

# La ley fundamental de la teoría darwiniana de la selección natural\*

Santiago Ginnobili

CONICET – UBA – UNQ

En prensa. Para ser publicado en Lorenzano, P. y A. García de la Sienna (eds.), *Metateoría Estructuralista en Iberoamérica. Selección de trabajos presentados en el V Encuentro Internacional de Metateoría Estructuralista*, Buenos Aires: Prometeo. La paginación no coincide.

“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)

La teoría de la selección natural es una de las teorías más fácilmente comprensibles de todo el ámbito de la ciencia. De hecho, a Darwin sólo le toman un par de páginas para presentarla en el *Origen de las especies*, y lo hace de manera clara y accesible. El estatus metateórico de esta teoría, sin embargo, se resiste a la elucidación. Basta revisar la literatura al respecto para ver la diversidad y heterogeneidad de las diferentes propuestas elucidatorias. Todas estas propuestas, aunque tienen coincidencias importantes en algunos aspectos debido a que todas están tratando de describir el mismo objeto, utilizan conceptos metateóricos dispares e difícilmente conciliables. Esto probablemente tenga como causa la ineficiencia del enfoque enunciativista clásico de las teorías científicas para la realización de esta tarea. Los enfoques más interesantes y sofisticados no utilizan una metateoría potente y desarrollada, sino que van elaborando su enfoque sobre la marcha (p. e. Brandon 1990; Endler 1986; Gould 2002; Kitcher 1993; Sober 1993). La meta de este trabajo es determinar cuales son los conceptos fundamentales de la teoría de la selección natural darwiniana. La meta general en la que se inscribe esta investigación es la reconstrucción y elucidación de esta teoría. A

---

\* Agradezco los comentarios de Pablo Lorenzano y Daniel Blanco a versiones previas de este trabajo.

diferencia de los autores citados, utilizaré la metateoría estructuralista como enfoque metateórico. Pues considero que la teoría de la selección natural no es diferente a otras teorías de otras y la misma disciplina científica.

En *I* trataré la cuestión de qué es lo que se busca explicar con la teoría de la selección natural. Pues, los conceptos con los que se describe lo que se quiere explicar son parte de la teoría. Allí trataré de mostrar que no alcanza considerar a la teoría de la selección natural como un mero mecanismo evolutivo, es decir, como una teoría que describe la evolución o transmutación de los organismos vivos. La teoría de la selección natural explica más que esto, explica cómo los organismos se adecuan a su ambiente. No considerar la particularidad de la selección natural, provoca que ciertos conceptos que considero fundamentales en la teoría de la selección natural pasen desapercibidos en las reconstrucciones habituales. En *II* introduciré la distinción entre “adaptación” y “adecuación”, muchas veces confundida, que permitirá aclarar mejor mi posición. Como Darwin nunca presenta la teoría de la selección natural de manera analítica, sino que la presenta, como ocurre habitualmente en los libros de texto científicos, particularmente los de biología, a partir de ejemplos de aplicación, es necesario abstraer la teoría de estas aplicaciones. Por este motivo presentaré en *III* el modelo explicativo darwiniano en donde la teoría de la selección natural juega un papel fundamental. A partir del funcionamiento de la teoría en este modelo explicativo pretendo reconstruir la ley fundamental de la teoría de la selección natural. En *IV* esbozo de manera informal lo que considero que podría ser esta ley fundamental. En *V*, *VI* y *VII* discuto brevemente algunas características de los que considero los conceptos fundamentales de tal ley. Finalmente en *VIII* esbozo, también de manera informal, lo que podría constituir la red teórica de la teoría de la selección natural a partir de especificaciones de la ley fundamental propuesta.

## I

### **Selección natural como mecanismo que produce adecuaciones**

Comenzaré la elucidación informal que me propongo estableciendo con claridad el dominio de aplicación de la teoría. 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.

¿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. Darwin habría estado convencido de que la evolución había ocurrido mucho antes de disponer de la teoría de la selección natural, pero ésta le habría permitido entender el mecanismo por el cual la evolución ocurría. Esta presentación 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 entre las que podemos incluir la del epígrafe a este capítulo. El texto más claro al respecto puede encontrarse en el prólogo del *Origen*:

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. 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, puede explicar ciertas adecuaciones, pero no todas. 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. A veces se utiliza la palabra “adaptación” para referirse a los rasgos cuya presencia en una población se debe a la selección natural y a veces a la adecuación de los organismos a su ambiente, que es lo que se quiere explicar con la selección natural. 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 selección 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 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<sup>1</sup>.

