlas con ellas para protegerlas de predadores?

Paso a explicar los componentes de la pregunta P₂ ilustrándolos con el ejemplo citado. Es importante señalar que en la pregunta ya se especifica la función que tiene el rasgo. La función del rasgo, que lo hace adecuado y hace, por eso, que requiera un tipo de explicación especial, ya se encuentra en el *explanandum*. En P₁ utilicé el concepto de generación de manera más o menos informal. En las explicaciones que da Darwin alcanza simplemente con describirlo como organismos más o menos contemporáneos. Lo práctico de utilizar este concepto para incluir el factor temporal es que incluye también la relación de parentesco entre las distintas generaciones en una misma población, esencial para una explicación

darwiniana. El concepto de población también es utilizado de manera informal. La idea es que uno puede hacerse esta pregunta acerca de una variedad, de una especie, de un género o de todos los organismos vivos en la Tierra. La intención, entonces, es no especificar el grupo de ningún modo. Por supuesto el grupo no puede ser arbitrario. Probablemente se podría poner la restricción de que todos los organismos tengan un origen común o algo por el estilo, pero no quiero entrar en la discusión acerca de la utilización de los conceptos clasificatorios en Darwin. Creo simplemente que se puede poner la exigencia más débil de que se trate de grupos reconocidos por los sistemáticos¹⁶. El rasgo es la forma y el color del insecto, pero los rasgos particulares no son las diferentes formas de cada uno de los insectos. Este ejemplo no es útil para explicar a qué me refiero con rasgo particular. Utilizando otro ejemplo, un rasgo de una especie de pájaro sería el largo del pico, mientras que un rasgo particular es un pico de 5 cm, que se instancia en varios pájaros de esa especie. La importancia de señalar que el rasgo particular no es el rasgo tal como aparece en un organismo se debe a que Darwin, en ediciones posteriores del *Origen*, deja de darle importancia a las variaciones individuales, porque se dispersarían en la población (Darwin 1872, pp. 70-72). Finalmente, como última aclaración, hablo de cómo se adquirieron rasgos de un mismo tipo, y no de cómo se adquirió un rasgo en una población, porque en la población actual seguirá habiendo variación con respecto a ese rasgo tipo. No todas las orugas tendrán la misma forma y color. Consecuentemente, hablo de un rango elevado de efectividad, porque no todas tendrán el mismo éxito al mimetizarse, aunque todas sean sorprendentemente parecidas a una ramita. Esta efectividad, por supuesto, es dependiente del ambiente en que se encuentre, por ejemplo, de la planta en la que se encuentre, de los predadores a engañar, etc.

Cito a continuación la explicación del mimetismo dada por Darwin:

...en todos los casos anteriores los insectos, en su estado primitivo, presentaban indudablemente algún parecido accidental y grosero con algún objeto común en los parajes por ellos frecuentados... Asumiendo que originalmente ocurriese que un insecto se pareciese algo a una ramita

¹⁶ De todos modos se puede dar una explicación seleccionista de porqué surgen rasgos análogos, es decir, rasgos cuyo parecido se debe a que se encuentran adaptados a ambientes parecidos, pero que surgieron independientemente. Podría preguntarse porqué los murciélagos y los pájaros tienen alas, y darse una respuesta con la selección natural. Por lo que tal vez la exigencia de que se trate de grupos reconocidos sea demasiado restrictiva.

muerta o a una hoja seca, y que este insecto variase ligeramente en muchos modos, todas las variaciones que hiciesen a este insecto en algún modo más semejante a alguno de tales objetos, favoreciendo así su escape, tendrían que ser conservadas, mientras que otras variaciones tendrían que ser desdeñadas, y finalmente perdidas, o, de hacer al insecto de algún modo menos parecido al objeto imitado, eliminadas (Darwin 1872, p. 164-165).

En alguna generación precedente de la población de orugas había variación con respecto a la forma y el color del insecto, y consecuentemente, había variación con respecto a la efectividad en el mimetismo (pudiendo ser en algunos casos de efectividad nula). El rango de efectividad en la población era mucho menor a la actual. Los insectos se parecían muy poco a la planta de la que se alimentaban. Pero los individuos que más se parecían tendían a tener éxito en la reproducción diferencial y a heredar a su descendencia en alguna proporción su forma y color. Generación tras generación la frecuencia de insectos que se mimetizan con la planta aumentó y también la efectividad con la que lo logran, hasta llegar hasta las frecuencias actuales.

Si abstraemos todavía más podemos llegar al patrón de explicación (EXP) que permitirá responder a P_2 (ver fig. 5).

Explanans:

- i- En la generación G_{0-n} en la población P había variación con respecto al rasgo tipo R .
- ii- Las diferencias al respecto de R provocaban diferencias en la efectividad con la que el rasgo cumplía una función F en el ambiente A (esta efectividad podría ser nula en algunos casos).
- iii- Los individuos que portan rasgos particulares r que cumplen la función F con mayor efectividad en A mejoran su aptitud en A , y en consecuencia tienden a tener éxito en la reproducción diferencial en A ¹⁷.
- iv- Los individuos tienden a heredar los rasgos particulares que poseen a su descendencia en algún grado.
- v- Generación tras generación la frecuencia de los rasgos más efectivos al cumplir F fue aumentando, y consiguientemente fue aumentando la efectividad con la que se realiza F .

Explanandum:

- vi- En G_0 en la población P los individuos tienen rasgos de un mismo tipo R que cumplen la función F en el ambiente A en un rango de efectividad elevado.

Fig. 5 – Patrón de explicación de la adecuación darwiniano (EXP).

No analizaré la naturaleza de este tipo de explicación histórica, ni la relación que hay entre explanans y explanandum. Kitcher, a quien la reconstrucción típica de la selección natural en términos enunciativistas tampoco lo satisface, propone como alternativa a éstas la idea

¹⁷ En el párrafo siguiente (III) analizaremos la estructura de este enunciado.

de que lo que ofrece Darwin en el *Origen* es un patrón explicativo que permite confeccionar historias darwinianas (Kitcher 1993, cap. 2)¹⁸. Las historias darwinianas serían textos estructurados en base a un patrón explicativo muy parecido a EXP aunque con ciertas diferencias. La diferencia fundamental es que Kitcher se pregunta por qué los organismos de una población tienen casi todos determinado rasgo. Yo en cambio, estoy preguntando por rasgos adecuados, por todo lo afirmado en el capítulo 1. Esto me obliga a complicar el patrón explicativo.

Para Kitcher este patrón explicativo constituye a la selección natural. Incluso, este patrón histórico de explicación es utilizado por Kitcher en la elucidación de las explicaciones selectivas del neodarwinismo, olvidando, a mi juicio, que puede haber explicaciones selectivas ahistóricas, como aclaré anteriormente. El hecho de que Darwin siempre diera explicaciones históricas, no implica que la selección natural sea intrínsecamente un patrón de explicación histórico. Es posible utilizar la mecánica clásica para dar un patrón explicativo histórico de la formación del sistema solar, pero sería un error identificar la mecánica clásica con ese patrón explicativo. La mecánica clásica es utilizada en ese patrón. Lo mismo ocurre, según mi opinión, con la teoría de la selección natural¹⁹.

Pero como Darwin únicamente utiliza este tipo de explicaciones selectivas, esta es la única base disponible, además del conocimiento metateórico previo surgido del análisis de otras teorías, para realizar la elucidación de la teoría de la selección natural.

III

La ley fundamental de la selección natural

En las leyes fundamentales de las teorías suelen aparecer todos los términos de la teoría, los teóricos y los no teóricos, relacionados (Balzer, Moulines & Sneed 1987, p. 19; Lorenzano 2005). Así, la ley fundamental de la mecánica clásica, en su versión simplificada, es $F=m.a$. En ella aparece el término no teórico “aceleración”, y los términos teóricos “fuer-

¹⁸ En el capítulo 9 trataré la cuestión de si la selección natural explica o no. Entonces trataré la cuestión de la explicación, y en particular el modelo explicativo de Kitcher, de manera más detallada. Aquí remito a la explicación darwiniana solamente en función de establecer la estructura de la teoría de la selección natural.

¹⁹ Acuerdo completamente en este punto con Elisabeth Lloyd (1994, pp. 2-5). Otros autores consideran a la selección natural como un mecanismo de explicación intrínsecamente histórico, por ejemplo Smart (1963, pp. 59-60) y Popper (1979, pp. 267-270), aunque debo señalar que el enfoque de Kitcher es mucho más sutil que el de los dos últimos.

za” y “masa”²⁰. Ya conocemos un componente no teórico de la selección natural: la “adecuación”. ¿Tiene esta teoría componentes teóricos? Examinemos la cuestión. Otro concepto fundamental es el de éxito reproductivo. Como las leyes generales fundamentales generalmente relacionan todos los conceptos de la teoría o casi todos, podemos pensar que el principio que puede cumplir ese papel es el que en el en el capítulo 2 llamaba “principio de supervivencia del más apto” (SMA), que en la reconstrucción de la selección natural como hechos e inferencias aparecía como la hipótesis derivada 2 y que podemos encontrar en el patrón explicativo EXP como iii (ver fig. 5). Podemos esperar, entonces, que la ley fundamental de la selección natural tenga, esquemáticamente, la siguiente forma:

SMA₁: Los organismos más adecuados tienden a tienden a tener éxito reproductivo (éxito en la reproducción diferencial).

Esta enunciación sólo representa dos de los componentes de SMA relacionados: adecuación y éxito reproductivo, y nada más que eso. Como la adecuación es no teórica en esta teoría, podríamos pensar que el concepto de éxito reproductivo es el que cumple el papel de teórico en la teoría. Sin embargo, si nos referimos sólo al éxito reproductivo real de los organismos, éste puede ser determinado en prescindencia de la selección natural. No comporta una solución tomar en cuenta la probabilidad de dejar descendencia de determinados tipos de organismos, en lugar de las frecuencias reales. Pues ésta podría ser calculada estadísticamente a partir de frecuencias reales en que los organismos de distinto tipo dejan descendencia, también en prescindencia de SMA. De modo que *éxito reproductivo* parece tan no teórico para la selección natural como *adecuación*. Bastaría analizar las frecuencias de las poblaciones reales a lo largo de las distintas generaciones de los diferentes organismos para determinar el éxito reproductivo. Tal como se esboza en SMA₁, SMA sería una ley probabilística que relacionaría dos variables no teóricas y la selección natural podría ser considerada una teoría que no incluye nuevos términos teóricos, es decir, una teoría fenomenológica. Esto iría en consonancia con lo que algunos piensan acerca de la selección natural (ver nota al pie nº 11). Creo sin embargo que este enfoque es inadecuado.

²⁰ Estos no son los únicos términos que aparecen en una reconstrucción exhaustiva de la mecánica clásica. Mi intención sólo es ilustrativa, y por eso sólo tomo la enunciación más conocida, incompleta y no diferencial del segundo principio.

Efectivamente creo que el concepto de adecuación y el concepto de éxito en la reproducción diferencial, son no teóricos en la selección natural. Sin embargo, no creo que SMA sólo establezca una relación estadística entre estos dos conceptos. Hay una diferencia importante entre un enunciado como “los fumadores tienen una tendencia a desarrollar cáncer de pulmón”, en el que se establece una generalización empírica de tipo estadística, y SMA, por eso considero que su versión SMA₁ es incompleta. En el enunciado del fumar y el cáncer de pulmón no se dice nada acerca del mecanismo por el cual el fumar causa cáncer de pulmón, mientras que en la selección natural el mecanismo que relaciona la adecuación con el éxito reproductivo queda explicitado. La oruga que se parece más a una ramita tiene mayor éxito en la reproducción diferencial porque mejora su supervivencia. Lo que se propone con la selección natural, lo que se postula en las explicaciones seleccionistas, es que hay una vinculación entre la adecuación y el éxito reproductivo diferencial, que puede deberse a mejoras en la supervivencia, a mejoras en la capacidad de encontrar pareja, a una mayor fecundidad, etc. Cuando afirmaba en el capítulo 2 que la eficacia biológica no puede ser definida como el éxito reproductivo real, este problema no se soluciona señalando meramente que la relación entre adecuación y reproducción diferencial es probabilística –los individuos más adecuados *probablemente* dejen mayor descendencia. En las aplicaciones de la selección natural la vinculación entre el rasgo adecuado y el éxito reproductivo queda explícitamente establecida y esta es la novedad teórica de la selección natural.

Normalmente se presenta el principio SMA como constituido por dos componentes. Casi siempre se utiliza “aptitud” y “éxito en la reproducción diferencial”. Si se define “aptitud” como “éxito reproductivo” la teoría se vuelve ‘tautológica’²¹. Si se define “aptitud” como lo que aquí llamamos “adecuación”, se evita la tautología pero la selección natural se vuelve “fenomenológica”, con la pérdida de capacidad explicativa que esto implica²². A mi juicio esto ocurre porque no se toma en cuenta que en SMA aparecen tres elementos: “adecuación”, “éxito reproductivo” y “aptitud”. Que el concepto de “aptitud” no se encuentra constituido por el éxito en la reproducción diferencial real no es novedoso. Más adelante comentaré otras reconstrucciones de la selección natural relacionándolas con la mía.

Volvamos al ejemplo de las orugas que se mimetizan como ramas:

²¹ Discutiré el famoso tema de la tautologización de la selección natural en el capítulo 8.

²² Discutiré en el capítulo 9 en qué sentido la selección natural pierde capacidad explicativa si se la considera fenomenológica.

Las orugas cuya forma y color permite que se mimeticen mejor con la planta en la que comen tienden a dejar más descendencia en virtud de que mejoran su supervivencia en su ambiente.

Se puede notar la presencia de 3 elementos en este enunciado (ver fig. 6): *grupos de individuos que portan determinado rasgo que cumple con mayor efectividad determinada función*, esto puede ser determinado independientemente del principio y es a lo que nos referíamos con “más adecuados” en SMA₁; *éxito reproductivo*, que también puede determinarse independientemente del principio; y finalmente, la vinculación (que los que no tienen prejuicios antimetafísicos podrían llamar ‘causal’) entre los otros dos factores, en base al incremento en la *aptitud*. Este último elemento permite que SMA tenga un rol explicativo superior a una mera generalización empírica probabilística.

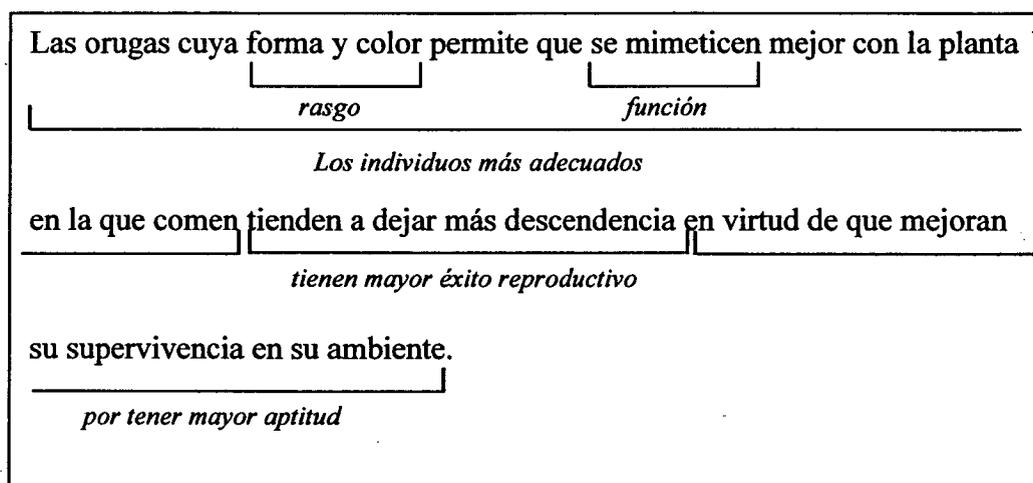


Fig. 6 – Caso concreto de SMA.

Esta versión de la selección natural permite explicar cualquiera de sus dos elementos no teóricos. Si nos preguntamos por qué ciertos individuos portan ciertas adecuaciones, podemos apelar, como en EXP, al incremento de aptitud que lleva al incremento en el éxito reproductivo. Si queremos explicar, lo que no hace Darwin, por qué en cierta población ciertos individuos tienen más éxito reproductivo que otros, podemos apelar a que portan ciertas adecuaciones y al incremento de aptitud que esto implica.

Propongo, entonces, una nueva versión de SMA en la que se incluyan los tres componentes mencionados:

SMA₂: En algunas poblaciones existen diferencias de aptitud entre distintos tipos de organismos en un ambiente determinado (A) debido a que portan rasgos particulares de un mismo tipo que cumplen su función o una de sus funciones con distinta efectividad en A, produciendo diferencias en el éxito reproductivo de tales organismos en A.

Escribo este enunciado como un existencial porque, como veíamos en el capítulo anterior, no se puede afirmar que toda adecuación incrementa la aptitud del organismo que la porta. Haré ahora algunos comentarios acerca de los tres conceptos utilizados en SMA. Como la reconstrucción que estoy planteando es de carácter informal y no exhaustivo, no pretendo determinar con toda claridad el estatus lógico de dichos conceptos, sino más bien señalar el camino hacia la manera en que deben ser considerados.

IV

Adecuación

Hemos dedicado el primer capítulo de esta tesis a la defensa de que este concepto es parte de la teoría de la selección natural y que es no teórico en esa teoría, es decir, que se puede determinar independientemente de la teoría. He introducido este concepto definiéndolo como “rasgo que cumple una función de manera altamente efectiva”. La razón principal dada en el capítulo 1 para sostener que estos conceptos son parte de la teoría de la selección natural ha consistido en señalar que es la presencia de adecuaciones en una población lo que Darwin quería explicar. Pero, ¿es posible no introducir tal concepto y simplemente enunciar SMA sin apelar a ninguna función? SMA afirmaría en ese caso que los individuos que portan determinado rasgo (independientemente que se trate o no de una adecuación) incrementan su aptitud y en consecuencia la probabilidad de su éxito reproductivo. La frecuencia de cualquier rasgo en una población podría ser explicada, independientemente de que el rasgo sea o no una adecuación. Lo positivo de este camino consiste en que no pagamos el precio de utilizar el concepto de “función” y evitamos enredarnos en todas las discusiones filosóficas que acarrea.

Creo que las razones conceptuales que he brindado hasta ahora para señalar la importancia de introducir el concepto de adecuación, y por lo tanto el de función, en la teoría de la selección natural son fuertes. Pero quiero ahora agregar razones alternativas.

Como se puede ver en la explicación de la capacidad de mimetizarse de las orugas (ver fig. 6) aparece la función del rasgo que es la de mimetizar al organismo frente a sus predadores. No creo que nada en esta explicación sea superfluo. Si al abstraer SMA de este caso de SMA dejáramos de lado el concepto de función, creo que estaríamos, por prejuicios filosóficos, haciendo caso omiso de que los biólogos de hecho establecen las funciones de los rasgos y la efectividad con la que estas son cumplidas, de manera más o menos certera, en trabajos de campo.

Creo que si no mencionamos en SMA la efectividad con la que se cumple la función por prejuicios metafísicos, lo que estamos haciendo en realidad es esconder dicho concepto debajo de la alfombra. Pues sin la idea de que un rasgo cumple una función de manera más eficiente en el ambiente que otros rasgos, no se entiende por qué tal rasgo incrementa la aptitud del organismo que lo porta, perdiéndose el mecanismo que vincula explícitamente el rasgo con el éxito reproductivo.

V

Éxito reproductivo

He estado hablando de “éxito reproductivo” sin aclarar qué significa dicho concepto. Quisiera señalar que tal concepto no puede ser determinado simplemente en base a la cantidad de descendientes con los que se colabora en la siguiente generación. Habría que matizar, tal vez, el enunciado anterior señalando que los descendientes deben ser viables. Con esto se quiere señalar un grupo de características bastante obvias, como que deben ser fértiles, deben tener cierta capacidad de supervivencia, etc. Pero además, y esto no se tiene en cuenta en muchos casos, el éxito reproductivo no puede surgir de la mera contabilización de los descendientes a la hora del nacimiento. Los biólogos evolutivos suelen señalar que la cantidad de hijos que tiene una especie puede constituir un rasgo adaptativo. Así, puede ser conveniente para una especie determinada tener menos hijos y cuidarlos, y para otra especie, tener cientos. Darwin considera la cantidad de descendientes que se deja también como un

rasgo adaptativo (Darwin 1859, pp. 65-66). Sin embargo, si los individuos más aptos son aquellos que tienden a dejar más descendencia, cómo puede ser un rasgo adaptativo el dejar poca descendencia y cuidarla. Una opción es dejar de considerar que el número de hijos sea un rasgo adaptativo, pero, por un lado, los biólogos evolutivos y Darwin lo consideran así, y por otro, no parece que al hacerlo estén cometiendo un error conceptual de ningún tipo. Otro camino, más consistente con la práctica científica, sería considerar descendientes viables a aquellos que llegan a la edad de reproducirse. Sin embargo, como estamos tomando en cuenta la versión darwiniana de la selección natural, y ésta no es cuantitativa, basta con establecer el mayor o menor éxito de los diferentes tipos de organismos. La forma de establecerlo debería tomar en cuenta el contexto del que se trate. En todo caso, como ocurre con función, lo importante es entender que la aplicación del concepto será independiente de la teoría de la selección natural, y esta determinación, en consecuencia, permitirá contrastarla.

VI

Aptitud

Este concepto es, como ya he afirmado, el que permite vincular la efectividad con la que un rasgo que porta un organismo cumple determinada función, con el éxito reproductivo de ese organismo. Enunciado de manera general es un concepto bastante abstracto, que toma una forma más clara cuando se lo interpreta para ser aplicado en casos particulares. Así, la aptitud del organismo puede consistir en su capacidad de supervivencia, en su capacidad de atraer al sexo opuesto (en caso de organismos sexuales), en su fecundidad, etc. A la hora de defender la superioridad de la selección natural como mecanismo que causa adecuación Darwin se ve obligado a tratar de explicar cómo las adecuaciones de los organismos incrementan o incrementaron en el pasado su aptitud.