El concepto de adecuación, entonces, forma parte del vocabulario no lógico de la selección natural y se trata de un término no teórico para la teoría de la selección

---

<sup>1</sup> 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 2002, 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. 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, propone 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.

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. Habitualmente el escenario que se pretende explicar con una teoría es conceptualizado a través de conceptos no teóricos en esa 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.

¿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. En el siguiente apartado veremos el modo en que en las explicaciones darwinianas aparece utilizado el concepto de adecuación. Veremos entonces que tal concepto es definido en esta teoría a partir de concepto no teóricos más fundamentales.

### III

#### 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 en el sentido de que permiten explicar como en una población se ha fijado determinado rasgo adecuado debido al funcionamiento de la selección natural a lo largo de sucesivas generaciones. 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 primer apartado, es:

*P<sub>1</sub>: ¿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. Que de hecho esta es una buena caracterización o definición de “adecuación” será más patente en el análisis del explanans de la explicación histórica darwiniana. Además explicitaré el factor temporal a través de las generaciones de organismos. La pregunta quedaría, entonces, formulada del siguiente modo:

*P<sub>2</sub>: ¿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 P<sub>2</sub>: ¿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 P<sub>2</sub> 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*. Esto abona la idea de la no teoriedad de tales conceptos. Los biólogos determinan las funciones de los rasgos antes de determinar que su origen histórico haya sido o no por selección natural. En P<sub>1</sub> utilizo 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, al menos en esta presentación informal, 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 sistemáticos<sup>2</sup>. 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. 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. Utilizaré letras mayúsculas para los rasgos tipo y letras minúsculas para los rasgos particulares). 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 asombrosamente parecidas a una ramita, de modo que requieran este tipo de explicación particular. 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 de estas orugas 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 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

---

<sup>2</sup> 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.

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. 1).

Explanans:

- i- En la generación  $G_{0-n}$  en la población  $p$  había variación con respecto al rasgo  $R$ .
- 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- SMA: Enunciado en el que se encuentra relacionado de manera legaliforme la posesión de rasgos particulares  $R$  con el éxito reproductivo de los organismos que los poseen.
- iv- Los individuos tienden a heredar los rasgos particulares  $r$  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  $R$  que cumplen la función  $f$  en el ambiente  $a$  en un rango de efectividad elevado.

Fig. 1 – Patrón de explicación de la adecuación darwiniano (EXP).

El paso iii, necesario, evidentemente, para el funcionamiento de la explicación, será tratado en la sección siguiente. 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 de que lo que ofrece Darwin en el *Origen* es un patrón explicativo que permite confeccionar historias darwinianas (Kitcher

1993, cap. 2). 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 razones ya dadas, por rasgos adecuados. 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, en el sentido aclarado 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 natural<sup>3</sup>.

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.

#### IV

#### 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<sup>4</sup>, 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

---

<sup>3</sup> 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.

<sup>4</sup> Estoy utilizando siempre la distinción teórico no teórico utilizada por los estructuralistas. Tal distinción siempre es relativa a una teoría. Por cuestiones de fluidez no lo aclararé todo el tiempo. Con la afirmación de que F es teórico, estoy diciendo que es teórico en la mecánica clásica, pero podría ser no teórico en otra teoría. La idea general es que los términos teóricos en una teoría sólo pueden ser aplicados utilizando esa teoría, mientras que para la aplicación de los no teóricos en esa teoría, pueden ser aplicados en prescindencia de esa teoría.

términos teóricos “fuerza” y “masa”<sup>5</sup>. 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*. La ley fundamental, como veíamos, debe relacionar de algún modo a las adecuaciones con el éxito reproductivo. La forma más simple de esta ley sería la siguiente:

*SMA<sub>1</sub>: Los organismos más adecuados 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 SMA<sub>1</sub>, 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<sup>6</sup>. Creo sin embargo que este enfoque es inadecuado.

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

---

<sup>5</sup> 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.

<sup>6</sup> P. e. Putnam (1962) y Klimovsky (1994, pp. 185-186)

tipo estadística, y SMA, por eso considero que SMA<sub>1</sub> es incompleto. 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. En las aplicaciones de la teoría de la selección natural la vinculación entre el rasgo adecuado y el éxito reproductivo queda explícitamente establecida y esta podría ser 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’<sup>7</sup>. 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 implica. 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, por supuesto, no es novedoso (p. e. Brandon 1990; Gould 1976).

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

*Las orugas cuya forma y color permiten 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. 2): *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 SMA<sub>1</sub>; *éxito reproductivo*, que también puede determinarse independientemente del principio; y finalmente, la

---

<sup>7</sup> Discuto la cuestión de la tautologicidad de manera específica en Ginnobili (en prensa).

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.

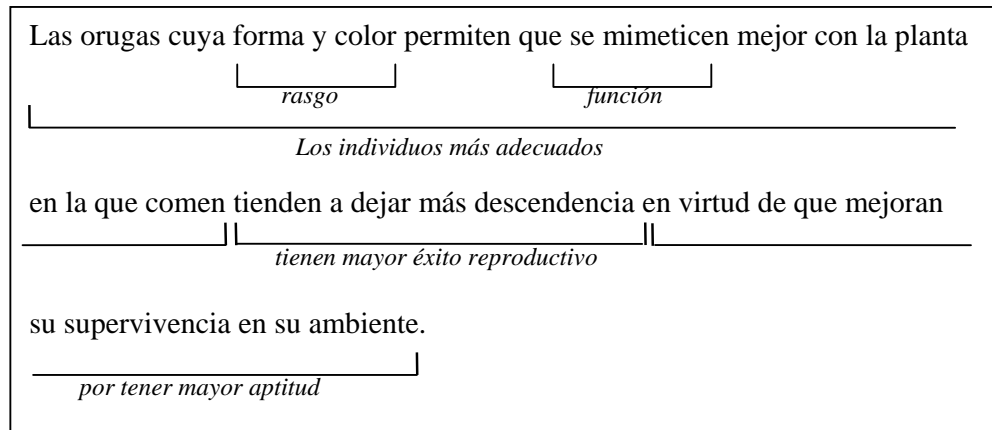


Fig. 2 – Caso concreto de SMA.

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:

*SMA<sub>2</sub>*: En determinada población existen diferencias de aptitud entre distintos tipos de organismos en un ambiente determinado (*a*) que vinculan la posesión de ciertos rasgos particulares de un mismo tipo que cumplen su función o una de sus funciones con determinada efectividad en *a* con el éxito reproductivo de tales organismos en *a*.

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.

## V

### **Adecuación**

He dedicado la primer sección del trabajo 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 la sección *I* 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. 2) 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. 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.

## VI

### 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.

## VII

## 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 SMA? Ya vimos que es posible determinar independientemente 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 progenie 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 & Lewontin 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 encuentran en SMA.

## VIII

### Red teórica

Finalmente, esbozaré una posible estructuración de la red teórica de la teoría de la selección natural a partir de las distintas especificaciones del concepto de aptitud. Probablemente la presentación de la red teórica de manera más completa constituya el argumento más fuerte a favor de esta elucidación de la teoría de la selección natural. Pues en esta se muestra claramente el poder unificador que Darwin atribuía a dicha teoría. Si se la reconstruye de manera más particular, tal poder unificador se diluye.

La idea consiste, entonces, en que la vinculación entre el éxito reproductivo y la adecuación puede ser de distinto tipo. Si se trata de una adecuación que causa un mayor éxito reproductivo debido a que mejora la capacidad de aparearse del organismo, entonces damos con lo que Darwin llamaba selección sexual. Si en cambio, tal vinculación depende de una mejora en la supervivencia del organismo, damos con el ejemplo favorito de Darwin para presentar a la selección natural, bajo el cual puede ubicarse el ejemplo de las orugas anteriormente analizado. La vinculación puede