He sugerido que “aptitud” es un término teórico de la teoría de la selección natural. Quiero examinar ahora esta cuestión más detalladamente. Un término es teórico en una teoría T si para determinar su extensión es necesario presuponer las leyes fundamentales de T. La pregunta que debemos contestar entonces es: ¿podemos determinar la extensión de “aptitud” independientemente de la teoría de SMA? Ya vimos que es posible determinar indepen-

dientemente los otros dos componentes de SMA, “adecuación” y “éxito reproductivo”. Podemos pensar en el concepto de aptitud como una función que otorga a un conjunto de organismos, aquellos que tienen determinados rasgos particulares en común, determinado número natural en determinado ambiente. Este número no proporcionaría el valor de ninguna magnitud, al menos no en la teoría de la selección natural darwiniana, de carácter cualitativo. Su única función es la de establecer una comparación de un más y un menos aprovechando el orden de los números naturales de este grupo con otros grupos determinados por otros rasgos del mismo tipo. “Aptitud” es teórico en la teoría de la selección natural porque la única forma que tengo de determinar la aptitud de un tipo de organismos es examinando la efectividad con la que ciertos rasgos que portan cumplen ciertas funciones en ese ambiente y cómo afecta eso a los organismos en el éxito reproductivo; es decir, para determinar la extensión del término “aptitud” debo prestar atención a los otros términos con los que se relaciona en SMA.

Rosenberg afirma correctamente que la aptitud (*fitness*) de los organismos debe medirse, como en el caso de la temperatura, por sus efectos (Rosenberg 1983). Luego presenta dos posibles vías para determinar la extensión de dicho concepto: la primera consiste en contar la prole del organismo del que quiero determinar la aptitud, la segunda, que rechaza porque puede llevar frecuentemente a errores, consiste en el examen del diseño de ese organismo. Con respecto a la primera forma, señala, correctamente, que la aptitud de un organismo no se identifica con la descendencia que de hecho deja. Es necesario corregir ese número tomando en cuenta la influencia de fuerzas no selectivas (se refiere a la deriva génica, a la migración, etc.). Además, señala que, dado que la selección natural afirma que a la larga las diferencias en la aptitud llevarán a diferencias en los niveles reproductivos, las diferencias a corto término sólo sirven para *estimar* la aptitud. Las diferencias a largo término son consistentes con cualquier diferencia en los niveles reproductivos a corto término. Sin perder de vista que lo que se intenta reconstruir, en mi caso, es la selección natural darwiniana, quisiera mostrar que ninguno de estos dos métodos considerados independientemente son suficientes para determinar la extensión de “aptitud”. Si lo fueran podría parecer que el concepto no es teórico para la selección natural, pues no sería necesario acudir a SMA para determinar su extensión, y la selección natural no propondría ningún nuevo término teórico. Primero, no hay forma independiente de SMA de determinar si los niveles

actuales reproductivos han sido influidos por un mecanismo no selectivo. Tomemos, por ejemplo, el caso de la deriva génica, que ocurre por errores de muestreo en poblaciones pequeñas. No podemos poner la condición de que la población en la que se mida la aptitud sea lo suficientemente grande, lo cual disminuiría la acción de la deriva génica, porque la selección natural también actúa en poblaciones pequeñas. La única forma, creo, de determinar a partir del éxito reproductivo real la aptitud de los organismos, es prestando atención a la relación entre el éxito reproductivo y algún rasgo que cumpla de manera más o menos efectiva determinada función. La única forma de determinar que lo que se está midiendo al relevar el éxito reproductivo real es la aptitud, es suponiendo SMA. Esto independientemente de que relevemos los datos a lo largo de varias generaciones para acercarnos a las diferencias reproductivas a largo plazo o no.

Quisiera señalar otra dificultad con esta idea, sólo podemos contabilizar el éxito reproductivo de organismos particulares, pero la aptitud no se predica de organismos particulares sino de todos los organismos que comparten un rasgo particular del mismo tipo. Dado que los organismos no son agregados de rasgos discretos (Gould 1979) y, además, el carácter idealizado del concepto rasgo (en la explicación del mimetismo de la oruga examinada, la forma y el color es tratada como un rasgo), no puedo buscar, utilizando por ejemplo el método de la diferencia de Mill (Cohen & Nagel 1934, cap. XIII §. 4), el rasgo responsable del éxito reproductivo, y aunque pudiera hacerlo, lo único que obtendría es una generalización empírica probabilística que relaciona la posesión de un rasgo con el éxito reproductivo. La única forma de determinar la aptitud es encontrando la función que está siendo cumplida de manera igualmente efectiva entre los organismos que comparten el rasgo, y establecer cómo la efectividad con la que se cumple dicha función incrementa el éxito reproductivo de ese tipo de organismos. Otra vez, si quiero conocer la aptitud de cierto tipo de organismo, necesito de los otros dos componentes de SMA.

Como veíamos, Rosenberg sostiene que las dos formas en las que se puede medir la aptitud de los organismos es prestando atención o a su diseño o a su éxito reproductivo real. Bajo mi interpretación, es necesario prestar atención a las dos cosas. Que un organismo porte un rasgo que realiza de manera más eficiente determinada función no implica por sí sólo una mayor aptitud. Que un organismo tenga más éxito reproductivo, tampoco. Es necesario, para determinar la aptitud, prestar atención a la vinculación que dichos componentes en-

cuentran en SMA. En el capítulo 8 analizaré más profundamente la estructura de dicho concepto por su implicancia para la disputa acerca de la tautologídad de la selección natural.

VII

Variación y herencia de las variaciones

Al comienzo del capítulo me he preguntado por el status de las condiciones de las que suelen considerarse condiciones de la selección natural y que llamaré principio de herencia y de variación. Veámos que tales principios cumplen un papel fundamental en el argumento de Darwin a favor de la probabilidad de la ocurrencia de la selección natural (condiciones A y B en fig. 1). El papel de dichos principios no se reduce a ese, sino que también cumplen un papel fundamental en el patrón explicativo histórico de adecuaciones darwiniano (enunciados i y iv en fig. 5). Cabe preguntarnos, ¿cumplen algún papel dichos principios en la estructura de la teoría de la selección natural? La respuesta general es que sí, al punto de que en la gran mayoría de los autores se considera a estas como condiciones de posibilidad de que ocurra la selección natural. Pero podría estar ocurriendo que, como decía anteriormente, se confundiese la estructura de la teoría de la selección natural con el patrón explicativo histórico en la que aparece siendo utilizada. Es necesario determinar si estas condiciones son esenciales a la teoría de la selección natural o a que el mecanismo de la selección natural provoque determinados resultados. La selección natural sólo puede incrementar la adecuación de los organismos vivos, si ocurren las condiciones de variación y de herencia tal como aparecen en EXP, pero creo que tales condiciones podrían no ser parte de la estructura de la teoría de la selección natural.

Tal como he enunciado SMA en SMA₂, parece que la variación fuese necesaria. Pues la ley así expresada afirma que las diferencias en aptitud, se deben a diferencias en el grado de adecuación que producen diferencias en el éxito reproductivo. Dicho así, parece que es necesario para la aplicación de la ley que existan tales diferencias. Pero, en todo caso, ¿es necesario agregar una condición extra acerca de la variabilidad? Como veíamos en el capítulo anterior al analizar en axioma D5 de la reconstrucción de Mary Williams, ella sí agrega un axioma que afirma que en las poblaciones debe haber diferencias suficientes. Sin embargo creo que ella está confundiendo el patrón explicativo con la teoría. Para que haya

evolución por selección natural, evolución que incremente la adecuación de los organismos, es necesario que haya suficiente variación sobre la cual la selección natural actúe. Pero esto no quiere decir que la existencia de suficiente variabilidad sea parte de la enunciación más general de la teoría, sino que es condición de que la teoría obtenga ciertos resultados. Del mismo modo, se podría afirmar en la mecánica clásica que para que una partícula se acelere, tiene que haber una fuerza con la suficiente magnitud. Pero que haya tal fuerza no forma parte de la estructura de la teoría. Es posible explicar con la mecánica clásica porqué una partícula no se acelera ni desacelera. Así, podría ser posible explicar con la teoría de la selección natural, el que no haya diferencias en el éxito reproductivo de una población acudiendo a la falta de diferencias en aptitud de los organismos de esa población. Esto, que se parecería en algún sentido a la ley de la inercia de la mecánica clásica, sería una aplicación de la teoría de la selección natural que perderíamos de agregar algún principio en la teoría que restringiera las aplicación a casos en los que ocurra suficiente variabilidad.

Lo mismo se puede afirmar de la condición de herencia. Para que la selección natural impulse a determinada población hacia una mayor adecuación con respecto a determinado rasgo, es necesario que el rasgo sea variable y que las formas particulares de ese rasgo sean heredables. Pero estas no son condiciones necesarias para el funcionamiento de la selección natural, sino para que ésta incremente la adecuación en la población. Según Darwin,

Como nacen muchos más individuos de cada especie de los que es posible que sobrevivan; y, como consecuencia, hay una lucha por la existencia frecuentemente recurrente, se sigue que cada ser, si varía aunque sea levemente en una manera beneficiosa para el mismo, bajo las complejas y algunas veces variables condiciones de vida, tendrá una mayor probabilidad de sobrevivir, y por lo tanto, será *naturalmente seleccionado*. Del fuerte principio de herencia, cualquier variedad seleccionada tenderá a propagar su nueva forma modificada (Darwin 1859, p. 5).

Ya vimos, en un capítulo anterior, que las diferencias entre los que pueden sobrevivir y los que nacen (la lucha por la existencia) no es necesaria para el funcionamiento de la selección natural, aunque si lo es, como veremos, en muchas de sus aplicaciones. Acabamos de ver que la existencia de variabilidad es necesaria para que la selección natural incremente la adecuación, pero no para toda aplicación posible de la selección natural. Finalmente, en esta cita podemos notar la independencia del principio de la herencia. Sin éste, las varieda-

des *seleccionadas naturalmente* no tenderían a transmitir el rasgo por el cual fueron seleccionadas por lo que no se incrementaría la adecuación al ambiente de la población, pero la selección natural podría estar operando. En el papel explicativo ahistórico de la selección natural ya mencionado, podríamos explicar por qué las frecuencias en una población no son las esperadas, señalando simplemente que los organismos que portan determinado rasgo son eliminados, sin necesidad de que tal rasgo sea hereditario.

Por supuesto, como el papel más interesante de la teoría de la selección natural es el de explicar el surgimiento de la adecuación, y para esto es necesario que el rasgo en cuestión sea heredable y varíe, no es raro que normalmente se considere a tales condiciones esenciales a la teoría. Pero, si tengo razón, es necesario distinguir entre el patrón explicativo histórico del surgimiento de la adecuación y la estructura de la teoría de la selección natural. Sin embargo, no considero la opción de reconstruir la teoría con estas condiciones constituya un error fatal. No estoy seguro que esto cause una pérdida de aplicaciones de la teoría importantes, y, por otro lado, debo señalar que la introducción de estas condiciones en la ley fundamental tampoco necesariamente implica la pérdida de aplicaciones en las que no hay, por ejemplo, variación, puesto que estos valores podrían dejarse en estas aplicaciones vacías o con valor 0. Como no veo, de todos modos, pérdida alguna en la opción de no incluir tales condiciones no lo haré.

VIII

Unidad de selección

En toda la discusión acerca de la estructura de la teoría de la selección natural y en la tesis en general, hablo de la aptitud, del éxito reproductivo y de rasgos *de los organismos vivos*. Opto por esta terminología, a sabiendas de cometer cierta injusticia con Darwin, simplemente por simplificar el vocabulario, ya que Darwin considera que la selección natural puede actuar, además de sobre individuos, sobre grupos. Se suele afirmar que Darwin fue un defensor de la selección natural a nivel del organismo, y que sólo en algunos casos se vio obligado a apelar a la selección de grupo (Sober 2000, pp. 92-93). No veo razones para matizar de este modo su aceptación de la selección de grupo. Darwin aceptaba sin titubear

la selección de grupo, y puede encontrarse varios lugares en el *Origen* en donde esto se dice explícitamente:

En los animales sociales [la selección natural] adaptará la estructura de cada individuo al beneficio de la comunidad toda; si la comunidad se beneficia por el cambio seleccionado (Darwin 1872, p. 67)²³.

Si prestamos atención al agujón de la abeja...podremos entender tal vez cómo es que el uso del agujón causa usualmente la muerte del propio insecto: si en general el uso del agujón es útil a la comunidad, cumplirá con todos los requisitos de la selección natural, aun cuando pueda causar la muerte de alguno de sus miembros (Darwin 1859, p. 202).

Refiriéndose a cómo las castas de insectos neutros (estériles) pueden haber evolucionado por selección natural:

Esta dificultad, aun cuando parece insuperable, se atenúa, o como yo creo, desaparece, cuando se recuerda que la selección puede ser aplicada a la familia, así como a los individuos, y puede de ese modo obtener el resultado deseado (Darwin 1859, p. 237).

En los insectos neutros estériles tenemos razones para creer que tales modificaciones en su estructura y fertilidad han sido acumuladas lentamente por selección natural, por la ventaja indirecta que ha sido dada a la comunidad a la que pertenecen sobre las otras comunidades de la misma especie (Darwin 1872, p. 220).

Como se puede notar en estos párrafos, Darwin no pone reparo alguno a la hora de aceptar la selección de grupo. Creo que bastará al respecto tener en cuenta que todo lo que digo acerca de la selección natural aplicada a individuos, puede ser afirmado de la selección natural de grupos.

²³ Es interesante señalar que la forma en que aparecía esta frase en la primera edición del *Origen* era ambigua acerca de quién era el beneficiario: "In social animals it will adapt the structure of each individual for the benefit of the community; if each in consequence profits by the selected change" (Darwin 1859, p. 87). En la sexta edición, a la cuál corresponde el fragmento citado en el cuerpo del texto, Darwin elimina la ambigüedad dejando en claro que el beneficiario podría ser la comunidad. Cito para mostrar el contraste la versión en inglés: "In social animals it will adapt the structure of each individual for the benefit of the whole community; if the community profits by the selected change" (Darwin 1872, p. 67).

IX

Examen de otras reconstrucciones

Paso ahora a señalar algunas relaciones de la reconstrucción informal de SMA propuesta con las opiniones de otros autores acerca de la estructura de la teoría de la selección natural. He dejado esto para el final para no entorpecer la comprensión del capítulo. Creo que si bien mi propuesta tiene elementos originales, no se aleja demasiado de las propuestas de otros. Más bien, considero una virtud de mi enfoque que puedo decir de una manera más clara lo que en otros enfoques está sugerido. No pasaré revista a todas las reconstrucciones disponibles sino a aquellas que me permitan señalar aspectos que considero importantes de mi reconstrucción. Vuelvo a repetir que mi reconstrucción es de la selección natural darwiniana, mientras que las reconstrucciones disponibles son pretenden presentar versiones actuales de la teoría de la selección natural. Esto hace que algunos, por ejemplo, la presenten de modo más matematizado, o incluyendo factores genéticos. Evitaré tratar aquellas que incluyen los mecanismos de herencia porque se vuelven demasiado lejanas a una posible reconstrucción de la selección natural darwiniana, optando sólo por tratar aquellas reconstrucciones que pretenden reconstruir una selección natural más general independiente de tales mecanismos. No trataré en esta sección la reconstrucción de Mary Williams, que ya ha sido discutida en capítulos anteriores.

i

La reconstrucción de John A. Endler (1986)

Endler define a la selección natural como un proceso en el cual:

Si una población tiene:

- a) Variación: Variación entre individuos en algún atributo o rasgo.
- b) Diferencias de aptitud (fitness): Una relación consistente entre ese rasgo y la habilidad para encontrar pareja, la fertilidad, la fecundidad y/o la supervivencia.
- c) Herencia: una relación consistente, para ese rasgo, entre padres y su descendencia, que es al menos parcialmente independiente de los factores ambientales comunes.

Entonces:

- 1- La distribución frecuencial del rasgo diferirá en las etapas de la historia de la vida, más allá de lo esperado por la ontogenia.
- 2- Si la población no está en equilibrio, entonces la distribución de rasgos de toda la descendencia en la población será predictiblemente diferente de la todos los progenitores, más allá de lo esperado de las condiciones a y c solas.

a, b y c serían condiciones necesarias y suficientes para que ocurra la selección natural. Si se cumple a, b y c entonces tienen que cumplirse 1 y 2.

Esta reconstrucción permite distinguir entre la selección natural y la deriva génica. En la deriva génica no se cumple la condición b, y se debe cumplir la condición de que el tamaño efectivo de la población debe ser lo suficientemente pequeño para asegurarnos que el error de muestreo sea significativo.

Lo que une a las condiciones y a los resultados de tales condiciones es un condicional material, por lo que esta estructura puede ser pensada como un único enunciado que podemos comparar con SMA₂. Puedo señalar varias diferencias con mi reconstrucción. Por un lado, la presentación de SMA de Endler es universal y no toma en cuenta el dominio de aplicación pretendido no universal de la teoría de la selección natural. Siempre que se dan tales antecedentes se dará tal consecuente. Otra diferencia, no demasiado importante, es la inclusión de la condición de que el rasgo sea heredable y de que haya variación. Esto puede tener que ver, como decía, con la confusión de la estructura de la teoría de la selección natural con el patrón explicativo histórico basado en ella. Una diferencia mucho más interesante es que Endler presenta a la aptitud como la vinculación entre la posesión de determinado rasgo y la habilidad para encontrar pareja, la fertilidad, la fecundidad y/o la supervivencia. Yo presento a la aptitud como la habilidad de encontrar pareja, la supervivencia, etc., que vincula a la posesión de un rasgo que cumple una función con cierta eficiencia y el éxito reproductivo. El problema más grande que veo con esta reconstrucción, y esto ocurre con muchas otras, es que no toman en cuenta que para que SMA no sea un mero correlato estadístico entre la posesión de un rasgo y el éxito reproductivo, es necesario hacer mención a la función que está cumpliendo de manera más eficiente. Alguien podría contestar que sí se presta atención a la función del rasgo, que tal función, efectivamente, consiste en incremen-

tar la aptitud de su portador, y por lo tanto, su capacidad para dejar más descendencia. Creo que aquí radica la originalidad de mi enfoque, equivocado o no: en el señalamiento de que la función del rasgo y la efectividad con la que se cumple es lo que se quiere explicar, de lo que se disponía con anterioridad a la teoría de la selección natural. Distinguir entre la aptitud del individuo y la función del rasgo permite, por un lado, entender mejor la práctica darwiniana que consiste en explicar el origen de rasgos con determinadas funciones, y no en reinterpretar tales funciones; y por sobre todo, permite evitar que SMA quede caracterizado como una generalización empírica probabilística, meramente fenomenológica, porque en ese sentido queda explicitado el mecanismo que une la posesión del rasgo y el éxito reproductivo, o dicho de manera más metateórica, porque retiene la teoriedad en la teoría de la selección natural de “aptitud”.

Si bien el señalamiento de las diferencias es interesante para que quede más claro mi propio enfoque, me interesa mostrar que entre las discusiones acerca de la selección natural hay un amplio consenso en varios puntos, producto de que todos examinan el mismo objeto. No se incluye a la lucha por la existencia como condición, lo que permite que la selección sexual no sea un mecanismo alternativo a la selección natural sino uno de sus casos, como se puede ver en la condición b, la diferencia de aptitud puede deberse a la habilidad para encontrar pareja. La aptitud, por más que haya diferencias en su caracterización con la mía, parece ser un concepto bastante abstracto que al agregarle contenido (cuando decimos que se trata de la habilidad de sobrevivir o de encontrar pareja) nos permite obtener teorías más particulares o leyes especiales. Los estructuralistas llaman a la teoría más general “elemento teórico básico” y a las teorías particulares que surgen de la determinación de parámetros que se encuentran inespecificados en el elemento teórico básico, “especializaciones”. Como estoy enfocando la cuestión a partir de la ley fundamental, llamare a los productos de tales especificaciones “leyes especiales”.

También es interesante señalar que no se exige que la variación sea azarosa, ciega o independiente de los factores selectivos. Esto permite que pueda considerarse a esta reconstrucción una reconstrucción de la teoría de la selección natural de Darwin, quien consideraba, como veíamos, que el uso y desuso y la influencia determinada del ambiente, podían ser causa de la variación sobre la que la selección natural actuaba.

*La reconstrucción de Robert N. Brandon
(1990)*

Brandon coincide conmigo al afirmar que la teoría de la selección natural fue diseñada para explicar el éxito reproductivo diferencial y explicar el origen y el mantenimiento de la adecuación en la naturaleza (Brandon 1990, p. 9). Además, presenta a la teoría de la selección natural también a partir de su ley fundamental:

Si a está mejor adaptado que b a un ambiente E, entonces (probablemente) a tendrá un éxito reproductivo mayor que b en E.

Por “mejor adaptado” no está pensando en lo que yo llamé más adecuado sino en el concepto de aptitud. Al igual que Endler, sólo reconoce dos componentes en SMA. Brandon defiende la interpretación de la aptitud como propensión, en la que se piensa la aptitud como una capacidad o habilidad de los organismos para sobrevivir o reproducirse en su ambiente. La aptitud es, según Brandon, distinta al éxito reproductivo real y distinta de cualquier propiedad biológica específica. Aptitud es un concepto de naturaleza abstracta que puede ser instanciado por distintos organismos en diferentes ambientes, de manera diferente. Esto último es común al enfoque de Endler y al mío, pero como Endler, no diferencia entre la aptitud y la función particular que el rasgo cumple. Puedo, por lo tanto, hacer el mismo comentario al respecto que hice acerca de la reconstrucción de Endler.

*La reconstrucción de Tuomi y Haukioja
(1979)*

Tales autores reconstruyen la teoría de la selección natural como un conjunto de enunciados unidos por la deducción. Pero no puede considerarse una reconstrucción enunciativista clásica porque según los autores la teoría no tiene leyes evolutivas específicas ni sirve para

generarlas, sino que genera modelos teóricos que si son contrastables. Este conjunto de enunciados sirven de marco conceptual para generar estos modelos teóricos.

1. *Las propiedades de los individuos varían.*
2. *El éxito o el fracaso en la supervivencia y la reproducción de cada individuo depende de las condiciones ambientales prevaletientes y de las propiedades de los individuos.*

De (i) y (ii) se sigue deductivamente:

3. *Los individuos tienen un éxito reproductivo diferencial.*
4. *Las propiedades de los individuos tienden a ser heredadas por su descendencia.*

De (iii) y (iv) se sigue deductivamente

5. *Las proporciones relativas de propiedades cambia de una generación a la siguiente.*

El enunciado 2 afirma que hay una relación entre los rasgos que portan ciertos individuos en un ambiente y su reproducción diferencial. Pero en tal formulación SMA parece un principio fenomenológico. Parece que encontrar que ciertos organismos que portan ciertos rasgos dejan más descendencia basta para dar una explicación seleccionista. Insisto en que lo interesante de la teoría de la selección natural es que permite explicar el mecanismo por el cual ciertos organismos tienen éxito en la reproducción diferencial, y esto no queda reflejado en esta reconstrucción. En este caso la cuestión es todavía más grave que en las dos reconstrucciones anteriores, puesto que ni siquiera aparece el concepto de aptitud. En los casos anteriores, la teoría de la selección natural parecía proponer un nuevo término: “aptitud”, pero al faltar el componente que yo he llamado “adecuación” no quedaba claro porqué tal término era teórico para la teoría. Aquí ni siquiera aparece un nuevo término que postule a ocupar tal lugar.

De todos modos, creo que estas reconstrucciones no son erróneas sin más, sino que son susceptibles a la crítica por no ser completas. No se explicita todo lo que debiera explicitarse. En 2 aparece que hay una relación entre las propiedades que tienen los organismos y las del ambiente y su reproducción diferencial, pero no se explicita dicho vínculo. Creo que si los autores fueran más explícitos al respecto de esa relación, aunque no más específicos para no perder generalidad en la enunciación de la teoría, quedaría un enunciado parecido a SMA₂.

En cuanto a la forma deductiva en que se presenta la teoría, creo que, como ya dije, la reconstrucción no es enunciativista y que la metateoría estructuralista puede expresar de manera más rigurosa la intuición que tienen los autores de que la teoría de la selección natural es una guía para la creación de modelos teóricos refutables, pero no lo es en sí misma (Onaha & Etchegoyen 2004). En el capítulo 8 dedicado a la cuestión de la tautologicidad de la teoría de la selección natural veremos que las coincidencias acerca de la forma en que se contrasta a la selección natural de los enfoques de Brandon y de Tuomi y Haukioja con el mío son profundas.

Segunda parte

Distinción

Capítulo 5

Selección artificial

“Creyendo que es siempre mejor estudiar algún grupo especial, después de pensarlo detenidamente, he elegido las palomas domésticas. He tenido todas las razas que pude comprar y conseguir y he sido muy amablemente favorecido con pieles de palomas de diversas regiones del mundo. [...] Me he relacionado con diferentes aficionados eminentes y he sido admitido en dos clubes colomófilos de Londres.”

(Darwin 1859, pp. 20-21).

En el *Origen* Darwin introduce lo que considera el mecanismo principal de cambio evolutivo valiéndose de una analogía (Darwin 1859, pp. 80-81). La naturaleza actuaría como un criador o un horticultor que, para moldear a los organismos con el fin de formar nuevas razas, ejecuta una selección sistemática y prolongada sobre sus animales o plantas eliminando las variaciones no deseadas. De la misma manera, en un uso de los términos conscientemente metafórico, Darwin dice que *la naturaleza selecciona* los individuos más adaptados *eliminando* las variaciones menos favorables. La selección ejercida por el hombre sobre sus producciones domésticas es llamada por Darwin "selección artificial". La selección que opera sobre las variaciones de seres orgánicos en estado natural, es llamada por Darwin, también en forma metafórica, "selección natural". ¿Por qué Darwin opta por esta forma de presentación? ¿Por qué el primer capítulo del *Origen* está dedicado de manera íntegra a la selección artificial? y ¿por qué nombrar al mecanismo, que para él era causa principal del cambio evolutivo, utilizando una metáfora que hacía clara referencia a la selección artificial llevando a confusiones a muchos de sus lectores? Estas preguntas se pueden resumir en una más general: ¿qué papel cumple en el sistema darwiniano la selección artificial?

En este capítulo trataré de mostrar que la selección artificial no es un mecanismo distinto de la selección natural, sino un caso de ella. Se puede entender esta relación de dos modos distintos: se puede pensar en la selección artificial como una ley especial de la selección natural (esta posibilidad se tratará en el capítulo 7) y también se puede pensar a la selección artificial, y este es el modo más ajustado con la utilización que Darwin hace de ella la mayoría de las veces, como una versión experimental de la selección natural. El papel funda-

mental que ocupa en la obra de Darwin la selección artificial queda mejor explicado al considerarla de este modo.

En la parte I trataré los diferentes roles de la selección artificial distintos a los justificativos. En la parte II defenderé que la relación entre selección artificial y natural no es de mera analogía, lo cual permite entender mejor su función en el contexto de justificación. En la parte III defenderé que la selección artificial debe ser concebida como un caso de la natural, en particular, tal como diré en la parte IV, como una versión experimental de ella. Para defender este punto, señalaré, en la parte V, en qué sentido podrían haberse encontrado resultados negativos en estas experiencias con la selección artificial.

I

Rol heurístico y retórico de la selección artificial

Según afirma Darwin en varios lugares, la selección artificial cumplió un papel fundamental en la elaboración de su teoría. En la carta que mandó a Lyell el 25 de junio de 1858, pidiéndole consejo sobre qué hacer con respecto al borrador que había enviado Wallace en el que éste presentaba como mecanismo de la evolución al que Darwin llamaba selección natural, dice con respecto al punto de vista de Wallace sobre el mecanismo de la evolución:

Solamente diferimos en que yo llegué a mis opiniones a partir de lo que la selección artificial ha hecho con los animales domésticos (Burkhardt 1996, p. 189).

En otra carta, en este caso dirigida a Wallace, fechada el 6 de abril de 1859, dice:

Ha acertado usted en que yo llegué a la conclusión de que la Selección era el principio del cambio a partir del estudio de las producciones domesticadas... (Burkhardt 1996, p. 207).

No ahondaré sobre este tema. Algunos sostienen que en realidad no hay que dar tanto crédito a estas afirmaciones de Darwin, pues en sus propios cuadernos de notas, en los que ya se hablaba de la selección natural, no se hacía mención alguna a la analogía entre selección artificial y natural (Gruber 1974, p. 146). Para Ruse, en cambio, hay que respetar en este tema las palabras de Darwin (Ruse 1975). En todo caso, me parece que lo que se discute no

es que la selección artificial no haya tenido ningún papel, sino si el papel que jugó fue o no determinante para el descubrimiento de la selección natural. Que algún papel jugó, y que fue relativamente importante, se puede inferir de las afirmaciones ya vistas y muchas más por el estilo, y de que, de hecho, como Darwin mismo cuenta en su autobiografía (Darwin 1993, pp. 119-120), era a lo que se estaba dedicando en 1838 cuando leyó el texto de Malthus, y a lo que se había dedicado durante once meses con la esperanza de encontrar el mecanismo de la evolución de la que, ya desde hacía tiempo, estaba convencido.

Supongamos que la analogía entre la selección artificial y la natural hubiera tenido un papel fundamental en el contexto de descubrimiento, ¿es suficiente para explicar el papel que Darwin le había dado en su obra? Pareciera que no. Sobre todo considerando que además de dedicarle los primeros capítulos del *Origen* dedicó todo un extenso libro: *The variation of animals and plants under domestication*. Darwin puede haber tenido también un interés didáctico o retórico al exponer la analogía que lo ayudó a concebir su teoría. En este caso se muestra la utilidad que tiene a veces disponer de más contextos que los tradicionales. Adoptando terminología de Echeverría (Echeverría 1998, cap. II §4), se podría sostener que la analogía fue incluida en el *Origen*, no por su papel en el contexto de descubrimiento, sino por su papel en el contexto de educación, o tal vez, en lo que podríamos llamar "contexto retórico". Darwin, de esta manera, presentaría la selección artificial como un modelo de la natural. La selección artificial sería un sistema más accesible y más fácil de entender²⁴. La analogía serviría para asimilar lo desconocido, la selección natural, a lo más conocido, el modelo que se propondría de ésta que es la selección artificial. Creo que hay algo de cierto en esto, que el orden expositivo que sigue Darwin tiene en cuenta este aspecto, y en eso debió radicar parte de su éxito.

Sin embargo creo que reducir el papel de la selección artificial al mencionado no es adecuado. Sobre todo, teniendo en cuenta que Darwin mantuvo la analogía hasta la última edición del *Origen* en la que ya era consciente de las dificultades didácticas a las que había conducido, en donde dice que el uso del término "selección", aplicado en el contexto de la

²⁴ Este tipo de analogía sería lo que Nagel llama una "analogía sustantiva" (Nagel 1961, cap. VI §1). Las analogías sustantivas son aquellas en las que se toma como modelo un sistema de elementos con propiedades conocidas y gobernados por leyes que conocemos, para construir una teoría adecuada para otro sistema no tan conocido, en virtud de semejanzas o similitudes entre el modelo y el sistema en cuestión. Voy a suponer que es esto lo que en general se quiere decir cuando en estos casos se utiliza el término "analogía". Siempre que hable de "analogía" será esto lo que tengo en mente.

selección natural, es utilizado en forma metafórica, y que las expresiones metafóricas, como también lo es "fuerza de gravedad" son necesarias en pos de la brevedad (Darwin 1872, p. 64). Esto no habría sido entendido por mucho de sus críticos. Además, la presentación de la selección natural a través de la selección artificial no es la forma de presentación exclusiva del *Origen*. En septiembre de 1857, en una carta al botánico estadounidense Asa Gray (Burkhardt 1996, pp. 177-180), que se había interesado por sus puntos de vista, le expone en forma muy resumida la teoría de la selección natural y también la presenta a través de la selección artificial. Esta forma de exponer su punto de vista no era sólo utilizado en un libro que iba a ser leído y juzgado por mucha gente de distintos niveles, también la utilizaba cuando se dirigía a un botánico que se mostraba abierto a sus ideas. Además, la función didáctica de la utilización de la selección artificial pareciera insuficiente para explicar el rol de *The variation of animals and plants under domestication* en el *largo argumento* de Darwin. De esta manera, no me parece que el papel de la selección artificial en la exposición de Darwin se agote en el de ser modelo de la selección natural con intenciones didácticas o retóricas. Me parece que la selección artificial tiene un papel importantísimo en el contexto de justificación. El problema es que, si la relación entre la selección artificial y la natural es únicamente de analogía, no es tan claro cómo pueda funcionar en tal contexto²⁵.

II

Analogía

Dos de las cosas que Darwin intenta establecer acudiendo al estudio de las producciones domésticas son las siguientes: los organismos vivos, por causas más o menos espontáneas, varían, y esas variaciones generalmente se transmiten a la descendencia en mayor o menor grado. Demostrar esto es una de las tareas que mayor importancia cobra en la obra de Darwin, como él afirma en varias oportunidades. A establecer esto se dedica Darwin en los dos

²⁵ Este trabajo no supone que las analogías no puedan funcionar en el contexto de justificación, sostengo simplemente que no es necesario entrar en esa discusión porque la relación entre selección natural y artificial no es sólo de analogía. Algunos defienden que la analogía selección artificial-selección natural cumple un papel en el contexto de justificación en tanto analogía (Lloyd 1983; Recker 1987; Ruse 1973; Waters 1986). Richard A. Richards critica el punto de vista anterior, y sostiene que la analogía cumplió un papel, pero negativo, en la argumentación de Darwin (Richards 1997).

primeros capítulos del *Origen*. La argumentación que sigue Darwin es, resumidamente, extender la variabilidad y la heredabilidad de los caracteres que se dan en las poblaciones domésticas a las poblaciones naturales. Pero claro, si la relación que hay entre la selección artificial y la natural es de analogía, se corre el riesgo de que esta extrapolación no sea legítima. Como bien afirma Nagel, al utilizar analogías se puede cometer el error de suponer que una característica no esencial al modelo está en la teoría a formular (Nagel 1961, cap. VI §1). Claramente se estaría cometiendo tal error al extrapolar la teleología que se puede encontrar en la selección artificial en virtud de que el criador que selecciona lo puede hacer con metas claras, al ámbito de la selección natural. Darwin mismo nos advierte contra este error (Darwin 1872, p. 64). Pero claro, se podría cometer el mismo error en el caso de la variación y la heredabilidad de los caracteres.

En esta dirección va una de las críticas que hace Mulkay (1994). Para él, la conclusión de que la variación doméstica *equivale* (es la palabra que Mulkay usa) a la natural no tiene ningún fundamento. Sostiene además que la razón por la que Darwin no abandonó nunca el vocabulario metafórico, entre el cual se encontraba la propia expresión "selección natural", era para disimular la brecha entre los dos tipos de selecciones. En sus propias palabras:

[Darwin] utilizó el lenguaje de la selección doméstica en su análisis de los contextos naturales con el fin de lograr que sus lectores realizaran 'el brinco de fe' que se requería para ver la adaptación natural y la doméstica como procesos equivalentes (Mulkay 1994, pp. 340-341).

Nótese que esto estaría de acuerdo con la tesis de que la analogía tendría una función retórica. Vuelvo a repetir que para mí eso es cierto, pero de ningún modo, como se intentará mostrar, se puede sostener que ésta sea la única función que la selección artificial tiene.

III

Selección artificial como caso de la natural

Es cierto que Darwin presenta la relación entre selección artificial y natural como una analogía, pero esto no quiere decir que ésta sea la única relación que tienen, y, además, no es en virtud de esa relación que Darwin sostiene que lo que ocurre con los organismos domésticos en cuanto a variación y heredabilidad, ocurre con los organismos en estado natural. La

argumentación es mucho más simple y no recurre a ninguna analogía, al menos no como la definimos aquí. Como Darwin muestra en los casos de las producciones domésticas, las variaciones no dependen *directamente* del hombre. En la frase anterior se resalta "directamente" porque para Darwin las variaciones no eran necesariamente azarosas, sino que dependían de leyes desconocidas. Podían depender del ambiente, de crecimientos correlativos o incluso del uso y desuso, sin embargo no dependían directamente del criador (Darwin 1883, v. II p. 176). Pero si las causas de las variaciones no están en el criador, entonces son causas que también operan en los organismos vivos en estado natural. Si un cambio ambiental causa variaciones en los organismos en estado doméstico, ¿por qué no habría de causarlos cuando estos organismos estaban en estado natural? Uno puede no estar de acuerdo con esta argumentación. Se puede estar en desacuerdo con la cláusula *ceteris paribus* implícita que sostiene que nada relevante influye sobre las variaciones de los organismos vivos que dependa de que el organismo se encuentre en estado natural o artificial. Pero este es un argumento que no recurre a ninguna analogía. Los organismos vivos varían y esas variaciones generalmente se transmiten a la descendencia, no importa si están en estado doméstico o no.

La selección natural, en su enunciación más general, consta de dos factores: organismos cuyas variaciones son heredables y mecanismos selectivos que operan sobre estas variaciones. Dado que las leyes que gobiernan la variación y la heredabilidad en la selección artificial y en la natural, para Darwin, son las mismas, lo que las diferenciaría debería estar en los mecanismos selectivos. Para terminar de mostrar que para Darwin la selección artificial es un caso de la natural hay que ocuparse ahora de éstos. Intentemos caracterizar correctamente a la selección artificial.

En general se tiende a describir la selección artificial como la selección que realizan los criadores sobre las variedades que desean reproducir para obtener los organismos deseados. Esta es la definición que da Mayr en el glosario de *One long argument*:

Selección artificial: Selección del grupo de organismos reproductores realizada por un criador de animales o plantas (Mayr 1991, p. 177).

Un ejemplo de selección artificial sería cuando un criador elige en cada generación las palomas de cola más larga para lograr una nueva raza de palomas de cola larga. Suele remarcar además que en la selección artificial, a diferencia de la natural, hay finalidad. Sin embargo, como bien aclaró Darwin, lo más probable es que las distintas razas de perros y palomas, ejemplos paradigmáticos de productos de este tipo de selección, no fueran seleccionadas con la intención de mejorar las razas en una dirección, sino que simplemente se seleccionaran los individuos más convenientes. Darwin dedica todo un párrafo del *Origen* (Darwin 1859, p. 34-40) a la *selección artificial inconsciente* y mucho más en *The variation of animals and plants under domestication* (Darwin 1883, cap. XX). De esta manera, hay que incluir en la caracterización de la selección artificial la posibilidad de que la selección se realice sin tener el fin de mejorar la raza en algún sentido. En este caso habría que incluir a los que crían caballos de carreras y lograron una raza más rápida pero sin tener la intención de hacerlo, sino sólo cruzando los caballos rápidos, para tener crías tan rápidas como sus progenitores. La intención del mejoramiento de las razas no es esencial a la selección artificial, pero además, para Darwin la selección artificial podía llevarse a cabo sin siquiera tener la intención de mejorar la raza e incluso sin seleccionar directamente los individuos reproductores. En el *Origen* dice:

Aunque existan salvajes tan bárbaros que no hayan pensado nunca en el carácter hereditario de la descendencia de sus animales domésticos, no obstante, cualquier animal particularmente útil a ellos para un objeto especial tiene que ser conservado en tiempo del hambre u otros accidentes...y estos animales escogidos dejarían de este modo más descendencia...de modo que en este caso se iría produciendo una especie de selección inconsciente (Darwin 1859, p. 36).

Ni siquiera hay que seleccionar directamente a los individuos, basta con crear ciertas condiciones en su medio. De esta manera serían casos de selección artificial tanto la selección directa de organismos reproductores entre, por ejemplo, moscas de la fruta, como el someterlas a determinada temperatura y ver si varían en alguna dirección. Pero además la selección artificial no es algo característico de los criadores. Los límites entre la selección natural y la artificial son evidentemente borrosos.

En *The variation of animals and plants under domestication* Darwin sostiene que hay tres tipos de selección: la natural, la metódica y la inconsciente. La selección metódica sería la

selección realizada conscientemente por los criadores. Se podría sostener que la selección artificial es la metódica y dejar la inconsciente como un caso de selección natural. Sin embargo, Darwin es explícito en afirmar que la diferencia entre selección metódica e inconsciente, no sólo es muy difícil de establecer, sino que además, es de grado (Darwin 1883, v. II, pp. 195-196).

Entonces, ¿cuándo hablamos de selección artificial? ¿Cuando el medio que sirve de factor selectivo es modificado por humanos? Esta caracterización se volvería demasiado amplia. En este momento, gran parte de las especies vivientes viven en medios modificados por los humanos. Casi todo caería dentro de la selección artificial. Además, ¿a qué nos referimos cuando hablamos de "humanos"? ¿A *homo sapiens*? ¿A homínidos? ¿Con la aparición de cuál especie de homínido se puede empezar a hablar de selección artificial (esto es más problemático en el caso de Darwin para quien la transición de una especie a otra es gradual)? Finalmente, ¿qué tienen de especial los seres humanos para que su acción en la evolución merezca un mecanismo especial? Justamente desde Darwin pareciera que nada. La distinción entre selección artificial y natural es tan vaga como la distinción entre lo natural y lo artificial en general²⁶. Como se puede ver, la caracterización que Darwin hace de la selección artificial es muy oscura. Pero esto no es por una falencia de Darwin. Mi punto de vista es que no estaba preocupado en establecer una distinción conceptual clara entre ambos procesos, justamente porque consideraba que la selección artificial era un caso de la natural.

La selección natural tiende a beneficiar en la 'lucha por la existencia' a los organismos con rasgos más adecuados al ambiente en el que se encuentran. Si se caracteriza la lucha por la existencia como la lucha por sobrevivir, es difícil ver cómo la selección artificial pueda ser un caso de la natural. Sin embargo, como vimos en el capítulo 2, Darwin define la lucha por la existencia, no sólo como una lucha por sobrevivir, sino también, y principalmente, como una lucha por dejar descendencia.

Debo señalar que uso esta expresión lucha por la existencia en un sentido amplio y metafórico, que incluye la dependencia de un ser respecto de otro y (lo que es más importante) incluye no sólo la vida del individuo, sino también el éxito al dejar descendencia (Darwin 1859, p. 62).

²⁶ Para un tratamiento de la distinción entre lo artificial y natural en general, es interesante acudir al primer capítulo de Monod (1993).

Hay que entender la *lucha por la existencia* como *éxito en la reproducción diferencial*. Pensemos en dos mulas de las cuales una es más fuerte y sana que la otra. Si la ventaja adaptativa fuera sólo una ventaja para sobrevivir, tendríamos que afirmar que una de las mulas aventaja a la otra. Pero, ¿qué sentido puede tener esto si ninguna puede tener descendencia? La verdad es que en la lucha por la existencia las mulas salen perdiendo, tengan las capacidades que tengan para sobrevivir. Si es así, entonces no hay razones conceptuales para entender a la selección artificial y a la selección natural como mecanismos alternativos. Si una paloma es elegida por un criador por portar un rasgo buscado por éste, se puede afirmar que la paloma dejará más descendencia en virtud de la portación de ese rasgo, y por lo tanto, se puede pensar este caso de selección metódica como un caso de selección natural.