deberse también una mejora en lo que llamé “mejora en la capacidad e esparcir simientes”, que explica rasgos tales como el fruto que un árbol utiliza para esparcir sus semillas, o a una mejora en la fecundidad, que explica rasgos que las flores utilizan para atraer a insectos y esparcir su polen. Podemos también ubicar como especialización a la selección artificial, si consideramos que es un caso de selección natural (considero que hay razones para hacerlo pero no trataré esta cuestión aquí). He incluido todas estas últimas especializaciones bajo lo que llame selección natural restringida, puesto que en muchos pasajes Darwin se refiere con “selección natural” a ésta. En particular en aquellos pasajes en donde compara la acción de la selección natural con el de la sexual. Si bien esta discusión excede los límites de este trabajo, considero bastante claro, y creo que esta elucidación lo muestra, que es posible considerar a la teoría de la selección natural como una teoría general en donde la selección natural restringida y la sexual son especializaciones.

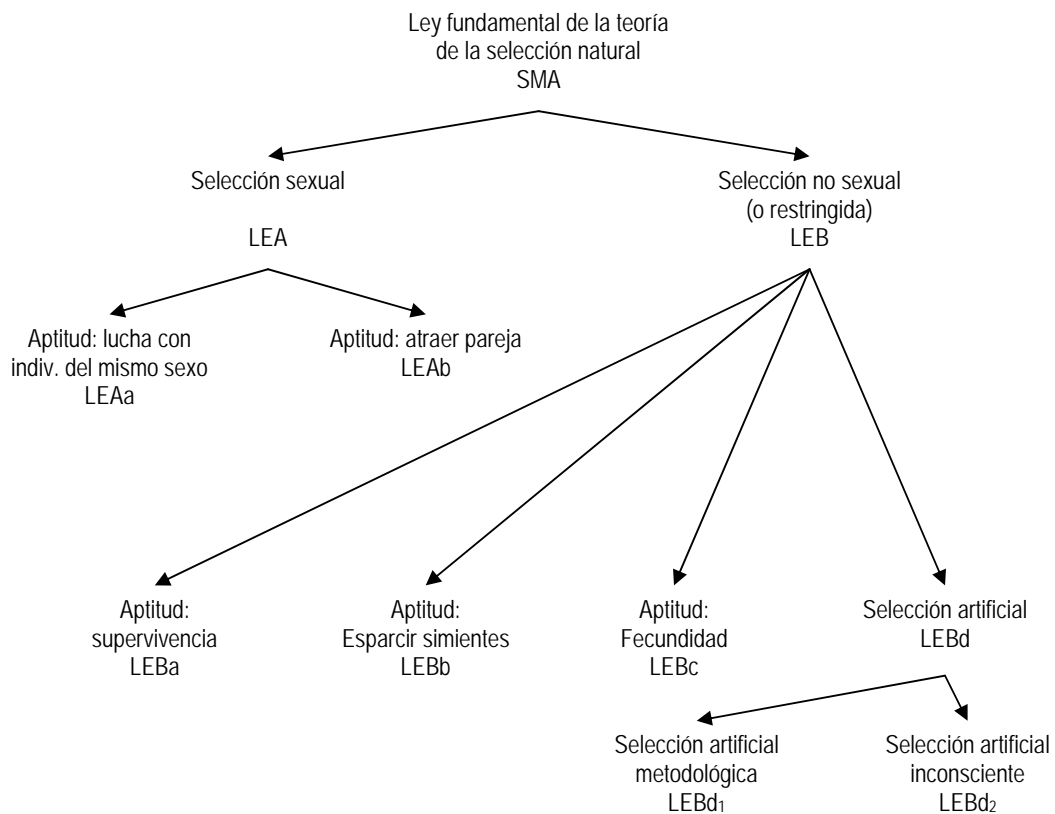


Fig. 3 – Red teórica de la teoría de la selección natural en base a distintas especificaciones de aptitud

## IX Conclusiones

He presentado un enfoque general al respecto de cuáles podrían ser los conceptos fundamentales de la teoría de la selección natural. No tengo espacio para mostrar las coincidencias y diferencias con enfoques alternativos. Las coincidencias en algunos casos son importantes, y considero que el estructuralismo puede proporcionar herramientas sumamente fructíferas para señalarlas. Muchas de las afirmaciones que los autores que han tratado con la teoría de la selección natural de manera desconectada de un marco metateórico establecido, al ser insertadas en el marco estructuralista diluyen la sensación de que la teoría de la selección natural tiene una naturaleza peculiar. El espacio para relacionar mi enfoque con otros, lamentablemente, no es suficiente.