Otro sería el caso en los programas de computadora en los que se simula la selección natural. Por ejemplo, "El relojero ciego" programado por Richard Dawkins (Dawkins 1996). Dawkins ideó unos organismos análogos a los organismos vivos que bautizó "biomorfos". Estos organismos serían análogos a los organismos vivos en algunos aspectos relevantes para la evolución. Estos tienen rasgos fenotípicos determinados por 'genes' informáticos, análogos a los reales en sus aspectos relevantes. Estos biomorfos son seleccionados por un agente humano y van acumulando variaciones y 'evolucionan', que es un proceso análogo a la evolución. En este caso sí, la única relación que habría entre la selección real y la informática sería de analogía. Pero no es el caso de la selección artificial. En la selección artificial no se está experimentando con biomorfos. Los organismos en estado doméstico no son únicamente análogos a los que están en estado natural. Los organismos vivos en estado doméstico evolucionan, no 'evolucionan'.

IV

La selección artificial como experimento de la selección natural

Vemos así que la relación entre selección natural y artificial no es sólo de analogía. Gruber sostiene:

[la selección artificial] le ofreció el proceso más cercano posible a una versión experimental de la selección natural (Gruber 1974, p. 154).

Yo sostengo algo más fuerte: la selección artificial *es* una versión experimental de la selección natural²⁷. Lo que llevaba a cabo Darwin con las producciones domésticas eran contrastaciones experimentales de su teoría²⁸. Lo eran tanto como lo son los experimentos que se realizan actualmente y desde hace tiempo con *Drosophila* (moscas de la fruta).

La evolución, como la erosión de una montaña, es para nosotros, en nuestra corta duración e incapaces de observar procesos lentos, inobservable. Por otro lado, su carácter poblacional, complica el procedimiento de tomar mediciones en puntos alejados en el tiempo, esperando una cierta modificación, como es posible en el caso de la erosión de la montaña o en el lento avanzar de las agujas que marcan las horas en un reloj. El proceso no es continuo. La evolución sólo podría ser observada con estudios poblacionales sobre distintas generaciones de una especie dada. Como especie que evoluciona, estamos condenados a inferir la evolución y complicados a la hora de experimentar. Frente a esta problemática se ha optado por observar la evolución en especies de una vida mucho más corta a la nuestra, en donde tengamos acceso a muchas generaciones en cortos lapsos de tiempo, como bacterias o *Drosophila*. Otra opción, mucho más complicada, es realizar observaciones o llevar a cabo experimentos que involucren varias generaciones de investigadores. Esta posibilidad, que hoy ya no es descabellada, pues hace un lapso de tiempo no demasiado largo en términos evolutivos, pero tampoco despreciable, en el que se vienen realizando dichos estudios, al momento de Darwin parecía, como mucho, programática. Sin embargo, Darwin encontró en los criadores de plantas y animales, una comunidad que por generaciones y generaciones habían estado seleccionando variedades y habían obtenido cambios sorprendentes en la conformación de los organismos vivos²⁹.

²⁷ Es interesante remarcar que la expresión "selección artificial" es usada actualmente así por algunos autores (p. e. Maynard Smith 1975, cap. 9).

²⁸ En la bibliografía revisada no he encontrado ningún autor que sostenga que la selección artificial constituía una forma de contrastar la teoría de la selección natural por ser un caso de ella, lo que yo sostengo, salvo Van Fraassen que, según dice Elisabeth A. Lloyd, le hizo esta sugerencia en una comunicación personal (Lloyd 1983, p. 121).

²⁹ Otra posibilidad era ofrecida por el estudio de las momias de animales realizadas en el antiguo Egipto. Sin embargo los datos aquí no favorecen a la evolución. Darwin se dedica a mostrar cómo tampoco sirven como argumento en su contra (Darwin 1872, p. 154).

Según Darwin, en el pasado se había tomado una especie de paloma y por medio de la selección artificial, se logró la diversidad presente. Esto era una prueba de la plasticidad de los organismos. Pero para eso había que aceptar que las razas actuales de palomas no habían sido encontradas en la naturaleza.

Grandes como lo son las diferencias entre las razas de palomas, estoy absolutamente convencido de que la opinión común de los naturalistas de que todas descienden de la paloma silvestre es correcta (Darwin 1859, p. 23)

Darwin presenta extensos argumentos para sustentar este punto de vista (Darwin 1859, pp. 23-29).

Las razas domésticas han surgido por selección artificial, sostiene Darwin, de otro modo no sé podría explicar su adecuación a las necesidades del hombre y el carácter externo de estas modificaciones (Darwin 1859, p. 38). Pero entonces no se puede apelar únicamente a la selección metódica realizada por los criadores. Estos no han estado realizando esta tarea por el tiempo suficiente. De ahí que apele a la selección artificial inconsciente, la protección de los individuos más preciados realizada por el hombre sin esperar ninguna modificación de las razas a la larga. La selección artificial le permite a Darwin extender el comienzo del experimento mucho más atrás en el tiempo (Darwin 1859, pp. 34-40).

Este experimento extendido en el tiempo le permitía mostrar dos puntos principales: El primero es sobre la plasticidad de la conformación de los organismos vivos. Le permitía mostrar cómo los organismos podían mutar casi indefinidamente. Otro, que tiene que ver menos con el sólo hecho de la evolución, sino con la capacidad explicativa de la selección natural, es que la variación intrapoblacional era ilimitada. Nunca se agotaba. Si se agotara, la selección natural tendría límites, puesto que se monta sobre este tipo de variación³⁰.

La importancia de la selección artificial no se reducía ni dependía completamente de que se hubiera venido realizando desde hace muchísimo tiempo. Darwin, además de ser un especulador imaginativo, pasó su vida realizando experiencias con plantas y animales domésticos. No hay capítulo ni tema en el *Origen* para el cual no se utilice de algún modo datos recogidos o de la experiencia acumulada por los criadores de especies domésticas, o de la experiencia que el mismo Darwin había acumulado en su trabajo experimental.

³⁰ Se volverá sobre esta cuestión en la parte V de este capítulo.

El papel experimental de la selección natural en la obra de Darwin es algo que en general en las presentaciones de Darwin no se toma en cuenta. Sin tener en cuenta esto, es difícil entender la estrategia argumentativa de Darwin. Bajo esta interpretación se entiende perfectamente por qué Darwin utilizaba a la selección artificial en el contexto de justificación.

V

Experiencias falsadoras

Si la selección artificial es un experimento de la natural, tendría que haber podido ofrecer resultados negativos en la contrastación. ¿Cómo podría contradecir la selección artificial a la natural si la última fue elaborada en analogía a la primera? Aquí se puede encontrar otra falla de la consideración de que entre las dos teorías hay sólo una relación de analogía. Esta interpretación implicaba considerar a la selección artificial como un sistema conocido que servía de modelo para entender una parte de la realidad desconocida. Sin embargo no se podía considerar a la selección artificial como un sistema conocido. La descripción que Darwin hace de sus experimentos con producciones domésticas tiene la carga teórica de la selección natural. No es cierto que se conocían las leyes que gobernaban a la selección artificial y se las expandía a sistemas desconocidos en virtud de las semejanzas entre ellos. Para Darwin las leyes que gobiernan a la selección artificial son las mismas que las que gobiernan a la selección natural. Por esto el estudio de casos en los animales domésticos permitía la contrastación de las leyes de la selección natural. Como el mismo Darwin dice:

No hay razón para creer que las leyes que han obrado eficazmente en estado doméstico no lo hayan hecho en estado natural (Darwin 1859, p. 467).

Pero no había acuerdo acerca de cuáles eran esas leyes. Charles Otis Whitman, a principios del siglo XX, con la intención de relegar el mecanismo de la selección natural y en apoyo de mecanismos ortogenéticos, se puso a experimentar con palomas, al igual que lo había hecho Darwin, y encontró una tendencia a variar en una única dirección en cuanto al color de sus plumas (Gould 1993, cap. 25). La tesis de los ortogenistas era que la selección natural sola no alcanzaba para explicar las transformaciones que se habían producido en los organismos vivos. Existía en estos una tendencia interna a variar en determinada dirección

que era la que dirigía los cambios. La selección natural sólo podía retrasar o adelantar ese proceso. ¿Razonaba Whitman con analogías al experimentar con animales domésticos? No, simplemente sostenía, como Darwin, que las leyes generales que gobernaban la evolución de los organismos también se aplicaban a las palomas en estado doméstico. De ahí que estas leyes se pudieran contrastar con la experimentación en palomas. Otro ejemplo lo proporciona el mismo Lyell, quien a partir de experimentos en producciones domésticas, encontraba tendencias de los animales a restablecer su forma original. Esto apoyaba sus puntos de vistas fijistas acerca de las especies (Richards 1997, p. 76).

VI

Conclusión

Con todo esto no se quiere decir que la distinción entre la selección natural y la artificial sea inútil o trivial. De hecho en el sistema darwiniano la distinción es muy útil. La utilidad de tal distinción es retórica y didáctica, como ya se dijo. Es útil, además, porque refleja la diferencia que hay entre un experimento controlado de laboratorio y la teoría que se quiere mostrar. Pero Darwin hace la distinción justamente por eso, porque es útil, y no porque haya dos mecanismos evolutivos diferentes funcionando en la naturaleza. En el cap. 7 discutiré en qué sentido puede pensarse a la selección artificial como una ley especial de la selección natural.

Capítulo 6

Selección sexual

La selección sexual también es un caso de la natural. Esta es la tesis que defenderé ahora. Como hemos visto en capítulos anteriores, sería una ley especial que surge de determinar el concepto de aptitud de SMA como capacidad de tener éxito frente a organismos del mismo sexo por los organismos del otro sexo. Si se quita de la estructura de la selección natural la lucha por la existencia y se considera únicamente la lucha por dejar descendencia es obvio que la selección sexual se vuelve un caso de la natural. Darwin sin embargo, en muchos lugares habla de la selección sexual y la natural como mecanismos alternativos. En la primera parte del capítulo intentaré mostrar que, pese a eso, la consideración de que la selección sexual es un caso de la natural no violenta el pensamiento de Darwin. En la segunda parte desarrollaré la cuestión del nivel de abstracción con el que debe reconstruirse la teoría de la selección natural y mostraré algunas posiciones de otros autores que piensan a la selección natural como un mecanismo general que incluya como un caso a la selección sexual.

I

Selección natural amplia y restringida en Darwin

A diferencia de lo que ocurre con la selección artificial, en este caso las caracterizaciones de Darwin son más precisas. Tomemos la que da en *The descent of man*, dado que es la obra especialmente dedicada a este tipo de selección: la selección sexual sería aquella que depende de la ventaja que tienen algunos individuos sobre otros de su propia especie y sexo, en relación exclusiva a la reproducción (Darwin 1882, p. 209). Esta forma de selección dependería,

...no de una lucha por la existencia en relación con otros seres orgánicos o con condiciones externas, sino de una lucha entre individuos del mismo sexo, generalmente los machos, por la posesión del otro sexo (Darwin 1872, p. 69).

Como veíamos, sólo se puede separar la selección sexual de la natural si se restringe aptitud (fitness) al éxito en la supervivencia dejando de lado al éxito por dejar descendencia. Sin

embargo, como ya vimos en varios de los capítulos anteriores, para Darwin la lucha por la existencia es, principalmente, una lucha por dejar descendencia. En *The descent of man* Darwin dice que la diferencia entre selección natural y sexual es que en la última, las transformaciones son producto, no de lograr una mejor supervivencia en la lucha por la existencia, sino por aventajar a otros individuos del mismo sexo y especie en la posesión del otro sexo (Darwin 1871, p. 257). Esto parece obligarnos a considerar a la selección natural y a la sexual como mecanismos alternativos, pero es incompatible con el fragmento del *Origen* comentado más arriba en el que sostiene que la lucha por la existencia es principalmente éxito en la reproducción (Darwin 1859, p. 62). Hay que recordar que Darwin mismo dice que ‘lucha por la existencia’ se utiliza en sentido metafórico.

Como el muérdago es diseminado por los pájaros, su existencia depende de los pájaros; y puede decirse metafóricamente que luchan con otras plantas frutales por tentar a los pájaros para devorar y luego diseminar sus semillas más que las de esas otras plantas (Darwin 1859, p. 63).

La supervivencia del muérdago no depende de ningún modo de los pájaros, lo que depende es su capacidad de dejar descendencia. Si el muérdago que lucha por tentar a los pájaros puede ser considerado como luchando por su existencia, no parece un desatino considerar a un pavo real que lucha con otros pavos por ‘tentar’ a las hembras de su misma especie, también como ‘luchando por su existencia’.

Creo que las incompatibilidades en los textos de Darwin se diluyen cuando notamos que Darwin utiliza “selección natural” de dos maneras, una restringida, para referirse a la lucha por la supervivencia (lo que en realidad constituye en todo caso una ley especial de la teoría de la selección natural tal como la estamos considerando aquí, puesto que surge de la especificación del concepto de aptitud), y una más amplia, de manera más parecida a la que la hemos caracterizado aquí. Se está refiriendo a la selección natural más general cuando caracteriza a la supervivencia de los más aptos en la lucha por la existencia como el éxito en sobrevivir y dejar descendencia. Se refiere a la selección natural más restringida cuando caracteriza la supervivencia del más apto, para compararla con la sexual, como una lucha por la existencia con respecto a otros seres orgánicos o condiciones externas.

Creo que es posible realizar una lectura consistente de Darwin si se tienen en cuenta estos dos sentidos en los que utiliza “selección natural”. La razón por la cual pone énfasis entre la

selección natural restringida y la sexual tienen que ver con la eficacia argumentativa pero no con la necesidad de distinguir entre dos mecanismos evolutivos diferentes. Para entender la utilidad de la distinción hay que pensar en cuáles eran los interlocutores de Darwin. La selección sexual explicaba casos que la hipótesis del diseño perfecto creacionista no lograba explicar. Muchos organismos vivos tienen rasgos exagerados que no tendrían sentido en la hipótesis del diseño perfecto puesto que no tendrían ninguna utilidad para la supervivencia (incluso a veces la obstaculizarían). Como dice Ghiselin acerca del papel de la selección sexual en la obra de Darwin,

...la selección sexual es el mejor argumento a favor de la natural, de la cual es un corolario (Ghiselin 1969, p. 215).

Si se considera a la selección sexual como un caso de la natural, su papel en la argumentación a favor de la selección natural, y por lo tanto su papel en la argumentación general darwiniana, queda mucho más claro.

Puede pensarse, y yo lo pienso, que el hecho de que Darwin elija el capítulo IV del *Origen*, el capítulo dedicado a la selección natural, para exponer la selección sexual, puede abonar a la idea de que la consideraba un caso de ésta. Pero tal vez sea más convincente de este punto la siguiente modificación en ediciones sucesivas del *Origen*. Lo que en la primera edición aparece así:

Esto me lleva a decir algunas palabras acerca de lo que yo he llamado Selección Sexual. Esta depende, no de la lucha por la existencia, sino de la lucha entre los machos por la posesión de las hembras...(Darwin 1859, p. 88).

En la sexta aparece así:

Esto me lleva a decir algunas palabras acerca de lo que yo he llamado Selección Sexual. *Esta forma de selección* depende, no de la lucha por la existencia en relación con otros seres orgánicos o las condiciones externas, sino de la lucha entre individuos de un mismo sexo, generalmente los machos, por la posesión del otro sexo...(Darwin 1872, p. 69) (las itálicas son mías).

Además de la inclusión de la posibilidad de que la selección sexual actúe sobre las hembras, dos son las modificaciones que nos interesan. El cambio introducido que aclara que la

selección sexual es un tipo de selección, y la aclaración de que no es que en la selección sexual no haya lucha por la existencia, sino que no hay lucha por la existencia en relación con otros seres orgánicos o condiciones externas. Creo posible pensar que Darwin ha incluido tales cambios para que la relación de la selección sexual en la obra general, como un argumento a favor de la selección natural, quede mucho más clara.

Otro lugar en el *Origen* en el que se refiere a la selección sexual como un tipo de selección es el siguiente:

Podemos, hasta cierto punto, comprender como es que hay tanta belleza en la naturaleza: pues esto puede ser atribuido, mayormente, a la acción de la selección...La selección sexual dado los más brillantes colores, elegantes formas, y otros ornamentos a los machos, y algunas veces a los dos sexos, de muchos pájaros, muchas mariposas y muchos otros animales (Darwin 1872, p. 361).

Evidentemente Darwin considera a los dos tipos de selección, la selección natural restringida y la sexual, casos de un mismo proceso. En tal proceso debemos enfocarnos a la hora de reconstruir la teoría de la selección natural, para poder entender en toda su profundidad, el pensamiento darwiniano.

II

Grado de generalidad de la selección natural

Una cuestión fundamental que se plantea en la elucidación de una teoría es la de su nivel de abstracción, su grado de generalidad. Es posible tomar la decisión de reconstruir una teoría de manera bastante particular y el riesgo que se corre es perdernos que tal teoría forma parte de una red teórica interesante, o buscar estructuras más generales convirtiendo a la teoría en una especialización de una teoría más general, y el riesgo que se corre en este caso es estar inventando estructuras subyacentes que carecen de cualquier tipo de interés. Alguien podría considerar que la reconstrucción de la teoría de la selección natural más general, que incluye como casos a la selección artificial y la sexual, cae en el segundo tipo de error. Sin embargo creo que es visible que tales procesos son de un mismo tipo, y así eran considerados por Darwin, tal como defendí anteriormente. Creo que algunos autores han temido que los procesos de la selección natural restringida y de la selección sexual, al ser considerados

ambos como casos de una misma teoría, resultarían confundidos en un mismo mecanismo. Como algunos defensores de la selección natural restringida han argumentado en contra de la selección sexual, tal confusión constituiría un error importante. Otros, defensores de la selección sexual, también han tratado de mantener su identidad señalando que se trata de dos teorías distintas (Mayr 1972). Creo que esta preocupación es injustificada, y tiene origen en la falta de un lenguaje metateórico adecuado para hacer distinciones sutiles. Yo no afirmo que ambos mecanismos sean lo mismo. Sino que la selección natural restringida y la sexual pueden ser considerados elementos teóricos distintos, cada uno con sus características esenciales, que especializan un elemento teórico básico, que es la selección natural. Bajo este punto de vista es posible mantener completamente distinguidos ambos mecanismos, pero se señala que ambos mecanismos utilizan un marco conceptual común y que instancian la misma ley fundamental, SMA. Pero se instancia de diferente manera, y tienen aplicaciones pretendidas y exitosas diferentes.

Quisiera mostrar algunos ejemplos de autores que también sostienen que es posible reconstruir la selección natural de modo de que incluya a la selección sexual. Así, pensando en el lugar de la selección sexual en el sistema de Darwin, Gayon sostiene que la razón por la cual Darwin mantuvo la metáfora de la selección, pese a sus implicaciones negativas al sugerir la idea de que existe un agente intencionalmente seleccionador, era la de mantener una teoría general de la selección que abarcara a la selección artificial, a la sexual y a la natural (se refiere a lo que yo he llamado selección natural restringida) (Gayon 1998, pp. 51-54). Ghiselin, también discutiendo las ideas de Darwin, sostiene, como ya hemos visto, que la selección sexual es el argumento más brillante a favor de la selección natural (Ghiselin 1969, p. 215). En algunas discusiones acerca de la selección natural en general, y ya no en sus versiones darwinianas, podemos encontrar también sugeridas estas ideas. Endler de cuya reconstrucción ya he hecho mención, señala que la selección sexual es una subclase de la natural porque la habilidad para conseguir pareja es una de las posibles alternativas en las que se puede interpretar el concepto de aptitud (Endler 1986, pp. 11-12).

III

Conclusión:

En su libro *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects*, Darwin muestra cómo la selección natural operó sobre las orquídeas haciendo que luzcan las flores extrañas que lucen. La aptitud de éstas depende de su capacidad de atraer a los insectos para poder reproducirse (selección natural), la de una orquídea en un vivero depende de su capacidad de atraer a un humano horticultor para ser elegida como reproductora (selección artificial). La ventaja adaptativa de algunas aves depende de que su canto atraiga a las hembras de su especie (selección sexual), la de esas mismas aves en cautiverio depende de que su canto atraiga (o les guste) a los humanos (selección artificial). Orquídeas, aves, insectos, humanos, todos formamos parte del mismo medio con respecto al cual se determina la aptitud de los organismos vivos. Orquídeas, aves y humanos, muchas veces dependen de la reacción que cause su apariencia sobre organismos de la misma o de otra especie para tener éxito en la lucha por dejar descendencia.

¿Por qué diferenciar entre estos tres conceptos? Parte de la respuesta debe tener que ver con que somos humanos, y por eso hablamos de un mecanismo evolutivo cuya única característica particular parece ser la participación de humanos como factor selectivo, y con que somos organismos sexuales, y por eso prestamos mucha más atención a la lucha que se entabla entre organismos del mismo sexo por conseguir a los del otro sexo. ¿Por qué Darwin diferencia entre estos tres conceptos? Ya vimos que sus fines son argumentativos, didácticos, retóricos, etc., pero que difícilmente sea para distinguir el funcionamiento de mecanismos completamente distintos en la naturaleza. Esto explica la ambigüedad con la que Darwin caracteriza a la selección sexual y a la artificial. Esto explica también que en *The variation of animals and plants under domestication* Darwin pueda afirmar que sólo hay tres tipos de selección, la natural, la metódica y la inconsciente, sin mencionar a la sexual (Darwin 1883 v. II, p. 177). Eso también explica que pueda llegar a establecer relaciones muy fuertes entre la selección sexual y artificial, al punto que Ghiselin considere la posibilidad de que la selección sexual sea una variante de la artificial (Ghiselin 1969, p. 218).

Del mismo modo que el hombre puede dar belleza, de acuerdo con sus estándares de gusto, o, hablando de manera más estricta, puede modificar la belleza original adquirida por las especies

progenitoras ...parece que los pájaros hembras en estado de naturaleza, han, por una larga selección de los machos más atractivos, contribuido a su belleza u otras cualidades atractivas (Darwin 1871, v. II p. 259).

Darwin realiza estas distinciones de manera distinta de acuerdo con el punto que esté defendiendo en el contexto particular.

La selección natural se aplica a todos los organismos vivos; la selección sexual es un caso de la natural que sólo se aplica a una proporción de seres vivos, los que se dividen en sexos; la selección artificial es todavía mucho más particular, se aplica sólo a los organismos criados por humanos. La selección sexual y la artificial no son mecanismos evolutivos distintos de la natural. En el último párrafo del *Origen*, Darwin afirma:

Estas leyes [las leyes que gobiernan la evolución de *todos* los organismos vivos] tomadas en su sentido más amplio, son: la de crecimiento con reproducción, la de herencia, que casi está implícita en la de reproducción, la de variación por la acción directa e indirecta de las condiciones de vida y por el uso y desuso; una razón del aumento, tan elevada, tan grande, que conduce una lucha por la vida, y como consecuencia, a la selección natural, que determina la divergencia de caracteres y la extinción de las formas menos perfeccionadas (Darwin 1859, p. 489-490).

En éste nombra las leyes de la evolución. No sólo nombra el mecanismo que para él es el principal sino que también nombra otros como el uso y desuso. La selección sexual tiene un lugar central en la obra de Darwin, ¿puede no haberla nombrado al pasar revista a todos los mecanismos evolutivos? ¿No se puede hacer una lectura más consistente de Darwin considerando que en este párrafo “selección natural” se utiliza en un sentido amplio, que incluye a la sexual?

Capítulo 7

Especializaciones

En la filosofía clásica de la ciencia no hay término utilizado de modo más equivoco que “teoría”. La acepción con la que generalmente es utilizado, la que por ejemplo se utiliza al hablar de “la teoría de la mecánica clásica”, es la de “red teórica”. Los estructuralistas llaman “red teórica” a un conjunto de elementos teóricos con varios niveles de estratificación. La estructura es ramificada. La relación entre los elementos teóricos no es deductiva, sino de especialización. Esta relación es asimétrica, transitiva y reflexiva. Cada uno de los elementos especifica componentes no especificados en los elementos de los cuales es una especialización. Normalmente todos los elementos teóricos son especializaciones de un mismo elemento teórico, llamado “elemento teórico básico”. Como ya he señalado, muchas veces el temor a no enunciar una teoría de la selección natural amplia tiene que ver con que esto produzca la confusión de distintos mecanismos, pero esto es producto de contar con un lenguaje metateórico sin la suficiente riqueza en su aparato conceptual (por ejemplo, con un mismo término para objetos distintos como lo son los elementos teóricos y las redes teóricas). Como no estoy ofreciendo una reconstrucción exhaustiva de la teoría de la selección natural, sino sólo señalando los componentes esenciales a su ley fundamental, trataré a la red teórica de la teoría de la selección natural como una ramificación de leyes. Hablaré de la ley fundamental y no de todo el elemento teórico básico, y de leyes especiales, en lugar de los elementos teóricos especializados. Mi intención en este capítulo es mencionar algunas de las leyes especiales utilizadas por Darwin para sugerir la forma de la red teórica de la teoría de la selección natural darwiniana. La primer gran distinción entre las leyes especiales de la selección natural es entre la selección sexual y la no sexual o restringida. En la primer parte del capítulo presentaré la ley especial de la selección sexual. En la segunda, la selección no sexual o restringida y sus subdivisiones. En la tercera parte discutiré en qué sentido puede entenderse a la selección artificial como una ley especial. En la última parte presentaré al principio de divergencia como una ley especial y mostraré como es necesario plantear una clasificación entre las leyes especiales transversal a la primera, que surgía de dar distintas interpretaciones al concepto aptitud, a partir de los diversos efectos que puede

tener la selección natural, según la forma en que actúan las presiones selectivas en una población.

I

Selección sexual

Creo que, del mismo modo en que Endler trata la cuestión al respecto de la teoría de la selección natural actual (1986, p. 9; 1992), SMA tiene dos grandes ramas de especificación: la ley especial de la selección sexual y la ley especial de la selección no sexual o de la selección natural en sentido restringido. Esta distinción es planteada por Darwin del siguiente modo:

Esto me lleva a decir algunas palabras acerca de lo que yo he llamado Selección Sexual. Esta forma de selección depende, no de la lucha por la existencia en relación con otros seres orgánicos o las condiciones externas, sino de la lucha entre individuos de un mismo sexo, generalmente los machos, por la posesión del otro sexo...(Darwin 1872, p. 69)

En la selección sexual la aptitud consiste en la capacidad de conseguir pareja. Recordemos que SMA, la ley fundamental de la teoría de la selección natural, tenía la siguiente forma:

En algunas poblaciones existen diferencias de aptitud entre distintos tipos de organismos en un ambiente determinado (A) debido a que portan rasgos particulares de un mismo tipo que cumplen su función o una de sus funciones con distinta efectividad en A, produciendo diferencias en el éxito reproductivo de tales organismos en A.

La ley especial de la selección sexual (LEA) surgiría, entonces, de la especificación del concepto de aptitud como capacidad de conseguir organismos del otro sexo para cruzarse, que llamare "capacidad de emparejarse". LEA quedaría con la siguiente forma:

LEA: En algunas poblaciones existen diferencias en la capacidad entre distintos tipos de organismos del mismo sexo de emparejarse en un ambiente determinado (A) debido a que portan rasgos particulares de un mismo tipo que cumplen su función o una de sus funcio-

nes con distinta efectividad en A, produciendo diferencias en el éxito reproductivo de tales organismos en A.

Podemos encontrar en el *Origen* dos formas principales en las que actúa la selección sexual (Darwin 1859, pp. 87-90). La selección sexual puede funcionar en base a la capacidad de los organismos del mismo sexo de pelear literalmente o de manera ritualizada por los del otro sexo, y esta selección promueve la existencia de rasgos como los espolones del gallo, cuya función es vencer a los contendientes, o bien puede funcionar en base a la capacidad de los organismos de un sexo para atraer a los del otro y en este caso promueve rasgos que pueden resultar atractivos a las hembras, como la cola del pavo real. Estas dos formas pueden hacerse corresponder con dos especializaciones de LEA:

LEAa: En algunas poblaciones existen diferencias en la capacidad entre distintos tipos de organismos del mismo sexo a entablar exitosamente luchas con los organismos del mismo sexo para emparejarse en un ambiente determinado (A) debido a que portan rasgos particulares de un mismo tipo que cumplen su función o una de sus funciones con distinta efectividad en A, produciendo diferencias en el éxito reproductivo de tales organismos en A.

LEAb: En algunas poblaciones existen diferencias en la capacidad entre distintos tipos de organismos del mismo sexo de atraer a las hembras para emparejarse en un ambiente determinado (A) debido a que portan rasgos particulares de un mismo tipo que cumplen su función o una de sus funciones con distinta efectividad en A, produciendo diferencias en el éxito reproductivo de tales organismos en A.

LEAb era particularmente interesante para Darwin puesto que permitía explicar en cierta medida la belleza en el mundo natural (Darwin 1872, pp. 146-150).

II

Selección no sexual o restringida

Como se puede notar a partir del fragmento citado en I, la selección no sexual no queda tan bien delimitada como la sexual. Pues si bien se especifica *aptitud* como *lucha por la exis-*

tencia, y entonces podría obtenerse esta ley especial especificando *aptitud* como *capacidad de supervivencia*, es necesario recordar que la expresión “lucha por la existencia” es utilizada por Darwin de manera metafórica, que no sólo incluye la lucha por la supervivencia, sino, por ejemplo, el incremento de fecundidad en las flores, debido a la mayor atracción que éstas ejercen sobre ciertos insectos. Si entendemos “lucha por la existencia” de este modo, la caracterización de la selección no sexual como “la que depende de la lucha por la existencia con otros seres orgánicos o las condiciones de vida”, dado que los seres orgánicos del mismo sexo también son seres orgánicos y con ellos también se compite en la lucha por la existencia, parece referirse a cualquier tipo de lucha que no sea por conseguir pareja. Esto puede dar cierto aire de artificialidad a la agrupación de diferentes leyes especiales bajo la ley especial de selección no sexual, pues bajo ésta se agruparía el incremento de la aptitud como incremento en la fecundidad, el incremento de aptitud debido al incremento en la capacidad de supervivencia, etc ¿Por qué no poner estas leyes a la misma altura de la selección sexual y eliminar la ley especial de selección no sexual, por artificial? Yo voy a mantener la ley de selección no sexual para poder mantener la expresión “selección natural restringida”, útil a la hora de interpretar ciertos pasajes del *Origen*, y del que ya hemos hablado en el capítulo anterior. La selección no sexual es a lo que muchas veces Darwin se refiere con “selección natural”, y es lo que yo había nombrado como selección natural restringida (LEB). La formulación de esta ley es algo extraña puesto que abarca bajo ella a leyes especiales heterogéneas producto de la especificación del concepto de aptitud como cualquier capacidad distinta a la de emparejarse.

LEB: En algunas poblaciones existen diferencias de aptitud debidas a capacidades distintas de la capacidad de emparejarse entre distintos tipos de organismos en un ambiente determinado (A) debido a que portan rasgos particulares de un mismo tipo que cumplen su función o una de sus funciones con distinta efectividad en A, produciendo diferencias en el éxito reproductivo de tales organismos en A.

No pretendo explicitar todas las especializaciones de esta ley utilizadas por Darwin en el *Origen*, sino las principales. La primera de éstas es la que surge de especificar “aptitud” como capacidad de supervivencia (LEBa). Éste es el mecanismo estrella en el *Origen*. Cada

vez que Darwin tiene que exponer el funcionamiento de la selección natural da este caso, como veíamos en el capítulo 2.

LEBa: En algunas poblaciones existen diferencias en la capacidad de supervivencia entre los diferentes organismos en un ambiente determinado (A) debido a que portan rasgos particulares de un mismo tipo que cumplen su función o una de sus funciones con distinta efectividad en A, produciendo diferencias en el éxito reproductivo de tales organismos en A.

Con esta ley se puede explicar, por ejemplo, el mimetismo de ciertos insectos con su ambiente. Pero no cae bajo ella, por ejemplo, la capacidad de ciertos árboles de esparcir sus semillas a través de frutos que atraen a ciertos pájaros. Esto no tiene nada que ver con la capacidad de supervivencia. Creo que podríamos introducir una nueva ley especial que incluya este caso y también las diferentes adecuaciones de semillas que permiten, por ejemplo, aprovechar al viento, como medio de dispersión. Estos ejemplos son muy trabajados por Darwin a lo largo del *Origen*, sobre todo en el capítulo dedicado a la distribución geográfica. Esta ley surgiría entonces especificando *aptitud* como *capacidad de dispersar sus simientes*:

LEBb: En algunas poblaciones existen diferencias en la capacidad de dispersar sus simientes entre los diferentes organismos en un ambiente determinado (A) debido a que portan rasgos particulares de un mismo tipo que cumplen su función o una de sus funciones con distinta efectividad en A, produciendo diferencias en el éxito reproductivo de tales organismos en A.

Por el carácter informal de mi presentación, y el hecho de que estoy usando conceptos con su sentido habitual, no siempre unívoco, en las presentaciones de las leyes no queda claro qué ocurre con el caso de las flores que atraen insectos para polinizarse. ¿Podemos considerar a esto selección sexual o no? Por supuesto no puede tratarse de un caso de LEAb puesto que en esa ley la aptitud depende de la capacidad de atraer los organismos del otro sexo y de la misma población, mientras que en este caso la aptitud de las flores depende de la capacidad de atraer a organismos de otras especies. Pero podría ser un caso de LEAa si en-

tendemos “la capacidad entre distintos tipos de organismos del mismo sexo a entablar exitosamente luchas con los organismos del mismo sexo para emparejarse” de manera lo suficientemente general. De todos modos, prefiero entender la expresión anterior del modo más literal posible; además, el mismo Darwin considera a éste un caso de selección natural restringida y no de selección sexual (Darwin 1859, pp. 91-95). Así podríamos incluir una nueva ley especial (LEBc) que surgiera de especificar *aptitud* como *fecundidad*.

LEBc: En algunas poblaciones existen diferencias en la fecundidad de los diferentes organismos en un ambiente determinado (A) debido a que portan rasgos particulares de un mismo tipo que cumplen su función o una de sus funciones con distinta efectividad en A, produciendo diferencias en el éxito reproductivo de tales organismos en A.

III

Selección artificial como especialización

En el capítulo dedicado a la selección artificial he defendido que se trata de un caso de la selección natural y, más particularmente, que se trata de una contrastación experimental de la teoría de la selección natural. Puesto que parece posible realizar experimentos controlados acerca de cualquiera de las leyes más arriba señaladas, parecería carecer de sentido introducir una ley especial de la selección artificial. Sin embargo creo que Darwin no sólo considera a la selección artificial como una versión experimental de la selección natural, sino que la considera como un mecanismo particular que funciona en la naturaleza. En tanto tal, debería ser incluido en la red teórica. La selección artificial, como veíamos en el capítulo 5, es dividida por Darwin en dos procesos: la selección metodológica, que es la realizada por los criadores que de manera intencional buscan la modificación de las razas, y la selección inconsciente, que es la selección realizada por individuos que no son conscientes de que están modificando las razas en una dirección y que, no necesariamente, se encargan de realizar las cruza entre los organismos seleccionados, simplemente los cuidan más que a los otros.

Por dudar de la distinción entre lo artificial y lo natural y por rechazar las consecuencias prácticas de esta distinción, yo tendería a disgregar los casos que caen bajo estos procesos

en las leyes ya establecidas. Así, podríamos incluir a la selección metódica bajo la ley especial de mayor fecundidad (LEBc) (la paloma seleccionada por el criador mejora su aptitud por portar un rasgo que resulto atrayente al cuidador, del mismo modo que la flor resultó atrayente para el insecto que la poliniza); la selección inconsciente en la que se escogen las parejas pero sin tener la meta de mejorar la raza, se podría incluir también bajo esta ley; y la selección inconsciente en la que simplemente se cuida de los peligros a las variedades más útiles, bajo la ley especial de la supervivencia (LEBa). Sin embargo considero que por el lugar que ocupan tales procesos en la argumentación de Darwin es mejor introducir leyes especiales que los representen. Así, podemos incluir a la selección artificial metodológica y la inconsciente como una especialización de la selección natural no sexual (LEBd):

LEBd: En algunas poblaciones existen diferencias entre los organismos en su capacidad de resultar útiles o atractivos a determinados humanos en un ambiente determinado (A) debido a que portan rasgos particulares de un mismo tipo que cumplen su función o una de sus funciones con distinta efectividad en A, produciendo diferencias en el éxito reproductivo de tales organismos en A.

Esta ley especial podría tener como especializaciones a la selección natural metodológica y a la inconsciente, según si los humanos tienen como meta o no la modificación de la población.

La red teórica en base a las distintas especificaciones de "aptitud" quedaría como se muestra en la fig. 7.

Como se puede notar no todos los elementos de SMA están especificados en estas leyes especiales. Es posible seguir extendiendo la red teórica especificando algunos de los componentes no especificados. Por ejemplo, sería posible dividir en dos cada una de las leyes especiales presentadas a través de la especificación del concepto de rasgo como rasgo físico o como rasgo instintivo. Pues Darwin consideraba que los instintos eran rasgos a los que podían aplicarse la teoría de la selección natural del mismo modo que era aplicada sobre rasgos físicos. Al especificar cada uno de los conceptos de SMA se llega a lo que los estructuralistas llaman especializaciones terminales. Mi intención sólo es esbozar la red teórica de modo que me detendré en las leyes especiales presentadas.

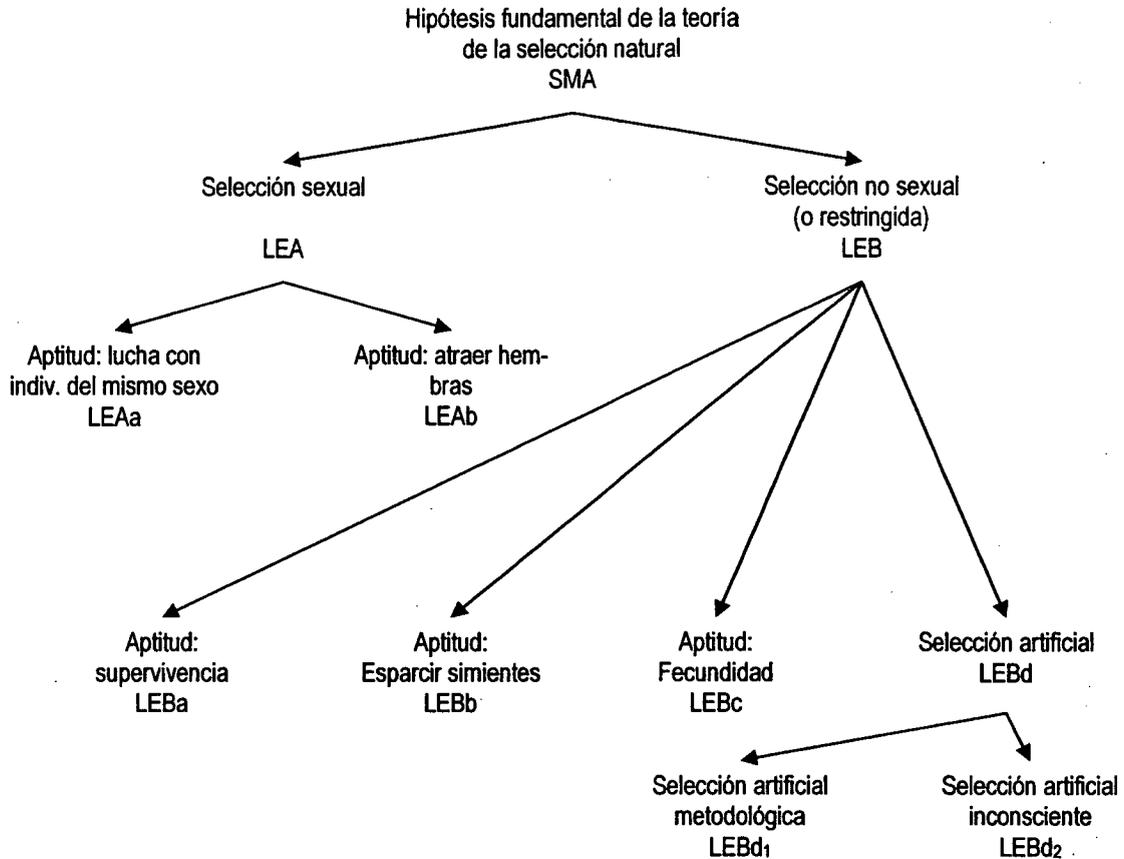


Fig. 7 – Red teórica de la teoría de la selección natural en base a distintas especificaciones de aptitud

IV

Principio de divergencia

En esta tesis me he enfocado en la teoría de la selección natural de Darwin, sin preguntarme en absoluto por el lugar que ocupa dicha teoría en la teoría evolutiva general de Darwin. Hay muchas discusiones respecto del lugar de la teoría de la selección natural en la teoría evolutiva. Para algunos este lugar es central (p. e. Tuomi & Haukioja 1979; Williams 1970). Bajo este punto de vista, toda la teoría evolutiva se movería dentro de los cánones de la teoría de la selección natural. Frente al lugar común que suele escucharse frecuentemente en las exposiciones divulgativas de las ideas de Darwin, en las que se suele afirmar que Darwin no cumple con la promesa que hace en el título del *Origen*, porque no explica efectivamente el origen de las especies, podemos encontrar en este libro el germen de las prin-

cipales teorías acerca de la especiación hoy utilizadas. Es posible, si queremos darle un lugar central a la teoría de la selección natural en la teoría evolutiva, reconstruirla de tal manera que estas teorías acerca de la especiación se vuelvan sus especializaciones. Pero creo que tal procedimiento sería algo forzado. Nos obligaría a incluir en el marco conceptual de la teoría conceptos utilizados para explicar las diferentes especiaciones, como aislamiento reproductivo, aislamiento geográfico, etc., que no serían utilizados en todas las aplicaciones. Esto formalmente es posible de realizar, incluyendo variables que luego se dejan vacías en muchas especializaciones, pero es evidentemente artificial. Considero un mejor camino caracterizar las diversas teorías acerca de la especiación y luego relacionarlas con la teoría de la selección natural con los vínculos interteóricos pertinentes. Si en dichas teorías, por ejemplo, aparece el concepto aptitud para explicar cómo en una población hay diferentes fuerzas selectivas funcionando, estas teorías pueden tomar prestado tal término a la teoría de la selección natural, en cuyo caso “aptitud” sería un término no teórico en dichas teorías. Este enfoque me parece superior, además, porque no ata el destino de la selección natural al de los mecanismos de especiación. Cierta teoría de la especiación podría abandonarse sin necesidad de tocar a la teoría de la selección natural. Por otro lado, normalmente para que ocurra una especiación, sea cual fuere, tiene que haberse acumulado cambios en una población en una dirección determinada, y como es sabido, para Darwin y para los biólogos actuales, la selección natural no es el único mecanismo que produce cambio evolutivo. No veo tan claro porqué las teorías acerca de la especiación estarían obligadas a utilizar únicamente el mecanismo de la selección natural.

Creo que Darwin tenía esto bastante claro. Si bien es bastante liberal a la hora de usar el término “selección natural” a la hora de presentar mecanismos de especiación, no los vincula de manera esencial con ésta. Es interesante recordar que convencer a todos de la selección natural no es la única meta del libro, y probablemente esté supeditada al propósito general de convencer a todos del hecho de la evolución. Darwin brinda espacio para que alguien acepte el hecho de la evolución y su visión ramificada del árbol de la vida y rechace a la selección natural (Mayr 1991, pp. 35-39).