He intentado mostrar que la teoría de la selección natural no sólo permite explicar como un rasgo cualquiera se ha fijado en una población, sino que permite explicar como un rasgo que cumple una función de manera altamente efectiva se ha fijado en una población. Esto era la que Darwin quería explicar desde un comienzo. Esto obliga a introducir conceptos filosóficamente controvertidos en la teoría, como el de función, pero sin tales conceptos, la explicación darwiniana del origen de las adecuaciones quedaría, bajo mi punto de vista, trunca. Por otro lado he propuesto que aptitud es el concepto propuesto por la teoría de la selección natural para explicar las adecuaciones de los organismos al ambiente. La aptitud es lo que permitiría vincular la posesión de la adecuación con el incremento de éxito reproductivo, necesario en las explicaciones darwinianas del origen de la adecuación. El rol teórico de este concepto permite elucidar la intuición de que la ley fundamental de la selección natural no sólo es una correlación probabilística entre un rasgo un el éxito reproductivo. Finalmente he intentado mostrar como esta versión abstracta de la ley fundamental de la teoría de la selección natural puede ser especificada de modo de que se obtengan todos los mecanismos utilizados por Darwin a lo largo de *El origen de las especies*. Esto permite mostrar el carácter unificador que el mismo Darwin consideraba que tenía dicha teoría.

Por supuesto, los resultados obtenidos en este trabajo se encuentran meramente esbozados. No se presenta una reconstrucción clara y completa de la teoría en cuestión.

Pero, en este caso, es necesaria una discusión extensa previa a la reconstrucción, pues, si bien la teoría es fácil de comprender y de utilizar, cuáles sean sus conceptos fundamentales no es una cuestión simple de dirimir. Espero que este trabajo permita avanzar hacia ese objetivo, al menos en la discusión que provoque sus errores.

## **Bibliografía**

- Balzer, W., Moulines, C. U. & Sneed, J. D. (1987), *An architectonic for science : the structuralist program*. Synthese library ; v. 186 Dordrecht ; Lancaster: Reidel
- Brandon, R. N. (1990), *Adaptation and Environment*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press
- Burkhardt, F., ed. (1996), *Charles Darwin's Letters: A Selection 1825-1859*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cohen, M. & Nagel, E. (1934), *An introduction to Logic and Scientific Method*. New York: Harcourt, Brace and Company
- Darwin, C. (1859), *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray
- Darwin, C. (1872), *The origin of species, 6th ed*. London: John Murray
- Dawkins, R. (1983). "Universal Darwinism", en D. S. Bendall, (ed.), *Evolution From Molecules to Men*, Cambridge University Press., Cambridge, pp. 403—428.
- Endler, J. A. (1986), *Natural Selection in the Wild*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press
- Ginnobili, S. (en prensa), "Hay lo que queda. Sobre la presunta tautologídad de la teoría de la selección natural." *Análisis Filosófico*.
- Gould, S. J. (1976), "Darwin's Untimely Burial", *Natural History* **85**, 24-30.
- Gould, S. J. (2002), *The structure of evolutionary theory*. Cambridge, Mass. ; London: Belknap
- Gould, S. J. & Lewontin, 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.
- Gould, S. J. & Vrba, E. S. (1982), "Exaptation-A Missing Term in the Science of Form", *Paleobiology* **8**, 4-15.
- Keller, E. F. & Lloyd, E. A., eds. (1992), *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- 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
- Leigh Jr., E. G. (1999), "The modern synthesis, Ronald Fisher and creationism", *Trends in Ecology and Evolution*, 495-498.
- Lorenzano, P. (2005), "Ejemplares, modelos y principios en la genética clásica", *Scientiae Studia* **3**, 185-203.
- Lloyd, E. A. (1994), *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*. New Jersey: Princeton University Press

- 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.
- Rosenberg, A. (1983), "Fitness", *The Journal of Philosophy* **80**, 457-473.
- Smart, J. J. C. (1963), *Philosophy and Scientific Realism*. London: Routledge and Kegan Paul
- Sober, E. (1993), *The Nature of Selection*. Chicago: The University of Chicago Press