Existe un hecho que requiere explicación:

Es un hecho verdaderamente maravilloso –lo maravilloso del cual tenemos propensión a dejar pasar inadvertido por su familiaridad– que todos los animales y plantas en todo tiempo y lugar,

estén relacionados entre sí en grupos, subordinados a grupos, en la manera que vemos en todos lados (Darwin 1859, p. 128).

Como es bien sabido, Darwin explica tal hecho señalando el carácter genealógico del árbol sistemático. Los individuos que pertenecen a un mismo grupo tienen un origen común. Esto, como bien señala Mayr es una hipótesis independiente de la selección natural (Mayr 1991, pp. 35-39). Sin embargo, aunque se trate de hipótesis distintas, se pueden establecer relaciones interesantes entre ellas. Pues Darwin considera que la existencia de especies y la forma ramificada del árbol de la vida pueden ser explicadas por la acción de la selección natural. La selección natural logra explicar estos hechos a través del “principio de divergencia”. Cito a continuación la exposición de Darwin de este principio y su ámbito explicativo en dos fragmentos:

... cuanto más diversificados se vuelvan los descendientes de una especie en cuanto a estructura, constitución y hábitos, más capacitados estarán de aprovechar los muchos y ampliamente diversificados lugares en la economía de la naturaleza, y en consecuencia, aumentarán en número (Darwin 1859, p. 112).

La selección natural...lleva a la divergencia de caracteres y a mucha extinción de las menos mejoradas e intermedias formas e vida. Con estos principios, yo creo, la naturaleza de las afinidades de todos los seres orgánicos puede ser explicada (Darwin 1859, p. 128).

Es así que, si bien los mecanismos de especiación no deberían ser incluidos en la red teórica de la selección natural, este principio, que tiene la capacidad según Darwin de explicar el origen de las variedades bien definidas y de las especies, sí debería serlo. Pero no es posible encontrarle un lugar determinado en la red basada en las distintas interpretaciones de *aptitud* (fig. 7), puesto que este principio no surge de la interpretación del concepto de aptitud y es compatible con cualquiera de ellas.

Creo que hay que presentar una distinción transversal a la de la red teórica presentada en base a la distinción que aparece en cualquier libro de texto sobre Biología evolutiva entre selección natural direccional, estabilizadora y disruptiva (ver fig. 8) (p. e. Ridley 1996, pp. 73-77).

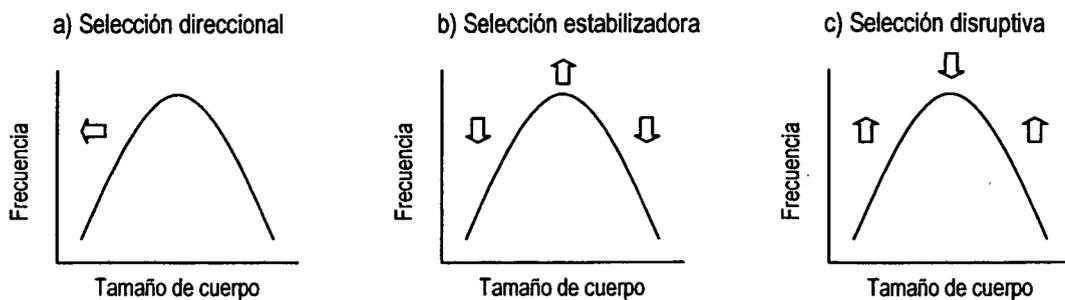


Fig. 8 – Modos de selección: Esta distinción entre tres modos de selección se hace de acuerdo a sus efectos. La línea representa la distribución del rasgo (en este caso el tamaño del cuerpo) en la población. a) En la selección direccional, los organismos de cuerpo más chicos serían los de mayor aptitud, por lo que la curva se desplazaría hacia la izquierda a lo largo del tiempo de mantenerse esta presión selectiva, y asumiendo que el tamaño corporal fuese heredable. b) En el caso de la selección estabilizadora, los tamaños intermedios son los más aptos. La selección natural actuaría manteniendo a la población constante en el tiempo. c) En el caso de la selección disruptiva los organismos más aptos son los de los extremos, los más grandes y los más pequeños. A lo largo del tiempo, si la presión es suficiente, podría causar la escisión de la población en dos.

Creo que la caracterización que Darwin hace del principio de divergencia coincide con lo que actualmente llamaríamos selección disruptiva o diversificadora, más la afirmación de que este tipo de selección actúa ampliamente sobre las poblaciones naturales porque estas tienden, en la lucha intraespecífica, a buscar nichos desocupados (ésta última es una afirmación acerca del dominio de aplicación de este tipo de selección). Si bien Darwin nunca considera en el *Origen*, creo, un mecanismo como la selección estabilizadora, sí se pueden encontrar normalmente casos de selección direccional, en donde toda la población tiende a cambiar en una dirección, como en el famoso caso de las jirafas (Darwin 1872, pp. 160-161). Así podemos plantear esta distinción transversal a la primera, en la que dividimos la acción de la selección natural en dos grandes grupos, de acuerdo a si su acción es disruptiva o direccional. Esto nos permite introducir en la red teórica el principio de divergencia. Este principio no es un mecanismo de especiación completo, pues éstos, como decía, incluyen cuestiones acerca de aislamiento, conceptos de la sistemática, conceptos de especie, pero permite explicar, con ayuda de tales mecanismos, el efecto de la selección natural sobre la especiación³¹.

³¹ Puede encontrarse en el *Origen* la interacción de la selección natural con el aislamiento geográfico y el aislamiento reproductivo en la generación de especies en el capítulo dedicado a la especiación por selección natural (Darwin 1859, pp. 101-109).

Tercera parte

Controversias

Capítulo 8

¿Es vacua?

¿Quién puede explicar la esencia de la atracción de la gravedad? Nadie objeta actualmente seguir las consecuencias de este desconocido elemento de atracción, a pesar de que Leibniz acuso formalmente a Newton de introducir “cualidades ocultas y milagros dentro de la filosofía”.

(Darwin 1872, p. 367)

El *Origen de las especies* y su autor, fueron objeto de los ataques más fervientes y violentos y lo siguen siendo, a veces con razón, la mayoría sin ella. Una de las críticas que más bibliografía ha generado es la que acusa a la selección natural de ser tautológica, analítica, vacua o irrefutable. Esta crítica no sólo fue y es esgrimida por creacionistas necios, sino por filósofos de la ciencia ilustres y científicos del mismo seno de la Biología. La disputa gira alrededor de SMA. ¿Es este un enunciado prescriptivo o descriptivo? ¿Estamos frente a una definición o a un enunciado empírico? ¿Es un enunciado analítico o sintético? Si optamos en cada una de las preguntas por el primero de los disyuntos, entonces, una parte central de la teoría de la selección natural, su ley fundamental, no es refutable y, si adherimos a algún tipo de falsacionismo no muy sofisticado, no es científica y no describe nada de la experiencia. Si la aptitud no es más que el éxito reproductivo, como sostienen los que adhieren a la crítica de la tautologocidad, entonces la selección natural no dice nada acerca de la experiencia: *los individuos que más éxito reproductivo tienen son los que más éxito reproductivo tienen* (Peters 1976; Popper 1974; Vallejo 1998). Sin embargo esta crítica no puede hacerse a mi versión de SMA, y a casi ninguna. Pues no suele definirse “aptitud” como éxito reproductivo real. Docenas de autores han señalado correctamente la confusión detrás de esta crítica (Castrodeza 1977; Ghiselin 1969; Gould 1976; Mills & Beatty 1979; Rosenberg 1983; Sober 2000; Williams 1973b). Si SMA afirmara “los más aptos son los que tienen éxito en la reproducción diferencial” sería posible interpretarlo como una definición de aptitud. Ya hemos visto que esa forma no es correcta, y hemos visto que la aptitud no coincide con el éxito reproductivo.

Sin embargo, no creo que las sospechas de los que notan cierta analiticidad en la selección natural sean del todo infundadas, aunque no creo que esto implique que la selección natural sea vacua. Me desharé de la distinción analítico / sintético, y a priori / a posteriori para eva-

dir las interminables discusiones que acarrearán³². Reduciré la crítica de tautologuicidad a la acusación de irrefutabilidad. Sostener que el enunciado en cuestión no es una definición no soluciona el problema de irrefutabilidad, cómo intentaré mostrar.

I

Otras acusaciones de irrefutabilidad en otras disciplinas

Hay una tendencia en la bibliografía sobre este tema a discutir el estatus particular de la teoría de la selección natural de manera desligada de los estudios realizados con otras teorías o leyes científicas. Es interesante remarcar que la crítica de irrefutabilidad no es privativa de la selección natural. Se puede encontrar la misma discusión acerca del segundo principio de la mecánica clásica cuya versión simplificada es $F=m.a$. ¿Es este enunciado empírico o una definición de fuerza? Del mismo modo que con SMA, podemos sostener simplemente que no es una definición, pero esto no permite evadir la crítica de irrefutabilidad. Ésta puede reaparecer del siguiente modo: siempre podemos postular un nuevo tipo de fuerza para que los resultados experimentales y el segundo principio concuerden. Esto da la sensación de que el segundo principio por sí mismo no describe ningún hecho concreto. Otro ejemplo interesante de crítica de irrefutabilidad, es la que T. H. Morgan esgrime contra el concepto factor del Mendelismo de Bateson:

Si un factor no bastará para explicar los hechos, entonces dos factores serán invocados; si dos se han probado insuficientes, entonces tres actuarán a veces. Esta prestidigitación superior, es a veces necesaria para dar cuenta de los resultados, que quedan a menudo tan excelentemente 'explicados' gracias a que la explicación fue inventada para explicarlos y, entonces, ¡presto!, explican los hechos por los mismos factores que inventamos para dar cuenta de ellos (Morgan 1909, p. 365).

Es decir, del mismo modo que se pueden postular fuerzas para salvar al segundo principio, se pueden postular factores para salvar a los principios del mendelismo al que se refiere Morgan. Estos también serían irrefutables.

³² Para relacionar estas discusiones con el enfoque supuesto en este capítulo, se puede acudir al trabajo de (Lorenzano en prensa)

A la selección natural se le ha hecho exactamente la misma crítica. Por ejemplo von Bertalanffy sostiene:

Si la selección es tomada como un principio axiomático y a priori, siempre es posible imaginar hipótesis auxiliares – no probadas y no probables por naturaleza – para que funcione en cualquier caso especial (Bertalanffy 1969, p. 79).

Gould, uno de los autores que argumenta en contra de la consideración del principio SMA como una definición (Gould 1976), suele advertir contra la tendencia de ciertas áreas de la biología, en particular la Sociobiología, a inventar historias adaptativas para cualquier rasgo (Gould 1980).

Es decir, aunque estos tres principios mencionados no sean considerados como definiciones, de todos modos, parecen seguir teniendo algún tipo de irrefutabilidad. Siempre es posible encontrar el modo de que sean verdaderos en cualquier caso particular posible. Siempre se puede invocar a nuevos tipos de fuerzas, siempre se pueden postular nuevos genes y siempre podemos inventar alguna historia adaptativa para cualquier rasgo. Si es así, el comportamiento de ninguna partícula, la forma en la que se hereda ningún rasgo, o la presencia de ninguna distribución de rasgos en una población podría nunca refutarlos.

¿Puede ocurrir que tres de los casos paradigmáticos de teorías fructíferas, exitosas y unificadoras deban ser consideradas vacuas, acientíficas o tautológicas porque sus leyes fundamentales son irrefutables? ¿No será que debemos rever nuestro concepto de ley fundamental y sospechar de la exigencia de refutabilidad propuesta por los falsacionistas no sofisticados?

Por supuesto no hay ninguna novedad en esta idea. Docenas de autores han sospechado que las leyes más fundamentales tienen una relación peculiar con la refutación, o, al menos, vieron alguna dificultad a la hora de clasificarlos como enunciados empíricos, definiciones o reglas, o alguna de las dicotomías mencionadas más arriba (Poincaré, Duhem, Kuhn, Lakatos, Nagel, etc.). Quisiera detenerme en la discusión acerca del segundo principio de la mecánica clásica propuesto por Moulines (1982, pp. 88-107), quien ofrece una elucidación sumamente atractiva de la irrefutabilidad de ciertas leyes fundamentales, introduciendo el concepto de principio guía, que considero sumamente fructífero para la discusión del estatus de SMA.

II

Segundo principio de la mecánica clásica como principio guía

Moulines toma como punto de partida el análisis que hace Nagel del segundo principio de la mecánica clásica (Nagel 1961, pp. 169-193). Nagel sostiene que no es una verdad a priori o una definición de fuerza, pero que tiene un carácter de irrefutable, pues en el segundo principio no se especifica una fuerza definida, sólo se establece que hay una fuerza o un conjunto de fuerzas que varían proporcionalmente con la aceleración y la masa (Nagel 1961, p. 184). Para Nagel el segundo principio funcionaría a veces como una regla metodológica que guiaría a los científicos y a veces como un enunciado con contenido empírico. A veces tendría una función prescriptiva y otras descriptiva (Nagel 1961, p. 193). Moulines, que en el primer capítulo de *Exploraciones metacientíficas* invita a desconfiar de las distinciones dicotómicas tajantes que pretenden establecer diferencias absolutas en el objeto o dominio de estudio (Moulines 1982, pp. 31-39), está insatisfecho con la solución que da Nagel al estatus peculiar del segundo principio e invita a dudar de la aplicación de la distinción descriptivo / prescriptivo en este caso. Para Moulines, el segundo principio tiene un estatus peculiar determinado por su propia forma lógica. Sería, en la terminología que propone, un *principio guía*.

El segundo principio sería, según Moulines, *empíricamente irrestricto*. Él propone esta expresión para distinguir a estos principios de enunciados analíticos como “todos los solteros son no casados” que serían empíricamente vacuos. Este carácter de empíricamente irrestricto vendría dado por la estructura implícita de F , y sería esta estructura implícita la que haría a este principio tan fecundo. Tal fecundidad tendría que ver, justamente, y aunque suene paradójico como el mismo Moulines señala, con su carácter de empíricamente irrestricto.

En el segundo principio m es una función que se aplica a partículas. F , en cambio, no está al mismo nivel que m , puesto que no es una función que se aplica a partículas, porque lo que se encuentra a la izquierda de la igualdad es la sumatoria de distintos tipos de fuerza. Es decir, es una función de funciones, un funcional. De ahí que, según Moulines, el concepto de fuerza sea más abstracto y haya resultado sospechoso a tantos. En el segundo principio no se especifica ni el número ni la naturaleza de las fuerzas que deben corresponderse con el movimiento y la masa de las partículas. Si queremos aplicar el segundo principio,

debemos especificar el tipo de fuerzas en juego en leyes especiales. Estos distintos tipos de fuerzas sí se aplican a partículas y son contrastables empíricamente en un sentido que el segundo principio no lo es. Pues, el segundo principio sólo contiene la información de que existe la posibilidad de encontrar leyes especiales aplicables a diversos sistemas empíricos. El segundo principio, por sí mismo, no describe nada concreto acerca del mundo.

Ya Nagel señalaba la necesidad de interpretar el segundo principio como un existencial en el que se dice que 'hay fuerzas de cierto tipo para todo cambio en las cantidades de movimiento en los cuerpos' (Nagel 1961, p. 192). Esto ya restaría contenido empírico al segundo principio. Si un existencial corre sobre un dominio potencialmente infinito el enunciado, como bien se sabe, es empíricamente irrefutable. Si los existenciales corren sobre funcionales, como sostiene Moulines, la irrefutabilidad es de segundo orden. No sólo es posible salvar el principio en un caso de refutación postulando la acción de nuevas fuerzas, sino de nuevos tipos de fuerzas.

Esto también explicaría por qué durante tanto tiempo el concepto de fuerza ha resultado tan sospechoso. Sería un concepto sumamente difícil de interpretar justamente, porque por su propia naturaleza, no tiene interpretación fija (Moulines 1982, p. 101), puesto que es el nombre de diversos tipos de fuerzas de naturaleza distinta.

Pero esta característica que lo hace irrefutable o empíricamente irrestricto, es la que lo hace tan fructífero. El hecho de que haya funciones de segundo orden, de su naturaleza implícita y abstracta, es lo que explica, según Moulines, que haya servido y sirva de guía para la confección de la gran cantidad de leyes especiales en las que sí se determinan los tipos de fuerzas en juego, y que por esto sí se pueden aplicar a casos concretos. El segundo principio tendría la función de mostrar el camino para la solución de todo tipo de problemas mecánicos.

III

SMA como principio guía

¿Qué pasa con SMA? Ya vimos que los dos principios han sido pensados por algunos como definiciones. Vimos que a ambos principios se los ha cuestionado por irrefutables. Podemos agregar que se ha sospechado y se sigue sospechando del concepto de aptitud de manera

similar a la que se ha sospechado del concepto de fuerza. ¿Podemos pensar que el concepto de aptitud es también un concepto de segundo orden del mismo modo que fuerza lo es, y que por eso el principio SMA es también un principio guía? Considero que hay buenas razones para hacerlo³³. Del mismo modo en que en el segundo principio F no es interpretado simplemente con un valor, sino que es interpretado con la especificación del tipo de fuerza de que se trata, en las especializaciones de SMA es necesario especificar el contenido de aptitud determinando el tipo de aptitud de que ese trata, como veíamos en el capítulo dedicado a las especializaciones. Es decir, un organismo puede tener cierto grado de aptitud por su capacidad para sobrevivir, por su fertilidad, por su capacidad para atraer a los individuos del sexo opuesto, etc. En las aplicaciones particulares estos parámetros deben especificarse. En esta especificación, hay un incremento de contenido empírico. Si pensamos que determinado rasgo de los machos de determinada especie proporciona una mayor aptitud porque sirve para atraer la atención de parejas del género opuesto, no es difícil idear experimentos que determinen si efectivamente tal preferencia existe entre las hembras de la especie. En algunos casos cierta característica de cierto tipo de individuos podría explicarse indicando el compromiso entre, por ejemplo, la capacidad de atraer a las hembras y la vulnerabilidad a predadores, del mismo modo que en ciertas aplicaciones del segundo principio habría que apelar a fuerzas de rozamiento, de gravedad, etc., para predecir el movimiento de una partícula.

Si la versión de SMA que propongo es adecuada, explicaría su carácter de irrefutable. Pues, como en el caso del segundo principio, se estaría cuantificando existencialmente sobre variables de segundo orden. *Aptitud* sería un funcional o una propiedad de propiedades. La irrefutabilidad no vendría dada únicamente por el hecho de la presencia de un existencial, sino porque ese existencial se aplica sobre variables de segundo orden: “*existen diferencias de aptitud entre distintos tipos de organismos...*”.

³³ Cadevall i Soler (1998) presenta la sospecha de que considerar a SMA como un principio guía podría explicar la forma indirecta en que se contrasta, aunque no muestra esto a partir de la estructura de SMA. Sólo sugiere la idea. De manera más cercana a la mía, aunque no presenta una versión detallada de SMA, Rosales (2002) defiende en base al carácter funcional de “aptitud” que la hipótesis fundamental de la selección natural puede ser considerada un principio guía.

IV Enfoques alternativos compatibles

No considero a mi enfoque novedoso, pues el carácter abstracto de la enunciación general de la teoría de la selección natural ha sido señalado por muchos autores. Creo que la originalidad de este trabajo radica en insertar las afirmaciones que han hecho estos autores en su análisis de la selección natural, en un marco metateórico más adecuado. Esto no sólo permite decir mejor las cosas, lo cual en discusiones de carácter intrínsecamente conceptual no es poco, sino que además muestra que las discusiones que se han desarrollado alrededor de la teoría de la selección natural se han desarrollado acerca de otras teorías de la misma u otras disciplinas. Quisiera repasar ahora posiciones de diversos autores que señalan la naturaleza abstracta de la teoría de la selección natural, aunque no se refieran particularmente a la versión de Darwin, que creo que queda elucidada con mi análisis de SMA como principio guía.

Brandon, por ejemplo, como considera que el concepto aptitud no puede identificarse con una propiedad única biológica o física, trata a su versión de SMA como un enunciado esquemático sin contenido empírico (Brandon 1990, pp. 135-140). En esto coincide con Beatty (Beatty 1980; Brandon & Beatty 1984). Según Brandon, es posible testear un enunciado que instancia las variables de su versión de SMA, pero un resultado negativo no invalida a la ley esquemática, pues en tanto ley esquemática no es testeable empíricamente. Al instanciar la definición de aptitud logramos enunciados empíricamente contrastables, pero de menor generalidad. Aunque la versión de SMA de Brandon difiere de la mía, su caracterización de SMA como un enunciado esquemático y su descripción del modo en que se contrasta a partir de sus especializaciones queda perfectamente elucidada desde mi enfoque a partir del marco metateórico estructuralista.

Tuomi y Haukioja, por su parte, sostienen que si bien la teoría de la selección natural puede ser presentada de una manera no tautológica, no pueden deducirse de ella directamente predicciones falsables (Tuomi & Haukioja 1979). Pero sirve de guía para construir teorías predictivas, proporcionando un marco teórico unificador a la biología evolutiva. La teoría no permite hacer predicciones de manera directa por su naturaleza abstracta. Creo que estas afirmaciones también pueden ser elucidadas desde el marco estructuralista. Lo que los auto-

res llaman modelos teóricos predictivos, que serían confeccionados a partir de la teoría general, es lo que los estructuralistas llaman elementos teóricos especializados a partir de la especificación del elemento teórico básico. La naturaleza abstracta del elemento teórico básico de la teoría de la selección natural debe, si tengo razón, su naturaleza abstracta a la presencia de existenciales que corren sobre variables de segundo orden.

En el mismo espíritu Mayr (1991, p. 87) sostiene que por su amplitud la selección natural probablemente sea irrefutable, pero no así sus aplicaciones concretas a situaciones específicas.

Popper (1974) se basa en la tautologicidad de SMA para señalar su acientificidad, aunque considera a la selección natural como un programa de investigación metafísico fructífero. Resulta interesante señalar que Popper considera que la selección sexual tiene un carácter *ad hoc* (Popper 1974, nota 284), pues habría sido utilizada por Darwin para diluir ciertas pruebas refutatorias de la teoría de la selección natural. Dejando de lado lo contradictorio de señalar la tautologicidad de la teoría de la selección natural y luego hablar de instancias refutatorias, creo que la intuición de Popper de la irrefutabilidad de la enunciación general de la teoría selección natural y la utilización de la selección sexual como permitiendo incluir bajo el dominio de la teoría de la selección natural ciertos casos particulares, queda completamente incluida bajo mi enfoque. Creo que Popper no contaba con un lenguaje metateórico, aunque intentaba construirlo, lo suficientemente potente como para señalar de un modo más adecuado las relaciones entre la selección natural y la sexual.

V

Vacuidad

Alguien podría tener la sensación de que en estos análisis nos estamos perdiendo de algo. Pues parece que la exigencia de refutabilidad de los falsacionistas explicita una intuición válida respecto de la ciencia empírica. Parece posible imaginar teorías que por su naturaleza analítica deban ser consideradas acientíficas. El criterio de demarcación propuesto por los filósofos clásicos de la ciencia no es una distinción arbitraria sino que pretende elucidar un criterio (elusivo por cierto) entre teorías científicas y pseudocientíficas que al menos, independientemente de cuáles sean esas teorías, resuena como interesante a cualquiera. Hemos visto que la elucidación propuesta por los falsacionistas no es adecuada porque leyes fun-

damentales de teorías como la de la selección natural o la mecánica clásica se vuelven acientíficas. Quisiera señalar un sentido en el que se puede predicar vacuidad de una teoría pretendidamente científica para mostrar que tampoco en este sentido podemos considerar a la teoría de la selección natural ‘vacua’, en base al análisis que Christian Carman hace de la teoría de los epiciclos y deferentes de Ptolomeo (Carman 2005).

Carman discute y analiza de manera más pormenorizada la expresión propuesta por Moulines de “empíricamente irrestricto”. Como veíamos, Moulines utiliza esta expresión para caracterizar a enunciados como el segundo principio de la mecánica clásica, que no son empíricamente vacuos como lo son las definiciones. El segundo principio de la mecánica clásica sería empíricamente irrestricto porque toda aplicación potencial del principio puede ser trivialmente enriquecida teóricamente con los conceptos propuestos por la teoría de manera que la ley fundamental se satisfaga. Es decir, frente a cualquier movimiento de cualquier partícula podemos inventar fuerzas para satisfacer la ecuación planteada en la ley fundamental $F=m.a$. Por la simplicidad de la ecuación de la ley fundamental de la mecánica clásica, la posibilidad de expandir teóricamente cualquier posible aplicación de manera que el segundo principio se cumpla es bastante obvia. Dadas partículas de cualquier masa y con cualquier aceleración, es posible proponer fuerzas actuando sobre ellas de modo que la ecuación se mantenga. Pero si hay formas triviales de realizar esta expansión, debe haber modos no triviales de hacerlo. Con buen sentido, Carman señala la importancia de distinguir entre lo que constituye un enriquecimiento teórico trivial del que no. Es necesario poder distinguir cuando se ha encontrado una nueva aplicación de una teoría, una aplicación legítima, de cuando lo que se ha hecho es una mera prestidigitación (tomando prestada la expresión a Morgan), es decir, cuando se expande una posible aplicación de la teoría de manera trivial. Según Carman, ocurre esto último cuando se expande la posible aplicación de manera puramente *ad hoc*, es decir, cuando se expande la aplicación potencial sin especificar los componentes abstractos de la ley fundamental. Expandir de manera no trivial una posible aplicación consiste en enmarcarla en una de las leyes especiales de la red teórica. Cuando la aplicación se logra a través de las leyes especiales ya constituidas, o a través de una nueva ley especial, el incremento de contenido empírico permite, en el caso de la mecánica clásica, contrastar de manera independiente las fuerzas que estoy postulando en aplicación. Por ejemplo, si apelo a la fuerza de rozamiento con el aire para mantener la ecuación

ción del segundo principio, en la aplicación de tal principio a una partícula en caída libre, tengo la posibilidad de contrastar independientemente de dicha aplicación el funcionamiento de esa fuerza.

Como veíamos en el caso de la mecánica clásica, es bastante obvio que cualquier aplicación potencial puede ser completada de manera trivial. No toda posible aplicación es completada de manera no trivial, por ejemplo, no hubo forma de encontrar una ley especial que permitiera aplicar tal principio a los fotones, y finalmente, no hubo forma de aplicar el principio a la órbita de Mercurio. ¿Qué pasa con el caso del sistema de epiciclos y deferentes de Ptolomeo? La ley fundamental de dicha teoría afirma, según Carman, que (la presento de manera sobresimplificada):

Existe un sistema de epiciclos y deferentes (SED) que permite reconstruir las posiciones aparentes de los planetas.

En este caso no es tan obvio que toda órbita pueda ser reconstruida de este modo. Afortunadamente existe una prueba matemática de que existe un SED para cualquier órbita con tal de que sea continua, acotada y periódica (Hanson 1960). Así es posible completar cualquier órbita que cumpla con estas condiciones de manera que se vuelva una aplicación del sistema de epiciclos y deferentes de Ptolomeo (ver fig. 9).

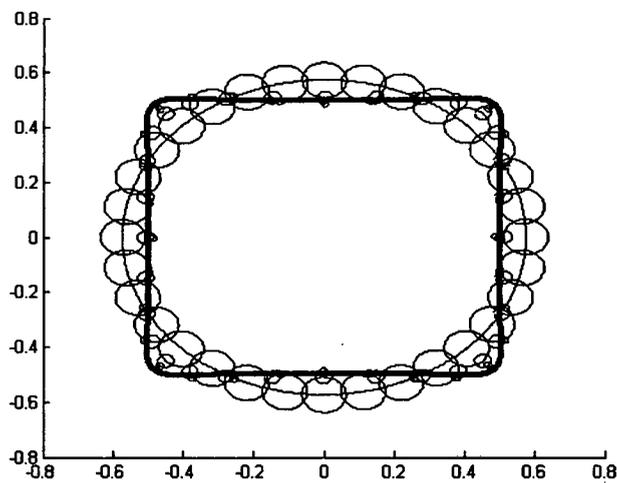


Fig. 9 – Aproximación a una órbita cuadrada con 10 epiciclos. Tomado de Carman (2005)

El punto que resulta interesante de esta teoría, según señala Carman, es que por carecer de leyes especiales que especifiquen los componentes de la ley fundamental, no hay forma de distinguir entre enriquecimientos teóricos triviales de los no triviales (al menos en su versión instrumentalista y tal como es reconstruido por Carman). No es posible constatar independientemente de la aplicación a un planeta particular el funcionamiento de los epiciclos y deferentes postulados en tal aplicación. La ley fundamental de la teoría de los epiciclos y deferentes no cuenta con especializaciones que incrementen el contenido empírico. La prueba matemática propuesta por Hanson es todo lo que necesitamos para desarrollarnos exitosamente como astrónomos ptolemaicos. He aquí un sentido en el que podemos afirmar vacuidad de una teoría. Cuando no es posible distinguir entre aplicaciones triviales de las no triviales. Cuando la ley fundamental de la teoría no es aplicada a través de leyes especiales que incrementen el contenido teórico de sus conceptos.

Ahora podemos replantear la pregunta general del capítulo en estos nuevos términos. ¿Es la teoría de la selección natural vacua? La respuesta, claramente, es negativa. Si bien SMA es empíricamente irrestricto, podemos distinguir entre aplicaciones triviales de las no triviales. Si decimos que un tipo de organismos tiene mayor aptitud por poseer un rasgo que cumple efectivamente determinada función, podemos contrastar la superioridad de tal individuo en la supervivencia independientemente de esa aplicación. Podemos contrastar, por ejemplo, si los pájaros se comen más a ciertas mariposas que poseen cierto color, que a otras. Si sostenemos que cierto tipo de organismos tiene mayor aptitud porque resultan llamativos a las hembras de su especie, podemos contrastar independientemente que tal atracción existe. La teoría de la selección natural es una red teórica con cantidad de leyes especiales que impiden caracterizarla como vacua en este sentido.

VI Conclusión

Hemos visto que la Selección natural no es la única teoría cuyas leyes fundamentales parecen analíticas. Para algunos esto ocurriría con casi todas las leyes fundamentales. SMA tendría todavía menos contenido empírico por el carácter de abstracto del concepto de aptitud, que debería ser representado, si tengo razón, como un concepto de segundo orden. Para

Moulines es justamente lo que hace a los principios guías empíricamente irrestrictos lo que les otorga fuerza unificadora. La fuerza unificadora que para Darwin tenía la selección natural, que para él era el mejor argumento a favor de ésta, podría provenir justamente de su carácter de empíricamente irrestricto. De la capacidad de, fijando los parámetros adecuados, dar con infinidad de leyes especiales que sí son aplicables directamente al complejo mundo de los organismos vivos. Los biólogos evolucionistas que están en contacto con estas leyes especiales, apenas pueden creer que algunos consideren vacua a la selección natural. Muchos de los filósofos y biólogos que sólo conocen la enunciación general de la selección natural y no sus aplicaciones particulares la ven como una teoría que no dice nada porque dice todo. Si el enfoque esgrimido aquí es correcto, ambos grupos podrían tener razón.

¿Explica?

Desde mi más temprana juventud he tenido el más fuerte deseo de comprender y explicar lo que sea que observase, —esto es, de agrupar todos los hechos bajo algunas leyes generales.

(Darwin 1993, p. 141)

En este capítulo trataré la cuestión de si la selección natural darwiniana proporciona explicaciones legítimas o no. Considero este capítulo además, la conclusión de la tesis general, puesto que en esta discusión se repasarán y utilizarán los resultados generales de los capítulos anteriores. Sin embargo he de aclarar que no pretendo reflejar aquí la disputa acerca de si las explicaciones que acuden a la selección natural son teleológicas o no, o si son del mismo tipo que los de la física o no. En mi presentación de SMA aparece como un término esencial a la teoría “función”, por lo cual sería interesante, y tal vez necesario, participar de estas discusiones; sin embargo, el análisis de estas disputas bien podría constituir una tesis en sí misma y el espacio para encarar tal tarea no es suficiente³⁴. Mi meta es mucho menos pretenciosa. Kitcher ha presentado un modelo explicativo unificacionista, que permite la defensa del carácter explicativo de la teoría de la selección natural. Presento este enfoque en la primera parte del capítulo. En esta misma parte señalo la inadecuación de dicho enfoque a la hora de dar cuenta del carácter unificacionista de la teoría de la selección natural en toda su amplitud. Este carácter unificacionista queda mejor elucidado utilizando herramientas estructuralistas. En la segunda parte del trabajo presentaré la posición de José A. Díez acerca de la explicación. Él coincide con los críticos de las posturas unificacionistas en que los criterios que proponen no son suficientes, pero se mantiene en un enfoque metafísicamente minimalista (que no utiliza el concepto de causalidad) que llama “explicación como subsunción modeloteórica ampliativa” (Díez 2005). Mi intención en la tercera parte es mostrar que los resultados a los que hemos llegado en los capítulos anteriores muestran que la teoría de la selección natural permite realizar explicaciones legítimas según los cánones del modelo de explicación propuesto por Díez más exigentes que los del modelo unificacionista de Kitcher.

³⁴ Se puede encontrar un resumen de estas disputas en Caponi (2003).

Modelo de explicación unificacionista

Kitcher, siguiendo la idea de Friedman (1974) de que nuestra comprensión del mundo se incrementa cuando podemos disminuir el número de supuestos requeridos en la explicación de los fenómenos naturales y solucionando algunos de sus problemas, propone una elucidación del concepto de “explicación científica” que permite no sólo aplicar dicho concepto a las explicaciones seleccionistas, sino que éstas se vuelvan un caso paradigmático de explicación. Esto no es raro, puesto que el modelo de explicación de Kitcher se basa, en cierta medida, en las explicaciones seleccionistas (Kitcher 1981). Además, este enfoque coincide con la idea de Darwin de que la razón más importante para aceptar su teoría es que permite la unificación de campos antes desperdigados.

Difficilmente pueda suponerse que una teoría falsa pueda explicar, de manera tan satisfactoria como lo hace la teoría de la selección natural, las muchas diferentes clases de hechos antes especificados (Darwin 1872, p. 367).

La idea de Kitcher es que los razonamientos que permiten generar explicaciones científicas legítimas son aquellos que permiten una mejor sistematización del conjunto de creencias aceptadas en determinado momento (K). El concepto central en su enfoque es el de patrón de razonamiento. Una explicación particular es una argumentación formada por una lista de proposiciones unas derivadas de las otras. Al sustituir expresiones no lógicas por variables en esas proposiciones se obtiene un esquema argumental. El patrón de razonamiento es un esquema argumental acompañado, además, por un conjunto de instrucciones de relleno, que dicen por qué expresiones pueden ser reemplazadas las variables, y por una clasificación que indica los tipos de inferencias que unen los distintos elementos de la secuencia. Un ejemplo de esquema argumental podría constituirlo el esquema de la explicación darwiniana de los rasgos adecuados (fig. 5) presentado en el capítulo cuatro. Este esquema no es muy distinto al proporcionado por el mismo Kitcher (1993, cap. 2). Kitcher llama “Sistematización de K” a un conjunto de razonamientos que infiere algunos miembros de K de otros miembros de K. La Reserva explicativa de K sería la mejor sistematización de K (la siste-

matización más unificadora). La unificación se alcanza usando razonamientos que instancian un mismo patrón de razonamiento, en la inferencia de muchos enunciados aceptados. El poder unificador se incrementa generando un gran número de enunciados aceptados como las conclusiones de razonamientos aceptables que instancian unos pocos patrones estrictos. Es necesario sopesar, para determinar este poder unificador, la cantidad de enunciados de K que funcionan como conclusiones de razonamientos explicativos (cuanto más, mejor), la cantidad de razonamientos utilizados para generar estos razonamientos explicativos (cuanto menos, mejor) y lo estricto de tales patrones de razonamiento (cuando las condiciones de satisfacción del razonamiento son más difíciles de satisfacer el patrón de razonamiento es más estricto). Así, las explicaciones legítimas serían aquellas que instancian patrones de razonamientos que pertenecen a la reserva explicativa del conjunto de creencias aceptadas.

Como la defensa de la selección natural radicaba principalmente, según Darwin, en su poder unificador, el enfoque de Kitcher permite caracterizar las explicaciones darwinianas como legítimas, puesto que el poder unificador es lo único a lo que tal enfoque presta atención.

Se han planteado críticas conceptuales a tal modelo, como su chauvinismo deductivo, su incapacidad para reconocer ciertas unificaciones espurias y su dependencia del enunciativismo. Independientemente de la corrección de estas críticas, me interesaría señalar en qué sentido este enfoque no permite reflejar el poder unificador de la teoría de la selección natural en su totalidad.

El patrón de razonamiento seleccionista propuesto por Kitcher, parecido, insisto, al que yo expongo en el capítulo 4, no es lo suficientemente general. Sólo permite explicar el surgimiento de una adecuación, pero no permite ni explicar la división de una especie en dos con el principio de divergencia, ni aplicar la teoría de la selección natural de manera ahistórica, para explicar por qué una frecuencia en una población no es la adecuada. Es decir, este patrón de razonamiento no alcanza a reflejar el poder real de unificación de la teoría de la selección natural darwiniana. Es posible dar explicaciones que no sean instancias de este patrón, que utilicen la teoría de la selección natural. Kitcher mismo señala este problema al respecto de la mecánica clásica (Kitcher 1981, p. 521). Si se considera el espectro completo de los razonamientos que la dinámica newtoniana ofrece a fines explicativos encontramos

que estos razonamientos instancian un número de patrones diferentes. Sin embargo, estos patrones no son completamente diferentes, señala Kitcher, ya que todos ellos proceden usando el cálculo de ecuaciones explícitas de movimiento. En consecuencia, las condiciones sobre el poder unificador deberían ser modificadas de modo que, en lugar de contar meramente el número de diferentes patrones correspondientes a una base, prestemos atención a similitudes entre ellos. Todos los patrones que corresponden a una base pueden contener un *patrón núcleo común*. De este modo, el poder unificador de una base es obviamente incrementado si algunos (o todos) los patrones que contiene comparten un patrón núcleo común.

La propuesta de Kitcher es programática y no señala de un modo claro en qué consiste lo común a todos estos patrones explicativos. Sin embargo creo que la respuesta está a la vista. Lo que tienen en común todos los patrones explicativos que utilizan a la mecánica clásica es, justamente, utilizar la mecánica clásica. Lo común a todos los patrones explicativos seleccionistas darwinianos es que utilizan en la explicación a la teoría de la selección natural. Kitcher no tiene esta respuesta disponible porque no caracteriza a la teoría de la selección natural de manera independiente del patrón explicativo del surgimiento de adecuaciones. Como señalaba en el capítulo 4, parece confundir el patrón explicativo con la teoría utilizada en él. Por estos motivos creo que, si bien la unificación es un buen criterio para determinar cuáles son buenas explicaciones, y que este criterio de hecho se utiliza en la práctica científica, el enfoque de Kitcher basado en el análisis de patrones explicativos no logra reflejar el poder unificador de la teoría de la selección natural. Para lograr esto, es necesario pensar el poder unificador centrándolo en las teorías y no en los patrones explicativos.

Considero, por lo tanto, que el enfoque del poder unificador con herramientas estructuralistas que algunos han defendido es superior, por desligarse de la particularidad de los patrones explicativos (Bartelborth 1996; 2002; Forge 2002). La idea general consiste en que el concepto estructuralista de “red teórica” es suficiente para elucidar el concepto de unificación. Explicar un hecho particular es expandirlo teóricamente para que se vuelva una aplicación de una teoría. Explicar un hecho por medio de la selección natural es expandirlo teóricamente con los conceptos propios de la teoría de la selección natural e introducirlo en alguna parte de la red teórica de esta teoría. Los estructuralistas llaman a las aplicaciones de

la teoría antes de ser expandidas teóricamente, modelos potenciales parciales. Frente a la forma poco rigurosa en que Kitcher habla de las relaciones de los patrones explicativos con patrones más amplios, contamos en este enfoque con todas las herramientas que los estructuralistas utilizan para señalar las relaciones intrateóricas e interteóricas (Balzer, Moulines & Sneed 1987) pudiendo analizar distintos tipos de unificación con mucha más riqueza conceptual.

II

Explicación como subsunción modeloteórica ampliativa

José A. Díez (2005) siguiendo la idea de elucidar el concepto de explicación como una subsunción en una rama de la red teórica, propone dos requisitos para que la subsunción constituya una explicación genuina:

- i- La subsunción debe ser ampliativa y no meramente “fenomenológica”.
- ii- La subsunción debe llevarse a cabo en el marco de una red teórica no degenerada (es decir, que contenga leyes especiales).

a) Subsunción sin ampliación:

Una subsunción no es ampliativa si la ley fundamental bajo la cual se subsume la aplicación pretendida de la teoría no introduce nuevos términos teóricos, es decir, la teoría no tiene términos t-teóricos. Se trataría en este caso de una teoría meramente fenomenológica. La subsunción de datos bajo una ley o varias leyes, sin importar lo unificadora que sea o lo compleja que se la red teórica, no es explicativa, afirma Díez, de no ser ampliativa. Creo que, si bien en varias oportunidades teorías fenomenológicas han tenido particular importancia en el desarrollo científico, es bastante intuitivo que estas teorías son menos satisfactorias a la hora de contestar una pregunta ‘por qué’ que las que proponen nuevos términos teóricos.

Un ejemplo de una ley fenomenológica los constituye la ley de la herencia ancestral de Galton. Los modelos potenciales parciales a los que la teoría se pretende aplicar son individuos con sus fenotipos y relaciones ancestrales. La ley fundamental afirma que:

La contribución de los dos progenitores a las propiedades hereditarias de los hijos es de 1/2, la de los 4 abuelos es de 1/4, la de los 8 abuelos es de 1/8, etc.

En esta ley no se presentan nuevos términos teóricos. Los únicos términos que aparecen además de los lógicos y matemáticos, son los que aparecen en los modelos potenciales parciales. La subsunción no es ampliativa y de ahí que las explicaciones que utilizan esta ley no sean tan satisfactorias.

Díez ofrece otros ejemplos de teorías fenomenológicas: ciertas versiones de la teoría de Kepler de los movimientos de los planetas, la cinemática galileana y la teoría de la medición fundamental. Algunas de estas teorías, como la de la medición, presentan un sistema de especializaciones muy complejo y son altamente unificadoras.

b) Subsunción sin especializaciones:

Este caso lo hemos discutido en el capítulo anterior utilizando como ejemplo el sistema de epiciclos y deferentes de Ptolomeo. Veíamos entonces, al discutir el significado de “empíricamente irrestricto”, que era posible expandir teóricamente un modelo potencial parcial de manera trivial o no trivial. Una expansión no trivial es la que se hace a través de leyes especiales. En el caso de la mecánica clásica veíamos que el segundo principio no era refutable porque cualquier modelo potencial parcial podía ser expandido trivialmente de modo que satisficiera la ley fundamental de la teoría. Pero dado el complejo entramado de leyes especiales de la red teórica de la mecánica clásica, es posible encontrar explicaciones para muchas de sus aplicaciones pretendidas con ampliaciones teóricas no triviales, es decir, ampliaciones teóricas a través de alguna ley especial de la red.

Veíamos que en el caso de la astronomía ptolemaica, en su interpretación instrumentalista al menos, sólo son posibles ampliaciones triviales. Sin bien la teoría tiene términos teóricos, carece de leyes especiales. El hecho de que la teoría no proporcione constricciones adicionales a partir de leyes especiales tiene como consecuencia que sea posible una prueba matemática para encontrar la trayectoria de cualquier órbita planetaria, prueba carente de cualquier valor empírico.

Este enfoque, además de solucionar los problemas del unificacionismo rescatando sus intuiciones fundamentales, puede parecer más satisfactorio al que consideraba que la mera unificación no bastaba. El enfoque es más restrictivo puesto que exige además de la unificación, la subsunción ampliativa y por medio de especializaciones.

III

Explica

¿Qué ocurre con la teoría de la selección natural frente a este enfoque más exigente que el propuesto por Kitcher? La respuesta se puede encontrar planteada en los capítulos anteriores de manera explícita. He intentado defender en el capítulo 4, el carácter teóricamente novedoso del concepto de “aptitud”. Raramente los autores que discuten este concepto toman en cuenta esta preocupación. Si tengo razón, sólo es posible determinar el concepto de “aptitud” teniendo en cuenta la ley fundamental de la teoría de la selección natural. Sólo es posible determinar la aptitud del organismo si se tiene en cuenta la relación entre un rasgo que está cumpliendo alguna función de manera más efectiva con la capacidad de tener éxito reproductivo de ese organismo, del mismo modo que sólo es posible determinar la fuerza que actúa sobre una partícula teniendo en cuenta su masa y su aceleración. Cada vez que Darwin habla de la aptitud de un organismo, señala una función que está siendo cumplida de manera efectiva por un rasgo y cómo eso incrementa su éxito reproductivo. La selección natural cumple, entonces, con la condición de que las explicaciones genuinas deben ser ampliativas. Con respecto al segundo de los requisitos, he intentado esbozar, en el capítulo 7, la red teórica que constituye a la teoría de la selección natural. Al igual que en el caso de la mecánica clásica, como veíamos en el capítulo anterior, es posible ampliar trivialmente a todo modelo potencial parcial de la teoría para que se vuelva un modelo efectivo. Esto para muchos tiene como consecuencia la vacuidad de la teoría. Pero quienes consideran que por eso la teoría de la selección natural es vacua, deben comprometerse también con que la mecánica clásica, paradigma de las teorías científicas genuinas, también lo es. La teoría de la selección natural no es vacua porque es posible, a diferencia de lo que ocurre con la astronomía ptolemaica, ampliar teóricamente los modelos potenciales parciales de manera no

trivial. Existe una diversa cantidad de leyes especiales que permiten confeccionar explicaciones genuinas.

Conclusión

Como ya he afirmado en la introducción, que la selección natural explica y que no es vacua es algo que daba por supuesto desde el comienzo. Mi intención a lo largo de la tesis ha consistido en mostrar cómo con el marco metateórico indicado podemos elucidar claramente el carácter genuino de la teoría de la selección natural, lo cual puede ser considerado como un éxito de este marco metateórico. Espero haber mostrado también que la teoría de la selección natural darwiniana no tiene una naturaleza peculiar, sino que su estructura es similar, en aspectos en los que algunos basaban su peculiaridad, a otra teoría de gran poder unificado como la mecánica clásica. Bajo mi interpretación, además, el esfuerzo que Darwin pone en defender mecanismos como la selección sexual o la artificial, cobran un sentido mucho más claro. Lo que está haciendo Darwin en estos casos es aplicar la teoría a partir de sus leyes especiales. La argumentación darwiniana se vuelve, además de efectiva retóricamente, sólida. Darwin está haciendo, ni más ni menos, que lo que suelen hacer los científicos.

Por otro lado, creo que he brindado una posible interpretación de la estructura de la selección natural darwiniana que muestra de manera más clara cómo los dos fenómenos de los que se quiere dar cuenta con la teoría de la selección natural, la adecuación y las diferencias en el éxito reproductivo, son explicados genuinamente utilizando el concepto novedoso de aptitud. Sé que he brindado una reconstrucción informal y que para que mi punto de vista se vuelva más convincente, tendría que formular la estructura formal de SMA, de modo que la forma en que se determina aptitud quede explicitada. Sin embargo creo haber brindado una posible interpretación de SMA que permite explicar no sólo su carácter genuino como ley fundamental, sino las razones por las cuales algunos han considerado que SMA carecía de ese carácter genuino. Es sabido que la capacidad de un enfoque para explicar el error de los enfoques opuestos es un argumento importante a favor de tal enfoque.

Finalmente, he intentado mostrar que incluir el concepto función dentro de la teoría de la selección natural permite explicitar de un modo más claro el vínculo entre la aptitud y el éxito reproductivo.

Independientemente de lo equivocado que me encuentre al creer que el enfoque que brindo puede ser fructífero para pensar la teoría de la selección natural darwiniana, quisiera haber mostrado, al menos, lo importante que es, en las tareas de la filosofía de la ciencia especial, que bajo mi punto de vista son las más interesantes y en las que más fructífera puede ser la tarea de un filósofo de la ciencia, contar con un enfoque general que se alimente de lo aprendido en diversas ramas de la ciencia de las distintas épocas. Para algunos, la caída de la concepción heredada ha arrastrado consigo a la filosofía de la ciencia general. Creo que el contar con marcos conceptuales adecuados es imprescindible a la hora de pensar cuestiones particulares de la ciencia, y que estos marcos se pueden volver más fructíferos y potentes si se alimentan de lo que los filósofos de la ciencia especiales descubren al analizar prácticas científicas particulares. Esto obliga al filósofo de la ciencia, incapaz de abarcar las prácticas científicas de las diversas disciplinas que conforman la historia de la ciencia, a trabajar en equipo. Independientemente de que el estructuralismo sea o no el mejor marco metateórico disponible, por tomarse en serio las prácticas científicas y porque se alimenta del trabajo de una comunidad de filósofos de la ciencia que lo asumen como un programa, me ha brindado una guía, creo y espero que fructífera, a la hora de conceptualizar mi objeto de estudio. Bajo mi punto de vista considero que los filósofos de la ciencia, como muchos han señalado, tenemos mucho que aprender del modo en que actúan los científicos: comunitariamente en el marco de programas.

Me parece que Darwin puede ofrecer un caso ejemplar. Como historiador natural, se tomaba en serio su objeto de estudio y estaba dispuesto a aprender de él. Mi trabajo trató sobre uno de los resultados de la tarea de Darwin como un teórico especulador, pero la teoría de la selección natural no podría haber sido descubierta por Darwin sin su fascinación por las particularidades del mundo vivo. En la síntesis de marcos teóricos desarrollados y la tarea particular exhaustiva se encuentra parte de la genialidad de Darwin.

La diversidad de conceptos e ideas en la obra de Darwin deja al que tiene preocupaciones metateóricas tan estupefacto como la diversidad viva de las selvas brasileras dejaron a Darwin. Como metateóricos, creo que debemos comportarnos frente a tal diversidad como

Darwin nos enseñó que se debe comportar un naturalista frente a la diversidad viva: sin arrogancia, desprejuiciadamente, con admiración y curiosidad.

Bahía de San Salvador, Brasil, 29 de febrero de 1832.-- El día ha pasado deliciosamente. Pero la palabra "delicioso" es débil para expresar los sentimientos de un naturalista quien, por primera vez, ha deambulado por la selva brasilera. La elegancia de las hierbas, la novedad de las plantas parásitas, la belleza de las flores, el brillante verde del follaje, pero por sobre todo, la exuberancia general de la vegetación, me llenan de admiración... Para una persona amante de la historia natural, un día así trae consigo más profundo placer del que podrá esperar experimentar alguna otra vez (Darwin 1913, p. 10-11).

Bibliografía citada

- Balzer, W., Moulines, C. U. and Sneed, J. D. (1987), *An architectonic for science : the structuralist program*. Synthese library ; v. 186 Dordrecht ; Lancaster: Reidel
- Bartelborth, T. (1996). "Scientific Explanation", en W. Balzer and C. U. Moulines, (eds.), *Structuralist Theory of Science*, 23-43 vols., Walter de Gruiter, Berlín.
- Bartelborth, T. (2002), "Explanatory Unification", *Synthese* **130**, 91-107.
- Beatty, J. (1980), "What's Wrong with the Received View of Evolutionary Theory?" *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association* **1980**, 397-426.
- Bertalanffy, L. (1969). "Chance or law", en A. Koeslter, (ed.), *Beyond reductionism*, London, Hutchinson.
- Brandon, R. and Beatty, J. (1984), "The Propensity Interpretation of 'Fitness'--No interpretation Is No Substitute", *Philosophy of Science* **51**, 342-347.
- Brandon, R. N. (1990), *Adaptation and Enviroment*. Princeton, New Yersey: Princeton University Press
- Burkhardt, F., ed. (1996), *Charles Darwin's Letters: A Selection 1825-1859*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cadevall i Soler, M. (1998), *La estructura de la teoría de la evolución*. Barcelona: Universitat Autònoma de Barcelona
- Caponi, G. (2003), "Darwin: entre Paley y Demócrito", *Physis* **10**, 993-1023.
- Carman, C. C. (2005), "El Sistema de Epiciclos y Deferentes como Principio Guía", ponencia presentada en: Simposio "Reconstrucciones racionales y reconstrucciones históricas. La concepción estructuralista en los debates actuales" del *II Congreso Iberoamericano de Filosofía de la Ciencia y la Tecnología: Ciencia, tecnología y ciudadanía en el siglo XXI*, Tenerife.
- Cartwright, N. (1983), *How the laws of physics lie*. Oxford: Clarendon Press
- Castrodeza, C. (1977), "Tautologies, Beliefs, and Empirical Knowledge in Biology", *The American Naturalist* **111**, 393-394.
- Cohen, M. and Nagel, E. (1934), *An introduction to Logic and Scientific Method*. New York: Harcourt, Brace and Company
- Cummins, R. (1975), "Functional analysys", *Journal of Philosophy* **72**, 741-764.
- Darwin, C. (1859), *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray
- Darwin, C. (1871), *The descent of man*. London: John Murray
- Darwin, C. (1872), *The origin of species, 6th ed*. London: John Murray
- Darwin, C. (1882), *The descent of man and selection in relation to sex*. 2da ed. London: John Murray
- Darwin, C. (1883), *The variation of Animals and Plants under Domestication*. New York: D. Apleton and Co.
- Darwin, C. (1913), *Journal of Researches into the Natural History and Geology of the countries visited during the voyage round the world of H.M.S. Beagle*. 11 ed. London: John Murray
- Darwin, C. (1993), *The autobiography of Charles Darwin, 1809-1882* New York: W.W. Norton

- Dawkins, R. (1983). "Universal Darwinism", en D. S. Bendall, (ed.), *Evolution From Molecules to Men*, Cambridge University Press., Cambridge, pp. 403—428.
- Dawkins, R. (1996), *Climbing Mount Improbable*. London: Viking Penguin
- Díez, J. A. (2005), "La explicación como subsunción modeloteórica ampliativa", conferencia presentada en: Universidad Tres de Febrero.
- Díez, J. A. and Moulines, C. U. (1997), *Fundamentos de filosofía de la ciencia*. Barcelona: Ariel
- Echeverría, J. (1998), *Filosofía de la ciencia*. Madrid: AKAL
- Endler, J. A. (1986), *Natural Selection in the Wild*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press
- Endler, J. A. (1992). "Natural selection: current usages", en E. Fox Keller and E. A. Lloyd, (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Harvard University Press, Cambridge, Mass., pp. 220-224.
- Flematti Alcalde, J. G. (1984), *Reconstrucción lógica de teorías empíricas, el caso de la hidrodinámica de fluidos ideales*. México: UNAM
- Forge, J. (2002), "Reflections on Structuralism and Scientific Explanation", *Synthese* **130**, 109-121.
- Friedman, M. (1974), "Explanation and Scientific Understanding", *The Journal of Philosophy* **71**, 1-19.
- Gayon, J. (1998), *Darwinism's struggle for survival: heredity and the hypothesis of natural selection*. Cambridge studies in philosophy and biology Cambridge: Cambridge University Press
- Ghiselin, M. T. (1969), *The triumph of the Darwinian method*. Berkeley ; London: University of California Press
- Giere, R. N. (1979), *Understanding scientific reasoning*. New York: Holt Rinehart and Winston
- Gould, S. J. (1976), "Darwin's Untimely Burial", *Natural History* **85**, 24-30.
- Gould, S. J. (1980). "Sociobiology and the theory of natural selection", en G. W. Barlow and J. Silverberg, (eds.), *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?*, Westview Press, Inc., Boulder, Colorado.
- Gould, S. J. (1993), *Eight little piggies. Reflections in natural history*. W.W. Norton
- Gould, S. J. (2002a), *I have landed*. London: Jonathan Cape,(Versión castellana de Joandomènec Ros, *Acabo de llegar - El final de un principio en historia natural*, Barcelona: Crítica, 2003).
- Gould, S. J. (2002b), *The structure of evolutionary theory*. Cambridge, Mass. ; London: Belknap
- Gould, S. J. and Vrba, E. S. (1982), "Exaptation-A Missing Term in the Science of Form", *Paleobiology* **8**, 4-15.
- Gould, S. J. y. L., R. C. (1979), "The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme", *Proceedings of the Royal Society of London* **205**, 581-598.
- Gruber, H. E., and Barret, P. H. (1974), *Darwin on man: a psychological study of scientific creativity*. New York: E. P. Dutton,(Versión castellana de Tomás del Amo Martín, *Darwin, sobre el hombre. Un estudio sobre la creatividad científica*, Madrid: Alianza Universidad, 1984).
- Hanson, N. R. (1958), *Patterns of discovery : an inquiry into the conceptual foundations of science*. Cambridge: Cambridge University Press

- Hanson, R. (1960), "The Mathematical Power of Epicyclical Astronomy", *Isis* **51**, 150-158.
- Hempel, C. (1950), "Problems and Changes in the Empiricist Criterion of Meaning", *Revue Internationale de Philosophie*, 41-63.
- Hempel, C. G. (1966), *Philosophy of natural science*. Prentice-Hall foundations of philosophy series Englewood Cliffs: Prentice-Hall
- Hempel, C. G. (1970). "On the 'Standard Conception' of Scientific Theories", en M. y. W. Radner, S., (ed.), *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, Vol. IV, University of Minnesota Press, Minneapolis, pp. 142-163.
- Huxley, J. (1942), *Evolution: The Modern Synthesis*. London: George Allen and Unwin, (Versión castellana de Felipe Jiménez de Asúa, *La evolución – Síntesis moderna*, Buenos Aires: Editorial Losada S.A., 1946).
- Keller, E. F. and Lloyd, E. A., eds. (1992), *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Kitcher, P. (1981), "Explanatory Unification", *Philosophy of Science* **48**, 507-531.
- Kitcher, P. (1993), *The advancement of science: science without legend, objectivity without illusions*. New York ; Oxford: Oxford University Press, (Versión castellana de Hector Islas y Laura Manríquez, *El avance de la ciencia*, México: UNAM, 2001).
- Klimovsky, G. (1994), *Las desventuras del conocimiento científico*. Buenos Aires: A-Z Editora
- Kuhn, T. S. (1962), *The structure of scientific revolutions*. International encyclopedia of unified science ; v. 2, no. 2 Chicago ; London: University of Chicago Press
- Leigh Jr., E. G. (1999), "The modern synthesis, Ronald Fisher and creationism", *Trends in Ecology and Evolution*, 495-498.
- Lewontin, R. (1978), "La adaptación", *Investigación y Ciencia*, 139-149.
- Lorenzano, P. (1995), *Geschichte und Struktur der klassischen Genetik*. Frankfurt am Main: Peter Lang
- Lorenzano, P. (1998), "Sobre las leyes en la biología", *Episteme. Filosofia e História das Ciências em Revista* **3**, 261- 272.
- Lorenzano, P. (2005), "Ejemplares, modelos y principios en la genética clásica", *Scientiae Studia* **3**, 185-203.
- Lorenzano, P. (en prensa). "Racionalidad, leyes fundamentales y leyes de la biología", en A. R. Pérez Ransanz and A. Velasco, (eds.); *Racionalidad teórica y racionalidad práctica*.
- Lloyd, E. A. (1983), "The Nature of Darwin's Support for the Theory of Natural Selection", *Philosophy of Science* **50**, 112-129.
- Lloyd, E. A. (1994), *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*. New Jersey: Princeton University Press
- Maynard Smith, J. (1975), *The theory of evolution*. Harmondsworth: Penguin
- Maynard Smith, J. (1969). "The status of Neo-Darwinism", en C. H. Waddington, (ed.), *Towards a Theoretical Biology*, Edinburgh University Press, Edinburgh, pp. 273-285.
- Mayr, E. (1972). "Sexual selection and natural selection", en B. C. Campbell, (ed.), *Sexual selection and the descent of man. 1871-1971*, Aldine Publishing Company, Chicago.
- Mayr, E. (1982), *The Growth of Biological Thought*. Cambridge, MA: Harvard University Press
- Mayr, E. (1991), *One Long Argument*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press
- Mayr, E. (2001), *What Evolution Is*. New York: Basic Books

- Mills, S. K. and Beatty, J. H. (1979), "The Propensity Interpretation of Fitness", *Philosophy of Science* **46**, 263-286.
- Monod, J. (1993), *El azar y la necesidad. Ensayo sobre la filosofía natural de la biología moderna*. Barcelona: Tusquets Editores
- Morgan, T. H. (1909), "What are Factors in Mendelian Inheritance?" *American Breeders' Association Report* **6**, 365-368.
- Moulines, C. U. (1982), *Exploraciones metacientíficas*. Madrid: Alianza Editorial
- Moulines, U. (1991), *Pluralidad y Recursión*. Madrid: Alianza Universidad
- Mulkay, M. (1994). "La ciencia y el contexto social", en L. Olivé, (ed.), *La explicación social del conocimiento*, UNAM, México.
- Munson, R. (1975), "Is Biology a Provincial Science?" *Philosophy of Science* **42**, 428-447.
- Nagel, E. (1961), *The structure of science*. New York: Harcourt, (Versión castellana de Nestor Miguez, *La estructura de la ciencia*, Barcelona: Paidós, 1981).
- Onaha, M. E. and Etchegoyen, M. (2004), "La Teoría de la evolución darwiniana: reflexión acerca del modelo dinámico de niveles múltiples." ponencia presentada en: *IV encuentro de Filosofía e Historia de la Ciencia del Cono Sur*, Buenos Aires.
- Ospovat, D. (1981), *The Development of Darwin's Theory: Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1838-1859*. New York: Cambridge University Press
- Paley, W. (1802), *Natural Theology*. London: Rivington
- Peters, R. H. (1976), "Tautology in Evolution and Ecology", *The American Naturalist* **110**, 1-12.
- Popper, K. (1974), *Unended Quest: An Intellectual Autobiography*. La Salle: Open Court, (versión castellana de Carmen García Trevijano, *Búsqueda sin término: una autobiografía intelectual*, Madrid: Tecnos, 1977).
- Popper, K. (1979), *Objective Knowledge: An Evolutionary Approach*. 2d ed. Oxford: Clarendon
- Putnam, H. (1962). "What Theories are Not", en E. Nagel, P. Suppes and A. Tarski, (ed.), *Logic, Methodology and Philosophy of Science*, Stanford University Press, Stanford.
- Recker, D. A. (1987), "Causal efficacy: the structure of Darwin's argument strategy in the Origin of species", *Philosophy of Science*, 147-175.
- Richards, R. A. (1997), "Darwin and the Inefficacy of Artificial Selection", *Studies in History and Philosophy of Science* **28**, 75-97.
- Ridley, M. (1996), *Evolution*. 2da ed. Cambridge, Mass.: Blackwell Science
- Rosales, A. (2002), "¿Un principio guía para la teoría de la evolución?" *Apuntes Filosóficos*.
- Rosenberg, A. (1983), "Fitness", *The Journal of Philosophy* **80**, 457-473.
- Ruse, M. (1973), "The value of analogical models in science", *Dialogue* **12**.
- Ruse, M. (1975), "Charles Darwin and Artificial Selection", *Journal of the History of Ideas* **36**, 339-350.
- Ruse, M. (1979), *The Darwinian Revolution: Science red in tooth and claw*. Chicago: University of Chicago Press.
- Sellars, W. (1961). "The Language of Theories", en F. H. a. M. G., (ed.), *Current Issues in the Philosophy Science*, Henry Holt, Rhinehart and Winston, New York.
- Smart, J. J. C. (1963), *Philosophy and Scientific Realism*. London: Routledge and Kegan Paul

- Sober, E. (1984), "Fact, Fiction, and Fitness: A Reply to Rosenberg", *The Journal of Philosophy* **81**, 372-383.
- Sober, E. (2000), *Philosophy of Biology*, 2ed. Boulder, Colorado: Westview Press
- Tuomi, J. and Haukioja, E. (1979), "Predictability of the theory of natural selection: An analysis of the structure of the Darwinian theory", *Savonia* **3**, 1-8.
- Vallejo, F. (1998), *La tautología Darwinista y otros ensayos de biología*. Madrid: Taurus
- Waters, C. K. (1986), "Taking Analogical Inference Seriously: Darwin's Argument from Artificial Selection", *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association* **1986**, 502-513.
- Williams, M. B. (1970), "Deducing the consequences of evolution: A mathematical model", *Journal of Theoretical Biology*, 343-385.
- Williams, M. B. (1973a), "Falsifiable Predictions of Evolutionary Theory", *Philosophy of Science* **40**, 518-537.
- Williams, M. B. (1973b). "The logical status of the theory of natural selection and other evolutionary controversies", en M. Bunge, (ed.), *The Methodological Unity of Science*, Reidel, Dordrecht, pp. 343-385.
- Williams, M. B. (1980), "Similarities and Differences between Evolutionary Theory and the Theories of Physics", *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association* **2**, 385-396.
- Williams, M. B. and Rosenberg, A. (1985), "'Fitness' in Fact and Fiction: A Rejoinder to Sober", *The Journal of Philosophy* **82**, 783-749.
- Wright, L. (1976), "Functions", *Philosophical Review* **85**, 70-86.

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
 FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS
 Dirección de Bibliotecas